Elektrosensorische Beutedetektion beim Afrikanischen Scharfzahnwels *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822; Clariidae, Siluriformes, Teleostei)

DISSERTATION ZUR ERLANGUNG DES DOKTORGRADES DER
NATURWISSENSCHAFTEN (DR. RER. NAT.) DER NATURWISSENSCHAFTLICHEN
FAKULTÄT III - BIOLOGIE UND VORKLINISCHE MEDIZIN -
DER UNIVERSITÄT REGENSBURG

vorgelegt von
Susanne Hanika aus Regensburg

1997

Promotionsgesuch eingereicht am: 29.07.1997

Die Arbeit wurde angeleitet von: Prof. Dr. Bernd Kramer

Prüfungsausschuß:

Vorsitzender:	Prof. Dr. Günter Hauska
Erstprüfer:	Prof. Dr. Bernd Kramer
Zweitprüfer:	Prof. Dr. Jürgen Boeckh
Drittprüfer:	Prof. Dr. Benno Darnhofer-Demar

Für Helge

Inhaltsverzeichnis

Elektrosensorische Beutedetektion beim Afrikanischen Scharfzahnwels *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822; Clariidae, Siluriformes, Teleostei)

1 Einleitung

Der Scharfzahnwels *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822) ist ein meist nachtaktiver Einzelräuber (Bruton 1979), der jedoch zeitweise in Gruppen jagt (Donnelly 1966; Pooley 1972; Bruton 1979). Merron (1993) untersuchte im Okavango-Delta (Botswana) vor der Hochwasserperiode im Frühjahr das Beutespektrum der afrikanischen Kiemensackwelse *Clarias gariepinus* und *C. ngamensis* (Castelnau, 1861) während ihrer alljährlichen Wanderung flußaufwärts. In dieser Zeit jagen beide Welsarten in Gruppen. Während des Hochwassers hat *C. gariepinus* ein breites Beutespektrum (Merron 1993; Heeg und Kok 1988), während sich *C. ngamensis* hauptsächlich von Mollusken ernährt (Merron und Bruton 1988; Heeg und Kok 1988). Bei niedrigem Wasserstand besteht die Hauptbeute beider Welsarten jedoch aus zwei Fischarten aus der Familie der Mormyridae: *Marcusenius macrolepidotus* (Peters, 1852) und *Petrocephalus catostoma* (Günther, 1866) machen 63,6 % bzw. 26,4 % des Mageninhalts aus (Merron 1993).

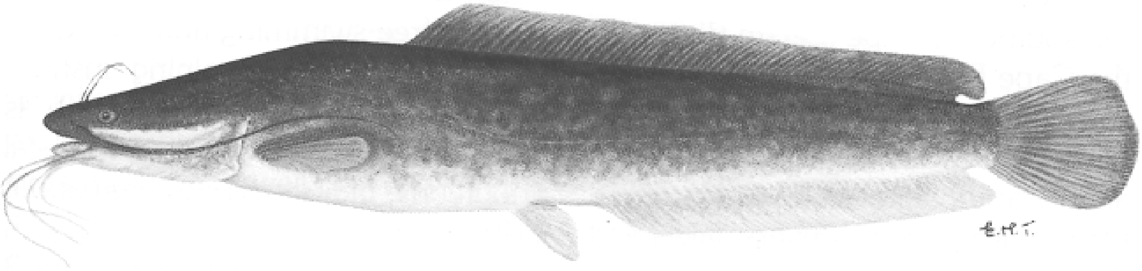
Diese beiden nachtaktiven, schwachelektrischen Mormyriden erzeugen artspezifische, pulsförmige Entladungen ihrer elektrischen Organe zur Kommunikation und Elektroortung (Übersichten über Mormyriden allgemein: Kramer 1990; Kramer 1994; Moller 1995; unter Berücksichtigung der hier interessierenden Mormyriden: Kramer 1996). *C. gariepinus* könnte seine Beute über die Mechanorezeptoren des Seitenlinienorgans sowie der langen Barteln detektieren, aber auch über Chemorezeptoren. Die dominierende Rolle der beiden Momyridenarten als Beute könnte sich durch deren große Abundanz im Biotop ergeben. Es bestünde aber auch die Möglichkeit, daß die Welse die elektrischen Entladungen ihrer Beutefische detektieren könnten.

Bereits 1917 wurde erkannt, daß der Katzenwels *Ictalurus nebulosus* (LeSueur, 1819; Ictaluridae, Siluriformes) elektrosensibel ist (Parker und van Heusen), dies bestätigte sich für alle bisher untersuchten Welsarten (Übersichten: Kalmijn 1974; Bullock 1979; Finger 1986; Bretschneider und Peters 1992). Jedoch wurden erst 1968 die von Herrick (1901) morphologisch beschriebenen „small pit organs“ als Elektrorezeptoren identifiziert (Dijkgraaf 1968; Roth 1968). Diese „small pit organs“ der Welse gleichen im Bau (Mullinger 1964) und in ihrer Reaktion auf elektrische Reize (Roth 1969) den ampullären Organen der afrikanischen Mormyriformes und der südamerikanischen Gymnotiformes; letztere stehen den Welsen taxonomisch nahe (Fink und Fink 1981). Ampulläre Rezeptoren sind für niederfrequente Signale (< 50 Hz) bzw. Signale mit hohem Gleichspannungsanteil empfindlich (Übersichtsartikel über ampulläre Elektrorezeptoren siehe Andrianov et al. 1996; Bastian 1994; Bennett 1971b; Bullock 1982; Finger 1986; Zakon 1986 und 1988). Die Empfindlichkeit der Elektrorezeptoren ist für Sinusschwingungen gut untersucht; für die Welse *Ictalurus* und *Clarias* liegt der Frequenzbereich höchster Empfindlichkeit bei 1 Hz bis 10 Hz (Peters und Buwalda 1972; Peters et al. 1995; Peters und Bretschneider 1981).

Früher wurde ausgeschlossen, daß die kurzen elektrischen Organentladungen der Mormyriden ampulläre Elektrorezeptoren erregen könnten, da der Hauptteil der spektralen Energie im Hochfrequenzbereich liegt. Für den Mormyriden *Gnathonemus petersii* ergaben jedoch computergesteuerte „Averaging“-Meßtechniken, daß die spontane Impulsrate der sensiblen Fasern ampullärer Elektrorezeptoren von den selbsterzeugten Entladungen eines Fisches beeinflußt wird. Die Autoren schlugen den Niederfrequenzanteil der Entladung als Grund für die Antwort der Rezeptoren vor (Bell und Russell 1978).

Die Empfindlichkeit von Welsen für die kurzen Entladungen der elektrischen Organe von Mormyriden wurde bisher noch nicht untersucht. Wie aus den Fourier-Amplituden-Spektren ersichtlich ist, besitzen die kurzen, bipolaren Entladungen von *M. macrolepidotus* und *P. catostoma* nur einen geringen Energieanteil im Niederfrequenten (Kramer, im Druck a) und sollten damit die ampullären Elektrorezeptoren nicht erregen. Bei *M. macrolepidotus* ist jedoch ein Sexualdimorphismus der Entladungskurvenform gefunden worden: Geschlechtsreife Männchen erzeugen bis zu 13mal längere Entladungen als Weibchen und Jungtiere; die spektrale Energieverteilung dieser Entladungen ist zu tiefen Frequenzen verschoben. Außerdem besitzen die langandauernden Entladungen der Männchen einen deutlichen Gleichspannungsanteil (Kramer, im Druck a). Dies alles sind Voraussetzungen, um ampulläre Elektrorezeptoren zu erregen.

Kann der afrikanische Kiemensackwels *C. gariepinus* die elektrischen Entladungen seiner zwei Hauptbeutefischarten *M. macrolepidotus* und *P. catostoma* detektieren, und, wenn ja wie hoch ist die Empfindlichkeit dafür? Hinsichtlich des Sexualdimorphismus bei *M. macrolepidotus* stellt sich darüber hinaus die Frage nach der unterschiedlichen Empfindlichkeit der Welse für Weibchen- und Männchen-Entladungen. Diese Fragen wurden mit futterbelohnten Dressurversuchen geklärt. Um abschätzen zu können, ob die Detektion von Entladungen bei der Jagd einen Vorteil gegenüber anderen Sinnesmodalitäten der Welse darstellt, ist die maximale Detektionsdistanz in Abhängigkeit von im Freiland relevanten Parametern von großem Interesse. Um die Beutespezialisierung auf genau diese beiden Mormyriden-Arten klären zu können, wurden pulsartige Entladungen elektrischer Organe von weiteren Mormyriden-Arten aus einer sympatrischen Artengemeinschaft des Oberen Sambesi (Kramer 1996; van der Bank und Kramer 1996), der gemeinsam mit dem Okavango einem Flußsystem angehört, für die Untersuchung herangezogen.



Clarias gariepinus (Burchell, 1822)
Fischzeichnung aus: Skelton 1993

2 Material und Methoden

2.1 Versuchstiere und Versuchsaufbau

Als Versuchstiere dienten sowohl vier in Gefangenschaft nachgezüchtete afrikanische Kiemensackwelse *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822) (Clariidae, Siluriformes, Teleostei) als auch Wildfänge von *Clarias theodorae* Weber, 1897. Die *C. gariepinus*-Nachzuchten aus dem Zoologischen Institut der Universität Utrecht (Niederlande) stammen von Tieren ab, die vor etwa 22 Jahren in Bangui, Zentralafrikanische Republik, gefangen worden waren (van der Walt et al. 1993). Die Wildfänge *Clarias theodorae* wurden vom Direktimporteur *Aquarien Glaser* (Am Südpark 7c, 65451 Kelsterbach), einem Großhändler, der die Tiere aus Kenia importiert hatte, gekauft. Zur Artbestimmung dienten die Bestimmungschlüssel von Lévêque, Paugy und Teugels (1990), Skelton (1993) und Bell-Cross und Minshull (1988). *C. gariepinus* konnte von dem äußerlich ähnlichen *C. anguillaris* durch die höhere Anzahl der Kiemenreusenfortsätze unterschieden werden (> 67 statt < 50, wie von Lévêque et al. 1990 gefordert). Die im Vergleich zu anderen *Clarias*-Arten sehr kurze Kopflänge (16 % der Standardlänge statt > 25 %, wie bei Bell-Cross und Minshull 1988 für alle anderen *Clarias*-Arten angegeben), die Anzahl der Flossenstrahlen der Dorsalis (82-85) und Analis (65-67) sowie der charakteristische Aufbau des Suprabranchialorgans waren Hauptbestimmungsmerkmale für *C. theodorae*[1].

In Regensburg wurden die Fische bei einem Tag / Nacht - Wechsel im 12-Stunden-Rhythmus gehältert und mit Zuckmückenlarven (*Chironomus* sp.) und Rinderherzstückchen gefüttert. Während der Dressur wurden die Fische nur mit *Chironomus*-Larven gefüttert (siehe 2.4).

In dieser Arbeit wurde das Spontanverhalten von Welsen gegenüber elektrischen Reizpulsen untersucht und in futterbelohnten Dressurversuchen Reaktionsschwellen bestimmt. Der die elektrischen Reize erzeugende Dipol bestand aus einem Paar aufrecht stehender Kohlestäbchen im Abstand von 3 cm voneinander und einem Stabdurchmesser von 0,5 cm. Die Kohlestäbchen waren vertikal in eine horizontal stehende Plexiglasröhre eingelassen und im Inneren der Plexiglasröhre an die Seele je eines abgeschirmten Kabels

---

[1] Da keine ausreichende Bestimmungsliteratur über die Fischfauna Kenias existiert, wurde mit den drei oben angeführten Bestimmungsbüchern von Westafrika und dem südlichem Afrika diese Fischart als *Clarias theodorae* identifiziert. Zusätzlich konnte durch die „CLOFFA“ (Daget et al. 1986), in der alle bisher identifizierten *Clarias*-Arten Afrikas aufgelistet sind, sichergestellt werden, daß keine andere Art, die nicht durch die benutzten Bestimmungsbücher ausgeschlossen werden konnte, in diesem Gebiet vorkommt.

gelötet; Silikon-Kautschuk dichtete die Röhre ab. Die Plexiglasröhre war mit Saugnäpfen am Boden des Aquariums befestigt.

Die digitalisierten Reizpulse wurden als Dateien mit 8 bit Amplitudenauflösung und 2048 Punkten (Abtastrate 500 kHz) von einem IBM-kompatiblen Computer (80-486-Prozessor, Escom) über eine IEEE-Schnittstelle zu einem Digital-Analog-Wandler mit Speicher (DAM, Kramer und Weyman 1986) übertragen, der auf Kommando des Computers Analogsignale erzeugte. Alle elektrischen Reize konnten so über den DAM mit variabler Amplitude (Verstärkung in 10-dB-Stufen) und einer Wiederholrate von 3 Hz erzeugt werden. Mit dem Computer wurde die Pulskurvenform gewählt, die Reizgabe begonnen und gestoppt sowie die Reizamplitude mit einer zusätzlichen Feineinstellung mit 8 bit Auflösung eingestellt. Das Quick-Basic (Microsoft) Programm zur Steuerung des DAM befindet sich im Anhang (H. Knüttel, NIDAM.BAS).

Um Gleichspannungsanteile bestimmter Reize zu erhalten, wurde der DAM immer im Gleichspannungsbetrieb (DC-Betrieb) verwendet (Umbau des DAMs zum DC-Betrieb: D. Weymann, Elektronikwerkstatt Universität Regensburg; DAM-3). Bei der Erzeugung von Pulskurvenformen muß berücksichtigt werden, daß im DC-Betrieb die Nullinie genau in der Mitte des Amplitudenraumes bei 128 liegt. Da der DAM über den Schuko-Kontakt intern geerdet war, wurde keine Erdungselektrode verwendet, um das elektrische Feld zwischen den Reizelektroden nicht zu verzerren. Eine Erdungselektrode würde die Reizamplitude positionsabhängig beeinflussen.

Zur Kontrolle wurde der elektrische Reiz über zwei Kohleelektroden (Durchmesser 0,5 cm, Länge 10 cm, Abstand voneinander 50 cm) abgeleitet. Hierzu wurden ein differentieller Vorverstärker (Bau: D. Weymann, Elektronikwerkstatt Universität Regensburg; fester Vorverstärkungsfaktor: 10fach, Bandpaßfilter 1 Hz - 100 kHz) und ein Oszilloskop (Tektronix 2214) verwendet.

Für die Dressurexperimente standen zwei Aquarien der Größe 100 cm × 50 cm × 60 cm (Versuchsbecken A) bzw. 120 cm × 50 cm × 60 cm (Versuchsbecken B) mit einer Wassertiefe von 40 cm bei einer Temperatur von 26 ± 1 °C zur Verfügung. Die Wasserleitfähigkeit wurde täglich bei 100 ± 2 µS/cm mit Reinwasser (Leitfähigkeit ~ 2 µS/cm) einreguliert und mit einem Leitfähigkeitsmeßgerät (LF 91, WTW Weilheim) kontrolliert. Während der Versuche wurden Pumpe und Heizer aufgrund der hohen Störspannungen, die sie verursachen, vom Stromnetz getrennt.

Die Dressuraquarien waren durch einen mit Plastikgaze bespannten Kunststoffrahmen in zwei Abteile geteilt (siehe Abb. 1). In einem Abteil (Ruheabteil) befand sich eine Tonröhre

(Außendurchmesser 20 cm, Innendurchmesser 17 cm, Länge 35 cm), in der die normalerweise nachtaktiven Welse die meiste Zeit des Tages lagen. Alle Experimente wurden bei Licht durchgeführt, da die Welse nachts meist unruhig im Aquarium umherschwammen. Im anderen Abteil (Futterabteil) stand im Abstand von 35 cm und parallel zur Tonröhre der Reizdipol.

2.2 Pulskurvenformen der elektrischen Dressurreize

2.2.1 Elektrische Entladungen von Mormyriden

Die Entladungen der elektrischen Organe der Mormyriden (im folgenden nur Entladungen genannt) waren 1993 und 1994 von B. Kramer im Freiland (Oberer Sambesi, Namibia, Afrika) digitalisiert und gespeichert worden. Die meisten Tiere stammen aus einem Seitenkanal des Oberen Sambesi (Lisikili) etwa 30 km flußabwärts der Stadt Katima Mulilo oder waren direkt bei Katima Mulilo gefangen. Der Obere Sambesi und der Okavango gehören demselben Flußsystem an; die Fische haben während des Hochwassers über einen Spillway die Möglichkeit zur Wanderung. Insbesondere von *Marcusenius macrolepidotus* und *Petrocephalus catostoma* sind Migrationen bekannt (z.B. Skelton 1993). Damit ist eine große Ähnlichkeit der Entladungen zumindest dieser Mormyriden im Okavango, dem Arbeitsgebiet von Merron (1993), und den in dieser Arbeit verwendeten Tieren wahrscheinlich. Durch die Aufnahme der Pulskurvenformen direkt im Freiland während der Fortpflanzungszeit von *M. macrolepidotus* konnten Veränderungen der Kurvenform durch Gefangenschaftseffekte, andere Wasserzusammensetzung bzw. Wasserleitfähigkeit ausgeschlossen werden.

Für die Dressurversuche wurden die elektrischen Entladungen der Hauptbeutefische *Marcusenius macrolepidotus* und *Petrocephalus catostoma* verwendet; aufgrund des Geschlechtsdimorphismus wurden von *M. macrolepidotus* die Entladungen beider Geschlechter getestet (siehe Abb. 2). Die Entladungsdauer bei Männchen ist sehr variabel, daher wurden für die Dressurversuche eine der längsten (4,71 ms) und eine mäßig verlängerte Entladung (2,47 ms) gewählt (siehe Tab. 1). Diese werden im folgenden MM1 (langandauernde Entladung) und MM2 (mäßig verlängerte Entladung) genannt.

Zusätzlich zu den elektrischen Organentladungen der Hauptbeutefische wurde die Reaktion von *C. gariepinus* auf die aller weiteren sympatrisch im Oberen Sambesi-System lebenden Mormyridenarten (siehe Kramer 1996, S. 47) in futterbelohnten Dressurexperimenten getestet (siehe Abb. 3, Abb. 4 und Tab. 1): *Cyphomyrus discorhynchus* Myers, 1960, *Pollimyrus castelnaui* (Boulenger, 1911), *Hippopotamyrus ansorgii* (Boulenger, 1905), *Hippopotamyrus* sp. nov. (noch nicht beschriebene Zwillingsart von *H. ansorgii*; Kramer 1996, van der Bank und Kramer 1996) und *Mormyrus lacerda* Castelnau, 1829. Bei *C. discorhynchus* wurde wiederum eine Männchen- und eine Weibchenentladung getestet, da eine sexualdimorphe Ausprägung der Kurvenform wahrscheinlich ist (Kramer, persönliche Mitteilung).

Tab. 1. Als Reizpulse in den Dressurversuchen verwendete elektrische Entladungen von Mormyriden mit individuellen Merkmalen (Freilandaufzeichnungen, Oberes Sambesi-System)

Art	Pulsdauer [ms]	SL [cm]	Temperatur bei Aufnahme [°C]	Herkunft
Marcusenius macrolepidotus, ♂, MM1	4,71	14,1	24,8	Sambesi, L.
M. macrolepidotus, ♂, MM2	2,43	18,5	25,0	Sambesi, L.
M. macrolepidotus, ♀	0,49	15,3	25,0	Sambesi, L.
Petrocephalus catastoma	0,55	10,5	24,2	Sambesi, L.
Mormyrus lacerda	51	29,2	24,2	Sambesi, L.
Cyphomyrus discorhynchus, ♀	0,47	11,2	15,8	Kwando
C. discorhynchus, ♂	9,9	12,8	25,3	Sambesi, L.
Pollimyrus castelnaui	1,2	5,45	24,0	Sambesi, L.
Hippopotamyrus ansorgii[1]	0,71	5,65	18,7	Sambesi, K.
Hippopotamyrus sp. nov. *[1]	3,88	9,55	17,3	Sambesi, K.

Sambesi, K. = Oberer Sambesi, Katima Mulilo, T = 22 °C, Wasserleitfähigkeit 81 µS/cm; Sambesi, L. = Oberer Sambesi, Lisikili, T = 26-28 °C, Wasserleitfähigkeit 55 µS/cm; Kwando = Kwando-Fluß, T = 26-28 °C, Wasserleitfähigkeit: 132 µS/cm; *Hippopotamyrus* sp. nov.* = noch nicht beschriebene Zwillingsart von *H. ansorgii* (van der Bank und Kramer 1996); SL = Standardlänge des Fisches; T = Wassertemperaturen im Fluß; die Dauer aller Kurvenformen wurde auf 26 °C normiert, da die Versuche bei dieser Temperatur durchgeführt wurden; [1] bei „monopolaren" Kurvenformen, die meist noch ein schwach negatives Nachpotential haben, wurde als Pulsdauer die Dauer der positiven Phase angegeben.

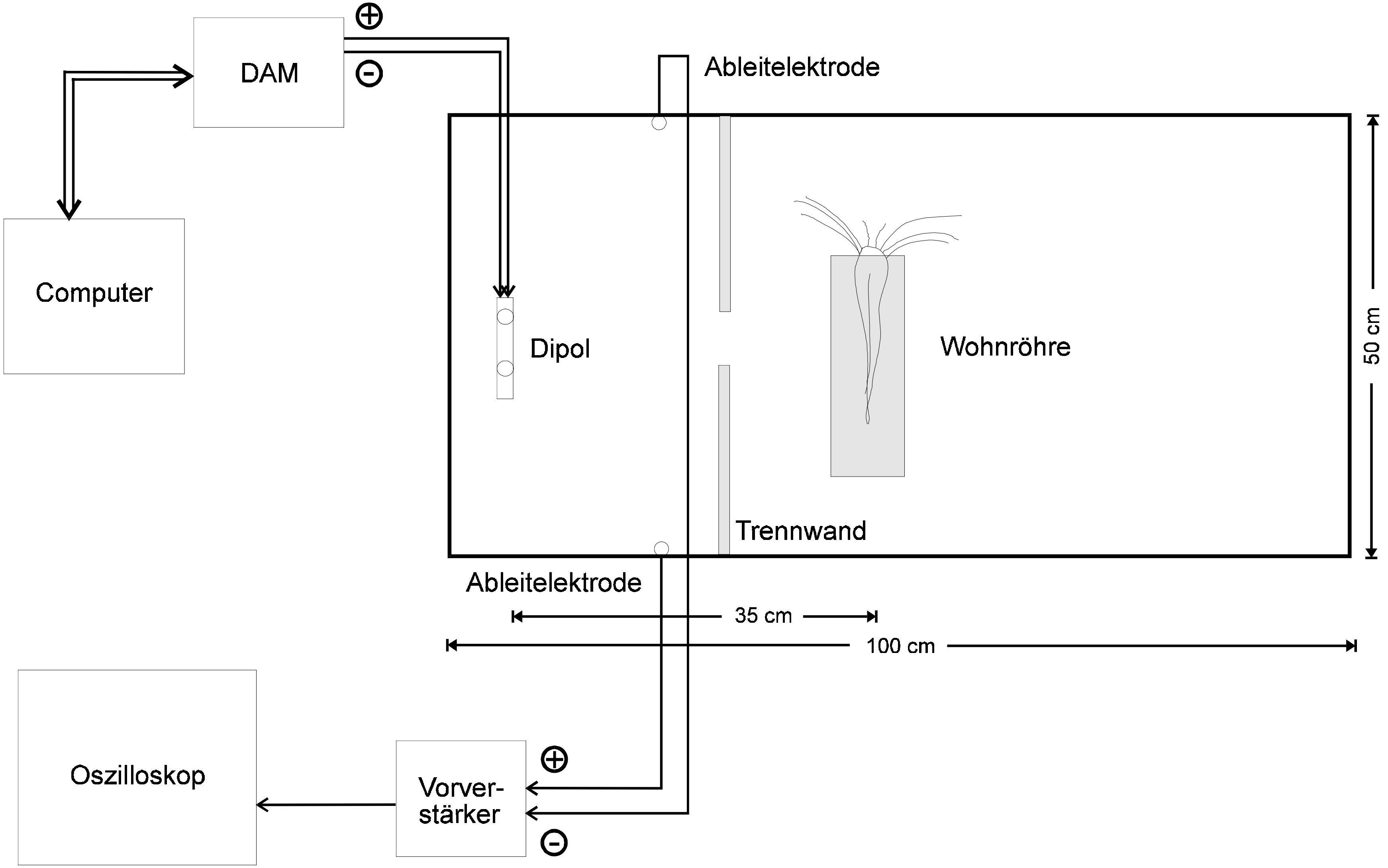


Abb. 1.Versuchsaufbau für die Dressurversuche, schematisch; DAM = Digital-Analog-Wandler; Wohnröhre = Ruheposition des Fisches während der Dressur; Dipol für die Erzeugung von elektrischen Reizen.

Zur Erzeugung der Kurvenformendateien wurden jeweils vier im Feld unmittelbar nacheinander aufgenommene Entladungen desselben Individuums gemittelt. Dies erhöht den Signal-Störspannungs-Abstand. Hierfür wurden alle Entladungen mit in Famos, einem Signalanalysepaket (IMC Berlin), erstellten Programmen (NORM.SEQ, KORRTEMP.SEQ, AVER4X.SEQ, WFMLEPI.SEQ WFANALYS.SEQ), sowie dem BASIC-Programm MORM.BAS bearbeitet (alle Programme B. Kramer): So wurde die Pulsdauer auf eine Wassertemperatur von 26 °C mit einem Q-10 von 1,5 normiert (Kramer und Westby 1985) und die Entladungen in Dateien mit 2048 Punkten und 8 bit Amplitudenauflösung gespeichert. Die volle Amplitudenauflösung konnte bei unsymmetrischen Pulsen nicht ausgeschöpft werden, da die Nullinie bei 128 Punkten festgelegt war. Die von Famos erstellten Zahlenfolgen einer Datei mußten in ASCII-Zeichen umkodiert werden, um an den DAM gesendet werden zu können (Basic-Programm (Microsoft) von H. Knüttel, ASCDAM.BAS siehe Anhang). Entladungen, deren Dauer über 4 ms lag, wurden mit reduzierter Abtastrate gesendet (250 kHz für *M. macrolepidotus*-♂ MM1, 25 kHz bei *M. lacerda, C. discorhynchus*-♂ und *Hippopotamyrus* sp. nov.). Um die Verwendung falscher Abtastraten auszuschließen, konnten die drei Steuerprogramme nur mit den betreffenden Kurvendateien betrieben werden (Steuerprogramme verändert nach H. Knüttel, NIDAM.BAS, EOD-DAM.BAS, MLAC.BAS erreichbar über die Batch-Dateien QBS.BAT, EOD.BAT und LAC.BAT siehe Anhang).

2.2.2 Rechteck- und Sinuspulse

Bipolare und monopolare Sinus-Einzelpulse (siehe Abb. 5) stellten eine vollständige Periode (360°) einer Sinusschwingung dar; im bipolaren Fall war die Anfangsphase 0°, im monopolaren 90°. Der monopolare Puls wurde auf die Nullinie korrigiert (alle Programme zur Erzeugung von künstlichen Pulsen: Quick-Basic Programme (Microsoft) von H. Knüttel; SIN.BAS, RECHT.BAS, MONO.BAS, siehe Anhang).

Da bei dem im Gleichspannungsbetrieb verwendeten DAM die Nullinie in der Mitte des Amplitudenraumes von 8 bit Auflösung (128) liegt, ist bei konstanter Einstellung des Ausgangsverstärkers des DAMs die Spitzen-Spitzen-Amplitude bei bipolaren Pulsen doppelt so hoch wie die der monopolaren Pulse. Die Pulse wurden mit jeweils 6 verschiedenen Werten für die Zeitdauer (0,1 ms, 0,25 ms, 0,5 ms, 1 ms, 2 ms und 4 ms) verwendet, bei bipolaren Sinuspulsen zusätzlich 8 ms, 20 ms und 40 ms.

2.3 Spontane Reaktionen der Fische auf elektrische Reize

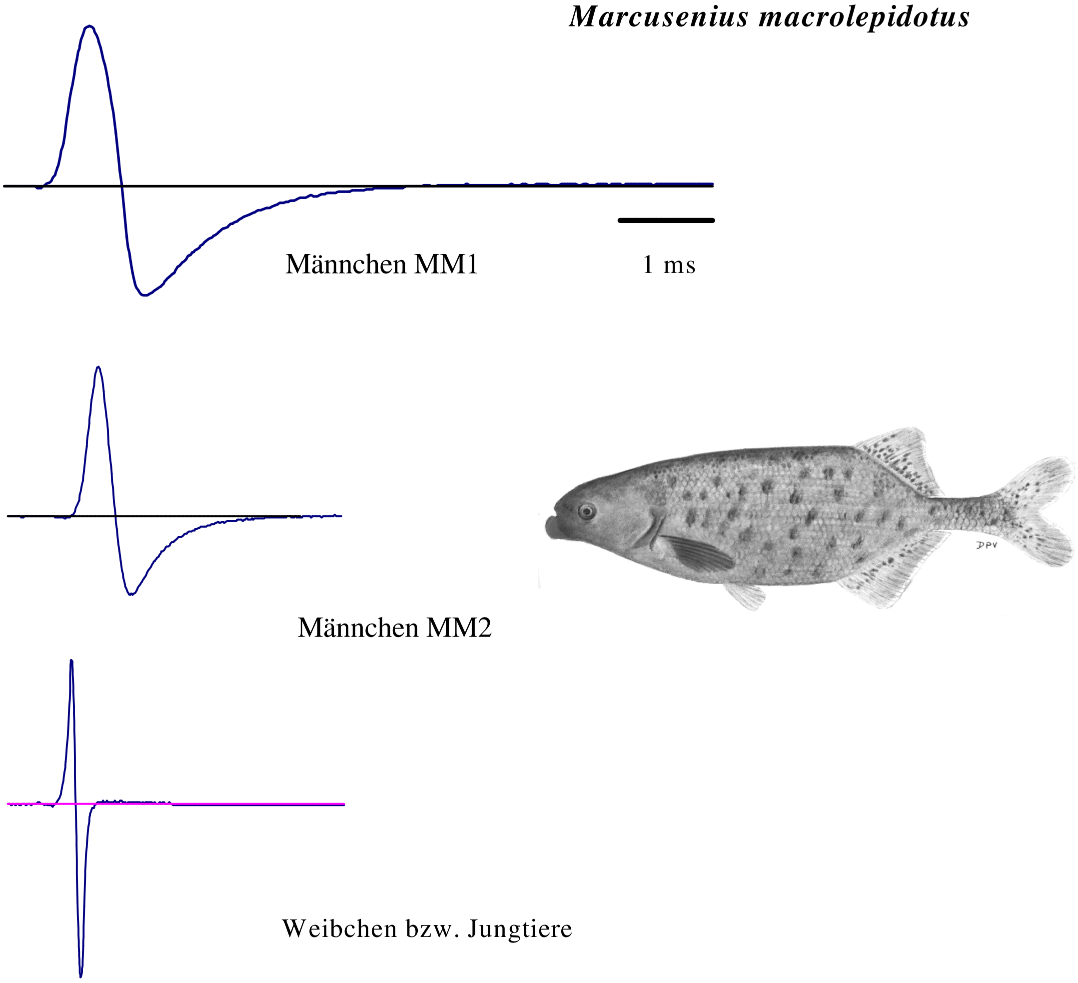
Spontane Reaktionen auf elektrische, pulsförmige Reize wurden an drei Wildfängen (*Clarias theodorae*) und vier nachgezüchteten Individuen (*Clarias gariepinus*) beobachtet. Es ist anzunehmen, daß die Wildfänge in Kontakt mit schwachelektrischen Fischen aufgewachsen sind. Die vier *Clarias gariepinus* aus Gefangenschaftszucht dagegen hatten nie Lebendfutter erhalten und waren nie in Kontakt mit Mormyriden bzw. deren Entladungen gewesen.

Drei bis sechs Wochen vor Versuchsbeginn waren die Fische einzeln in ein Versuchsaquarium (Versuchsbecken A oder B, siehe 2.1, Versuchsaufbau siehe Abb. 1) eingewöhnt worden. Es wurde die Reaktion der Fische auf monopolare Rechteckpulse (4 ms), die Entladung von *Marcusenius macrolepidotus*-♂ MM1 (lange Männchen-Entladung, 4,71 ms) und diejenige des ebenfalls im Oberen Sambesi vorkommenden Mormyriden *Mormyrus lacerda* getestet. *M. lacerda* ist der Mormyride mit der längsten bisher bekannten Entladungsdauer (Kramer 1996); der hier verwendete Puls hatte eine Dauer von 51 ms. Die Reize wurden mit drei verschiedenen Reizamplituden vorgespielt, die an der Ruheposition des Fisches gemessen wurden. Bezogen auf die höchste Feldstärke (0 dB) wurden auch um 10 bzw. 20 dB abgeschwächte Reize verwendet (siehe Tab. 2). Die Reize wurden bei jedem Versuch mit 3 Hz Wiederholrate über 2 min hinweg angeboten. Der erste Reiz, der einem Fisch vorgespielt wurde, war immer die Entladung des *M. macrolepidotus* - Männchens MM1 mit der niedrigsten Reizamplitude (-20 dB). Zwischen den Versuchen wurden Pausen von jeweils mindestens 10 Minuten eingelegt. Es wurde protokolliert, ob sich der Fisch während der Reizgabe inner- oder außerhalb der Röhre befand und welche Reaktionen er zeigte. Wenn der Fisch keine Reaktion auf die Reize zeigte, wurden die Versuche nach 18 Reizgaben abgebrochen, zeigte er am Anfang der Versuchsreihe eine Reaktion, wurde die Anzahl der Reizgaben auf 27 erhöht.

Tab. 2. Reizamplituden bei der Erfassung spontaner Reaktionen (in mV$_{S\text{-}S}$/cm, gemessen am Aufenthaltsort des Welses)

	Versuchsbecken A			Versuchsbecken B		
Reizamplitude	0 dB	-10 dB	-20 dB	0 dB	-10 dB	-20 dB
monopolare Rechteckpulse	1,05	0,33	0,10	0,95	0,30	0,10
M. macrolepidotus, MM1	1,77	0,56	0,18	1,60	0,51	0,16
M. lacerda	1,60	0,51	0,16	1,43	0,45	0,14

Marcusenius macrolepidotus



Petrocephalus catostoma

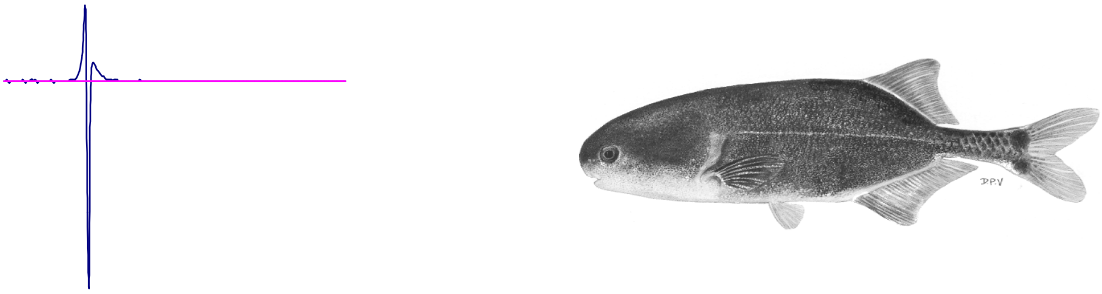
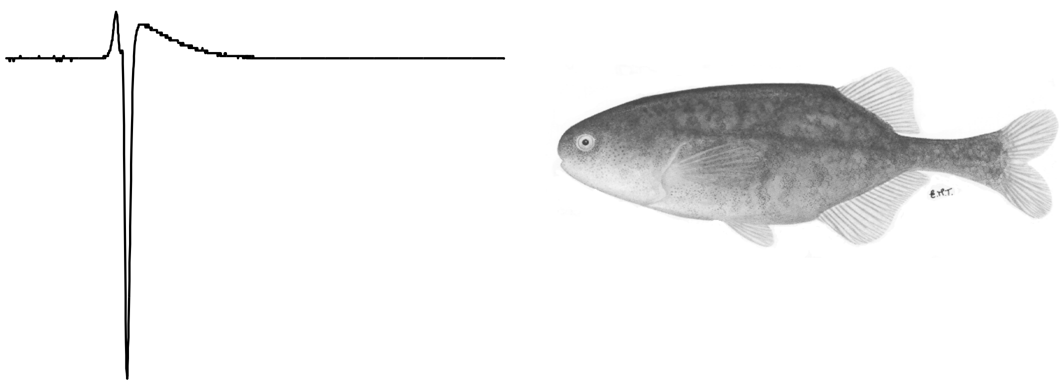
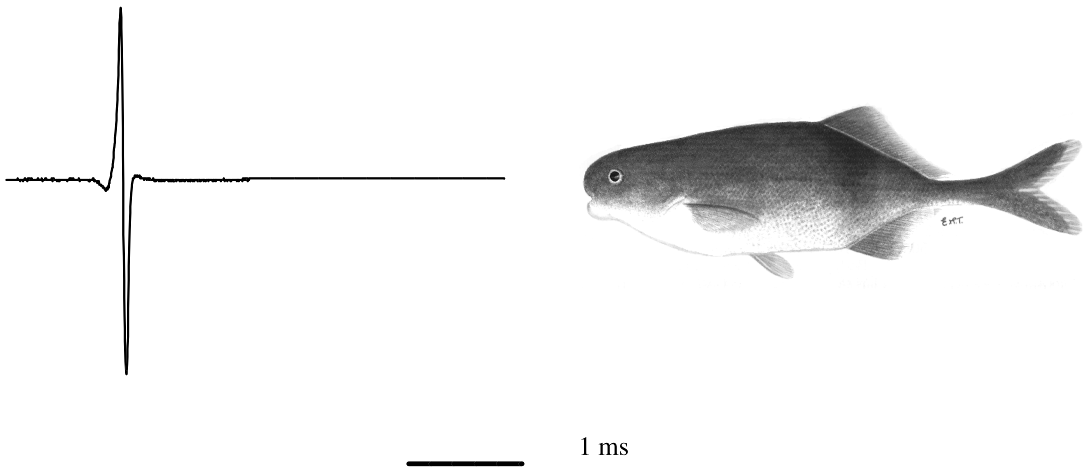


Abb. 2. Entladungen der Hauptbeutefische (Freilandaufzeichnungen, B. Kramer). Die elektrischen Entladungen von *M. macrolepidotus* sind sexualdimorph: Männchen haben bis zu 13mal so lange Entladungen wie Weibchen und Jungtiere. Ordinate, Spannung (Volt); Abszisse, Zeit (ms). Der Zeitbalken gilt für alle Entladungen auf diesem Blatt. Fischzeichnungen aus: Skelton 1993.

***Pollimyrus castelnaui*,** Sambesi-Variante

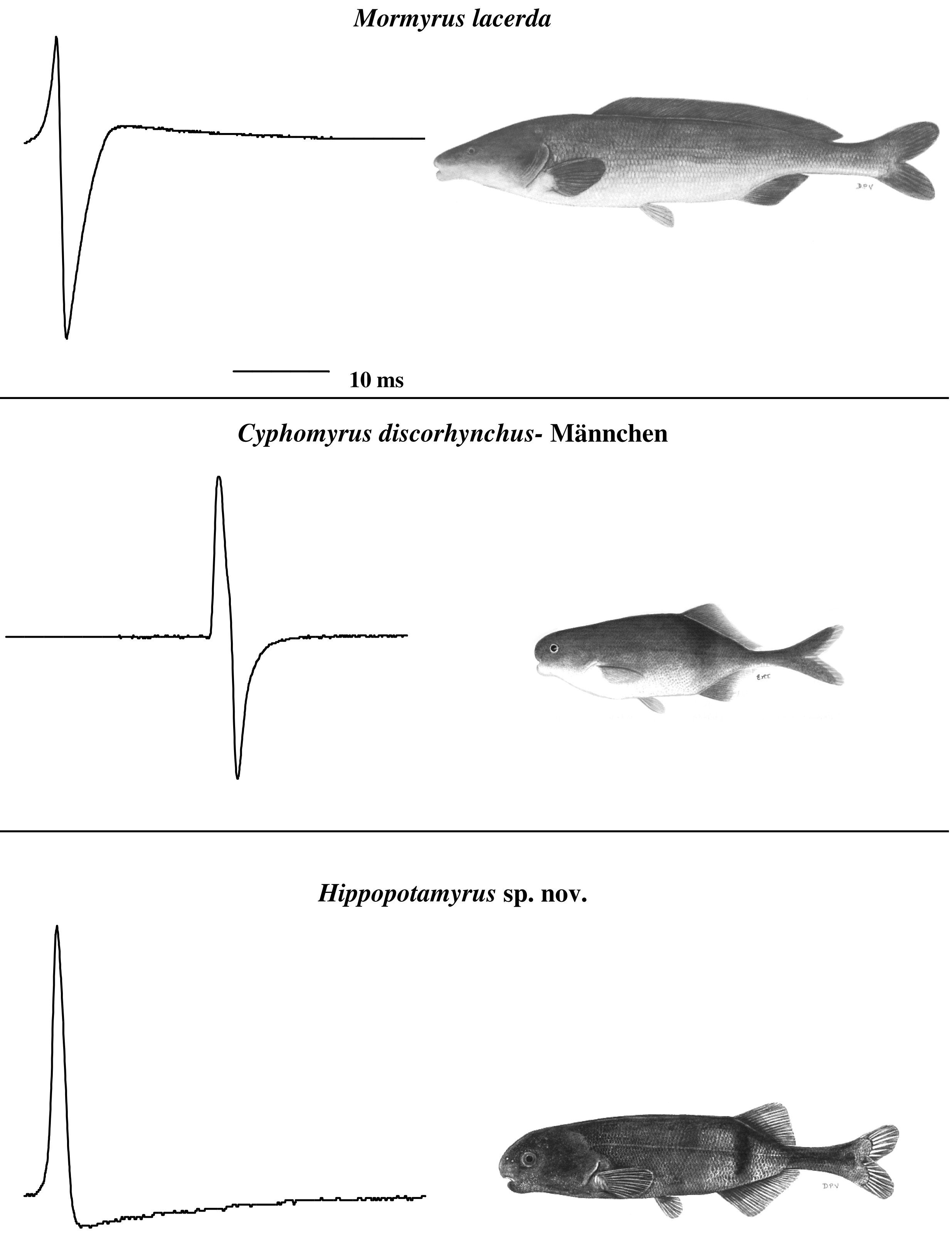


***Cyphomyrus discorhynchus*,** Weibchen



Hippopotamyrus ansorgii

Abb. 3. Entladungen von weiteren (siehe Abb. 2 und 4) sympatrisch mit *C. gariepinus* lebenden Mormyriden-Arten (Freilandaufzeichnungen, B. Kramer). Ordinate, Spannung (Volt); Abszisse, Zeit (ms). Der Zeitbalken gilt für alle Entladungen auf diesem Blatt. Fischzeichnungen aus: Skelton 1993.



Mormyrus lacerda

Cyphomyrus discorhynchus- Männchen

Hippopotamyrus sp. nov.

Abb. 4. Entladungen von weiteren (siehe Abb. 2 und 3) sympatrisch mit *C. gariepinus* lebenden Mormyriden-Arten (Freilandaufzeichnungen, B. Kramer). Ordinate, Spannung (Volt); Abszisse, Zeit (ms). Der Zeitbalken gilt für alle Entladungen auf diesem Blatt. Fischzeichnungen aus: Skelton 1993.

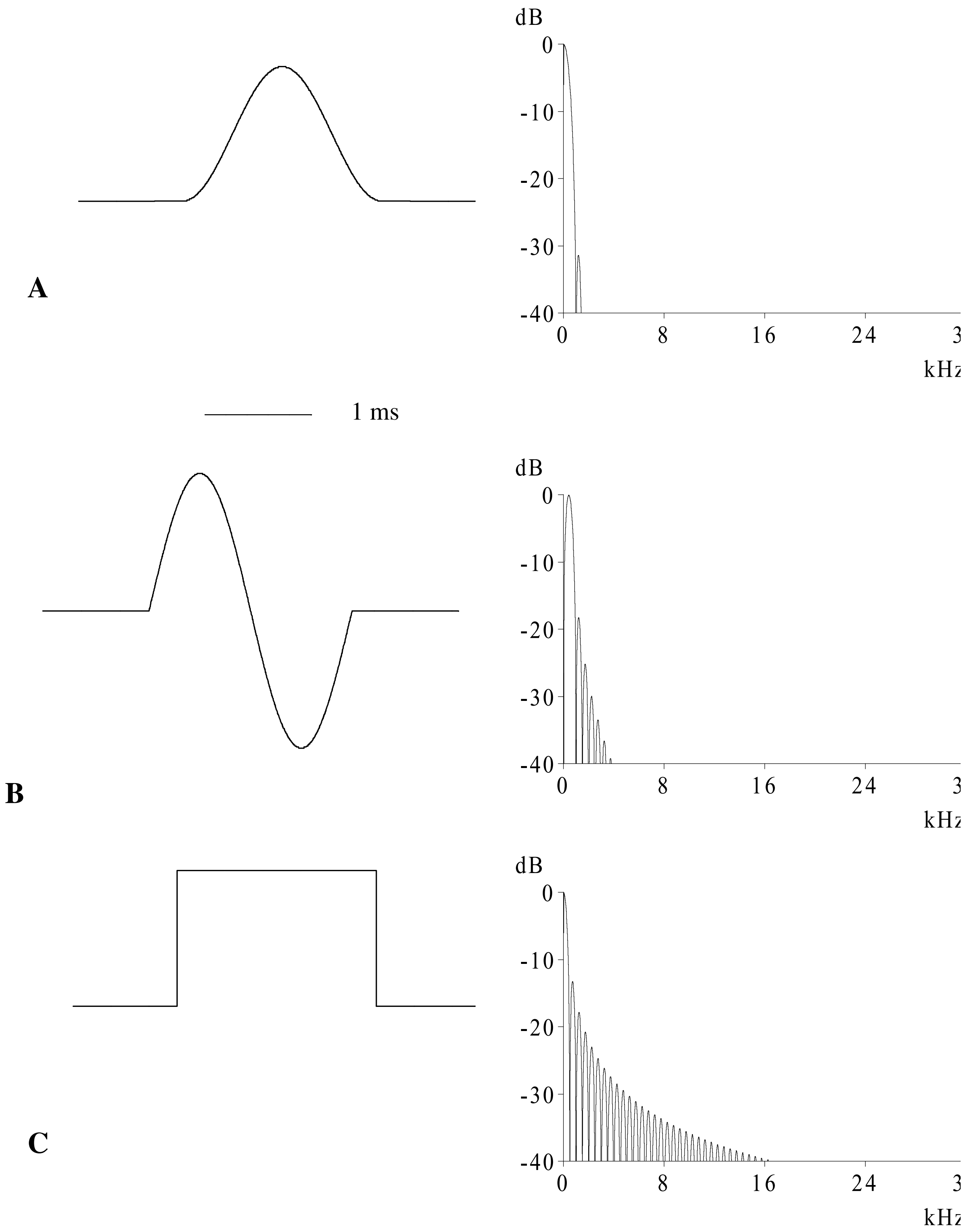


Abb. 5. Die drei zur Dressur verwendeten künstlichen Reizfunktionen (links) und ihre Amplitudenspektren (rechts); A, monopolarer Sinuspuls, B, bipolarer Sinuspuls, C, monopolarer Rechteckpuls. Alle Pulse haben eine Dauer von 2 ms bei einer Auflösung von 1000 Punkten. Ordinate, Spannung (Volt); Abszisse, Zeit (ms). Der Zeitbalken gilt für alle Entladungen auf diesem Blatt. Die Frequenz-Auflösung der Spektren beträgt 5,09 Hz.

2.4 Dressur

Bei der Dressur lernte das Versuchstier zunächst durch die Tür vom Ruhe- ins Futterabteil zu schwimmen, um sich dort eine *Chironomus*-Larve abzuholen und wieder in das Versteck zurückzukehren. Die Rückkehr in das Versteck mußte bei jedem Individuum anfänglich durch Erschrecken mit Luftblasen erzwungen werden. War der Wels mit diesen Fütterungsbedingungen vertraut, wurde ihm während jeder Futtergabe eine Serie von monopolaren Sinuspulsen von 4 ms Dauer und 3 Hz Wiederholrate vorgespielt, die ausgeschaltet wurden, sobald der Fisch seine Belohnung erreicht hatte. Nach 20 - 60 Wiederholungen hatten die Welse gelernt, auf den Reiz hin ins Futterabteil zu schwimmen und nach der Futteraufnahme wieder in die Tonröhre zurückzukehren.

Als Futterbelohnung dienten frisch aufgetaute rote Zuckmückenlarven (*Chironomus* sp.), wobei nur große, nicht beschädigte Exemplare verwendet wurden. Es wurden *Chironomus*-Larven und keine Fleischstückchen verwendet, um den Versuchsfisch nicht frühzeitig zu sättigen. Über dem Dipol hing ein Plastikkärtchen, an dem eine einzelne *Chironomus*-Larve befestigt werden konnte. Diese Art der Futtergabe erwies sich als zweckmäßig, da diese sehr großen, schnell schwimmenden Welse kleine Futterpartikel, die am Boden oder in einem Futterschälchen liegen, durch die erzeugte Wasserströmung verwirbeln würden. Für die Dressur ist es notwendig, daß der Fisch immer am gleichen Ort eine Belohnung vorfindet.

In dem mit Fliegengitter bespannten Rahmen war eine Tür eingearbeitet, die während der Versuche stets offen war. Um die Welse am Aufsuchen des Futterabteils ohne vorherige Reizgabe zu hindern, mußten nach erfolgreicher Konditionierung leichte Strafreize an der Tür zwischen Futter- und Ruheabteil gegeben werden. Bei eher ängstlichen Individuen wurde Luft durch ein gebogenes Glasrohr neben der Tür eingeblasen; hatte dies keine Wirkung, so wurde von Hand ein Metallstab vor der Tür hin und her bewegt, ohne jedoch die Fische damit zu berühren.

Eine undurchsichtige Plastikplane zwischen Aquarium und Versuchsleiter verhinderte, daß sich der Fisch statt am elektrischen Reiz an der Reizapparatur oder an Bewegungen des Experimentators orientieren konnte. Da es nicht zu vermeiden war, bestimmte Bewegungen im Sichtfeld des Fisches durchzuführen, wurden diese Handlungen normiert: Sofort nachdem der Fisch das Futterabteil verlassen hatte, wurde das Plastikkärtchen neu bestückt wieder ins Wasser gehängt. Die Hand, mit der die Bestrafung mit dem Metallstab durchgeführt wurde, blieb immer an derselben Stelle am Aquarienrand liegen. Zusätzlich wurden zur Kontrolle ca. 40-dB-unterschwellige Reize eingesetzt.

Für jeden Reizpulstyp wurde die Schwelle bestimmt, d.h. die niedrigste Feldstärke, bei der die Verhaltensantwort noch ausgelöst wurde. Die Intervalle zwischen den Reizwiederholungen lagen im Bereich zwischen 5 und 90 sec, um den Fisch nicht auf bestimmte Zeitintervalle zu dressieren. Die dazu verwendeten ganzzahligen Zufallszahlen wurden mit einem Turbo-Pascal-Programm (Borland) berechnet (Zufallsgenerator von Turbo-Pascal 6.0; H. Knüttel)

Schwamm der Fisch innerhalb von 5 s nach Reizbeginn aus der Ruheröhre zur Belohnung, wurde der Versuch als richtig beantwortet („go“) gewertet, wenn nicht, als falsch („no-go“). Gelegentliches Aufsuchen des Futterabteils ohne vorherige Reizgabe wurde bestraft, ging aber nicht in die Auswertung mit ein.

Die Schwellen wurden zuerst mit der „Treppen“-Methode („Stair-case“-Methode; Anderson et al. 1946; Rosenberger 1970) auf 10 dB genau bestimmt. Für die anschließende Einengung auf 1 dB genau wurde die Feldstärke um jeweils 1 dB erniedrigt, bis der Fisch zum ersten Mal nicht auf den Reiz reagierte. Daraufhin wurde die Reizamplitude wieder um 3 dB erhöht und anschließend schrittweise wieder um 1 dB erniedrigt, bis der Fisch wieder nicht mehr auf den Reiz reagierte. Die Erhöhung der Reizintensität um 3 dB war notwendig, um die Motivation des Fisches über einen langen Zeitraum zu erhalten. Um die unterschiedliche Aufmerksamkeit des Fisches während eines Versuchstages auszugleichen, wurden für die unterschiedlichen Kurvenformen randomisiert die Einzelschwellen bestimmt. Dazu wurden die einzelnen Kurvenformen numeriert und die Reihenfolge der Einzelschwellenbestimmungen durch eine Zufallsverteilung (Turbo-Pascal-Programm zur Erstellung von ganzzahligen Zufallszahlen von H. Knüttel) festgelegt.

Eine Einzelschwellenbestimmung umfaßte 30 Einzelreizgaben (= Pulsserien mit 3 Hz Wiederholrate von höchstens 60 s Dauer) und drei Kontrollreize, die sich nach der Schwellenbestimmung als 30 - 60 dB unterschwellig erwiesen. Die Schwellenintensität ($\mu V_{S\text{-}S}$/cm) wurde festgelegt als Mittelwert zwischen der Intensität, bei der der Fisch zu mehr als 75 % richtig antwortete und der Intensität 1 dB schwächer, bei der er zu weniger als 75 % richtig antwortete. Eine Schwelle wurde aus 10 Einzelschwellenbestimmungen gemittelt.

2.5 Messung der Feldstärken

Während der Versuchszeit wurde mehrere Male die elektrische Feldstärke der Reize an der Ruheposition des Fischkopfes gemessen. Diese lag bei allen Individuen ca. 2 cm außerhalb der Tonröhre, da die Versuchstiere hier bevorzugt mit dem Kopf lagen. Am Kopf ist die höchste Elektrorezeptoren-Dichte (Wachtel und Szamier 1969). Lagen die Fische bei schwellennahen Feldstärken ausnahmsweise mit dem Kopf innerhalb der Tonröhre, so reagierten sie nicht mehr auf die Reize, da durch die Tonröhre das Signal leicht abgeschwächt wird.

Tab. 3. Ausgangsfeldstärken der unterschiedlichen Reize in Versuchsbecken A und B

	Versuchsbecken A [mV_{S-S}/cm]	Versuchsbecken B [mV_{S-S}/cm]
bipolarer Sinuspuls	2,10	1,90
monopolarer Sinuspuls	1,05	0,95
monopolarer Rechteckpuls	1,05	0,95
M. macrolepidotus ♂, MM1	1,77	1,60
M. macrolepidotus ♂, MM2	1,60	1,44
M. lacerda	1,59	1,44
C. discorhynchus ♂	1,93	1,74
H. ansorgii	0,84	0,76
Hippopotamyrus sp. nov.	1,18	1,06

Ausgangsfeldstärke der Reizpulse (= nicht-abgeschwächtes Signal): 110 dB am Stufenschalter des Ausgangsverstärkers des DAMs bei einer programmierten Amplitude von 210 (Feineinstellung, mögliches Maximum: 255) ≙ 0 dB; Spitzen-Spitzen-Amplitude gemessen in 35 cm Abstand vom Dipol an der Ruheposition des Fisches (Mitte Tonröhre); Becken A: *C. gariepinus* II und IV, sowie *C. theodorae*, Becken B: *C. gariepinus* I und III.

Der Meßdipol bestand aus zwei parallel angeordneten, vertikal orientierten Stäbchen aus Glas-Kohlenstoff (Sigradur G-Elektroden der Firma HTW Hochtemperatur-Werkstoff GmbH) mit einem Durchmesser von 1 mm und einer Länge von 60 mm im Abstand von 10 mm in einer gemeinsamen Halterung (Plexiglasröhre, Länge: 400 mm). Bis auf die vordersten 5 mm waren die Stäbchen mit einem Wachsüberzug (Paraffin) isoliert. Die Potentialdifferenz wurde über einen Differenzverstärker mit fest einstellbarem Verstärkungsfaktor (10fach) vorverstärkt und am Oszilloskop (TDS 420, Tektronix) abgelesen. Aus den Meßwerten für die nicht abgeschwächten Reize (siehe Tab. 3) wurden die Feldstärken der abgeschwächten Reize berechnet. Die Abschwächung des DAM war vorher auf ihre Linearität überprüft worden. Alle Amplitudenangaben sind Spitzen-Spitzen-Amplituden [V_{S-S}/cm] bzw. bei monopolaren Pulsen Spitzen-Amplituden [V_S/cm].

2.6 Entladungsamplituden bei Mormyriden

Da die Ausgangamplitude eines Signals einen großen Einfluß auf die Reichweite hat, wurden die Entladungsamplituden des Hauptbeutefisches *M. macrolepidotus* gemessen (als Feldstärke [$mV_{S\text{-}S}$/cm]). Hierzu wurden 13 Individuen der Art *M. macrolepidotus* verwendet, die von B. Kramer im März 1996 im Sabie-Fluß (Kruger-Nationalpark, Südafrika), sowie 7 Individuen, die von H. van der Bank im Februar 1997 im Krokodilfluß (Südgrenze des Kruger-Nationalparks) gefangen worden waren. Sabie- und Krokodilfluß gehören demselben Flußsystem (Incomati) an. Alle Individuen waren kurz nach dem Fang per Flugzeug lebend nach Regensburg transportiert worden. Von den aus dem Sabie-Fluß gefangenen 13 Individuen wurden alle verwendet (siehe auch Diplomarbeit S. Lang; die verwendeten Fischnummern S1 - S13 entsprechen den Nummern 1 - 13 in dieser Arbeit, siehe auch Tab. 10). Von den Tieren aus dem Krokodilfluß wurden 7 große, adulte Männchen ausgewählt (die Fischnummern C1 - C29 entsprechen denjenigen in Kramer et al. in Vorbereitung; siehe auch Tab. 10). Zusätzlich wurden die Entladungsamplituden von *Petrocephalus catostoma, Cyphomyrus discorhynchus* und *Hippopotamyrus* sp. nov. vermessen. Diese Tiere waren von H. van der Bank 1994 im Oberen Sambesi (Namibia, Katima Mulilo) gefangen und ebenfalls lebend nach Regensburg geschickt worden (die verwendeten Fischnummern entsprechen denjenigen der Dissertation A. Scheffel).

Die Messungen wurden bei konstantem Wasserspiegel (40 cm), konstanter Leitfähigkeit (100 ± 1 µS/cm) und konstanter Temperatur (26 ± 1 °C) durchgeführt. Die lokale Amplitude der Entladungen wurde mit einem Meßelektrodenpaar (1-cm-Dipol aus Glaskohlenstoff, siehe 2.5) über einen Vorverstärker (Bau: D. Weymann, Elektronik-Werkstatt Universität Regensburg, fester Verstärkungsfaktor 100fach, Bandpaßfilter: 1 Hz - 100 kHz) auf einem Oszilloskop (TDS 420, Tektronix) gemessen. Da plötzliche Änderungen der Wasserleitfähigkeit die Kurvenform der Entladungen stark verändern können (Bratton und Kramer 1988; Kramer und Kuhn 1993), wurde darauf geachtet, die Fische lange genug einzugewöhnen. Da die Versuchstiere schon zuvor wenigstens zwei Wochen in Wasser der Leitfähigkeit 100 µS/cm gehältert worden waren, wurde schon 2 Stunden nach Umsetzen in das Meßbecken mit den Messungen begonnen.

Zur Feldstärkemessung wurden die Tiere einzeln in eine Tonröhre (Innendurchmesser für Tiere unter 17 cm: 4 cm, für größere Tiere: 8 cm) gesperrt, die mit Plastikgaze verschlossen wurde. Die gut gewässerte Tonröhre hatte nur einen schwachen Einfluß auf die Ausbreitung des elektrischen Feldes im Wasser: Das Signal wurde in Querrichtung um nur 0,2 dB abgeschwächt. Die Röhre wurde auf einem 25 cm hohen Plexiglassockel, 30 cm von der schmalen Seite des Aquariums (210 cm × 60 cm × 50 cm) entfernt parallel zu dieser aufgestellt (siehe Abb. 6). Das Meßelektrodenpaar war lateral und parallel zum Fisch in gleicher Höhe über dem Boden ausgerichtet (siehe Abb. 6 und Abb. 7, A). Zusätzlich wurden Messungen mit einer caudalen Anordnung in Körperlängsachse des Fisches gewählt (siehe Abb. 7, B).

Mit einer Lampe wurde der Fisch in seiner Röhre beleuchtet. Dadurch wurden die von Natur aus nachtaktiven Tiere ruhiger und blieben konstant an einer Stelle. Der Abstand zwischen Fisch und Elektroden wurde von 10 cm bis 70 cm in 5-cm-Intervallen variiert. Die Schiene mit dem Meßdipol wurde am Aquarienrand verschoben. Dort konnte an einer Meßlatte die Entfernung vom Fisch ohne Parallaxenfehler eingestellt werden. Bei jedem Abstand wurde durch Verschieben des Meßdipols auf einer Schiene parallel zum Fisch der Ort aufgesucht, an dem sich die maximale Feldstärke einstellte. Dies war notwendig, da bei der unvorhersagbaren Abweichung der Nullinie von der idealen Senkrechten zur Längsachse des Fisches die Feldstärke sehr stark vom Ort der Messung abhängig ist (siehe Abb. 7, A). Aus diesem Grunde mußte der Meßdipol auch an Ort und Stelle rotiert werden bis die maximale Feldstärke gefunden war. Bei jedem Fisch wurden 4 Meßreihen mit je vier Einzelmessungen durchgeführt und die Werte gemittelt.

2.7 Abhängigkeit der Entladungsamplitude von der Wasserleitfähigkeit

Bei drei Individuen mit unterschiedlichen Entladungsamplituden wurden bei den Leitfähigkeiten 50 µS/cm, 75 µS/cm, 100 µS/cm, 125 µS/cm und 150 µS/cm die Entladungsfeldstärken in verschiedenen Abständen vom Tier gemessen. Dieser Wasserleitfähigkeitsbereich entspricht dem im Oberen Sambesi und Sabie-Fluß gefundenen (Kramer, persönl. Mitteilung). Die Leitfähigkeitsänderungen wurden immer beginnend bei 50 µS/cm zur höheren Leitfähigkeit durchgeführt. Da die Änderung der Wasserleitfähigkeit die Kurvenform verändern kann (Bratton und Kramer 1988; Kramer und Kuhn 1993), wurden alle Messungen erst zwei Tage nach Leitfähigkeitsänderung durchgeführt. Die Messungen erfolgten wie in 2.6 beschrieben.

Mit dem Computerprogramm PRISM 2.01 (Graphpad Software, Inc; San Diego) konnte mittels Regressionsgeraden durch die in 5-cm-Intervallen gemessenen Entladungsamplituden die maximale Detektionsdistanz bei der jeweiligen Schwelle des Welses berechnet werden. Diese Art der Ermittlung der Detektionsdistanz erwies sich aufgrund der zahlreichen beteiligten Parameter als am effektivsten.

2.8 Fourier - Amplitudenspektren

Von allen für die Reizversuche verwendeten Einzelpulsen, sowohl den Fisch-Entladungen als auch den künstlichen Reizen, wurden Fourier-Amplituden-Spektren mit der Fast-Fourier-Transformation des Signalanalyseprogrammes FAMOS 3.0 (IMC, Berlin) erstellt. Die Transformationen wurden von den in Zahlenfolgen umgewandelten Dateien, die an das DAM gesendet werden konnten, erstellt. Diese Dateien konnten verwendet werden, da sich die Kurvenform im Wasser nicht veränderte (siehe Abb. 8). Vor der Transformation wurde, ebenfalls in FAMOS, die Abtastrate der Kurven um den Faktor 6 reduziert sowie die Datei durch Ergänzen mit Nullwerten auf eine maximale Größe von 2^{14} Punkte vergrößert und die Kurven in der Mitte der Datei angeordnet. Die Fourier-Analysen wurden ohne Filterung („Fenster“) durchgeführt. Die Spektren wurden mit einer Frequenz-Auflösung von 5,09 Hz durchgeführt. Die Fourier-Amplitudenspektren der Fisch-Entladungen sind in Abb. 13a - d abgebildet, die der künstlichen Reize in Abb. 5.

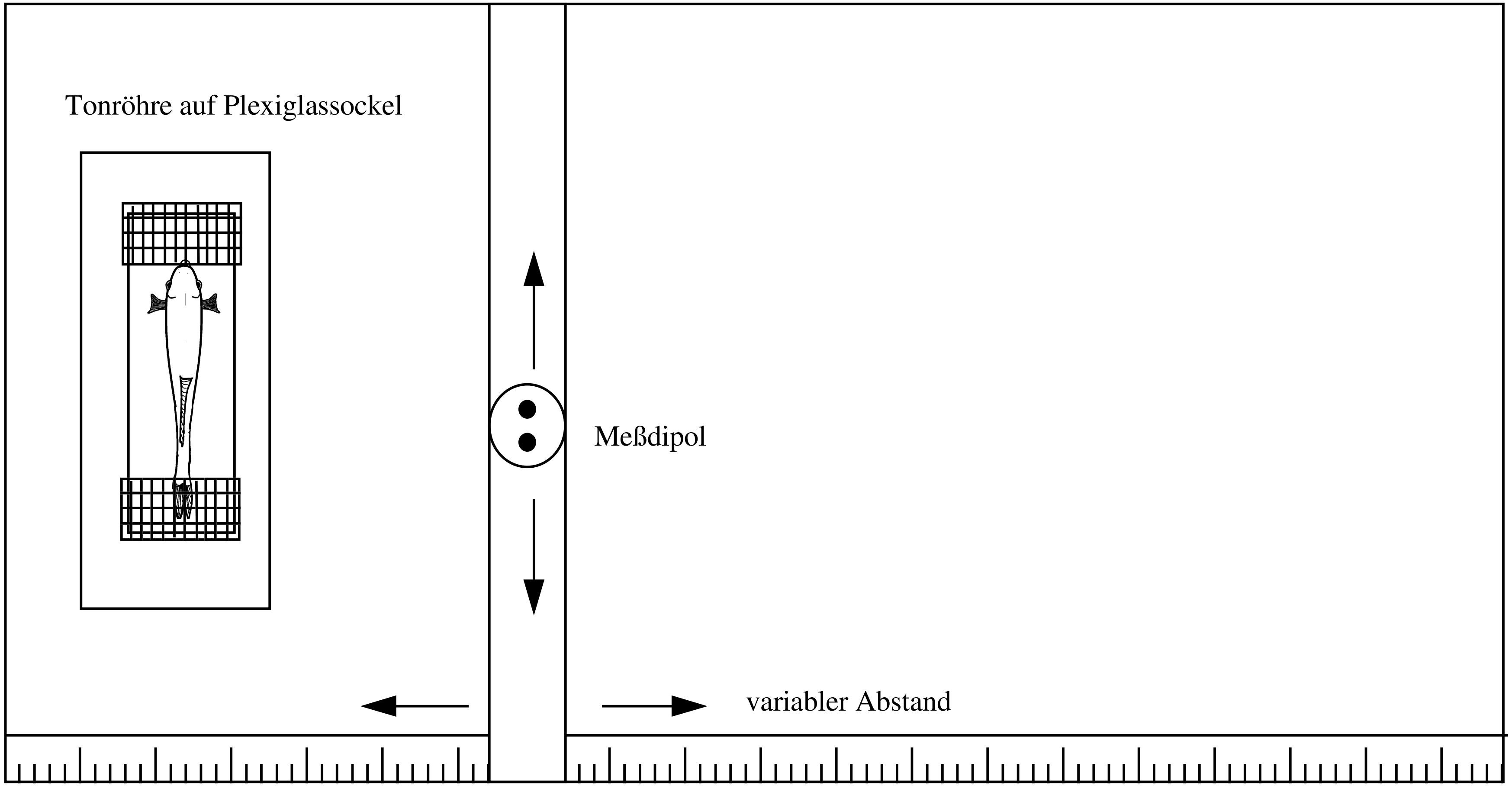


Abb. 6. Versuchsaufbau für die Feldstärkemessungen der elektrischen Entladungen der Mormyriden, schematisch. Meßanordnung A (siehe auch Abb. 7, A): lateral und parallel zum Fisch. Der Abstand zwischen Fisch und Elektrode wurde von 10 cm bis 70 cm in 5 cm Intervallen variiert. Der 1-cm-Meßdipol kann in seiner Schiene parallel zum Fisch verschoben, sowie ein variabler Abstand auf einer Meßlatte eingestellt werden. Der Fisch befindet sich in einer mit Plastikgaze verschlossenen Tonröhre.

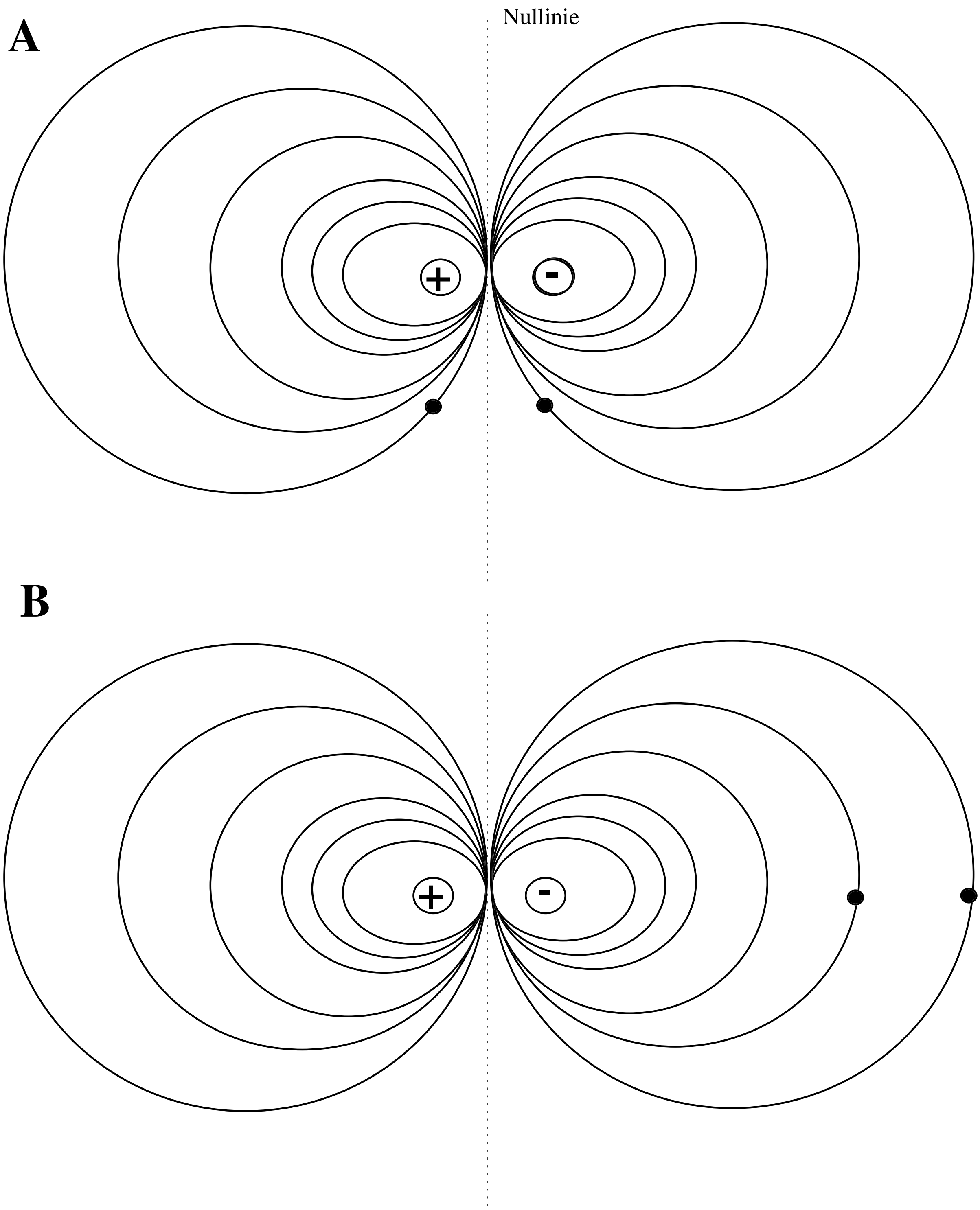


Abb. 7. Meßanordnung A: 1-cm-Dipol lateral und parallel zum Fisch; Meßanordnung B: 1-cm-Dipol caudal in Körperlängsachse des Fisches. Das elektrische Organ ist als Dipol (+/-), die Meßelektroden als schwarze Punkte und das elektrische Feld schematisch als Isaopotentiallinien dargestellt.

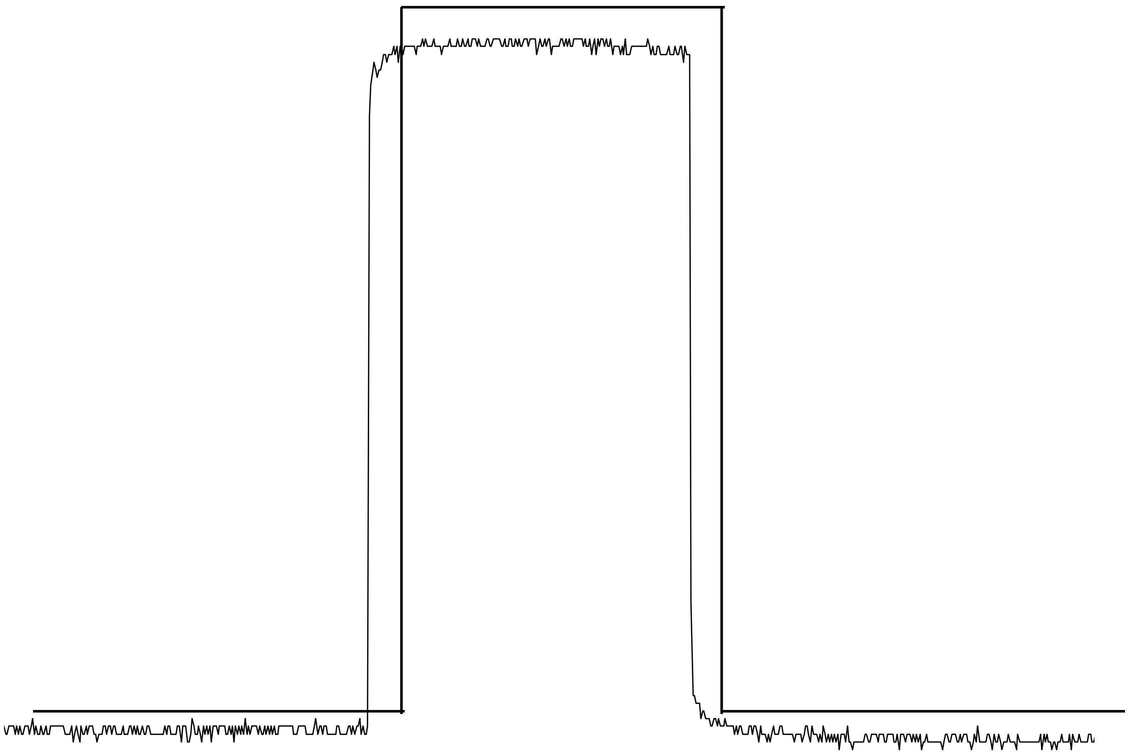


Abb. 8. Vergleich der Signale im Wasser im Abstand von 35 cm zum Dipol mit dem Ausgangssignal des DAMs. Die Kurvenformen sind zur besseren graphischen Darstellung verschoben. Zur Demonstration der guten Übertragungseigenschaften, insbesondere des gewählten Elektrodenmaterials, wurde ein monopolarer Rechteckpuls mit der längsten in der vorliegenden Arbeit verwendeten Dauer (4 ms) gewählt, da hier Verzerrungen am deutlichsten sichtbar werden.

3 Ergebnisse

3.1 Spontane Reaktionen von undressierten Welsen auf elektrische Reize und Dressur

Um herauszufinden, welche Verhaltensantworten durch elektrische Reizpulse auch bei nicht dressierten Welsen ausgelöst werden können, wurden die spontanen Reaktionen der Tiere auf die ersten 18 bzw. 27 Reizgaben (siehe 2.3) vor der eigentlichen Konditionierung beobachtet. Nach einer Eingewöhnungszeit von ca. 6 Wochen bewegten sich die Fische auch untertags frei im Aquarium. Obwohl sie sich bei Tag vorzugsweise in der Tonröhre aufhielten, suchten sie hin und wieder beide Abteile des Aquariums (Abb. 1) nach Futter ab. Die Reaktionen auf die ersten elektrischen Reize (0-14) hingen bei den meisten Fischen von ihrem Aufenthaltsort ab: In ihrem Versteck reagierten die meisten Fische nicht auf das Einschalten eines elektrischen Reizes (fünf von sechs), keiner suchte den aktiven Dipol auf. Außerhalb des Verstecks reagierten die nachgezüchteten Fische mit Flucht in das Versteck (drei von vier) oder änderten ihr Verhalten nicht. Nur einer der Wildfänge schwamm bei Reizgabe außerhalb seiner Ruheröhre gezielt zum Dipol hin und biß in eine Kohleelektrode. Die zwei anderen Wildfänge reagierten anfänglich entweder nicht oder flüchteten in das Versteck. Jedoch biß einer der Wildfänge während der Dressurversuche kurz nach erfolgreicher Konditionierung bei drei Reizgaben ebenfalls in eine der Elektroden, bevor er nach der Belohnung suchte.

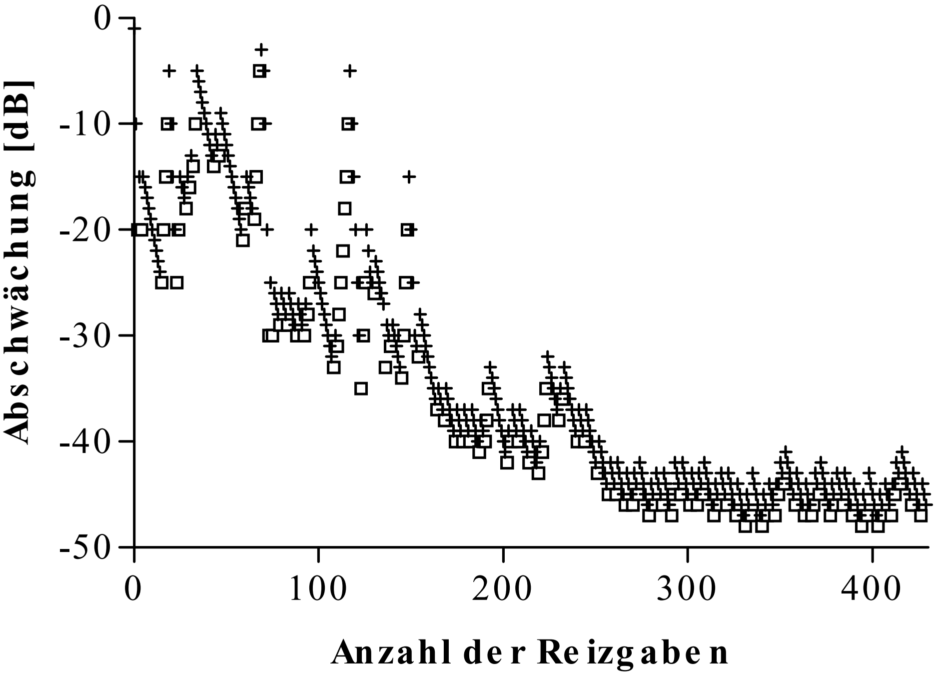
Unterschiedliches Verhalten in Abhängigkeit von der Kurvenform des Reizes, auch auf die in der Natur nicht vorkommenden Rechteckpulse, konnte bei keinem der Welse beobachtet werden. Jedoch war das Fluchtverhalten bei Reizen mit größerer Amplitude stärker ausgeprägt. Nach 10 bis 20 Reizgaben hatten sich die meisten Tiere an die elektrischen Reize gewöhnt und reagierten nicht mehr darauf (siehe Tab. 4). In den nachfolgenden Dressurexperimenten wurden alle in dem vorliegenden Versuchsteil verwendeten Reize (siehe Tab. 2) als überschwellig bestimmt. Bei den nicht zur Dressur verwendeten Individuen („Wildfang 1“ und „Wildfang 2“) konnte dies zwar nicht überprüft werden, jedoch sind die Schwankungen der elektrosensorischen Schwellen zwischen allen dressierten Individuen nicht sehr groß, so daß vermutlich auch bei diesen zwei Individuen alle Reize überschwellig waren.

Tab. 4. Spontanverhalten von nachgezüchteten Fischen und Wildfängen auf elektrische Reize

	Wels in Röhre	Wels außerhalb Röhre
Wildfang 1	unruhiges Vor- und Zurückschwimmen; *N* = 2 (18)	Angriff des Dipols und Biß in Elektroden; *N* = 2 (18)
Wildfang 2	keine Reaktion *N* = 0 (18)	keine Reaktion, allerdings bei Dressur Biß in Elektroden; *N*= 0 (18)
Wildfang 3	keine Reaktion *N* = 0 (18)	Flucht in die Röhre *N* = 8 (27)
C. gariepinus 1	keine Reaktion *N* = 0 (18)	Flucht in die Röhre *N* = 4 (27)
C. gariepinus 2	keine Reaktion *N* = 0 (18)	keine Reaktion *N* = 0 (18)
C. gariepinus 3	keine Reaktion *N* = 0 (18)	Flucht in die Röhre *N* = 14 (27)
C. gariepinus 4	keine Reaktion *N* = 0 (18)	langsame Flucht in die Röhre *N* = 3 (18)

Wiederholrate der elektrischen Reizpulse (siehe 2.3): 3 Hz; Amplitude der Reize: 2,1 $mV_{S\text{-}S}$/cm = 0 dB, sowie -10 dB und -20 dB; alle Wildfänge sind *Clarias theodorae* aus Kenia. In den nachfolgenden Dressurexperimenten wurden alle verwendeten Reize als überschwellig bestimmt. Unterschieden werden die Ausgangssituationen „Wels in seiner Wohnröhre“ oder „Wels außerhalb seiner Wohnröhre“. *N* ist die Anzahl der beobachteten Reaktionen, in Klammern angegeben ist die Gesamtzahl der Reizgaben.

Alle verwendeten Welse ließen sich auf elektrische Reizpulse (monopolare Sinuseinzelpulse, 4 ms Dauer, 3 Hz Wiederholrate) dressieren. Für Signale mit anderer Pulskurvenform war keine zusätzliche Dressur notwendig. Nach der erfolgreichen Konditionierung auf stark überschwellige elektrische Reize waren jedoch etwa 300 - 400 Reizgaben mit zunehmend schwächerer Amplitude („Staircase“-Methode, siehe 2.4) notwendig, um die Fische an niedrigere Reizintensitäten zu gewöhnen. Schließlich wurde eine konstante, niedrige Reizintensität (± 2 dB) erreicht, unterhalb derer die Fische nicht mehr auf den Reiz reagierten. Danach konnten die Einzelschwellen für verschiedene Reizpulse (siehe 2.2) mit nur noch 30 Reizgaben, die sehr nahe an der Schwelle lagen, sowie drei stark unterschwelligen Kontrollreizen, bestimmt werden (Lernkurven siehe Abb. 9). Die Notwendigkeit dieser relativ langen „Vorversuchszeit“ war vermutlich auf Ängstlichkeit der Fische durch die erforderlichen Strafreize zurückzuführen. Allerdings mußten auch bei einem erfahrenen Tier zu Beginn jedes Versuchstages ca. 20 - 50 Reize mit höherer Reizintensität gegeben werden, bis der Fisch wieder gut bei schwellennahen Reizen mitarbeitete. Die Schwellenwerte zeigten keine Abhängigkeit von der Motivation des Tieres und hingen nicht von der Anzahl der Reizgaben an einem Tag ab, denn das Tier zeigte entweder das erwartete Antwortverhalten oder verweigerte die Mitarbeit ganz, z.B. wenn es am Ende eines Versuchstages satt war oder durch Geräusche oder Erschütterungen erschreckt worden war. Die Kontrollreize konnten erst nach der ersten Einzelschwellenbestimmung für die jeweilige Pulskurvenform 40-dB-unterschwellig gewählt werden.



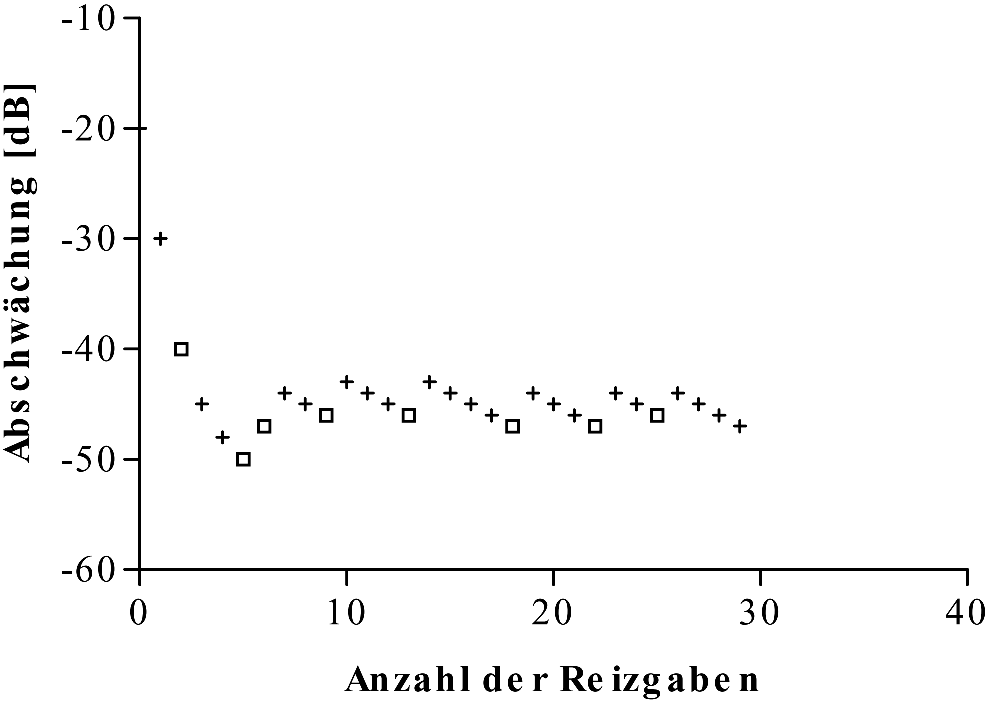


Abb. 9. Verlauf einer Einzelschwellenbestimmung bei einem dressierten Tier (Lernkurve); oben, noch unerfahrenes, aber bereits konditioniertes Tier; unten, dasselbe Tier nach etwa 400 Reizgaben; +, Fisch schwimmt auf elektrischen Reiz zum Dipol („go“); • , Keine Reaktion bei Reizgabe („no-go“). Nach etwa 300 - 400 Reizgaben (oben) war eine Schwellenbestimmung mit 30 Reizgaben (unten) möglich. Ordinate, Reizintensität in dB bezogen auf die maximalen Feldstärke (2,1 mV_{S-S}/cm); Abszisse, Anzahl der Reizgaben.

3.2 Elektrosensorische Schwellen von *C. gariepinus* auf elektrische Reizpulse

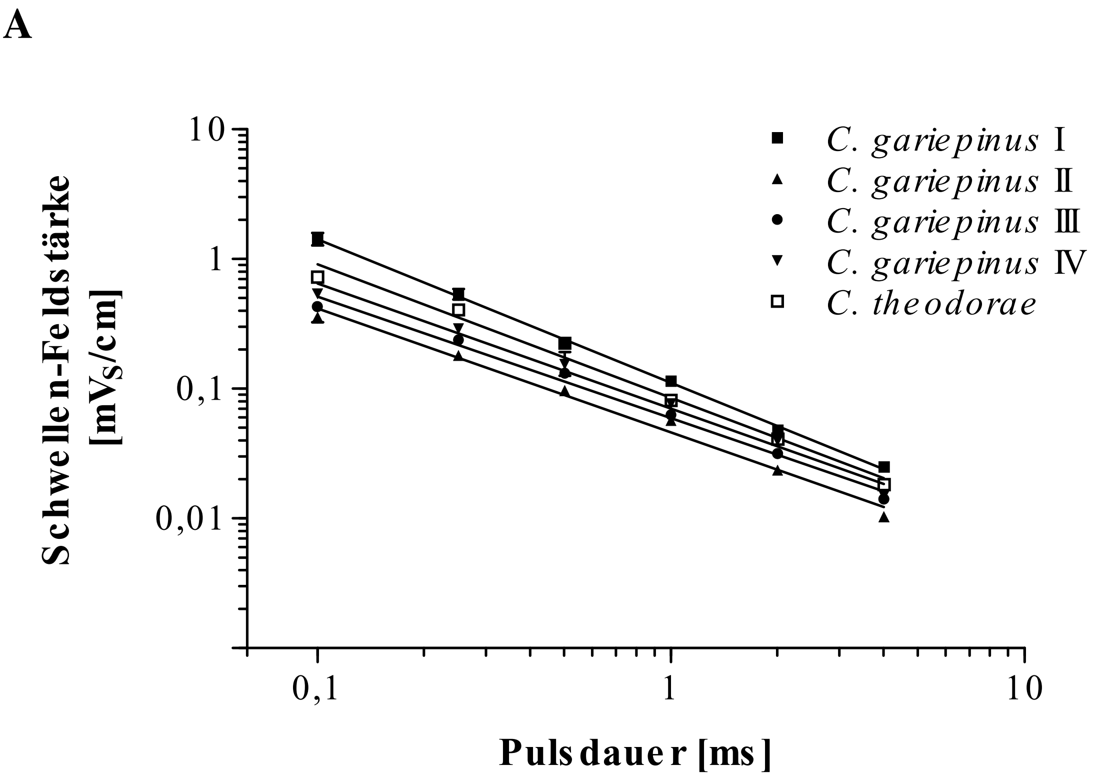
3.2.1 Schwellen für künstliche Reizpulse

Für Rechteck- und Sinuspulse waren die Welse umso empfindlicher, je länger diese andauerten. In dem untersuchten Bereich von 0,1 ms bis 4,0 ms bestand bei doppelt-logarithmischer Auftragung zwischen Pulsdauer und Schwelle ein linearer Zusammenhang: Die Schwelle fiel mit steigender Pulsdauer ab (siehe Abb. 10a, Abb. 10b, Abb. 11). Bei allen drei Pulstypen war die Steigung der Regressionsgerade signifikant unterschiedlich von Null ($P* < 0{,}001$; siehe Tab. 5) und die Abweichung vom linearen Zusammenhang war nicht signifikant (Vorzeichentest (Runs-Test), $P** > 0{,}4$; siehe Tab. 5). Bei einer konstanten Wasserleitfähigkeit von 100 µS/cm war bei beiden monopolaren Pulstypen bei doppelt-logarithmischer Auftragung die Steigung der Regressionsgerade nahe -1; sie betrug durchschnittlich -0,970 ± SA 0,049 (Schnittpunkt mit Y-Achse: -1,557 ± SA 0,051) für monopolare Rechteckpulse und -0,991 ± SA 0,079 (Schnittpunkt mit Y-Achse: -1,163 ± SA 0,160) für monopolare Sinuspulse (siehe Tab. 5, Mittelwerte über vier Individuen mit je 10 Einzelwerten: $\overline{x}$ ± SA).

Aufgrund der geringen Empfindlichkeit im Vergleich zu monopolaren Pulsen wurden für bipolare Sinuspulse auch noch Reizpulse mit längerer Dauer verwendet. Auch bei bipolaren Pulsen ergab sich für die Abhängigkeit der elektrosensorischen Schwellen von der Pulsdauer bei doppelt-logarithmischer Auftragung eine lineare Korrelation, die Steigung der Regressionsgerade war jedoch doppelt so groß wie bei monopolaren Pulsen; sie betrug -2,180 ± SA 0,1689.

Für monopolare Sinuspulse lagen die Schwellen höher als für monopolare Rechteckpulse gleicher Pulsdauer (siehe Abb. 11). Monopolare Sinuspulse gleicher Spitzen-Amplitude weisen gegenüber monopolaren Rechteckpulsen auch einen geringeren Energiebetrag auf, der sich wie 3 : 8 verhält. Die Schwellen für monopolare Pulse lagen bei gleicher Pulsdauer deutlich unter denen für bipolare (siehe Abb. 11). So wurden beispielsweise bei einer Reizamplitude von 1,05 $mV_{S\text{-}S}$/cm noch monopolare Rechteck- und Sinuspulse von nur 0,1 ms detektiert; bipolare Sinuspulse konnten trotz der doppelten Ausgangsamplitude von 2,1 $mV_{S\text{-}S}$/cm erst ab einer Dauer von 2,0 ms detektiert werden (stärkere Amplituden konnten bei einem Abstand von 35 cm zwischen Dipol und Ruheplatz des Fisches mit der verwendeten Reizapparatur nicht erzeugt werden). Auch in diesem Falle sind die schlechter wahrgenommenen Pulse energieärmer: Monopolare Rechteck- und monopolare Sinuspulse (siehe Abb. 5) besitzen bei gleicher Spitzen-Spitzen-Amplitude mehr Energie im Verhältnis von 1/8 : 3/8 : 1 (bipolarer Sinuspuls : monopolarer Sinuspuls : monopolarer Rechteckpuls, siehe auch Postner und Kramer 1995). Zudem stellen die monopolaren Pulse im Gegensatz zu bipolaren Sinuspulsen gepulste Gleichspannung dar. Bezogen auf die gemessene Schwelle für monopolare Sinuspulse liegt der aus dem Gesamtenergiegehalt berechnete Schwellen-Erwartungswert für monopolare Rechteckpulse 2,39 ± 0,81 dB unter dem im Verhaltensexperiment gefundenen (Mittelwert über vier Individuen mit je 6 Einzelwerten). Die Fische sind für Rechteckpulse weniger empfindlich als erwartet. Diese Abweichung vom Energieverhältnis 3/8:1 zwischen monopolaren Sinus- und Rechteckpulsen ist auf die Niederfrequenzabstimmung der ampullären Elektrorezeptoren zurückzuführen: Gegenüber monopolaren Sinuspulsen haben monopolare Rechteckpulse einen erheblich größeren Anteil der Energie im Hochfrequenten (siehe Abb. 5), der von den Welsen nicht wahrgenommen werden kann.

Für die Welse ist vor allem der Frequenzbereich bis 30 Hz wichtig, da hier die Schwellen nicht mehr als 20 dB über der niedrigsten Schwelle dieser Tiere liegen (siehe Abstimmkurven Peters und Bretschneider 1981). Trägt man die elektrosensorischen Schwellen für die monopolaren Reizpulse gegen das Integral der Fourierspektren für diese Pulse bis 30 Hz auf, kommen die Schwellenkurven sowohl für monopolare Rechteck- und Sinuspulse als auch für bipolare Sinuspulse zur Deckung (siehe Abb. 12 im Vergleich zu Abb. 11). Nicht die Kurvenform, sondern der Energiegehalt im Niederfrequenten ist für die Schwelle von *C. gariepinus* entscheidend, jedoch wird dieser von der Kurvenform beeinflußt.



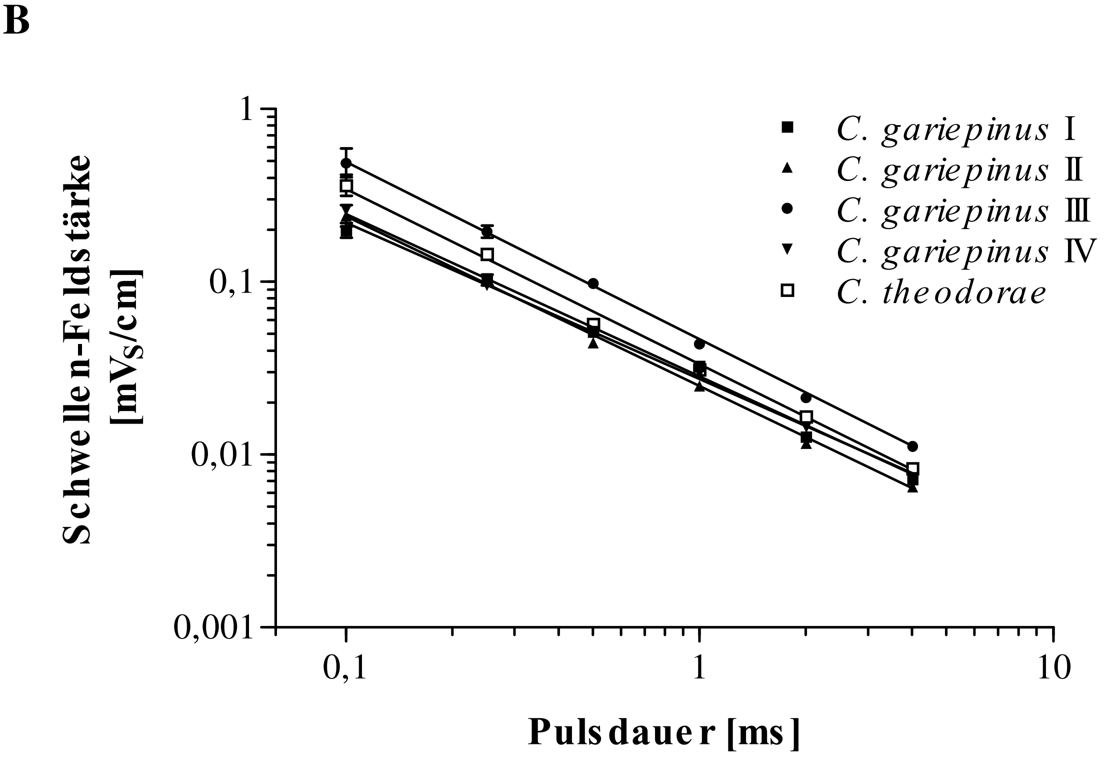


Abb. 10a und b. Elektrosensorische Schwellen von vier *C. gariepinus* (Nachzucht) und einem *C. theodorae* (Wildfang) für monopolare Sinuspulse (A) und monopolare Rechteckpulse (B) in Abhängigkeit von der Pulsdauer (doppelt-logarithmische Auftragung). Pulskurvenformen siehe Abb. 5. Alle Schwellen sind Mittelwerte $\overline{x} \pm SA$ [mV$_S$/cm] und $N = 10$. Standardabweichungen konnten nicht dargestellt werden, wenn sie kleiner als die Symbole für die Mittelwerte waren.

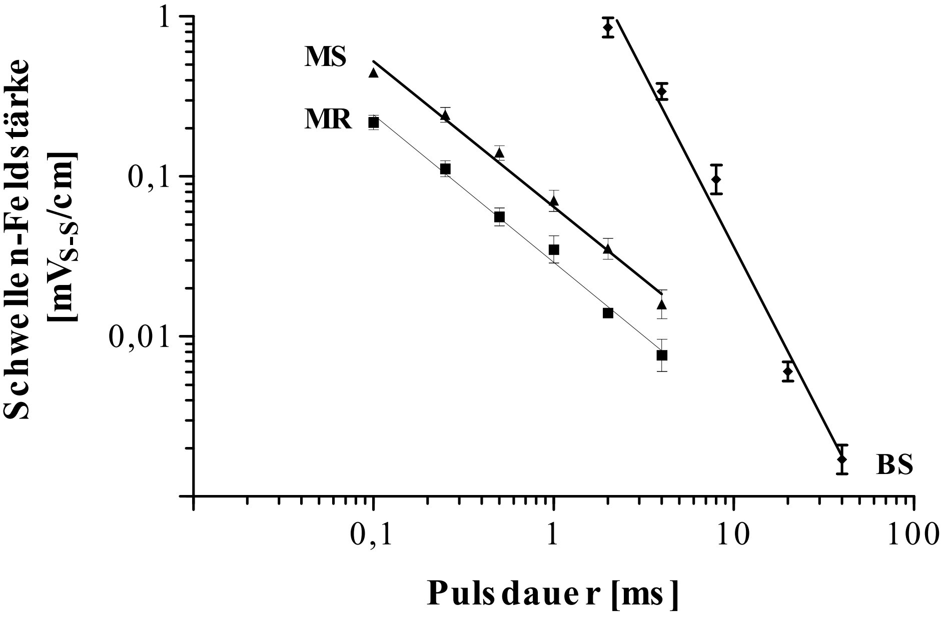


Abb. 11. Elektrosensorische Schwellen eines *C. gariepinus* für künstliche Reize in Abhängigkeit von der Pulsdauer (doppelt-logarithmische Auftragung). BS = bipolare Sinuspulse, MS = monopolare Sinuspulse, MR = monopolare Rechteckpulse. Pulskurvenformen siehe Abb. 5. Alle Schwellen sind Mittelwerte $\overline{x}$ ± SA [mV$_{S-S}$/cm] und *N* = 10.

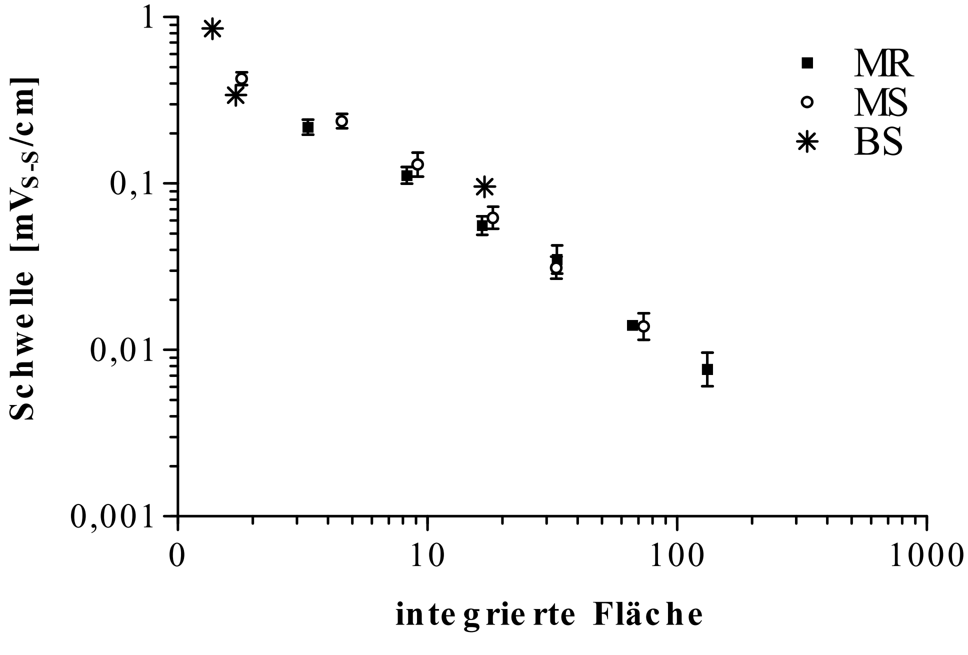


Abb. 12. Elektrosensorische Schwellen von *C. gariepinus* für monopolare Sinuspulse (MS), bipolare Sinuspulse (BS) und monopolare Rechteckpulse (MR) unterschiedlicher Dauer (0,1 ms - 4 ms) in Abhängigkeit vom Energiegehalt des Pulses (integrierte Fläche) bis 30 Hz. Pulskurvenformen siehe Abb. 5. Alle Schwellen sind Mittelwerte $\overline{x}$ ± SA [mV$_{S-S}$/cm] und *N* = 10.

Tab. 5. Regressionsgeraden für die Abhängigkeit der elektrosensorischen Schwellen von der Dauer monopolarer Rechteckpulse und monopolarer Sinuspulse

	lineare Regression						Nichtlinearität (Runs-Test)
	Steigung	Schnittpunkt mit Y-Achse	r²	*F*	d.f.	*P**	*P***
monopolare Rechteckpulse							
Wels I	-0,914 ± 0,04	-1,57 ± 0,024	0,991	452,9	5	< 0,0001	0,3 (n.s.)
Wels II	-0,993 ± 0,022	-1,61 ± 0,012	0,998	2008,9	5	< 0,0001	1 (n.s.)
Wels III	-1,037 ± 0,013	-1,343 ± 0,008	0,999	6029,8	5	< 0,0001	0,7 (n.s.)
Wels IV	-0,948± 0,019	-1,559 ± 0,011	0,998	2357,6	5	< 0,0001	0,7 (n.s.)
C. theodorae	-1,025 ± 0,032	-1,488 ± 0,018	0,996	1034,8	5	< 0,0001	0,4 (n.s.)
Mittelwert$^+$	-0,970 ± 0,051	-1,557 ± 0,066					
monopolare Sinuspulse							
Wels I	-1,107 ± 0,017	-0,95 ± 0,01	0,998	4041	5	< 0,0001	1 (n.s.)
Wels II	-0,955 ± 0,054	-1,33 ± 0,03	0,987	312,4	5	< 0,0001	0,3 (n.s.)
Wels III	-0,936 ± 0,048	-1,22± 0,027	0,989	369,6	5	< 0,0001	0,4 (n.s.)
Wels IV	-0,964 ± 0,055	-1,15 ± 0,031	0,987	303,4	5	< 0,0001	0,4 (n.s.)
C. theodorae	-1,030 ± 0,063	-1,071 ± 0,035	0,985	265,9	5	< 0,0001	0,7 (n.s.)
Mittelwert$^+$	-0,991 ± 0,085	-1,163 ± 0,31					

Wels I - IV, *Clarias gariepinus*; r^2 = Varianz; F = Prüfgröße der Regressionsanalyse; d.f. = Freiheitsgrade; P^*-Wert = Irrtumswahrscheinlichkeit für die Ablehnung der Nullhypothese, die Steigung der Regressionsgerade betrage Null; P^{**}-Wert = Irrtumswahrscheinlichkeit für die Ablehnung der Nullhypothese, der Zusammenhang sei nichtlinear (Vorzeichentest: Runs-Test); n.s. = nicht signifikant; $^+$ Mittelwert ($\overline{x}$ ± SA, N = 40) aus gepoolten Daten aller *C. gariepinus* ohne *C. theodorae*.

3.2.2 Schwellen für elektrische Entladungen von Mormyriden

Bei einer konstanten Wasserleitfähigkeit von 100 µS/cm reagierte selbst bei der maximalen Feldstärke von 2,1 $mV_{S\text{-}S}$/cm keiner der vier auf elektrische Reizpulse dressierten Welse auf die kurzen Entladungen von *Petrocephalus catostoma* (Dauer: 0,46 ms) und *M. macrolepidotus*-Weibchen (0,49 ms). Hingegen wurden die langandauernden Entladungen von geschlechtsreifen *M. macrolepidotus*-Männchen gut wahrgenommen: Die Amplitude der langandauernden Männchen-Entladung (4,71 ms) konnte bis auf 103 $\mu V_{S\text{-}S}$/cm, diejenige der kürzeren Männchen-Entladung (2,47 ms) bis auf 688 $\mu V_{S\text{-}S}$/cm abgesenkt werden, um gerade noch wahrgenommen zu werden (siehe Tab. 6).

Tab. 6. Schwellenmittelwerte der elektrischen Feldstärke für Entladungen von *Marcusenius macrolepidotus* - Männchen

Versuchstier	MM1	MM2
Clarias gariepinus 1	103 ± 14	688 ± 71
Clarias gariepinus 2	110 ± 22	848 ± 65
Clarias gariepinus 3	177 ± 15	824 ± 46
Clarias gariepinus 4	155 ± 25	823 ± 35

MM1 = *Marcusenius macrolepidotus* Männchen 1, Pulsdauer = 4,71 ms; MM2 = *Marcusenius macrolepidotus* Männchen 2, Pulsdauer = 2,47 ms. Für alle Schwellen gilt $\bar{x}$ ± SA [$\mu V_{S\text{-}S}$/cm] und $N = 10$.

C. gariepinus konnte bipolare Mormyriden-Entladungen unter 1,0 ms Dauer mit natürlich vorkommender Reizamplitude (gemessen in 35 cm Abstand zum Fisch) nicht wahrnehmen. Dazu zählten außer den Entladungen von *P. catostoma* und *M. macrolepidotus*-Weibchen auch diejenigen von *Cyphomyrus discorhynchus*-Weibchen und *Pollimyrus castelnaui*. Die ungewöhnlich langandauernden bipolaren Entladungen von *Mormyrus lacerda* (Schwellenfeldstärke 28 μV_{S-S}/cm) und eines *C. discorhynchus*-Männchens (Schwellenfeldstärke 53 μV_{S-S}/cm) wurden jedoch sehr gut wahrgenommen. Monopolare Pulse wurden besser detektiert: So lag die Schwellenfeldstärke für Entladungen von *Hippopotamyrus ansorgii* bei 76 μV_{S-S}/cm, obwohl diese nur 0,71 ms andauerte, und die von *Hippopotamyrus* sp. nov. mit einer Entladungsdauer von 3,88 ms sogar bei nur 24 μV_{S-S}/cm (siehe Tab. 7); das war die niedrigste Schwellenfeldstärke für alle in dieser Arbeit untersuchten Mormyriden.

Tab. 7. Schwellen-Feldstärken von *C. gariepinus* für elektrische Entladungen von im Oberen Sambesi lebenden Mormyriden-Arten

	C. gariepinus I	*C. gariepinus* II	*C. gariepinus* III	*C. gariepinus* IV
***Cyphomyrus discorhynchus*-♂**	53,1 ± 4,8	74,3 ± 10,1	66,1 ± 12,6	86,8 ± 13,2
***Hippopotamyrus* sp. nov.**	24,2 ± 1,9	29,4 ± 5,9	30,5 ± 1,7	38,9 ± 4,5
Mormyrus lacerda	28,1 ± 2,0	33,4 ± 6,0	40,3 ± 3,8	43,6 ± 4,9
Hippopotamyrus ansorgii	121,3 ± 13,3	75,6 ± 20,1	122,7 ± 13,0	129,6 ± 14,5

Für alle Schwellen gilt $\bar{x}$ ± SA [μV_{S-S}/cm] und $N = 10$.

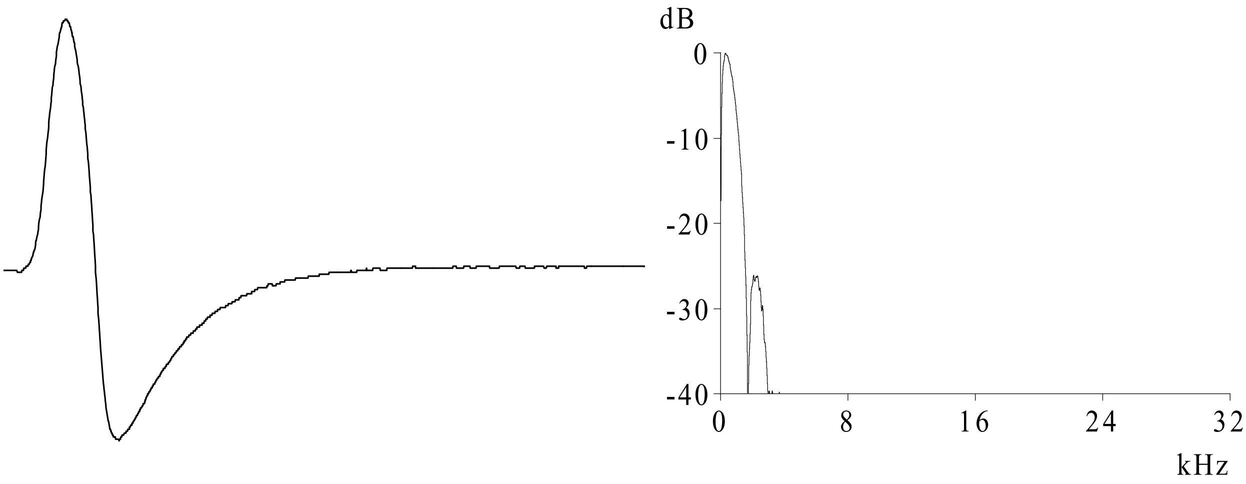
Die unterschiedliche Empfindlichkeit für die elektrischen Entladungen von Mormyriden kann - wie auch bei den künstlichen Reizpulsen (siehe 3.2.1) - anhand der Amplitudenspektren der Entladungen mit der bekannten Niederfrequenzempfindlichkeit der ampullären Rezeptoren erklärt werden: Elektrische Signale besitzen einen Gleichspannungsanteil, wenn das Integral über die Zeit ungleich Null ist. Symmetrische bipolare Sinuspulse besitzen keinen Gleichspannungsanteil, monopolare Pulse hingegen sind gepulste Gleichspannung. Die Amplitudenspektren der in dieser Arbeit verwendeten Entladungen der Hauptbeutefische zeigten (siehe Abb. 13a), daß bei längerer Entladungsdauer bzw. bei größerem Gleichspannungsanteil der Hauptteil der Energie des Pulses zu niedrigen Frequenzbereichen hin verschoben war.

So waren alle Welse für die lange Männchen-Entladung von *M. macrolepidotus* empfindlicher als für die kürzere (Kurvenformen siehe Abb. 2). Die beiden Entladungen unterscheiden sich hauptsächlich in der Dauer und ihrem Gleichspannungsanteil, der mit der Pulsdauer ansteigt (Kramer im Druck a). Bei der langandauernden Männchen-Entladung von M. *macrolepidotus* liegt das Energiemaximum bei nur 303 Hz, bei der kürzeren Entladung, die weniger gut wahrgenommen wird (siehe Tab. 6 und Tab. 8), jedoch bei 600 Hz. Die von den Welsen sehr gut detektierten Entladungen hatten ihre Maxima bei 168 Hz (*C. discorhynchus*-Männchen), 346 Hz (*H. ansorgii*), 44 Hz (*Hippopotamyrus* sp. nov.) und 82 Hz (*M. lacerda*; Amplitudenspektren siehe Abb. 13c, d; Energiemaxima siehe Tab. 8).

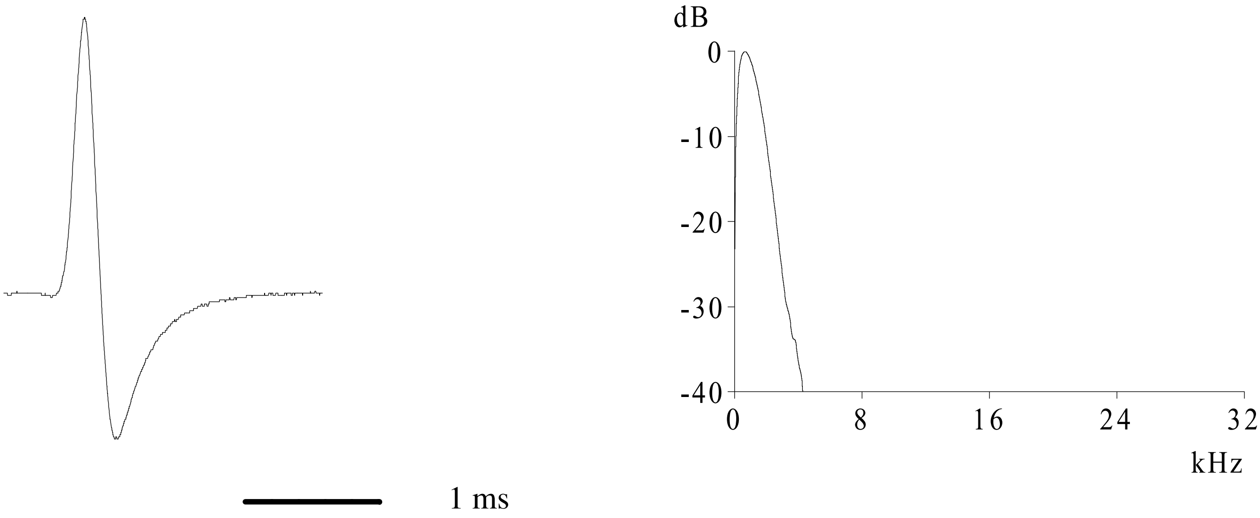
Die Entladungen, die nicht detektiert wurden, hatten ihr Energiemaximum im Hochfrequenten; so hatte die verwendete Entladung eines *C. discorhynchus*-Weibchens das Energiemaximum bei 5442 Hz und *P. castelnaui* bei 3738 Hz. Die Weibchen-Entladung von *M. macrolepidotus* hat ihr Maximum bei 2664 Hz, für die *P. catostoma*-Entladungen liegt das Energiemaximum sogar bei 7558 Hz (Amplitudenspektren siehe Abb. 13a und Abb. 13b). Diese Entladungen wurden von den Welsen auch bei den höchstmöglichen Reizamplituden nicht wahrgenommen.

Tab. 8. Spektrale Energiemaxima der elektrischen Entladungen von im Oberen Sambesi-System sympatrischen Mormyriden

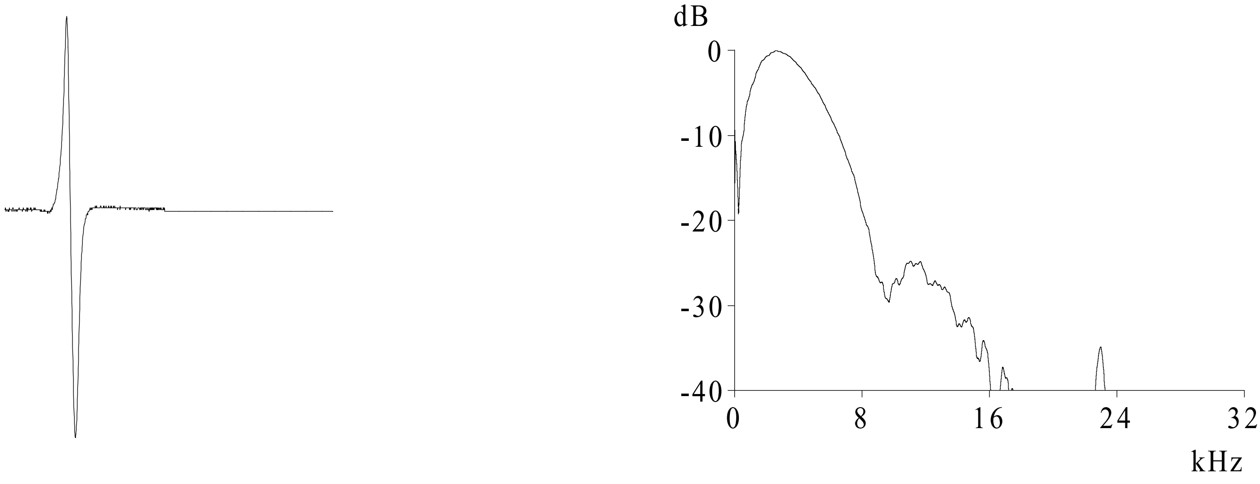
Entladung von	Energiemaximum [Hz]		Energiemaximum [Hz]
M. macrolepidotus-♂ MM1	303	*C. discorhynchus*-♀	5442
M. macrolepidotus-♂ MM2	600	*C. discorhynchus*-♂	168
M. macrolepidotus - ♀	2664	*M. lacerda*	82
P. catostoma	7558	*H. ansorgii*	346
P. castelnaui	3738	*Hippopotamyrus* sp. nov.	44



***M. macrolepidotus* - ♂, MM1**

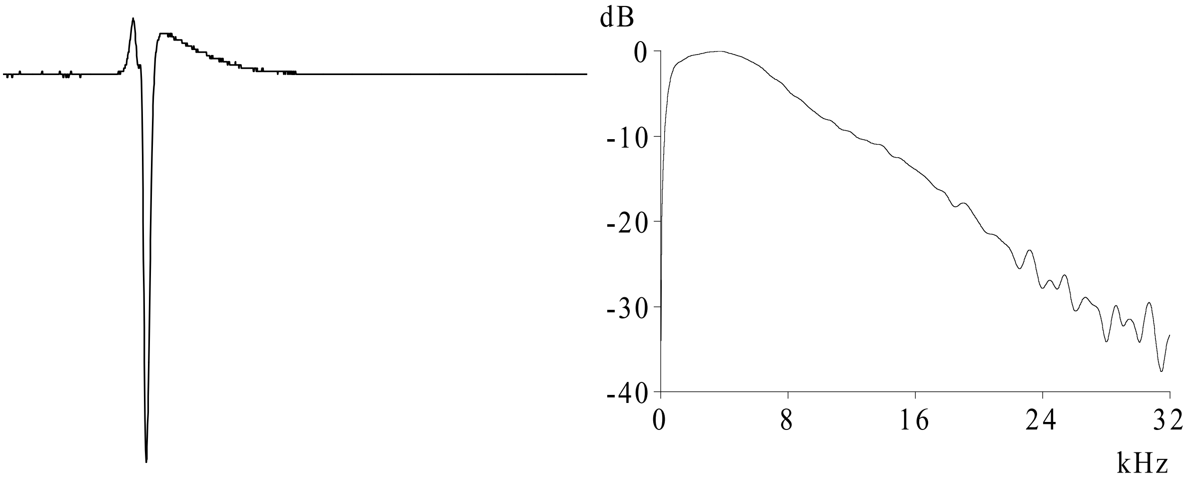


***M. macrolepidotus* - ♂, MM 2**

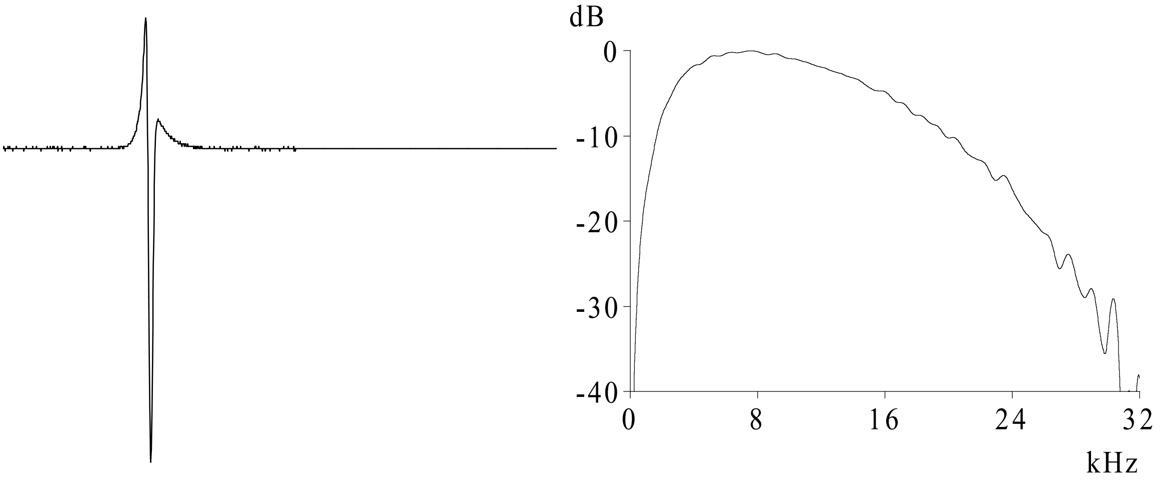


***M. macrolepidotus* - ♀**

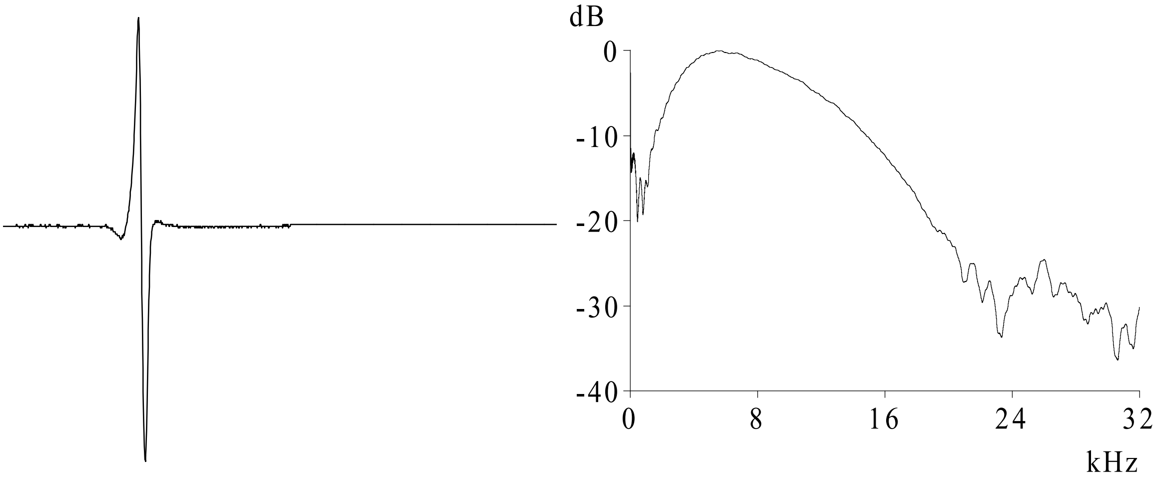
Abb. 13a. Die für die Dressurversuche verwendeten Pulskurvenformen (links) und ihre Amplitudenspektren (rechts) von sympatrisch im Oberen Sambesi vorkommenden Mormyriden-Arten. Die Kurvenformen sind mit einer Abtastfrequenz von 500 kHz dargestellt und haben eine Amplituden-Auflösung von 8 bit. Ordinate, Spannung (Volt); Abszisse, Zeit (ms). Der Zeitbalken gilt für alle Entladungen auf diesem Blatt. Die Frequenzauflösung der Spektren beträgt 5,09 Hz.



Pollimyrus castelnaui

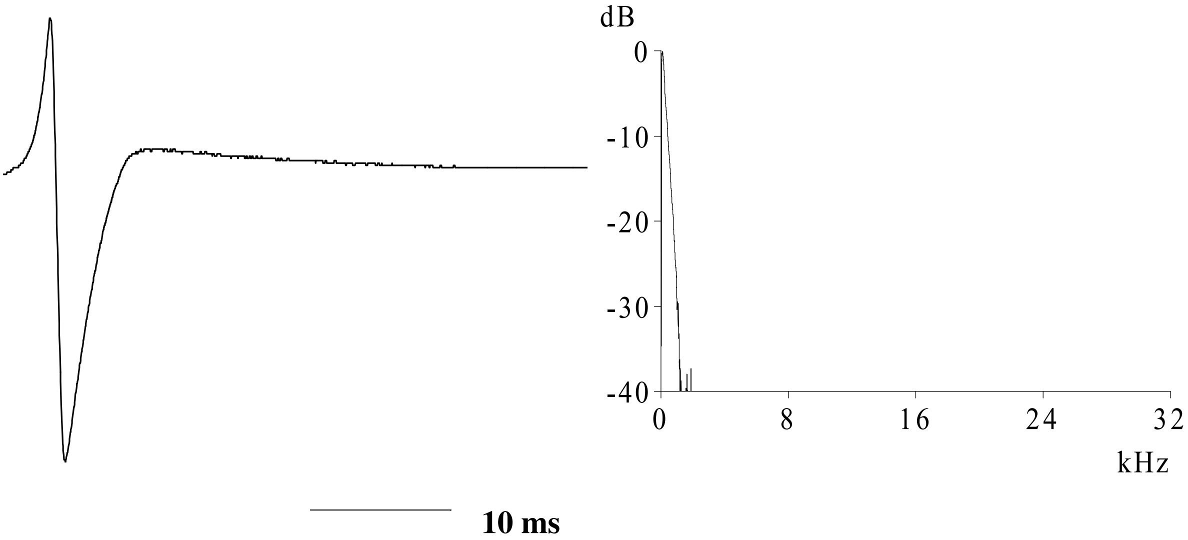


Petrocephalus catostoma

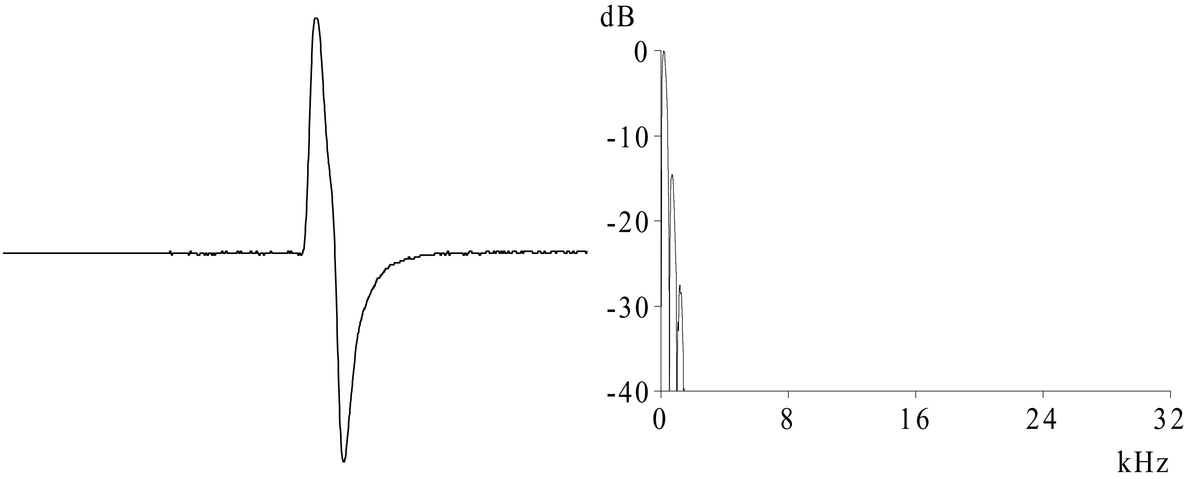


***Hippopotamyrus discorhynchus* - ♀**

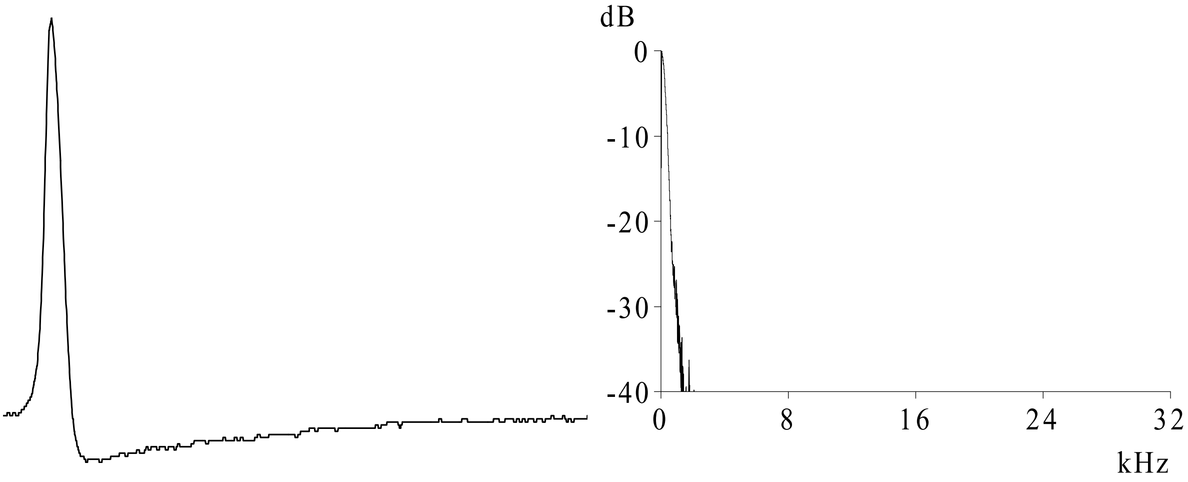
Abb. 13b. Die für die Dressurversuche verwendeten Pulskurvenformen (links) und ihre Amplitudenspektren (rechts) von sympatrisch im Oberen Sambesi vorkommenden Mormyriden-Arten. Die Kurvenformen sind mit einer Abtastfrequenz von 500 kHz dargestellt und haben eine Amplituden-Auflösung von 8 bit. Ordinate, Spannung (Volt); Abszisse, Zeit (ms). Der Zeitbalken gilt für alle Entladungen auf diesem Blatt. Die Frequenzauflösung der Spektren beträgt 5,09 Hz.



Mormyrus lacerda

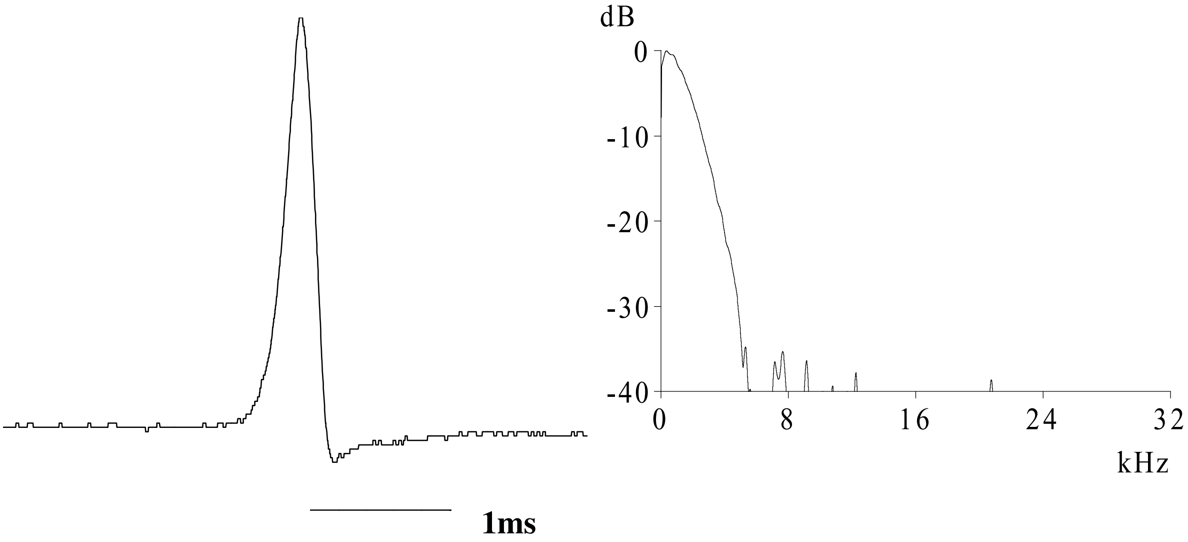


***Cyphomyrus discorhynchus* - ♂**



***Hippopotamyrus* sp. nov.**

Abb. 13c. Die für die Dressurversuche verwendeten Pulskurvenformen (links) und ihre Amplitudenspektren (rechts) von sympatrisch im Oberen Sambesi vorkommenden Mormyriden-Arten. Die Kurvenformen sind mit einer Abtastfrequenz von 500 kHz dargestellt und haben eine Amplituden-Auflösung von 8 bit. Ordinate, Spannung (Volt); Abszisse, Zeit (ms). Der Zeitbalken gilt für alle Entladungen auf diesem Blatt. Die Frequenzauflösung der Spektren beträgt 5,09 Hz.



Hippopotamyrus ansorgii

Abb. 13d. Die für die Dressurversuche verwendeten Pulskurvenformen (links) und ihre Amplitudenspektren (rechts) von sympatrisch im Oberen Sambesi vorkommenden Mormyriden-Arten. Die Kurvenformen sind mit einer Abtastfrequenz von 500 kHz dargestellt und haben eine Amplituden-Auflösung von 8 bit. Ordinate, Spannung (Volt); Abszisse, Zeit (ms). Die Frequenzauflösung des Spektrums beträgt 5,09 Hz.

3.3 Abhängigkeit der Schwellen von der Wasserleitfähigkeit

Die elektrosensorischen Schwellen nahmen mit zunehmender Wasserleitfähigkeit ab. Betrug die Schwellenfeldstärke bei 100 µS/cm für die langandauernde Männchen-Entladung von *M. macrolepidotus* (4,7 ms) nur 167 µV_{S-S}/cm, so stieg sie bei 50 µS/cm auf 231 µV_{S-S}/cm an (für *C. gariepinus* IV, siehe Abb. 14 und Anhang, Tab. 9). Diese Zunahme der Empfindlichkeit wurde auch bei einem *C. theodorae* überprüft: Auch hier fielen die Schwellen für monopolare Rechteckpulse (2,0 ms Reizdauer) bei der Erhöhung der Wasserleitfähigkeit von 50 µS/cm auf 100 µS/cm ab (mittlere Steigung der Regressionsgeraden bei *C. gariepinus*: -1,28 ± SA 0,34, bei *C. theodorae* -0,7 ± SA 0,057).

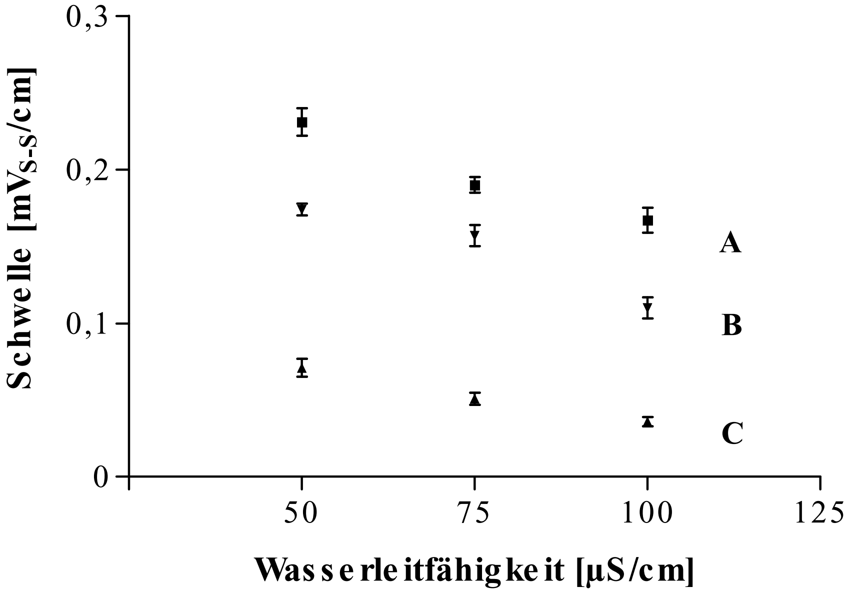


Abb. 14. Abhängigkeit der elektrosensorischen Schwellen von zwei *Clarias*-Arten von der Wasserleitfähigkeit. A, *C. gariepinus* II; B, *C. gariepinus* IV; C, *C. theodorae*. A und B, jeweils Schwellen für langandauernde Männchen-Entladung von *M. macrolepidotus* (4,7 ms); C, Schwelle für monopolaren Rechteckpuls von 2 ms Reizdauer. Alle Schwellen sind Mittelwerte $\overline{x}$ ± SA [mV_{S-S}/cm] und $N = 10$.

3.4 Entladungsamplitude von Mormyriden

Die als Feldstärke gemessenen Entladungsamplituden nahmen linear mit der Körperlänge der Fische zu (Standardlänge = SL; siehe Abb. 15 und Anhang, Tab. 10). Die in 35 cm Abstand gemessenen Werte reichten von 0,94 $mV_{S\text{-}S}$/cm beim kleinsten Tier (SL = 10,3 cm) bis 5,18 $mV_{S\text{-}S}$/cm für das größte Tier (SL = 27,5 cm). Somit war auch die Reichweite der elektrischen Entladungen bei längeren Fischen größer (siehe 3.6). Eine Geschlechtsabhängigkeit der Entladungsamplitude scheint nicht zu bestehen (siehe Abb. 15), Männchen wie Weibchen erzeugten bei größerer Körperlänge stärkere Entladungen.

Zusätzlich wurden die Entladungsamplituden von einem *C. discorhynchus,* vier *Hippopotamyrus* sp. nov. sowie einem *P. catostoma* vermessen, drei Mormyridenarten, die für *C. gariepinus* im Oberen Sambesi potentielle Beute darstellen. *C. discorhynchus* und *P. catostoma* erzeugten bei gleicher Körpergröße ähnliche Entladungsamplituden wie *M. macrolepidotus* (siehe Abb. 16 und Anhang, Tab. 11b). Überraschenderweise war die monopolare, langandauernde Entladung von *Hippopotamyrus* sp. nov. sehr schwach. Auch bei großen Individuen (SL = 13,9 cm) konnte in 20 cm Entfernung nur noch eine Amplitude von 0,15 $mV_{S\text{-}S}$/cm gemessen werden. Im Gegensatz dazu erzeugte ein *M. macrolepidotus* mit ähnlicher Körpergröße eine Entladung mit einer mehr als 15fachen Amplitude (Nr. S12, 2,4 $mV_{S\text{-}S}$/cm, siehe Anhang, Tab. 10). Die Entladungsamplitude bei *Hippopotamyrus* sp. nov. stieg nicht so stark mit der Fischgröße an wie dies bei den anderen Mormyriden-Arten zu finden war (siehe Abb. 16). Bei *M. macrolepidotus* nahm die Entladungsamplitude mit der Standardlänge des Fisches mit einer Steigung der Regressionsgerade von 1,033 ± SA 0,1 zu, bei *Hippopotamyrus* sp. nov. dagegen nur mit 0,037 ± SA 0,03 [$mV_{S\text{-}S}$/cm pro cm Fischlänge].

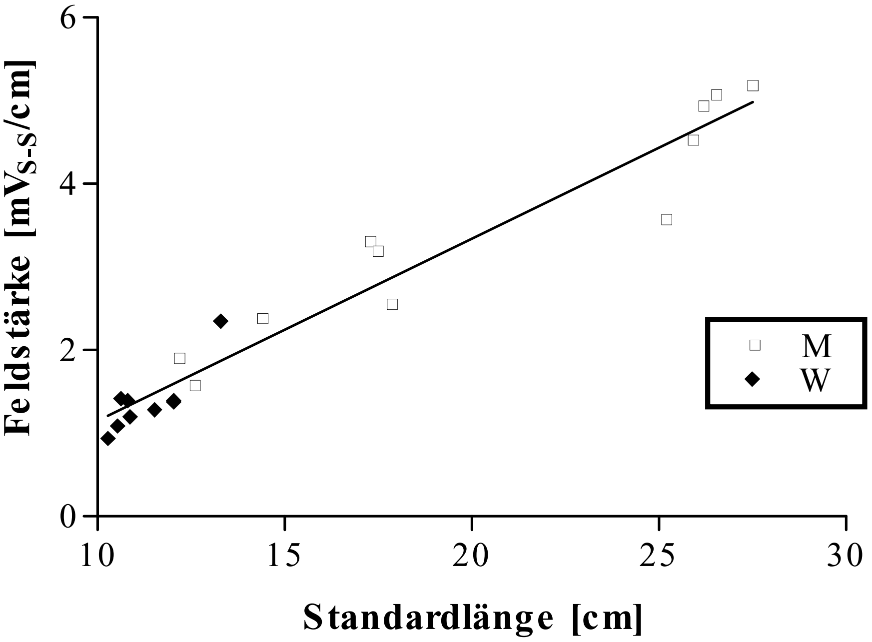


Abb. 15. Abhängigkeit der Entladungsamplitude von der Standardlänge bei *Marcusenius macrolepidotus*, gemessen als Feldstärke [mV$_{S-S}$/cm] im Abstand von 35 cm. Jeder Punkt repräsentiert ein Individuum. M = Männchen, W = Weibchen.

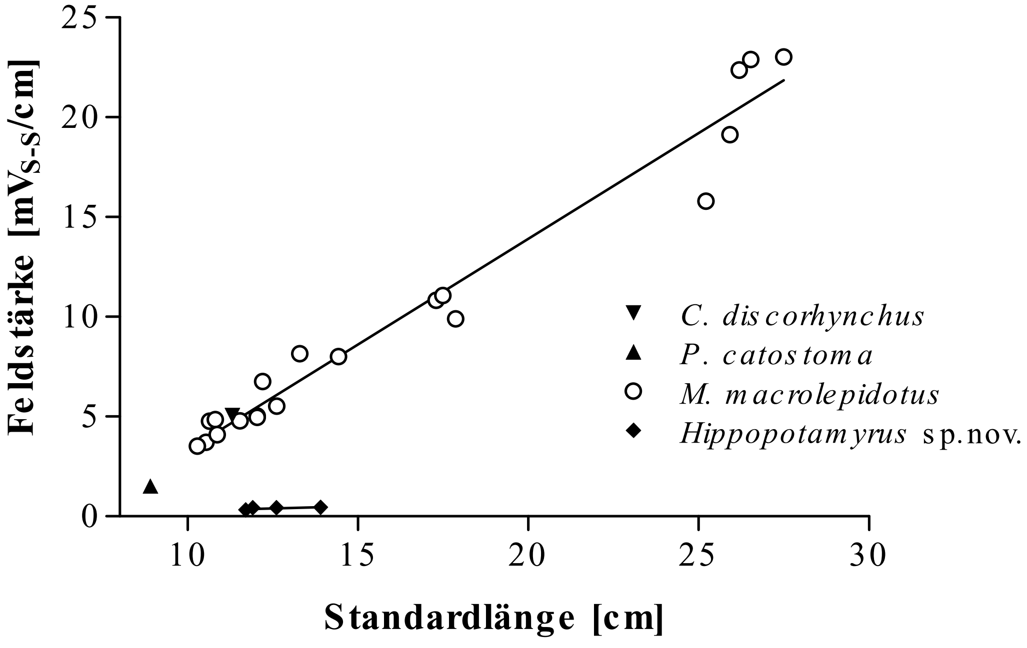


Abb. 16. Entladungsamplitude, gemessen als Feldstärke [mV$_{S-S}$/cm] im Abstand von 20 cm, in Abhängigkeit von der Standardlänge bei verschiedenen im Oberen Sambesi vorkommenden Mormyriden. Aufgrund der geringen Entladungsamplitude von *Hippopotamyrus* sp. nov. wurde für alle Tiere ein Abstand von 20 cm zwischen Meßelektroden und Fisch gewählt. Jeder Punkt repräsentiert ein Individuum, die Regressionsgeraden sind für *M. macrolepidotus* und *Hippopotamyrus* sp. nov. separat berechnet.

3.5 Signalübertragung im Wasser

3.5.1 Abstand zwischen Sender und Empfänger

Die als Feldstärke gemessene Amplitude eines elektrischen Dipol-Signals im Wasser fällt mit der dritten Potenz der Entfernung ab (Knudsen 1975). Diese Voraussage bestätigte sich annähernd für die Entladungen lebender *M. macrolepidotus* (siehe Abb. 17): Bei doppelt-logarithmischer Auftragung ergaben sich bei einer Wasserleitfähigkeit von 100 µS/cm Steigungen der Regressionsgeraden (Exponenten der Geradengleichung) zwischen -2,84 und -3,01. So fiel beispielsweise die Amplitude des Fisches Nr. 10 von 32 mV$_{S\text{-}S}$/cm in 10 cm Abstand auf 2,4 mV$_{S\text{-}S}$/cm in 35 cm Abstand ab; in 70 cm Abstand wurden nur noch 0,22 mV$_{S\text{-}S}$/cm gemessen (Wasserleitfähigkeit 100 µS/cm). Jedoch wichen besonders die größeren Fische im Nahfeld von der idealen linearen Abschwächung (bei doppelt-logarithmischer Auftragung) eines Dipolfeldes ab. So lagen die gemessenen elektrischen Feldstärken des größten Individuums aus dem Sabie-Fluß (SL = 17,3 cm) im Nahfeld unter denjenigen eines idealen Dipols, während sich bei den sehr kleinen Fischen (S3) oder bei Fischen mit kleiner Entladungsamplitude (HS3) das elektrische Feld kaum verzerrte (siehe Abb. 18).

Einen großen Einfluß auf die gemessene Entladungsamplitude hat die Stellung der Meßelektroden zum Dipol bzw. zum Fisch. Es wurde die seitlich-parallele Anordnung von Fisch und Elektrodenpaar (Meßanordnung A) verglichen mit derjenigen caudal in Verlängerung der Körperlängsachse („end-to-end“ Stellung, Meßanordnung B; siehe Abb. 6 und Abb. 7). Bei Anordnung B war die in Fischnähe gemessene Amplitude (ca. 10 cm vom Schwanzstiel entfernt) größer als bei Meßanordnung A. Jedoch war die Reichweite bei paralleler Stellung größer: Das Signal wurde im Fall B trotz großer Amplitude im Nahbereich sehr viel stärker abgeschwächt, so daß beispielsweise die Entladungsamplitude eines Fisches von 316,4 ± SA 72,3 mV$_{S\text{-}S}$/cm in 10 cm Entfernung auf 5,7 ± SA 1,061 mV$_{S\text{-}S}$/cm in 20 cm Entfernung abnahm, während sie bei paralleler Meßanordnung A nur von 17,6 ± SA 0,096 mV$_{S\text{-}S}$/cm auf 4,102 ± SA 0,042 mV$_{S\text{-}S}$/cm sank. In 50 cm Entfernung verschwand bei Meßweise B das Signal im Rauschen, während bei Meßweise A noch eine Amplitude von 0,415 ± SA 0,006 mV$_{S\text{-}S}$/cm gemessen werden konnte. Zudem fiel auf, daß sich die Verzerrung der Isopotentiallinien durch den Fischkörper bei Meßanordnung B sehr viel weniger auswirkte und somit auch in Fischnähe die Abschwächung der elektrischen

Entladung (bei doppelt-logarithmischer Darstellung) linear mit der Entfernung abnahm (siehe Abb. 19).

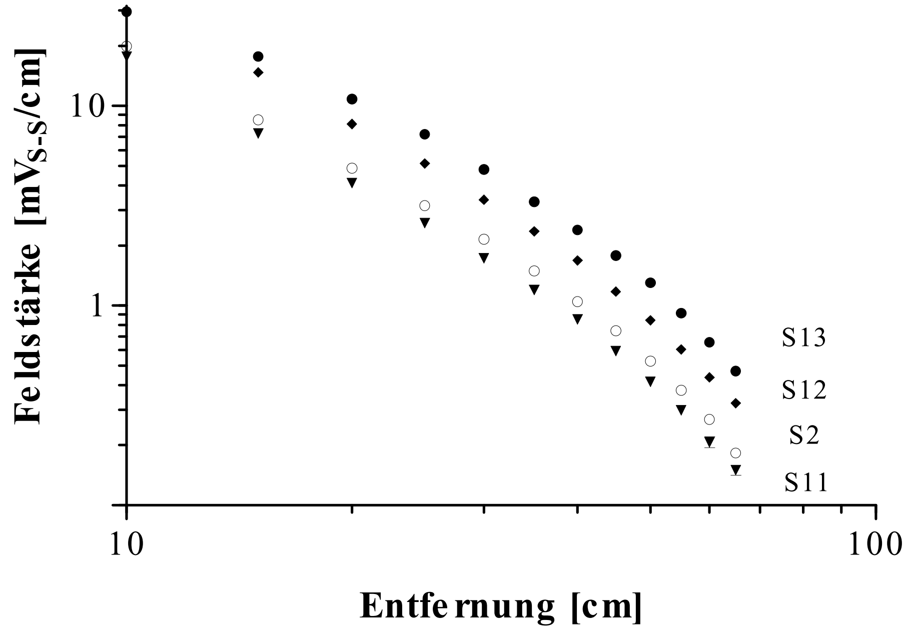


Abb. 17. Abschwächung der von einem *M. macrolepidotus* (Individuen: S2, S11, S12, S13) erzeugten Entladungsamplitude (Dipolmoment) mit zunehmender Entfernung, gemessen mit einer 1-cm-Doppelelektrode (doppelt-logarithmische Auftragung). Wasserleitfähigkeit 100 µS/cm. Mittelwerte mit Standardabweichung, $\overline{x} \pm SA$ [mV$_{S-S}$/cm], $N = 16$. Standardabweichungen konnten nicht dargestellt werden, wenn sie kleiner als die Symbole für die Mittelwerte waren.

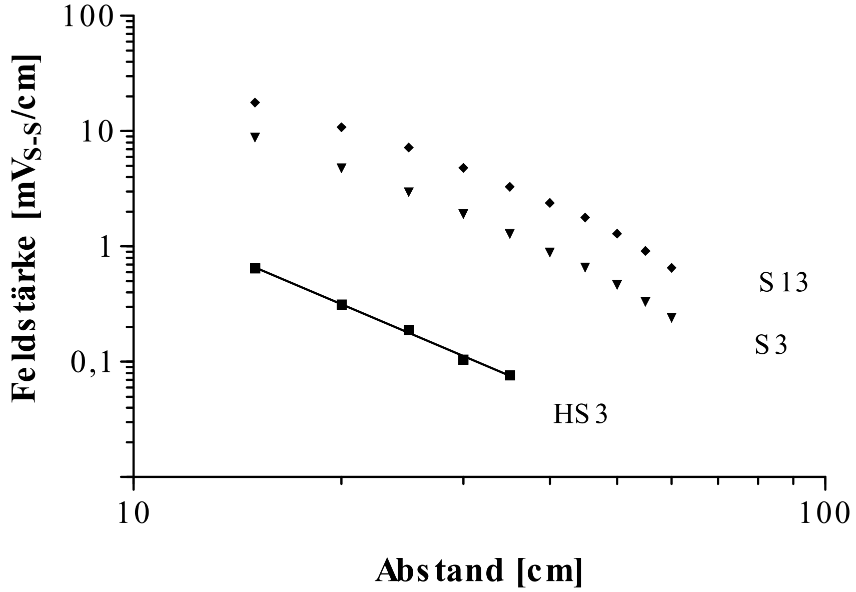


Abb. 18. Abschwächung der Entladungsamplitude mit zunehmender Entfernung. S13, mittelgroßer *M. macrolepidotus* (SL = 17,3 cm); S3, das Individuum mit der niedrigsten Entladungsamplitude (SL = 11,53 cm); HS3, *Hippopotamyrus* sp. nov. (SL = 12,9 cm). Abweichungen von einem idealen Dipol sind bei großen Tieren mit starken Amplituden in der Nähe des Fisches am stärksten ausgeprägt. Mittelwerte mit Standardabweichung, $\overline{x} \pm SA$ [$mV_{S\text{-}S}/cm$], $N = 16$. Standardabweichungen konnten nicht dargestellt werden, wenn sie kleiner als die Symbole für die Mittelwerte waren.

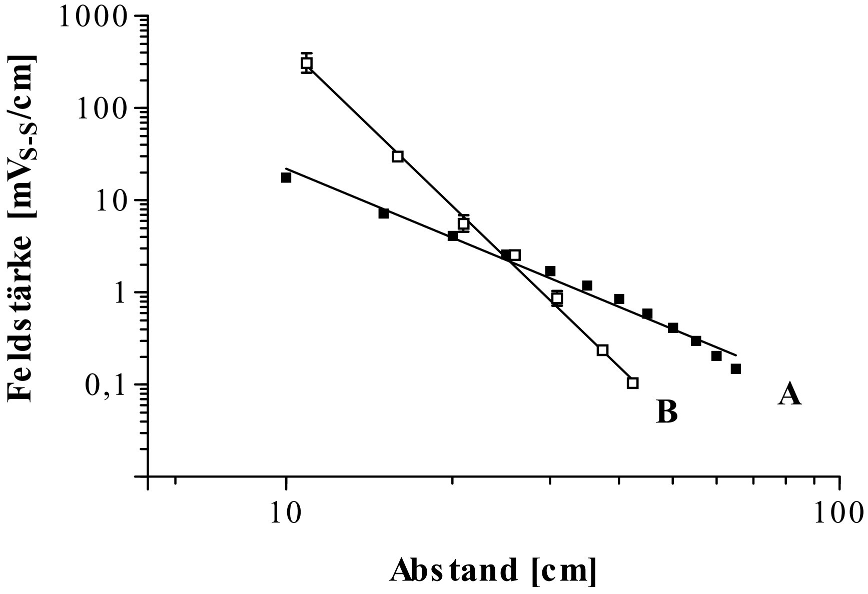


Abb. 19. Vergleich der Meßanordnungen „seitlich-parallel zum Fisch“ (A) und „caudal in Körperlängsachse“ (B). Mittelwerte mit Standardabweichung, $\overline{x} \pm SA$ [$mV_{S\text{-}S}/cm$], $N = 16$. Standardabweichungen konnten nicht dargestellt werden, wenn sie kleiner als die Symbole für die Mittelwerte waren.

3.5.2 Wasserleitfähigkeit

Mit steigender Wasserleitfähigkeit fällt die meßbare Entladungsamplitude ab, wie man sich mit dem Ohmschen Gesetz verdeutlichen kann (Bell et al. 1976; Squire and Moller 1982). Dies wurde in dem im Oberen Sambesi sowie im Sabie-Fluß gemessenen Leitfähigkeitsbereich (50 µS/cm - 150 µS/cm, Kramer, persönl. Mitteilung) überprüft: So nahmen z.B. die lokal in 35 cm Abstand zum Fisch gemessenen Entladungsamplituden von 2,78 mV_{S-S}/cm bei 50 µS/cm Wasserleitfähigkeit auf 1,64 mV_{S-S}/cm bei 150 µS/cm beim selben Fisch ab; bzw. bei einem 17,5 cm langen Individuum von 5,37 mV_{S-S}/cm bei 50 µS/cm auf 3,07 mV_{S-S}/cm bei 150 µS/cm (siehe Abb. 20 und Abb. 21). Je geringer die Wasserleitfähigkeit, desto größer war die Feldstärke an einem bestimmten Punkt.

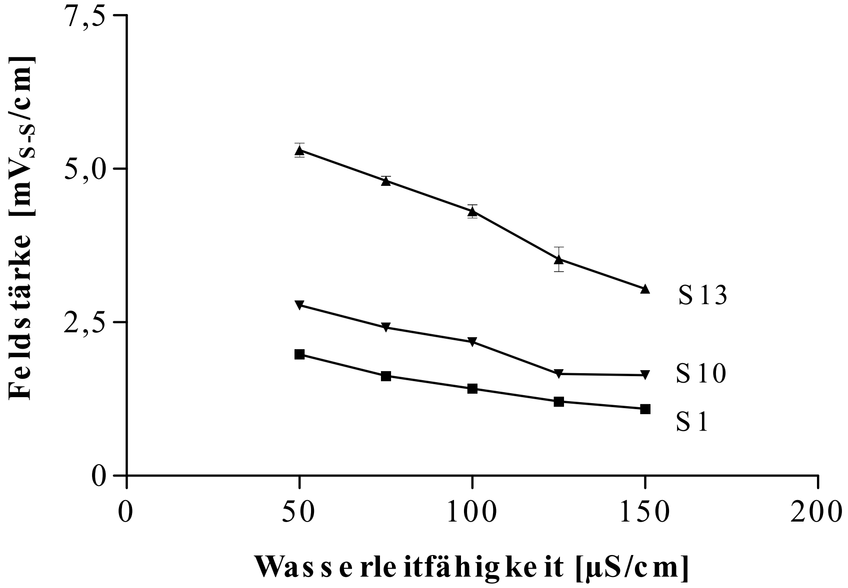


Abb. 20. Entladungsamplitude von *M. macrolepidotus* in Abhängigkeit von der Wasserleitfähigkeit wie sie im Oberen Sambesi bzw. Sabie-Fluß vorherrscht. Amplitude gemessen als Feldstärke im Abstand von 35 cm. Alle Mittelwerte $\overline{x}$ ± SA und N = 16. Nummern = Fisch Nr. S1, S10 und S13. Standardabweichungen konnten nicht dargestellt werden, wenn sie kleiner als die Symbole für die Mittelwerte waren.

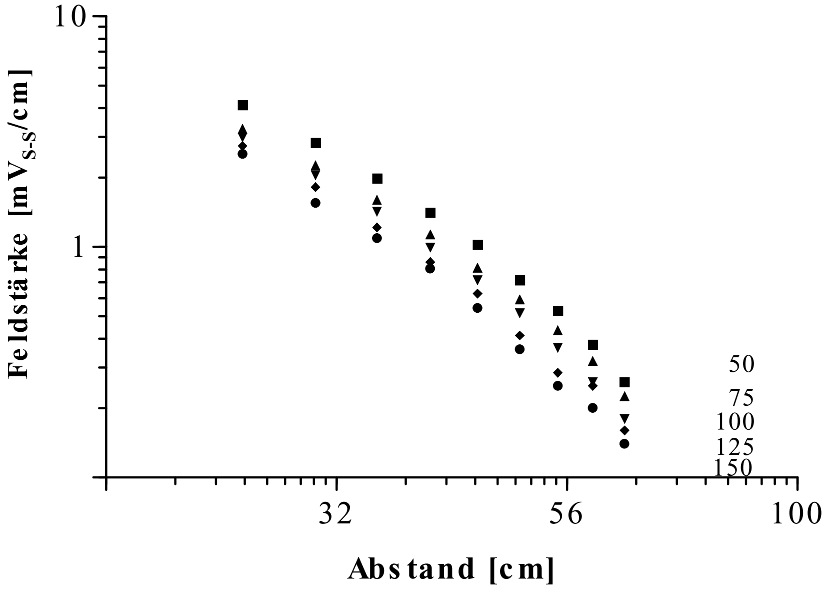


Abb. 21. Entladungsamplitude (gemessen als Feldstärke) von *M. macrolepidotus* in Abhängigkeit vom Abstand und der Wasserleitfähigkeit (doppelt-logarithmische Auftragung). Zahlen = Wasserleitfähigkeit [µS/cm]. Mittelwerte mit Standardabweichung, $\overline{x}$ ± SA [$mV_{S\text{-}S}$/cm], $N = 16$. Standardabweichungen konnten nicht dargestellt werden, wenn sie kleiner als die Symbole für die Mittelwerte waren.

3.6 Maximale Detektionsdistanz

Die Entfernung, bis zu der die Welse die elektrischen Entladungen ihrer Beute noch detektieren können, hängt von der elektrosensorischen Schwelle der Welse, der Entladungsamplitude der Beutefische und der Abschwächung der Reize im Wasser ab. Im folgenden sollte untersucht werden, wie diese Faktoren die Detektionsdistanz beeinflussen. Sowohl die elektrosensorischen Schwellen der Welse als auch die vom Beutefisch erzeugten Entladungsamplituden hängen von der Wasserleitfähigkeit ab (siehe 3.3 und 3.5.2), daher wird die Entfernung, bis zu der der Räuber die Entladungen seiner Beute gerade noch detektieren kann, nur exemplarisch für bestimmte Bedingungen angegeben (siehe Abb. 22 und Anhang, Tab. 13 für Wasserleitfähigkeit 100 µS/cm).

Den größten Einfluß auf die Detektionsdistanz hatte die Entladungsamplitude der Mormyriden (siehe Abb. 22). Nach der Analyse des Mageninhalts liegt der Größenmedian der von *C. gariepinus* gefangenen *M. macrolepidotus*-Individuen bei 12,5 cm (Merron 1993). Kombiniert man die Entladungsamplitude eines *M. macrolepidotus* (S12) der Standardlänge von 12,6 cm mit der Schwelle von *C. gariepinus* für die sehr langandauernden Männchen-Entladung von 4,7 ms Pulsdauer, so beträgt die maximale Detektionsdistanz 0,83 m; für die mittellange Männchen-Entladung von 2,4 ms Dauer noch 0,45 m (Wasserleitfähigkeit: 100 µS/cm). Für größere Männchen mit größeren Entladungsamplituden nahm diese Entfernung dementsprechend zu, bis auf 1,47 m für einen 27,5 cm langen *M. macrolepidotus* mit der langandauernden Männchen-Entladung, bzw. noch 0,77 m mit der kurzen Männchen-Entladung.

Eine Änderung der Wasserleitfähigkeit wirkte sich auf die Detektionsdistanz kaum aus, da sich die Empfindlichkeit der Welse für elektrische Signale und die Amplitude der *M. macrolepidotus*-Entladungen gegenläufig verhielten: Die Empfindlichkeit der Welse nahm bei steigender Wasserleitfähigkeit zu (siehe Abb. 14), die Entladungsamplitude jedoch ab (siehe Abb. 20). Die maximale Detektionsdistanz nahm bei steigender Wasserleitfähigkeit nur wenig ab (siehe Abb. 23 und Anhang, Tab. 12).

Die Entladung eines *Hippopotamyrus* sp. nov. wird von *C. gariepinus* gerade noch in einer Entfernung von 60 cm detektiert, wenn man die Schwellenfeldstärke von 0,024 $mV_{S\text{-}S}$/cm mit der Amplitude eines Fisches der Standardlänge von 13,9 cm kombiniert (siehe Abb. 24, Abb. 25 und Anhang, Tab. 14). Im Gegensatz dazu wird ein *M. macrolepidotus* von ähnlicher Größe aufgrund der höheren Entladungsamplitude mit der langandauernden Männchen-

Entladung in 98 cm Entfernung detekiert, obwohl die Empfindlichkeit der Welse für *Hippopotamyrus* sp. nov. Entladungen fast vierfach höher war.

Eine sehr hohe Detektionsdistanz ergab sich für die langandauernden Entladungen des *C. discorhynchus*-Männchens: Bei einer elektrosensorischen Schwelle von 0,053 $mV_{S\text{-}S}$/cm wurde die Entladung des 11,3 cm langen Individuums noch in 116 cm Entfernung vom Wels detektiert (siehe Abb. 24).

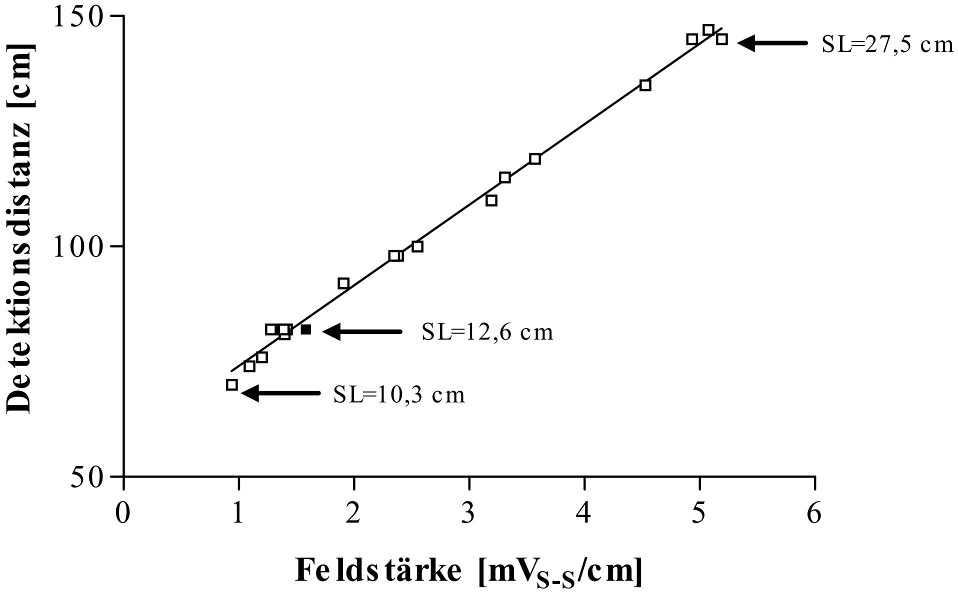


Abb. 22. Berechnete maximale Detektionsdistanz von *C. gariepinus* für *M. macrolepidotus*-Entladungen in Abhängigkeit von der Entladungsfeldstärke. Zugrunde liegen die Schwellen von *C. gariepinus* für die langandauernde *M. macrolepidotus*-Entladung (4,7 ms Dauer) und eine Wasserleitfähigkeit von 100 µS/cm. Die Entladungsfeldstärke wächst mit der Standardlänge (SL, für drei Fische angegeben). Jeder Punkt ist für einen *M. macrolepidotus* berechnet (siehe Anhang, Tab. 10).

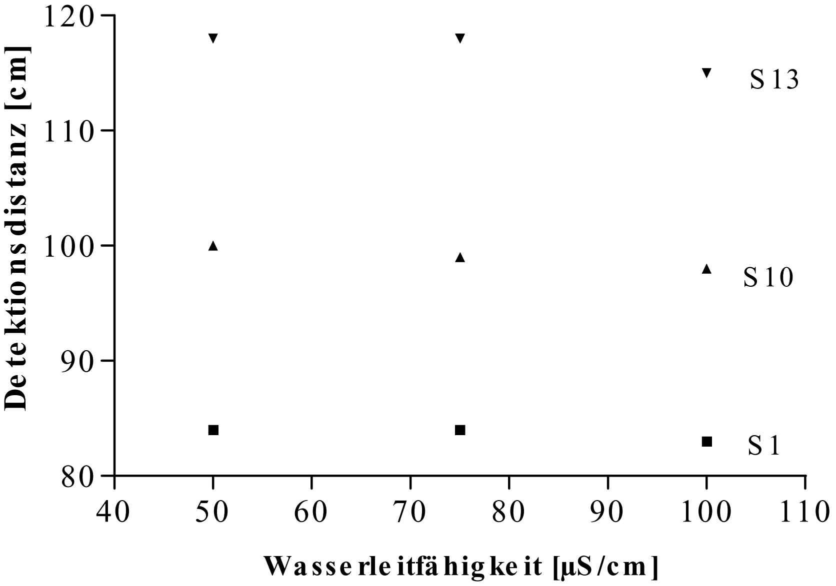


Abb. 23. Berechnete Detektionsdistanz für Entladungen für drei *M. macrolepidotus*-Männchen (S1, S10, S13) unterschiedlicher Entladungsfeldstärke bei der langandauernden Entladung MM1 (4,7 ms Dauer) in Abhängigkeit von der Wasserleitfähigkeit.

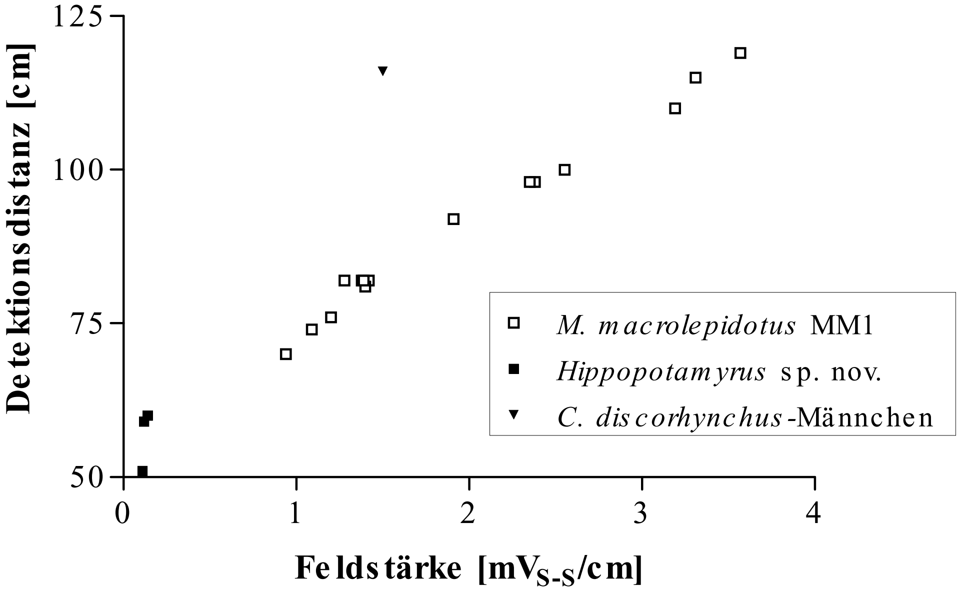


Abb. 24. Berechnete Detektionsdistanz von im Oberen Sambesi sympatrisch lebenden Mormyriden in Abhängigkeit von der Entladungsamplitude bei einer Wasserleitfähigkeit von 100 µS/cm. Jeder Punkt ist die Detektionsdistanz für ein Individuum, berechnet aus der Entladungsamplitude der Mormyriden und der Schwelle der Welse für die zugehörige Pulskurvenform. (Schwelle für *M. macrolepidotus* MM1, *C. discorhynchus*-Männchen und *Hippopotamyrus* sp. nov.).

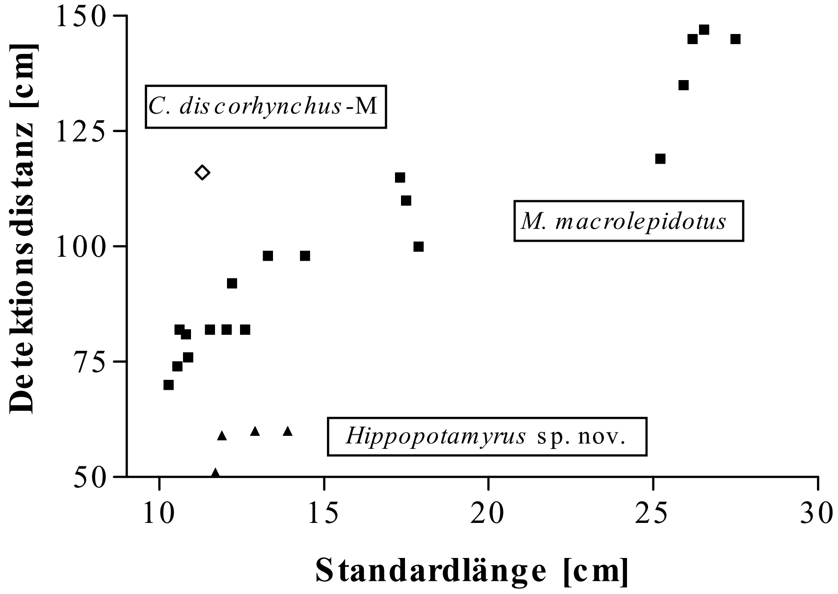


Abb. 25. Berechnete Detektionsdistanz von im Oberen Sambesi sympatrisch lebenden Mormyriden in Abhängigkeit von der Fischgröße (Standardlänge, SL) bei einer Wasserleitfähigkeit von 100 µS/cm. Jeder Punkt ist die Detektionsdistanz für ein Individuum, berechnet aus der Entladungsamplitude der Mormyriden und der Schwelle der Welse für die zugehörige Pulskurvenform. (Schwelle für die Entladungen von *M. macrolepidotus*-Männchen MM1 (4,7 ms Dauer), eines *C. discorhynchus*-Männchen und eines *Hippopotamyrus* sp. nov.).

3.7 Vergleich der elektrosensorischen Schwellen von nachgezüchteten *Clarias gariepinus* und *C. theodorae* (Wildfang)

In Dressurversuchen wurde überprüft, ob sich die elektrosensorische Empfindlichkeit von *C. gariepinus* aus Nachzucht von derjenigen im Freiland aufgewachsener *C. theodorae* unterscheidet. Dies war nicht der Fall; die elektrosensorischen Schwellen lagen im gleichen Bereich. Dies galt sowohl für monopolare Rechteck- als auch für monopolare Sinuspulse (siehe Abb. 10a und Abb. 10b). Auch die Steigungen der Regressionsgeraden (bei doppelt-logarithmischer Auftragung bei ungefähr -1,0) und die Schnittpunkte mit der Y-Achse lagen im selben Bereich (siehe Tab. 5).

4 Diskussion

4.1 Detektion von Mormyridenentladungen

4.1.1 Elektrorezeption bei Welsen

Wie in dieser Arbeit gezeigt wurde, sind Welse mit ihren ampullären Elektrorezeptoren befähigt, die elektrischen Entladungen einiger Mormyriden-Arten wahrzunehmen. Diese pulsförmigen Entladungen stellen jedoch für ampulläre Rezeptoren nicht den optimalen Stimulus dar: Wie schon eingangs beschrieben, handelt es sich bei ihnen um Niederfrequenzrezeptoren (Übersicht: Andrianov et al. 1996). Der vom Wels *Ictalurus nebulosus* wahrgenommene Frequenzbereich liegt zwischen 0,03 Hz und 100 Hz (Peters et al. 1995), wobei sich die elektrophysiologisch und im Verhaltensexperiment gemessenen Abstimmkurven etwas unterscheiden (Peters et al. 1988): So liegt das Empfindlichkeitsmaximum bei elektrophysiologischen Messungen bei 3 Hz - 7 Hz (Peters und Buwalda 1972; McCreery 1977; de Weille 1983; Bretschneider et al. 1985) bzw. bei 1 Hz - 3 Hz im Verhaltensversuch (Peters et al. 1988, 1995). Vergleichbare Filtercharakteristika der Rezeptoren wurden auch bei *Clarias lacera* (synonym mit *C. gariepinus*; Ozouf-Costaz et al. 1990) festgestellt; das elektrophysiologisch ermittelte Empfindlichkeitsmaximum liegt hier bei 10 Hz - 30 Hz (Peters und Bretschneider 1981). Ampulläre Rezeptoren kommen bei allen elektrorezeptiven Fischen und Amphibien vor und werden aufgrund anatomischer Ähnlichkeit gleich benannt. Ampulläre Rezeptoren von Mormyriden sind zwar denjenigen der Welse nicht homolog (Bullock 1982; Finger et al. 1986), jedoch hinsichtlich ihrer Niederfrequenzempfindlichkeit mit denen der Welse vergleichbar (Zakon 1986). Sie haben etwas höhere Empfindlichkeitsmaxima; bei *Gnathonemus petersii* liegt dieses bei 30 Hz - 50 Hz (Dunning 1973 in Zakon 1988). Allgemein sind die Filterflanken von allen bisher untersuchten ampullären Rezeptoren relativ flach, die Empfindlichkeit zum Hochfrequenten nimmt nur um 6 dB/Oktave, zum Niederfrequenten um 3 dB/Oktave ab (Dunning 1973 in Zakon 1988; Bretschneider et al. 1979).

Für pulsförmige Reize zeigten die Schwellenkurven von *C. gariepinus* erwartungsgemäß einen anderen Verlauf als die der tuberösen Elektrorezeptoren von Mormyriden. Letztere sind wenigstens grob auf die Grund- und Hauptfrequenzkomponenten des Amplitudenspektrums der eigenen Entladungspulse abgestimmt (Hopkins 1981; Bass und Hopkins 1980). Die Verhaltensschwellen von *C. gariepinus* lassen keine Abstimmung auf kurze Reizpulse erkennen: Im Bereich zwischen 0,1 ms und 4 ms Pulsdauer war für monopolare Sinus- und monopolare Rechteckpulse bei doppelt-logarithmischer Auftragung ein linearer Abfall der Schwellen mit steigender Pulsdauer zu beobachten; ein Minimum („beste" Pulsdauer) wurde jedoch nicht erreicht (siehe Abb. 10a und b). Eine ähnliche lineare Beziehung zwischen Reizintensität und Schwelle fanden auch Lissmann und Machin (1963) bei einem Wels der Gattung *Clarias* (vermutlich *C. anguilloides*). Sie untersuchten aber nur monopolare Rechteck- und keine Sinuspulse.

C. gariepinus war für monopolare Rechteckpulse empfindlicher als für monopolare Sinuspulse gleicher Dauer; bei parallelen Regressionsgeraden für die Abhängigkeit der Schwelle von der Reizdauer waren die Schnittpunkte mit der Y-Achse verschieden (bei -1,2 bzw. -1,6 für monopolare Rechteck- bzw. Sinuspulse bei gleicher Steigung -1 der Regressionsgerade; siehe Abb. 11). Dies kann mit dem höheren Energiegehalt von Rechteckpulsen gegenüber Sinuspulsen bei gleicher Dauer und Amplitude erklärt werden: Monopolare Pulse sind energiereicher als bipolare Pulse gleicher Dauer, so beträgt das Energieverhältnis von bipolaren Sinuspulsen zu monopolaren Sinuspulsen zu monopolaren Rechteckpulsen 1/8 : 3/8 : 1 (siehe auch Postner und Kramer 1995). Ampulläre Rezeptoren sind Spannungsdetektoren (Übersicht: Kramer 1996), und die Spannung ist mit dem Energiegehalt korreliert. Die Schwellen für biphasische Sinuspulse lagen nicht nur deutlich höher als für monopolare Sinuspulse, der Verlauf der Regressionsgerade war auch doppelt so steil (-2,2 ± 0,17; siehe Abb. 11).

In dieser Arbeit konnte gezeigt werden, daß bei *C. gariepinus* für die Detektion von Reizpulsen der Energieanteil niederer Frequenzen entscheidend ist: Die Maxima der Amplitudenspektren von monopolaren Rechteck- und Sinuspulsen liegen nahe 0 Hz, wie es bei gepulster Gleichspannung zu erwarten ist (genauer lagen die Maxima im Bereich ≤ 5 Hz; dies war aus technischen Gründen das kleinste Frequenzfenster > 0 Hz, das erfaßt werden konnte). Die Spektren der Sinuspulse haben im Vergleich zu denen der Rechteckpulse ein schmaleres Frequenzband. Für die hohen Frequenzkomponenten der Pulse sind die Welse jedoch nicht empfindlich. Geht man davon aus, daß nur der Niederfrequenzanteil eines Reizpulses die Schwelle beeinflußt, müßte sich für Rechteckpulse eine höhere Schwelle als aufgrund des Gesamtenergiegehalts erwarteten ergeben. Dies hat sich bestätigt: Die aus den Schwellen der monopolaren Sinuspulse errechneten erwarteten Schwellen für monopolare Rechteckpulse lagen 2,39 ± 0,81 dB unter den im Verhaltensexperiment gefundenen.

Die Schwellenwerte werden unabhängig von der Reizpuls-Kurvenform, wenn nur ihr Niederfrequenzanteil berücksichtigt wird: Es besteht ein linearer Zusammenhang zwischen der Verhaltensschwelle der Welse und dem Energieanteil des Reizpulses bis 30 Hz (Integral über das Fourierspektrum von 0 - 30 Hz; log-log-Auftragung). Die Schwellenkurven von monopolaren und bipolaren Sinuspulsen und monopolaren Rechteckpulsen kommen - anders als bei der Auftragung der Schwellen gegen die Pulsdauer - zur Deckung (siehe Abb. 12 und Abb. 11).

Im Gegensatz zu dem elektrorezeptiven System der Welse weist das der Mormyriden (wahrscheinlich die Knollenorgane) unterschiedliche Schwellenkurven für verschiedene Reizpulse auf. Für monopolare Rechteckpulse entsprechen die bei den Larven des Mormyriden *Pollimyrus isidori* gefundenen Ergebnisse denen bei *C. gariepinus*; *P. isidori*-Larven sind für diese Pulse in der Regel empfindlicher als für monopolare Sinuspulse gleicher Dauer (Postner und Kramer 1995). Für monopolare Sinuspulse zeigen Larven jedoch eine Abstimmung auf eine Pulsdauer von 1 ms; bei längerer Pulsdauer steigt die Schwelle wieder an. Monopolare Sinuspulse dieser Dauer entsprechen näherungsweise der Eigenentladung (Postner und Kramer 1995). Noch steilere Filterflanken der Abstimmkurven findet man bei wellenentladenden Gymnotiformen, deren tuberöse Rezeptoren bzw. durch sie vermittelte Verhaltensleistungen vergleichsweise scharf auf die Frequenz der Eigenentladungen abgestimmt sind (Knudsen 1974; Bastian 1976; Hopkins 1976; Viancour 1979; Kramer und Kaunzinger 1991).

Monopolare Rechteckpulse wurden bisher in der Natur nicht gefunden, jedoch findet man mono- und bipolaren Sinuspulsen ähnliche Kurvenformen zum Beispiel bei den elektrischen Organentladungen von *Hippopotamyrus ansorgii* (monopolar) und *M. macrolepidotus* (bipolar), die beide im Lebensraum von *C. gariepinus* zu finden sind (Kramer 1996).

4.1.2 Mormyridenentladungen

Aufgrund der Niederfrequenzempfindlichkeit der ampullären Elektrorezeptoren der Welse (s.o.) und der fehlenden Abstimmung auf kurze elektrische Pulse, bestätigt in der vorliegenden Arbeit im Bereich von 0,1 bis 4 ms Pulsdauer, wurde bisher die Möglichkeit der elektrosensorischen Beutedetektion von schwachelektrischen Fischen nicht diskutiert. Die ersten Hinweise auf eine Erregbarkeit dieses Rezeptortyps durch kurze Entladungspulse haben Untersuchungen an ampullären Rezeptoren des Mormyriden *Gnathonemus petersii* ergeben (Bell und Russell 1978). Die fischeigenen elektrischen Entladungspulse beeinflussen die Spontanfrequenz der sensiblen Fasern dieser Rezeptoren (Bell und Russell 1978). Gleichspannungs- oder Niederfrequenzanteile von Mormyriden-Entladungen, die die Entladungen für die ampullären Elektrorezeptoren von Mormyriden oder Welsen „detektierbar“ machen könnten, sind bei den meisten Arten aber kaum oder sehr schwach ausgeprägt (Übersicht: Kramer 1990). Eine Ausnahme bilden hierbei - bisher unbekannte - monopolare Entladungen bzw. die sexualdimorphen Entladungen langer Dauer von *Marcusenius macrolepidotus*-Männchen des Oberen Sambesi.

Abhängig von der Anatomie und Physiologie der Elektrozyten des elektrischen Organs (Bennett 1971a; Bass 1986a, b) sind die Entladungen von Mormyriden artspezifisch verschieden (Lissmann 1958; Hopkins 1980, 1981; Übersicht: Kramer 1996) und können zwischen Individuen variieren (Übersicht: Kramer 1990, 1994). Die Kurvenform einer Mormyridenentladung ist u.a. gekennzeichnet durch die Dauer der gesamten Entladung, die Anzahl, Polarität, Amplitude und Dauer der einzelnen Phasen. So besteht die Entladung von *M. macrolepidotus* aus einer kopf-positiven Phase (P-Phase), gefolgt von einer kopf-negativen Phase (N-Phase), deren Amplitude niedriger als die der P-Phase sein kann. Sexualdimorphismen der Entladungskurvenform sind hingegen selten: *M. macrolepidotus* des Oberen Sambesi, zeitweise der Hauptbeutefisch von *C. gariepinus* (siehe unten), stellt den einzigen bisher sicher identifizierten Fall dar (Kramer 1997, im Druck a). Während Weibchen eine durchschnittliche Entladungsdauer von 519 µs und Jungtiere von 416 µs besitzen, nimmt die Entladungsdauer der Männchen ab dem Zeitpunkt der sexuellen Reife bis zum 11,5fachen des Mittelwerts von Jungtieren zu: Sie kann sich bei Männchen bis auf 4,8 ms verlängern (durchschnittliche Entladungsdauer der Männchen: 2980 ± 330 µs). Zusätzlich zur Entladungsdauer nimmt die Gleichspannungskomponente überproportional zu: Da sich die N-Phase stärker verlängert als die P-Phase, nimmt die N-Fläche (d.h. das Integral über die N-Phase des Pulses) im Vergleich zur P-Fläche stärker zu. Während bei den Jungtieren und den meisten Weibchen keine Gleichspannungskomponente vorhanden ist, tritt bei Männchen mit wachsender Entladungsdauer zunehmend ein Gleichspannungsanteil auf (Kramer 1997; im Druck a).

Die langandauernde Männchen-Entladung (4,71 ms) wird von *C. gariepinus*, dem häufigsten Wels in Afrika (Skelton 1993), ab einer Feldstärke von 103 $\mu V_{S\text{-}S}$/cm, die kürzere Männchen-Entladung (2,47 ms) ab 688 $\mu V_{S\text{-}S}$/cm detektiert. Die höhere Empfindlichkeit für die längere Entladung ist auch durch den Vergleich der zwei Amplitudenspektren erklärbar: So hat das Amplitudenspektrum der langen *Marcusenius*-Männchen-Entladung das Energiemaximum im Tieffrequenten (303 Hz), bei der kürzeren Entladung liegt dieses weiter im Höherfrequenten (600 Hz, Fourier-Spektren siehe Abb. 13a). Im Gegensatz zu *M. macrolepidotus* sind die triphasischen Entladungskurvenformen von *P. catostoma*, einem weiteren Beutefisch von *C. gariepinus,* nicht sexualdimorph. Die Pulsdauer von *P. catostoma* liegt zwischen 290 µs und 760 µs, im Mittel bei Männchen 395 µs bzw. bei Weibchen 419 µs (bei 25 °C, Kramer 1997; im Druck a). Diese Entladungskurvenform wurde von den Welsen auch bei höchstmöglicher Amplitude nicht detektiert. Das Energiemaximum des Amplitudenspektrums dieser Entladung liegt bei 6760 Hz (siehe Tab. 8).

Auch bei den Schwellen der Welse für die Entladungen anderer Mormyriden-Arten bestätigten sich die bei künstlichen Pulsen gefundenen Ergebnisse: Die Empfindlichkeit der Welse war größer für längere Pulse bzw. solche mit größerer Gleichspannungskomponente. So wurden neben denen der Hauptbeutefischen besonders die monopolaren Entladungen der *Hippopotamyrus*-Arten, aber auch die langandauernden Entladungen von *Mormyrus lacerda* und die eines *Cyphomyrus discorhynchus*-Männchens detektiert (siehe Tab. 7), besser sogar noch als die längsten Entladungen von *M. macrolepidotus*. Am höchsten war die Empfindlichkeit für die lange, monopolare Entladung von *Hippopotamyrus* sp. nov., auf die die Welse noch bei einer Feldstärke von nur $24\,\mu V_{S\text{-}S}$/cm reagierten. Bei allen untersuchten Mormyriden-Arten zeigten die elektrischen Entladungen mit einer längeren Dauer bzw. mit einem Gleichspannungsanteil ein deutlich im Niederfrequenzbereich liegendes Energiemaximum des Amplitudenspektrums (siehe auch Kramer, im Druck a). So liegt das Energiemaximum der langen, fast monopolaren Entladung von *Hippopotamyrus* sp. nov. noch weiter im Niederfrequenzbereich (44 Hz) als das der langen *Marcusenius*-Männchen-Entladung (303 Hz). Weiter im Hochfrequenten liegende Energiemaxima der Amplitudenspektren findet man bei den Entladungen, die die Welse nicht wahrnehmen können; so liegt das Energiemaximum bei *Pollimyrus castelnaui* bei 3738 Hz und das eines *Cyphomyrus discorhynchus*-Weibchens bei 5442 Hz (siehe Tab. 8).

Wie dargestellt, werden Entladungen besonders gut wahrgenommen, wenn die Dauer verlängert ist, oder wenn sie einen hohen Gleichspannungsanteil aufweisen, wie es bei monopolaren Pulstypen der Fall ist oder wenn bei zunehmender Entladungsdauer eine Phase immer mehr überwiegt (*M. macrolepidotus*-Männchen). Diese Kriterien erhöhen den Niederfrequenzanteil eines Reizpulses, wie auch am Fourierspektrum ersichtlich ist. Kurze Entladungen, deren Energiemaxima über 700 Hz liegen, wie z.B. von *M. macrolepidotus*-Weibchen, *P. catostoma* und *P. castelnaui*, werden nicht detektiert.

Neben den untersuchten Entladungen könnten auch noch die von Mormyriden-Larven detektiert werden. Mormyriden-Larven erzeugen vermutlich alle eine larvale Entladung, die sich von der der Adulten unterscheidet (Übersicht: Kramer 1996). So findet man bei *Stomatorhinus corneti*-Larven eine biphasische Entladung von 3 ms Dauer, während die Adulten eine Entladungsdauer von 300 - 500 µs aufweisen (Heymer und Harder 1975). Die Larven von *Pollimyrus isidori* (cf. *adspersus*) erzeugen im Alter von 8 bis 70 Tagen eine larvale Entladung, die einen ausgeprägten monophasischen Anteil von 330 µs besitzt (Westby und Kirschbaum 1977, 1978; Kirschbaum und Westby 1975), während die Hauptphase der Entladungen adulter Fische ungefähr 10mal kürzer andauert. Diese larvalen Entladungen können vermutlich von Welsen aufgrund der langen Entladungsdauer bzw. des hohen Gleichspannungsanteils detektiert werden. Allerdings kann das erzeugte Signal wegen der geringen Fischgröße und des damit verbundenen geringen Dipolmoments wohl nur über kürzeste Distanzen wahrgenommen werden.

4.2 Detektionsdistanz

Die Männchen-Entladungen von *Marcusenius macrolepidotus* werden von *C. gariepinus* sehr gut detektiert, jedoch kann daraus nicht unbedingt geschlossen werden, daß diese elektrorezeptiven Fähigkeiten tatsächlich bei der Beutedetektion eingesetzt werden. So kann die Bedeutung der Elektrorezeption bei der Beutedetektion nicht hoch sein, wenn die Entladungen nur über sehr geringe Entfernungen wahrgenommen werden können. Um die „Konkurrenzfähigkeit“ gegenüber anderen Sinnesmodalitäten zu untersuchen, wurde die maximale Detektionsdistanz für Mormyridenentladungen bestimmt. Die Reichweite eines Kommunikationssignals wird „reach“ (Markl 1985) genannt und wurde auch für das elektrische Kommunikationssystem angewandt (Übersicht: Hopkins 1988b). Die Reichweite ist von der Empfindlichkeit des Empfängers, der Amplitude des Signals an der Quelle, der Übertragung des Signals im Medium und dem Signal/Rauschverhältnis abhängig. Die ersten drei Faktoren sollen im folgenden besprochen werden.

4.2.1 Empfindlichkeit des Welses

Elektrosensorische Schwellen wurden sowohl elektrophysiologisch als auch in Verhaltensversuchen bestimmt (Übersichten bei: Kalmijn 1988; Zakon 1986, 1988; Bretschneider und Peters 1992). Die Schwellen werden für einen optimalen Niederfrequenzstimulus (1 Hz; Peters et al. 1988) im Verhaltensversuch mit 1 µV/cm angegeben (Kalmijn 1974; Peters und van Wijland 1974; Peters et al. 1995), bzw. je nach Wasserleitfähigkeit auch geringfügig höher (2 - 5 µV/cm; Peters und van Ieperen 1989; Neuman et al. 1991; Peters et al. 1991). Die elektrophysiologisch bestimmten Schwellen liegen ein wenig darüber (6,0 µV/cm; berechnet aus Peters und Buwalda 1972 in Kalmijn 1974). Die in der vorliegenden Arbeit gezeigte Empfindlichkeit für Mormyridenentladungen liegt zwar deutlich über diesen niedrigen Werten, da kurze Entladungspulse nicht den optimalen Stimulus darstellen, jedoch nähern sich die Schwellen besonders für die langen monopolaren Entladungen von *Hippopotamyrus* sp. nov. diesem Bereich an (24 $\mu V_{S\text{-}S}$/cm).

Die Empfindlichkeit des elektrosensorischen Systems wird hauptsächlich von der Wasserleitfähigkeit beeinflußt (für Mormyriden: Bell et al. 1976; Bell und Russell 1978; für Gymnotiden: Bullock et al. 1972; Knudsen 1974, 1975; Heiligenberg 1977). Die maximale Empfindlichkeit der ampullären Rezeptoren des Gymnotiden *Apteronotus* tritt bei einer Wasserleitfähigkeit von 100 µS/cm auf, bei höheren und niedrigeren Leitfähigkeiten nimmt sie ab (Knudsen 1974). Zudem zeigte der Autor, daß bei *Apteronotus* der Einfluß der Wasserleitfähigkeit auf ampulläre Rezeptoren größer ist als auf tuberöse. Bei Mormyriden nimmt ebenfalls die Antwort sowohl der ampullären als auch der tuberösen Elektrorezeptoren stark ab, wenn die Wasserleitfähigkeit unter 100 µS/cm liegt (Bell et al. 1976). Auch in dieser Arbeit konnte an *C. gariepinus* gezeigt werden, daß die Empfindlichkeit bei 100 µS/cm größer ist als bei niedrigeren Wasserleitfähigkeiten: Die elektrosensorischen Schwellen nahmen von 50 µS/cm auf 100 µS/cm um 2,7 dB ab.

Empfindlichkeit und Abstimmkurven der Elektrorezeptoren sind auch von der Temperatur abhängig (Peters und Bretschneider 1981; Schäfer et al. 1990). Jedoch erwies sich im Verhaltensexperiment das elektrorezeptive System von temperaturadaptierten Welsen von der Temperatur weit weniger abhängig als nach elektrophysiologischen Experimenten erwartet (Peters et al. 1995). In der vorliegenden Arbeit wurde bei allen Versuchen die Temperatur konstant bei 26 °C gehalten, was im natürlich vorkommenden Bereich liegt.

4.2.2 Entladungsamplitude der Mormyriden

Die Reichweite der Entladungen nimmt mit der Größe der erzeugten Entladungsamplitude zu. Die Entladungsamplitude ist das Summenpotential der synchron feuernden Elektrozyten, deren Einzelspannungen sich wie Batterien in Serie aufsummieren (Bennett 1971a; Bell et al. 1976). Die Elektrozyten stellen modifizierte Muskelzellen dar, die nicht mehr kontraktionsfähig sind, aber große Aktionspotentiale produzieren können (Übersichten: Bennett 1971a; Zimmermann 1985; Bass 1986a). Bei den meisten Mormyriden sind zwischen 100 und 200 Elektrozyten in Serie geschaltet (Szabo 1960; Bennett 1971a; Bruns 1971), wobei die einzelnen Zellen Potentiale zwischen 80 mV und 150 mV erzeugen können (Keynes und Martins-Ferreira 1953; Bennett und Grundfest 1961; Bell et al. 1976). Schwachelektrische Fische aus der Familie der Mormyriden können, an der Luft gemessen, Entladungen mit Spitzenamplituden bis 17,8 V erzeugen (Graff 1989; Bell et al. 1976).

In dieser Arbeit wurden die Amplitudenmessungen jedoch im Wasser in einem bestimmten Abstand vom Fisch gemessen, da die biologische Bedeutung im Vordergrund stand und zudem die Messungen an der Luft fehlerbehaftet sind. So fällt an der Luft die elektrisch ausgelöste N-Phase aus. Im Wasser konnten in 35 cm Abstand vom Fisch bei *M. macrolepidotus* noch Amplituden von 0,94 mV_{S-S}/cm bis 5,19 mV_{S-S}/cm gemessen werden.

Die Entladungsamplitude ist streng mit der Fischgröße korreliert. Diese Größenabhängigkeit der Amplitude findet man auch beim Zitteraal *Electrophorus electricus*, (Ordnung Gymnotiformes; Brown und Coates 1952), bei allen bisher untersuchten Gymnotiden, wie z.B. *Gymnotus carapo* (Black-Cleworth 1970; Knudsen 1975), und dem Mormyriden *Gnathonemus petersii* (Moller 1995). Auch bei *M. macrolepidotus* nahm die erzeugte Entladungsamplitude linear mit der Standardlänge der Fische zu. Erstaunlicherweise setzte sich dieser Trend bis zu dem größten in dieser Arbeit gemessenen Tier fort (SL = 27,5 cm). Die bis jetzt gefundene maximale Körpergröße dieser Art liegt nur wenig darüber (SL = 30 cm; Skelton 1993). Eine Geschlechtsabhängigkeit scheint nicht zu bestehen, auch in der Literatur finden sich hierzu keine Hinweise. Bei *Hippopotamyrus* sp. nov. folgte die Größenabhängigkeit der Entladungsamplitude einer sehr flachen Regressionsgeraden. Bei fünf Individuen wurde eine Entladungsamplitude von 0,13 ± 0,021 mV_{S-S}/cm in 20 cm Abstand vom Fisch gemessen.

Artunterschiede in der Entladungsamplitude können hauptsächlich durch die Elektrozytenzahl, die Größe und die erzeugte Spannung der einzelnen Elektrozyten erklärt werden (Bell et al. 1976; Bennett und Grundfest 1961; Bass 1986b). So besitzt beispielsweise der Mormyride *Gnathonemus petersii* zwischen 97 und 120 in Serie geschaltete Elektrozyten pro Reihe, wobei eine Zelle ungefähr eine Spannung von 100 mV erzeugt. *Paramormyrops gabonensis*, mit einer sehr langen und schwachen Entladung, hat nur ungefähr 20 bis 22 Elektrozyten in Serie pro Reihe, während *Isichthys henry* mit einer schwachen Entladung ebenfalls nur 41 bis 48 Elektrozyten pro Reihe besitzt (Bass 1986b). Mormyriden mit zahlreichen Elektrozyten wie *Mormyrus rume* hingegen erzeugen Entladungen, deren Amplituden so stark sind, daß sie unter günstigen Bedingungen bei Berührung mit der Hand spürbar sind.

Die in dieser Arbeit gemessenen Entladungsamplituden von *M. macrolepidotus, P. catostoma* und *C. discorhynchus* zeigen keine großen Unterschiede: Ausschlaggebend für die erzeugte Feldstärke war die Größe der Fische. Im Gegensatz dazu erzeugte erstaunlicherweise *Hippopotamyrus* sp. nov., eine Mormyridenart mit einer langen monopolaren Entladungen, eine nur sehr geringe Entladungsamplitude. Ob die Amplitude auf die Kurvenform zurückzuführen ist oder diese Art damit dem Raubdruck der Welse ausweicht, ist noch nicht untersucht.

4.2.3 Abschwächung im Wasser

Die Erzeugung von elektrischen Entladungen kann mit der Thevenin-Gleichung beschrieben werden. Die Elektrozyten stellen in Serie geschaltete Spannungsquellen mit zwei dazu ebenfalls in Serie geschalteten Widerständen dar, dem Hautwiderstand und dem niedrigeren Wasserwiderstand (Harder et al. 1967; Knudsen 1975; Bell et al. 1976; Heiligenberg 1975). Knudsen (1975) hat durch umfangreiche Messungen des elektrischen Feldes bei Gymnotiden gezeigt, daß die Isopotentiallinien wie bei einem Dipol verlaufen, wenn sie in genügend großem Abstand (>2 Fischlängen) gemessen werden. Die Spannung nimmt mit dem Quadrat der Entfernung ab, die Feldstärke demzufolge mit der dritten Potenz des Abstands. Der Einfluß der Wasserleitfähigkeit auf die Ausbreitung im Wasser wird im Abschnitt 4.2.4 behandelt.

Das dreidimensionale, ellipsoidale elektrische Feld um den Fisch hat die größte Ausdehnung senkrecht zur Fischlängsachse (Knudsen 1975), damit ist die Entladungsamplitude auch vom Meßpunkt abhängig. Die Reichweite ist größer, wenn die Fische parallel zueinander stehen (Squire und Moller 1982): Zwar ist im Nahfeld die Amplitude bei der Meßweise „caudal oder cranial in Verlängerung der Körperlängsachse“ (siehe Abb. 7) höher, die Abschwächung der Feldstärke mit zunehmendem Abstand ist aber viel größer. Dies konnte auch für *M. macrolepidotus* bestätigt werden (siehe Abb. 19); so ist schon bei einem Abstand von 25 cm vom Fisch die Feldstärke bei der parallelen Meßweise größer als bei der caudalen Messung.

Im Nahfeld wird das elektrische Feld des Fisches durch den eigenen Körper verformt (Heiligenberg 1975; Bacher 1983), bei genügendem Abstand vom Fisch (etwa 1 bis 2 Körperlängen) entspricht das Feld jedoch einem idealen elektrischen Dipol (Knudsen 1975; Übersicht: Scheich 1983). Die Verformung des elektrischen Feldes ist bei größeren Tieren stärker ausgeprägt (Knudsen 1975). Dies konnte auch für *M. macrolepidotus* bestätigt werden: Der größte *M. macrolepidotus* wich im Nahfeld sehr viel stärker von der geradlinigen Abschwächung ab als der kleinste *M. macrolepidotus*. Die Verformung scheint jedoch bei Mormyriden allgemein noch stärker ausgeprägt zu sein als bei Gymnotiden. Dies mag daran liegen, daß bei Mormyriden das elektrische Organ im Schwanzstiel liegt, und die

Isopotentiallinien durch den Fischkörper, der aufgrund seines hohen Hautwiderstandes einen Nichtleiter darstellt (Übersicht: Kramer 1996), stärker beeinflußt werden. Bei Gymnotiden hingegen erstreckt sich das elektrische Organ beinahe über den ganzen Körper, die Verformung der Isopotentiallinien im Nahfeld ist hier deutlich geringer (Knudsen 1975).

4.2.4 Reichweite der Detektion

Die Detektionsreichweite für elektrische Entladungen ist bis jetzt nur bei Fischen, die selbst Entladungen produzieren, untersucht worden. Für schwachelektrische Fische ist der Kommunikationsbereich wegen des Dipolcharakters des elektrischen Organs ellipsoidal (berechnet von Knudsen 1975; empirische Daten von Squire und Moller 1982). Bei Gymnotiden wurde die Reichweite der Entladungen anhand von Messungen des elektrischen Feldes um den Fisch und der elektrosensorischen Schwellen der Tiere bestimmt: Sie liegt bei 40 cm - 116 cm bei einer Wasserleitfähigkeit von 500 µS/cm, bzw. 50 cm - 160 cm bei 333 µS/cm (Knudsen 1975). Messungen der Reichweite von Mormyridenentladungen anhand von Verhaltensreaktionen der Fische sind von Moller und Bauer (1973), Squire und Moller (1982) und Moller et al. (1989) durchgeführt worden. So finden die Autoren für *Brienomyrus niger* einen maximalen Kommunikationsbereich von 135 cm (parallele Anordnung der Fische) bei einer Wasserleitfähigkeit von 52 µS/cm, bzw. ungefähr 30 cm bei 500 - 1000 µS/cm bei *Gnathonemus petersii* (Moller und Bauer 1973). Jedoch kommen Wasserleitfähigkeiten von 500 - 1000 µS/cm in tropischen Flüssen nicht vor (Kramer, pers. Mitt.: ca. 50 - 150 µS/cm für den Oberen Sambesi und Sabie-Fluß; Hopkins 1972: 66 - 166 µS/cm). Zudem ist der „Kommunikationsbereich“ nicht mit dem Detektionsbereich gleichzusetzen: Er wurde als die Distanz ermittelt, ab der der Fisch seine Zwischenpulsintervalle auf Annäherung eines zweiten Fisches ändert. Dies kann jedoch je nach Motivation oder individuellen Eigenschaften des Fisches unterschiedlich sein: So kann der Antwortbereich eines im Schwarm lebenden Weibchens kleiner sein als der eines territorialen Männchens. Die Detektionsdistanz ist vermutlich größer als der Antwortbereich.

In dieser Arbeit wurde gezeigt, daß die Detektion einer langandauernden Entladung eines 12,6 cm (SL) langen *M. macrolepidotus*-Männchen für *C. gariepinus* noch bis zu einem Abstand von 0,83 m möglich ist, bei einem 27,5 cm langem Männchen sogar noch bei einer Entfernung von 1,47 m. Vermutlich ist auch der Kommunikationsbereich von *M. macrolepidotus* größer als der bei *B. niger* gefundene, auch wenn man die Definition von Squire und Moller (1982) akzeptiert, da der sehr viel größere *M. macrolepidotus* auch stärkere Entladungsamplituden erzeugt.

Beutedetektion mit ampullären Elektrorezeptoren ist vor allem bei Haien untersucht worden. Die elektrosensorischen Schwellen bei Haien liegen bei nur 5 nV/cm, was ihnen die Detektion der elektrischen Felder von Beute ohne elektrische Entladungen ermöglicht. Dabei wurden „Angriffsabstände“ von 40 cm gefunden (Kalmijn 1978, 1982). Bei Süßwasser-Teleosteern, deren Schwellen um fast zwei Zehnerpotenzen höher liegen, liegt die Angriffsdistanz bei nur 5 cm für diese Art von Beute (5 µV/cm; Kalmijn 1988). Dies zeigt, daß eine Detektionsdistanz von 40 cm bis 150 cm für die schwachelektrischen Entladungen von Mormyriden eine enorme Reichweite für einen nachtaktiven Raubfisch wie *C. gariepinus* ist. Diese Reichweite liegt im selben Bereich wie die der innerartlichen Kommunikation von Mormyriden, obwohl *C. gariepinus* im Gegensatz zu Mormyriden unspezialisierte Elektrorezeptoren besitzt, die keineswegs optimal für Mormyriden-Entladungen abgestimmt sind. Verglichen mit tagaktiven, landbewohnenden Tieren mag diese Entfernung niedrig erscheinen, jedoch ist bei 1 m Reichweite der elektrische Sinn gegenüber der visuellen, chemischen und akustischen Orientierung konkurrenzfähig bzw. sogar überlegen (Abschnitt 4.3; s.a. Hopkins 1988a).

Die Wasserleitfähigkeit hatte auf die Detektionsdistanz einen zu vernachlässigenden Einfluß, da sich bei Leitfähigkeitsänderungen die elektrosensorischen Schwellen der Welse und die Amplitudenänderungen gegenläufig verhielten. Die Detektionsdistanz nahm bei steigender Wasserleitfähigkeit nur wenig zu.

Inwieweit die geringe Entladungsamplitude mancher Mormyriden auf den Räuberdruck durch Welse zurückgeführt werden kann, ist noch nicht untersucht: Vermutlich sind monopolare Pulse hoher Amplitude zu kostspielig. Ähnlich geringe Amplituden findet man bei wellenentladenden Gymnotiden, die nicht wie pulsentladende Mormyriden den niedrigen spektralen Kontrast zwischen Eigenentladung und Hintergrundrauschen durch eine hohe Entladungsamplitude verbessern müssen (Übersichten: Kramer 1990, 1994).

4.3 Detektion von Fischen mit anderen Sinnesmodalitäten

Neben der Elektrorezeption können weitere Sinnesmodalitäten der Beutedetektion dienen: So stellen Chemorezeption, Sehen, Hören sowie das mechanosensorische Seitenliniensystem wichtige Orientierungsmöglichkeiten dar. Auch der Tastsinn ist bei Welsen stark ausgeprägt, da es sich hierbei jedoch um einen „Nahsinn“ handelt, wird er im folgenden nicht diskutiert.

4.3.1 Elektrorezeption

Die fehlende Abstimmung auf Reizpulse von 0,1 ms bis 4 ms Dauer spricht dafür, daß die ampullären Rezeptoren der Welse nicht auf die Entladungen schwach-elektrischer Fische spezialisiert sind. In bisherigen Untersuchungen wurde die biologische Bedeutung der Elektrorezeption von Fischen, die keine elektrischen Entladungen erzeugen, für drei Bereiche diskutiert: Navigation oder Orientierung, Beutedetektion und soziale Interaktionen (Übersichten: Kalmijn 1974; Finger 1986).

Lokale Spannungsunterschiede können ihren Ursprung beispielsweise in lokalen Unterschieden in der chemischen Zusammensetzung, der Salinität, dem Sauerstoffgehalt, dem pH-Wert und der Wassertemperatur haben (Pals et al. 1982). Diese natürlich vorkommenden elektrischen Gleichspannungen werden durch das Vorbeischwimmen an der Spannungsquelle in Wechselspannung transformiert (Peters und Buwalda 1972). So findet man im natürlichen Habitat Spannungsquellen physikalischen oder biochemischen Ursprungs mit Potentialgradienten von 1 mV/cm bis 10 mV/m (Peters und Buwalda 1972), an Flußufern können stabile bioelektrische Felder von 300 µV/cm bei 333 µS/cm gemessen werden (Krajew 1957 in Roth 1972). Sich bewegende Welse können vermutlich sowohl Stärke als auch Richtung dieser elektrischen Felder messen (Roth 1969; Kalmijn et al. 1976a, b). Im Verhaltensexperiment hat sich bestätigt, daß Welse Spannungsgradienten nutzen, um in aquatischen elektrischen Feldern zu navigieren (Peters und van Wijland 1974; Kalmijn et al. 1976a, b).

Von verschiedenen Autoren ist bei Welsen Beutedetektion als eine weitere biologische Funktion der Elektrorezeptoren vorgeschlagen worden. Lissmann und Machin (1963) nehmen an, daß *Clarias* (vermutlich *C. anguilloides*) die Feldpotentiale der Nervenimpulse anderer Fische wahrnehmen kann, da er in Verhaltensversuchen kurze, elektrische Rechteckpulse detektieren konnte. Roth (1972) und Kalmijn (1974) vermuten, daß Welse Beute lokalisieren können, da sie niederfrequente Signale, die von anderen Fischen ausgehen, wahrnehmen können. Solche Felder wurden als Muskelaktionspotentiale (Summen-Feldpotentiale) in der Nähe von afrikanischen Welsen abgeleitet (Lissmann 1958, 1963) und entstehen beim Atmen oder bei schnellen Bewegungen eines Fisches (Kalmijn 1974; Peters und Bretschneider 1972). Fische und Insektenlarven besitzen generell dipolartige Gleichstromfelder, die von Wechselspannungskomponenten überlagert sind. In der Nähe der Tiere können Gradienten von 1 µV/cm - 100 µV/cm gemessen werden (Peters und Buwalda 1972), nahe des Mauls von Süßwasser-Teleosteern lassen sich sogar Spannungsgradienten von mehreren mV messen, die auch in einem von Welsen detektierbaren Bereich liegen (Peters und Bretschneider 1972;

Roth 1972). Der Katzenwels *I. nebulosus* kann sein selbsterzeugtes ventral gelegenes Gleichspannungsfeld Impedanzinhomogenitäten zur aktiven Elektroortung nutzen (Peters und van Wijland 1993). *Ictalurus* kann Beute oder Artgenossen elektrosensorisch detektieren (Peters und Meek 1973). Jedoch ist die Reichweite dieser verhältnismäßig schwachen elektrischen Signale gering, sie liegt bei Süßwasser-Teleosteern bei etwa 5 cm (Roth 1972; Kalmijn 1988).

4.3.2 Seitenliniensystem

Über die Reichweite des mechanosensorischen Seitenliniensystem liegen nur wenige Untersuchungen vor (Übersicht: Bleckmann 1994). *Lepomis macrochirus* reagiert auf gleitende Beutefische erst in 20 - 30 mm Entfernung (Enger et al. 1989). Der Hecht *Esox lucius* greift, wenn man die visuelle Orientierung ausschaltet, erst in einer Entfernung von 5 - 10 cm lebende Beute an; bei zusätzlicher Ausschaltung des Seitenliniensystems ist er nicht mehr zur Beutedetektion befähigt (Wunder 1927). Bei Fischen, die Tiere von der Wasseroberfläche erbeuten, findet man hingegen eine Detektionsdistanz von bis zu 1 m (Schwartz 1965, 1971). Vermutlich ist jedoch die Reichweite des Seitenliniensystems insgesamt größer, als die Untersuchungen angeben; ein Kritikpunkt an den Ergebnissen ist beispielsweise, daß durch die Verhaltensreaktion des Räubers auf die Beute nicht die Detektionsdistanz sondern die Angriffsdistanz festgestellt wurde (Enger et al. 1989).

4.3.3 Hören und Sehen

Der Schall stellt im Wasser die Reizmodalität mit der größten Reichweite dar, die Übertragung in Wasser ist etwa fünffach schneller als in der Luft. Die Reichweite übertrifft die des elektrischen Kommunikationssystems bei weitem. Zusätzlich ist die Empfindlichkeit der Welse für Schall sehr hoch: Bei den Ostariophysi, zu denen die Welse gehören, ist die Schwimmblase mit dem Innenohr über die Weberschen Knöchelchen verbunden, dies erhöht die Hörleistung (von Frisch 1938; Fink und Fink 1981). Inwieweit Welse das Gehör bei der Beutedetektion, insbesondere von Mormyriden einsetzen, ist bisher nicht untersucht. Zwar produzieren *Gnathonemus petersii* Knack-Laute (Rigley und Marshall 1973) und männliche *Pollimyrus isidori* (cf. *adspersus*) erzeugen lautstarke „Gesänge“ bei der Balz (Crawford et al. 1986; Crawford et al. im Druck), jedoch ist bei den Hauptbeutefischen von *C. gariepinus* keine Lauterzeugung bekannt. So ist es durchaus möglich, daß *M. macrolepidotus* eine akustische Balz fehlt, wie dies vermutlich bei *Brienomyrus brachyistius* (triphasischer Pulstyp) der Fall ist (Hopkins 1988a).

Im Gegensatz zum Gehör ist das visuelle System bei *Clarias* nicht besonders gut ausgebildet, und wird, da er hauptsächlich nachts jagt, kaum zur Beutedetektion eingesetzt: Besonders sich nicht bewegende Beute entdeckt er erst dann, wenn er mit den Barteln Kontakt hergestellt hat (Bruton 1979). Dies konnte auch während der Dressurversuche in dieser Arbeit beobachtet werden: Keiner der Welse zeigte eine Reaktion, auch wenn er direkt am Futter vorbeischwamm. Erst bei der direkten Berührung der Zuckmückenlarven mit den Barteln wurden diese gefressen.

4.3.4 Geschmack, Geruch

Welse verfügen über ein sehr gut ausgeprägtes chemorezeptives System (Übersicht: Hara 1986, 1992; Marui und Caprio 1992; Fiedler 1991). So besitzen sie neben dem Sinnesepithel der Riechgruben sehr viele Geschmacksknospen, die nicht wie bei Tetrapoden auf die oropharyngeale Höhle beschränkt, sondern über die ganze Körperoberfläche verteilt sind (Bardach et al. 1967). Bei der Detektion, Auswahl und Aufnahme von Futter orientieren sich Welse in erster Linie chemorezeptiv (Hara 1992; Marui und Caprio 1992; Wunder 1927). Konkrete Angaben über die Reichweite dieses Systems sind schwer möglich: Zwar ist bekannt, daß chemische Substanzen im Wasser weniger schnell als in der Luft übertragen werden, die Ausbreitung ist jedoch in erster Linie von der Strömung abhängig.

Insgesamt kann man bei Welsen wohl hauptsächlich von einer chemorezeptiven Beutedetektion ausgehen, während das visuelle und das akustische System eine eher untergeordnete Rolle spielen. Die für ein aquatisches System hohe Reichweite der Detektion von elektrischen Entladungen zusammmen mit den Freilandbeobachtungen von Merron (1993) läßt jedoch einen großen Vorteil bei der Beutedetektion für *C. gariepinus* vermuten.

4.4 Beutespektrum der Welse

Über das Beutespektrum von *C. gariepinus* liegen einige Untersuchungen vor, die jedoch kein einheitliches Bild ergeben. Die meisten Autoren beschreiben diesen Wels als opportunistischen Generalisten, der alle günstigen Nahrungsvorkommen wie Fische, Mollusken, Vögel, selbst kleine Krokodile und Früchte, nutzt („Will eat everything that moves - provided it is small enough - and most things that do not.“; Bell-Cross und Minshull

1988). Eine Dominanz von Mormyriden wird nicht angeführt; dies könnte dadurch erklärt werden, daß sich frühere Arbeiten auf Wels-Populationen in Seen beschränken (z.B. Lake Sibaya, Bruton 1979) und die meisten Mormyridenarten in Flüssen vorkommen. In afrikanischen Seen werden, vermutlich aufgrund der höheren Wasserleitfähigkeit, nur wenige Mormyridenarten gefunden (Übersicht bei Skelton 1988). Eine dieser in Seen vorkommenden Art ist *Petrocephalus bane* (Hopkins 1986), dessen Entladungsdauer nach den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit jedoch zu kurz sind, um von Welsen detektiert werden zu können.

Für die in Flüssen lebenden Welse wurden bis jetzt zwei große Untersuchungen zum Beutespektrum durchgeführt: Merron (1993) hat im Okavango-Delta (Botswana) während des berühmten „catfish-run“, der alljährlichen Fortpflanzungswanderung der Welse *C. gariepinus* und *C. ngamensis,* anhand von Mageninhaltsuntersuchungen von über 400 Individuen eine Spezialisierung auf den Mormyriden *M. macrolepidotus* festgestellt. Dagegen finden Winemiller und Kelso-Winemiller (1996) im Oberen Sambesi als Hauptbeutefische hauptsächlich Perciforme (Cichliden) und Siluriforme (*Schilbe* und *Synodontis*). Dies könnte auf den unterschiedlichen Beobachtungszeitraum zurückzuführen sein; die Autoren konnten während ihrer Untersuchung keine Fortpflanzungswanderungen von *C. gariepinus* beobachten. Außerdem sind *C. gariepinus* und *C. ngamensis*, die zwei größten und vom Menschen begehrten Welsarten, im untersuchten Oberen Sambesi aufgrund der starken Befischung selten; häufiger findet man sie im Okavango (Merron 1993), im Kafue-Fluß (Chapman et al. 1971) und im Lake Liambezi (Chobe-Fluß; van der Waal 1985). Die unterschiedlichen Ergebnisse dieser Untersuchungen deuten darauf hin, daß auch in Flüssen keine ganzjährige Spezialisierung von *C. gariepinus* auf *Marcusenius* vorliegt.

Jedoch ist es auch möglich, daß andere Welsarten die „ökologische Planstelle“ von *C. gariepinus* einnehmen, wenn dieser selten ist: So findet man im Oberen Sambesi fünf weitere makrophage, carnivore Welsarten; zwei *Schilbe*-Arten und drei Arten aus der Familie der Clariidae (Winemiller und Kelso-Winemiller 1996). Zumindest für die Welsart *Schilbe mystus* (jetzt: *Schilbe intermedius* Rüppell, 1832; Schilbeidae), die häufigste Welsart im Oberen Sambesi (Winemiller und Kelso-Winemiller 1996), ist eine Dominanz von *M. macrolepidotus* und *P. catostoma* im Beutespektrum bekannt (Winemiller und Kelso-Winemiller 1994). Da alle bisher untersuchten Welse ampulläre Elektrorezeptoren besitzen (Finger 1986), könnten auch sie *M. macrolepidotus*-Männchen detektieren. So zeigt der Vergleich zwischen *C. gariepinus* und *Clarias theodorae* keine Unterschiede hinsichtlich der elektrosensorischen Empfindlichkeit für kurze Reizpulse (siehe Abb. 10a und b).

Diese fehlende Spezialisierung der ampullären Elektrorezeptoren zeigt sich auch beim Vergleich der Abstimmkurven für Sinusschwingungen unterschiedlicher Frequenz zwischen *C. gariepinus* (Peters und Bretschneider 1981) und *Ictalurus nebulosus* (Peters und Buwalda 1972): Die Rezeptoren beider Arten haben ähnliche Filtercharakteristika. *C. gariepinus* zeigt keine Spezialisierung auf höhere Frequenzen, wie es für eine noch bessere Wahrnehmung von kurzen Reizpulsen zu erwarten wäre. Es ist wahrscheinlich, daß auch andere Welsarten mit Hilfe ihrer ampullären Rezeptoren die langandauernden *M. macrolepidotus* - Entladungen zur Beutedetektion nutzen können. Es kann jedoch nicht ausgeschlossen werden, daß im Sambesi Populationen von *C. gariepinus* auf kurze Entladungspulse spezialisiert sind. Die untersuchten *C. gariepinus* sind gezüchtete Nachkommen von Wildfängen aus Bangui (Zentralafrikanische Republik; van der Walt et al. 1993); Welse aus dem Oberen Sambesi konnten aufgrund von Beschaffungsproblemen nicht untersucht werden. Jedoch zeigen bereits die elektrorezeptiven Fähigkeiten der untersuchten Welse, daß keine Spezialisierung notwendig ist, um die Entladungspulse der männlichen Hauptbeutefische detektieren zu können.

Welche Faktoren, neben einer besseren Wahrnehmung der Entladungen einer bestimmten Art, beeinflussen das Beutespektrum? Die zwei wichtigsten Faktoren dürften die Abundanz von Beute geeigneter Größe sowie die Lebensweise der potentiellen Beutearten darstellen. Die Gattungen *Petrocephalus* und *Marcusenius* sind im tropischen Afrika weit verbreitet (Skelton 1988). *M. macrolepidotus* ist im Cunene, Okavango und Sambesi eine häufige Art (Skelton 1993). Neben den zwei von diesen Welsen am häufigsten gefangenen Mormyridenarten sind für das Obere Sambesi-System noch 5 weitere Arten nachgewiesen: Dies sind *Hippopotamyrus ansorgii*, *Pollimyrus castelnaui*, *Cyphomyrus discorhynchus* und *Mormyrus lacerda* (Bell-Cross 1972; Bell-Cross und Minshull 1988; Skelton 1993). Vermutlich sind es jedoch mehr; so ist beispielsweise von *H. ansorgii* eine noch nicht beschriebene Zwillingsart, *Hippopotamyrus* sp. nov., entdeckt (van der Bank und Kramer 1996; Kramer im Druck a).

Bei Kiemennetzfängen im Okavango fand Merron (1993) drei Mormyridenarten; 8,5 % der gefangenen Fische waren *M. macrolepidotus*, 1 % *P. catostoma* und nur 0,1 % *M. lacerda; C. discorhynchus* und *Hippopotamyrus*- und *Pollimyrus*-Arten fehlten ganz. Im Beutespektrum der Welse waren jedoch fünf Mormyriden-Arten vorhanden; bei weitem am häufigsten *M. macrolepidotus* zu 63,7 %, danach *P. catostoma* zu 26,4 %, *P. castelnaui* zu 3,2 %, sowie *M. lacerda* und *C. discorhynchus* zu je 0,6 % des Mageninhalts, während *H. ansorgii* (noch nicht unterschieden von deren Zwillingsart *Hippopotamyrus* sp. nov.) ganz fehlte. *H. ansorgii* ist aber für den Okavango nachgewiesen (Bell-Cross und Minshull 1988).

Neben der geringeren Abundanz ist die Lebensweise der Mormyriden vermutlich sowohl für die fehlenden Fänge in Kiemennetzen als auch das Fehlen im Beutespektrum der Welse verantwortlich. Leider ist über die Biologie der meisten Mormyriden aufgrund der geringen Anzahl von Freilandarbeiten und Verhaltensstudien im Labor wenig bekannt. Bei *M. macrolepidotus* wird angenommen, daß er Schwärme bildet (Skelton 1993); vielleicht trifft dies auch für *P. catostoma* zu (Skelton 1993). *Hippopotamyrus* sp. nov. hingegen ist im Aquarium ein territorialer Fisch mit sehr großen Revieren (Scheffel, persönl. Mitteilung), der im Freiland hauptsächlich Felsnischen bewohnt (Skelton 1993, Kramer, persönl. Mitteilung) und deswegen schwer zu fangen ist. *C. discorhynchus* scheint eine schwarmbildende Art zu sein (Bell-Cross und Minshull 1988; Skelton 1993), zumindest bildet sie in Verhaltensversuchen im Labor bei der Nahrungssuche zeitweise lockere Schwärme (Scheffel, persönl. Mitteilung). Diese Art ist jedoch im Oberen Sambesi nicht sehr häufig, während sie in den Stromschnellen des Sambesi unterhalb der Victoria-Fälle dominiert (Kramer, persönl. Mitteilung). Über die Lebensweise von *M. lacerda* ist wenig bekannt, jedoch wurde bei dieser Art noch nie Schwarmbildung beobachtet (Bell-Cross und Minshull 1988).

Neben der Lebensweise und Abundanz ist vermutlich die Reichweite der Entladungen der potentiellen Beutefische für die räuberischen Welse von Bedeutung. So haben die monopolaren, langandauernden Entladungen von *Hippopotamyrus* sp. nov. aufgrund ihrer geringen Amplitude eine kürzere Reichweite als die langandauernden *Marcusenius*-Männchen-Entladungen.

Ist Häufigkeit, Größenverteilung und Lebensweise von *M. macrolepidotus* der Hauptgrund für die Spezialisierung auf diese Mormyridenart? Gegen eine reine Häufigkeitsabhängigkeit spricht, daß im Okavango Fischarten, die noch häufiger als *M. macrolepidotus* vertreten sind, wie z.B. *Barbus haasianus* David, 1936 und verschiedene Distichodontiden (*Hemigrammochorax* spp; Merron 1991), nicht im Beutespektrum vertreten sind. Dagegen waren diese beiden Arten im Lake Liambezi die Hauptbeute der Welse und wurden ebenfalls in Gruppen bejagt (van der Waal 1976 in Merron 1993). Daneben existieren im Okavango auch Fischarten, die von der Größenklasse her als Beute in Frage kommen und keine dominante Rolle im Beutespektrum spielen (Merron 1993).

Folgende Beobachtungen sprechen für eine elektrosensorische Beutedetektion von Mormyriden durch Welse: Merron (1993) findet bei den Mageninhaltsstudien als Größenmedian der erbeuteten *Marcusenii* 12,5 cm Standardlänge. Ab 12,3 cm - 12,4 cm Standardlänge findet Kramer (1997) bei allen Tieren Geschlechtsreife; außerdem haben alle männlichen Tiere dann auch eine verlängerte Entladungskurvenform (Kramer 1997, im

Druck a). Dies stimmt auch mit einer Blake (1977) und Kolding et al. (1992) zu entnehmenden Beobachtung überein (Kramer 1997, im Druck a), daß die sexuelle Reife freilebender Mormyriden bei 40 % der Maximallänge eintritt; *M. macrolepidotus* erreicht eine Maximallänge von 30 cm (Bell-Cross und Minshull 1988; Skelton 1993).

Die Gesamtfitness eines *Marcusenius*-Männchens mit langer Entladung kann nicht abgeschätzt werden, jedoch zeigen die Ergebnisse von Kramer (1997, im Druck a) ein interessantes Phänomen. Der Zusammenhang von Körpergröße und Dauer der Entladung weist einen sigmoidalen Verlauf auf: Ab 12 cm Standardlänge nimmt die Entladungsdauer stark zu, ab 13 cm ist jedoch bereits ein Plateau erreicht. Erstaunlicherweise haben die größten Tiere dieser Untersuchung nicht die längsten Entladungen mit dem größten Gleichspannungsanteil: Die Tiere der untersuchten Population mit den für die Welse am besten detektierbaren Entladungen sind unter 14 cm groß. Dies könnte auf den Räuberdruck der Welse zurückzuführen sein: Nur Männchen mit einer mäßig verlängerten Entladung überleben lange (Kramer 1997, im Druck a).

Der vermutlich höhere Räuberdruck auf Tiere mit langer Entladungsdauer könnte auch die Seltenheit der sexualdimorphen Entladungsdauer bei Mormyriden erklären: Bis jetzt ist nur bei *M. macrolepidotus* eine auffällige Verlängerung der Entladungsdauer bei männlichen Tieren sicher nachgewiesen (Kramer 1997, im Druck a). Eine größere Variabilität (wenn auch kein Sexualdimorphismus) bei Männchen-Entladungen konnte auch bei *Marcusenius senegalensis* nachgewiesen werden (Scheffel und Kramer 1997); der erhöhte Raubdruck von Welsen auf Tiere mit langer Entladungsdauer verhindert möglicherweise eine Weiterentwicklung zu einem „echten“ Sexualdimorphismus.

Was können die Vorteile einer so kostspieligen Kommunikationsform für ein Männchen sein? Es werden zwei Vorteile eines ausgeprägten Niederfrequenzanteils mit Gleichspannungskomponente von Männchen-Entladungen diskutiert (Kramer im Druck a, b): (1) Da Signale mit Niederfrequenzkomponente auch die ampullären Rezeptoren der Weibchen erregen dürften, könnten die Männchen damit ihre sexuelle Reife signalisieren; (2) da die ampullären Rezeptoren empfindlicher sind als die zwei tuberösen Rezeptortypen - bis zu 1 - 5 µV/cm bei Süßwasserfischen (Kalmijn 1988; Zakon 1986) - ist die Reichweite für Entladungen mit großem Niederfrequenzanteil vergrößert. Neben diesen Vorteilen wird bei Sexualdimorphismen, bei denen die Männchen ungewöhnlich kostspielige Eigenschaften aufweisen (Beispiel: Pfau), das „Handicap-Prinzip“ (Zahavi 1975, 1977) diskutiert: Männchen könnten damit ihre Fitness zur Schau stellen, bzw. auch einen geringen Parasitenbefall demonstrieren (Hamilton und Zuk 1982). Die Weibchen entscheiden sich für das Männchen mit dem größten „Handicap“, das dann einen höheren Fortpflanzungserfolg als Männchen mit weniger Kosten hat. Bis jetzt wurde aber noch nicht untersucht, ob Männchen mit längeren Entladungen von Weibchen bevorzugt werden bzw. ob sie tatsächlich einen höheren Fortpflanzungserfolg haben.

Inwieweit der Geschlechtsdimorphismus ganzjährig ausgeprägt ist, ist noch nicht geklärt. Der erhöhte Raubdruck könnte zwar eine Beschränkung der verlängerten Kurvenform auf die Fortpflanzungszeit bewirken. Dadurch würde die Gefahr, von Welsen entdeckt zu werden, während des übrigen Jahres abnehmen. Jedoch ist fraglich, ob die Physiologie und Anatomie der elektrischen Organe bei jeder Fortpflanzungsperiode in so großem Maße modifiziert werden können.

Von einer adaptiven Spezialisierung von *C. gariepinus* auf Mormyriden aufgrund der besseren Detektion der Entladungen kann nicht ausgegangen werden: *C. gariepinus* ist ein opportunistischer Generalist, der alle günstigen Nahrungsvorkommen nutzt. Jedoch kann diese Welsart, bedingt durch ihre elektrosensorischen Fähigkeiten lokal und zeitlich beschränkt besonders leicht und in größeren Mengen Mormyriden fangen. Hierzu ist wahrscheinlich keine Spezialisierung der Elektrorezeptoren notwendig: Auch andere Arten aus der Ordnung der Siluriformes sind vermutlich in der Lage, die langen *Marcusenius*-Männchen-Entladungen zu detektieren. Eine ausschließlich elektrosensorische Beutedetektion über die Mormyriden-Entladungen ist sicher nicht vorhanden, da Welse besonders über ihren exzellenten Geruchs- und Geschmacksinn zu außergewöhnlichen Orientierungsleistungen fähig sind. Jedoch sollten die in dieser Arbeit gezeigten elektrosensorischen Fähigkeiten und die für ein aquatisches System große Detektionsreichweite bei der nächtlichen Jagd auf die in dichten *Papyrus*-Matten lebenden Mormyriden (Merron 1993) einen zusätzlichen Vorteil darstellen.

5 Zusammenfassung

Welse besitzen ampulläre Elektrorezeptoren und nehmen außerordentlich schwache elektrische Niederfrequenzfelder wahr (0,1 - 100 Hz; Peters et al. 1995), was ihnen bei der Orientierung und Beutedetektion dienen kann. Unbekannt war die in der vorliegenden Arbeit untersuchte Fähigkeit von *Clarias gariepinus* und *C. theodorae*, zweier afrikanischer Kiemensackwelse, die pulsförmige Entladungen der elektrischen Organe bestimmter Mormyriden-Arten zu detektieren. Diese Untersuchung lag aufgrund zweier Freilandstudien nahe: (1) Merron (1993) wies im Okavango eine zeitweise Beutespezialisierung von *C. gariepinus* auf *Marcusenius macrolepidotus* nach; (2) die Entladungen von *M. macrolepidotus*-Männchen besitzen gegenüber denen von Weibchen und Jungtieren eine etwa 10fach längere Dauer (Kramer 1997).

Wie in der vorliegenden Arbeit an vier Individuen des Scharfzahnwelses *Clarias gariepinus* gezeigt, können diese, entgegen früherem Wissensstand, die pulsförmigen elektrischen Entladungen bestimmter Mormyridenarten sehr gut wahrnehmen. Auch künstliche Reizpulse werden mit steigender Dauer oder steigendem Gleichspannungsanteil immer besser wahrgenommen. Anhand monopolarer Sinus- und Rechteckpulse sowie bipolarer Sinuspulse konnte gezeigt werden, daß allein der Niederfrequenzanteil der Reizpulse ihre Reizwirksamkeit bestimmt.

Zu den gut detektierten Reizpulsen zählen die langandauernden, sexualdimorphen Entladungen der Männchen von *Marcusenius macrolepidotus*, zeitweise Hauptbeutefisch von *Clarias gariepinus* (Merron 1993), die bis zu einer Feldstärke von 103 μV_{S-S}/cm (Entladung von 4,7 ms Dauer) bzw. 688 μV_{S-S}/cm (2,47 ms) bei futterbelohnten Dressurversuchen eine Verhaltensantwort auslösen. Die nur 0,49 ms andauernden Entladungen von Weibchen und Jungtieren dieser Art werden bei natürlich vorkommender Reizamplitude nicht detektiert, ebensowenig die Entladungen von den sympatrisch vorkommenden Arten (Kramer 1996) *Petrocephalus catostoma, Cyphomyrus discorhynchus* und *Pollimyrus castelnaui.* Dagegen werden die langandauernden Entladungen von *Mormyrus lacerda* und eines *Cyphomyrus discorhynchus*-Männchens sowie die monopolaren Entladungen zweier *Hippopotamyrus*-Arten besser als die von *M. macrolepidotus*-Männchen detektiert. Lebensweise (Skelton 1993) und Abundanz (Merron 1993) dieser Arten im Oberen Sambesi können das Fehlen im Beutespektrum erklären.

Die maximale Detektionsdistanz, bei der die Welse die Entladungen ihrer Beute entdecken können, hängt vor allem von der Dauer, Amplitude und Zahl der Phasen der elektrischen Entladungen ab. *C. gariepinus* kann mittelgroße Männchen von *M. macrolepidotus* mit einer langandauernden Entladung (4,71 ms) bis zu einer Entfernung von 83 cm, Männchen mit einer etwas kürzeren Entladung (2,47 ms) noch bis zu 45 cm wahrnehmen. Bei größeren Entladungsamplituden nimmt die Detektionsdistanz zu, zum Beispiel bei der größten gemessenen Amplitude von *M. macrolepidotus* auf bis zu 147 cm. Die Wasserleitfähigkeit hat - im in der Natur gefundenen Bereich von 50 µS/cm bis 150 µS/cm - einen zu vernachlässigenden Einfluß auf die Detektionsdistanz, da eine Schwellenerhöhung mit sinkender Wasserleitfähigkeit durch eine Amplitudenzunahme der Mormyriden-Entladungen kompensiert wird.

Eine Spezialisierung der Rezeptoren der untersuchten Tiere auf kurze Reizpulse, wie sie von Mormyriden erzeugt werden, kann aus zwei Gründen ausgeschlossen werden: (1) In dieser Arbeit zeigten *C. gariepinus* und *C. theodorae* gegenüber kurzen elektrischen Reizpulsen eine ähnlich große Empfindlichkeit. (2) Außerdem weisen *C. gariepinus* (Peters und Bretschneider 1981) und Welse der Art *Ictalurus nebulosus* (Peters et al. 1995) sehr ähnliche Abstimmeigenschaften auf kontinuierliche Sinusreize auf, obwohl letztere aufgrund ihrer Herkunft (Nordamerika) nicht an Mormyriden-Entladungen angepaßt sein können. Jedoch belegt die in dieser Arbeit nachgewiesene hohe Empfindlichkeit für *Marcusenius*-Männchen-Entladungen, besonders im Hinblick auf die Dominanz dieser Fischart im Beutespektrum, daß der elektrosensorischen Beutedetektion bei *C. gariepinus* eine sehr viel größere Bedeutung zukommt als bisher angenommen.

6 Literatur

Anderson, T.W., P.J. McCarthy, and J.W. Tukey (1946) "Staircase" methods of sensitivity testing. NAVORD Report pp. 65-46.

Andrianov, G.N., F. Bretschneider, und R.C. Peters (1996) Mode of operation of ampullary electroreceptor organs of freshwater catfish. Prim. Sensory Neuron **1** (3): 231-242.

Bacher, M. (1983) A new method for the simulation of electric fields, generated by electric fish, and their distortions by objects. Biol. Cybern. **47**: 58.

Bardach, J.E., J.H. Todd, und R. Crickmer (1967) Orientation by taste in fish of the genus *Ictalurus*. Science **155**: 1276-1278.

Bass, A.H. (1986a) Electric organs revisited: evolution of a vertebrate communication and orientation organ. In: Bullock, T.H. und Heiligenberg, W. (Hg.). Electroreception. Wiley, New York. pp. 13-70.

Bass, A.H. (1986b) Species differences in electric organs of mormyrids: Substrates for species-typical electric organ discharge waveforms. J. comp. Neurol. **244**: 313-330.

Bass, A.H. und C.D. Hopkins (1980) Coding of species-specific signals in mormyrid electric fish. I. Frequency characteristics. Neurosci. Abstr. **6**: 604.

Bastian, J. (1976) Frequency response characteristics of electroreceptors in weakly electric fish (Gymnotoidei) with a pulse discharge. J. Comp. Physiol. **112**: 165-190.

Bastian, J. (1994) Electrosensory Organisms. Physics Today February 30-37.

Bell, C.C. und C.J. Russell (1978) Effect of electric organ discharge on ampullary receptors in a mormyrid. Brain Res. **145**: 85-96.

Bell, C.C., J. Bradbury, und C.J. Russell (1976) The Electric Organ of a Mormyrid as a Current and Voltage Source. J. Comp. Physiol. **A 110**: 65-88.

Bell-Cross, G. (1972) The fish fauna of the Zambezi River System. Arnoldia **5**: 1-19.

Bell-Cross, G. und J.L. Minshull (1988) The Fishes of Zimbabwe. National Museums and Monuments of Zimbabwe. Harare.

Bennett, M.V.L. (1971a) Electric organs. In: Hoar, W.S. und Randall, D.J. (Hg.). Fish Physiology. Academic Press, London. pp. 347-491.

Bennett, M.V.L. (1971b) Electroreception. In: Hoar, W.S. und Randall, D.J. (Hg.). Fish Physiology. Academic Press, London. pp. 493-574.

Bennett, M.V.L. und H. Grundfest (1961) Studies on morphology and electrophysiology of electric organs. III. Electrophysiology of electric organs in mormyrids. In: Chagas, C. und Paes de Carvalho, A. (Hg.). Bioelectrogenesis. Elsevier, Amsterdam. pp. 113-135.

Black-Cleworth, P. (1970) The role of electrical discharges in the non-reproductive social behaviour of *Gymnotus carapo* (Gymnotidae, Pisces). Anim. Behav. Monogr. **3**: 1-77.

Blake, B.F. (1977) Aspects of the reproductive biology of *Hippopotamyrus pictus* from lake Kainji with notes on four other mormyrid species. J. Fish Biol. **11**: 437-445.

Bleckmann, H. (1994) Reception of hydrodynamic stimuli in aquatic and semiaquatic animals. Progress in Zoology. Vol 41. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

Bratton, B.O. und B. Kramer (1988) Intraspecific variability of the pulse-type discharges of the African electric fishes, *Pollimyrus isidori* and *Petrocephalus bovei* (Mormyridae, Teleostei), and their dependence on water conductivity. Experimental biology **47**: 227-238.

Bretschneider, F. und R.C. Peters (1992) Transduction and transmission in ampullary electroreceptors of catfish. Comp. Biochem. Physiol. **103 A**: 245-252.

Bretschneider, F., G. Kroesbergen, und F.B. Beijnink (1979) Functioning of catfish electroreceptors: relation between skin potential and receptor activity. J Physiol. Paris **75**: 343-347.

Bretschneider, F., J.R. de Weille, und J.F.L. Klis (1985) Functioning of catfish electroreceptors: fractional-order filtering and non-linearity. Comp. Biochem. Physiol. **80 A (2)**: 191-198.

Brown, M.V. und C.W. Coates (1952) Further comparisons of length and voltage in the electric eel, *Electrophorus electricus*. Zoologica **37**: 191-197.

Bruns, V. (1971) Elektrisches Organ von *Gnathonemus* (Mormyridae). Z. Zellforsch. **122**: 538-563.

Bruton, M.N. (1979) The food and feeding behaviour of *Clarias gariepinus* in Lake Sibaya, South Africa, with emphasis on its role as a predator of cichlids. Transactions of the Zoological Society of London **35**: 47-114.

Bullock, T.H. (1979) Processing of ampullary input in the brain: Comparison of sensitivity and evoked responses among elasmobranch and siluriform fishes. J. Physiol. (Paris) **75**: 397-408.

Bullock, T.H. (1982) Electroreception. Annu. Rev. Neurosci. **5**: 121-170.

Bullock, T.H., R.G. Northcutt, und D.A. Bodznick. (1982) Evolution of electroreception. Trends in NeuroSciences **5/2**: 50-53.

Bullock, T.H., R.H.J. Hamstra, und H. Scheich. (1972) The jamming avoidance response of high frequency electric fish. I. General features. J. Comp. Physiol. **77**: 1-22.

Chapman, D.W., W.H. Miller, R.G. Dudley, und R.J. Scully (1971) Ecology of fishes in the Kafue River. FAO Technical Report FI: SF/Zam 11-1.

Crawford, J.D., M. Hagedorn, und C.D. Hopkins (1986) Acoustic communication in an electric fish, *Pollimyrus isidori* (Mormyridae). J. Comp. Physiol. **159 A**: 297-310.

Crawford, J.D., P. Jakob, V. Bénech (im Druck) Sound production and reproductive ecology of strongly acoustic fish in Africa: *Pollimyrus isidori*, Mormyridae. Behaviour **134**.

Daget, J., J.-P. Gosse, und D.F.E. Thys van den Audenaerde. (1986) Checklist of the Freshwater Fishes of Africa (CLOFFA). Vol. II. ORSTOM/ MRAC, Paris/Tervuren (Belgien).

de Weille, J.R. (1983) Electrosensory information processing by lateral-line lobe neurons of catfish investigated by means of white noise crosscorrelation. Comp. Biochem. Physiol. **74 A**: 677-680.

Dijkgraaf, S. (1968) Electroreception in the catfish, *Amiurus nebulosus*. Experientia **24**: 187-188.

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

Dunning, B.B. (1973) A quantitative and comparative analysis of the tonic electroreceptors of *Gnathonemus*, *Gymnotus* and *Kryptopterus*. Thesis/Dissertation. U.Minnesota, Minneapolis.

Enger, P.S., Kalmijn, A.J., und O. Sand (1989) Behavioral investigations of the functions of the lateral line and inner ear in predation. In: Coombs, S., Görner, P., und Münz, H. (Hg.). The Mechanosensory Lateral Line. Springer, New York. pp. 575-587.

Fiedler, K. (1991) Lehrbuch der Speziellen Zoologie. II/Teil 2: Fische. Gustav Fischer, Jena.

Finger, T.E. (1986) Electroreception in catfish. Behavior, anatomy, and electrophysiology. In: Bullock, T.H. und Heiligenberg, W. (Hg.). Electroreception. Wiley, New York. pp. 287-317.

Finger, T.E., Bell, C.C., und Carr, C.E. (1986) Comparisons among electroreceptive teleosts: Why are electrosensory systems so similar? In: Bullock, T.H. und Heiligenberg, W. (Hg.). Electroreception. Wiley, New York. pp. 465-481.

Fink, S.V. und W.L. Fink (1981) Interrelationships of the ostariophysan fishes (Teleostei). Zool. J. Limn. Soc. **72**: 297-353.

Graff, C. (1989) Firing activity of the weakly-electric fish *Marcusenius macrolepidotus* (Mormyridae, Teleostei): Logarithmic repartition of inter-pulse intervals, and sequential inequality testing. Behaviour **109**: 258-284.

Hamilton, W.D. und M. Zuk (1982) Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? Science **218**: 384-387.

Hara, T.J. (1992) Fish Chemoreception. Chapman & Hall. London.

Hara, T.J. (1986) Fish Chemoreception. In: Pitcher, T.J. (Hg.). The Behaviour of Teleost Fishes. Croom Helm, London. pp. 152-176.

Harder, W., A. Schief, und H. Uhlemann (1967) Zur Empfindlichkeit des schwach elektrischen Fisches *Gnathonemus petersii* (Mormyriformes, Teleostei) gegenüber elektrischen Feldern. Z. Vergl. Physiol. **54**: 89-108.

Heeg, J. und H.M. Kok (1988) Food resource sharing and partitioning among some fishes of the Pongolo River floodplain. S. Afr. J. Zool. **23** (4): 356-369.

Heiligenberg, W. (1975) Theoretical experimental approaches to the spatial aspects of electroreception. J. Comp. Physiol. **103**: 247-272.

Heiligenberg, W. (1977) Principles of electrolocation and jamming avoidance in electric fish. Studies of Brain Function. Springer Verlag. Berlin.

Herrick, C.J. (1901) The cranial nerves and cutaneous sense organs in the North American siluroid fishes. J. comp. Neurol. **11**: 177-249.

Heymer, A. und W. Harder. (1975) Erstes Auftreten der elektrischen Entladungen bei einem jungen Mormyriden. Naturwissenschaften **62**: 489.

Hopkins, C.D. (1976) Stimulus filtering and electroreception: Tuberous electroreceptors in three species of gymnotoid fish. J. Comp. Physiol. **111**: 171-207.

Hopkins, C.D. (1980) Evolution of electric communication channels of mormyrids. Behav. Ecol. Sociobiol. **7**: 1-13.

Hopkins, C.D. (1981) On the diversity of electric signals in a community of mormyrid electric fish in West Africa. Amer. Zool. **21**: 211-222.

Hopkins, C.D. (1986) Behaviour of mormyridae. In: Bullock, T. H. und Heiligenberg, W. (Hg.). Electroreception. John Wiley, New York. pp. 527-576.

Hopkins, C.D. (1988a) Neuroethology of electric communication. Annu. Rev. Neurosci. **11**: 497-535.

Hopkins, C.D. (1988b) Social Communication in the Aquatic Environment. In: Atema, J., Fay, R.R., Popper, A.N., und Tavolga, W.N. (Hg.). Sensory Biology of Aquatic Animals. Springer Verlag, New York. pp. 233-268.

Kalmijn, A.J. (1974) The detection of electric fields from inanimate and animate sources other than electric organs. In: Fessard, A. (Hg.). Handbook of sensory physiology. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. pp. 147-200.

Kalmijn, A.J. (1978) Electric and magnetic sensory world of shark, skates, and rays. In: Hodgson, E.S. und Mathewson, R.F. (Hg.). Sensory Biology of Sharks, Skates, and Rays. U. S. Governement Printing Office, Washington, D. C. pp. 507-528.

Kalmijn, A.J. (1982) Electric and magnetic field detection in elasmobranch fishes. Science **218**: 916-918.

Kalmijn, A.J. (1988) Detection of weak electric fields. In: Atema, J., Fay, R.R., Popper, A.N., und Tavolga, W.N. (Hg.). Sensory Biology of Aquatic Animals. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. pp. 151-186.

Kalmijn, A.J., C.A. Kolba, und V. Kalmijn (1976a) Orientation of catfish (*Ictalurus nebulosus*) in strictly uniform electric fields: I. Sensitivity of response. Biological Bulletin **151**: 415.

Kalmijn, V., C.A. Kolba, und A.J. Kalmijn (1976b) Orientation of catfish (*Ictalurus nebulosus*) in strictly uniform electric fields: II. Spatial discrimination. Biological Bulletin **151**: 415-416.

Keynes, R.D. und H. Martins-Ferreira (1953) Membrane potentials in the electroplates of the electric eel. J. physiol. **119**: 315-351.

Kirschbaum, F. und M. Westby. (1975) Development of the electric discharge in mormyrid and gymnotoid fish (*Marcusenius* sp. and *Eigenmannia virescens*). Experientia **31**: 1290-1294.

Knudsen, E.I. (1974) Behavioral thresholds to electric signals in high frequency electric fish. J. Comp. Physiol. **91**: 333-353.

Knudsen, E.I. (1975) Spatial Aspects of the Electric Fields Generated by Weakly Electric Fish. J. Comp. Physiol. **A 99**: 103-118.

Kolding, J., E.M. Tirasin, und L. Karenge (1992) Growth, mortality, maturity and length-weight parameters of fishes in Lake Kariba, Africa. NAGA, The ICLARM Quarterly **15**: 39-41.

Krajew, A.P. (1957) Grundlagen der Geoelektrik. Berlin: VEB Verlag Technik.

Kramer, B. (1990) Electrocommunication in Teleost Fishes. Behavior and Experiments. Springer-Verlag. Berlin.

Kramer, B. (1994) Communication behavior and sensory mechanisms in weakly electric fishes. Adv. Stud. Behav. **23**: 233-270.

Kramer, B. (1996) Electroreception and communication in fishes. Gustav Fischer Verlag. Stuttgart.

Kramer, B. (1997) Electric Organ Discharges and Their Relation to Sex in Mormyrid Fish. Naturwissenschaften **84**: 1-4.

Kramer, B. (im Druck a) .A field study of African Elephantfish (Mormyridae, Teleostei): discharges in *Marcusenius macrolepidotus* (Peters, 1852) and *Petrocephalus catostoma* (Günther, 1866) as related to sex. J. Afr. Zool.

Kramer, B. (im Druck b) Elektrische Kommunikation bei Nilhechten und Messerfischen. In: Gansloßer, U. (Hg.). Funktionsmorphologie. Filander, Erlangen.

Kramer, B. und I. Kaunzinger (1991) Electrosensory frequency and intensity discrimination in the wave-type electric fish *Eigenmannia*. J. Exp. Biol. **161**: 43-59.

Kramer, B. und B. Kuhn (1993) Electric signalling and impedance matching in a variable environment: the electric organ of a mormyrid fish actively adapts to changes in water conductivity. Naturwissenschaften **80**: 43-46.

Kramer, B. und G.W.M. Westby (1985) No sex difference in the waveform of the pulse type electric fish, *Gnathonemus petersii* (Mormyridae). Naturwissenschaften **41**: 1530-1531.

Kramer, B. und D. Weymann (1986) A microprocessor system for the digital synthesis of pulsed or continuous discharges of electric fish (or animal vocalizations). Behav. Brain Res. **23**: 167-174.

Lévêque, C., D. Paugy, und G.G. Teugels (1990) Faune des poissons d'eaux douces et saumâtres de l'Afrique de l'Ouest. Musée Royal de l'Afrique Centrale/Editions de l'ORSTOM. Tervuren (Belgium)/Paris (France).

Lissmann, H.W. (1958) On the function and evolution of electric organs in fish. J. Exp. Biol. **35**: 156-191.

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

Lissmann, H.W. und K.E. Machin (1963) Electric receptors in a non-electric fish (*Clarias*). Nature **199**: 88-89.

Markl, H. (1985) Manipulation, modulation, information, cognition: some of the riddles of communication. In: Hölldobler, B. und Lindauer, M. (Hg.). Experimental Behavioral Ecology and Sociobiology. Sinauer, Sunderland, MA. pp. 163-194.

Marui, T. und Caprio, J. (1992) Teleost gustation. In: Hara, T.J. (Hg.). Fish chemoreception. Chapman and Hall, London. pp. 171-198.

McCreery, D.B. (1977) Two types of electroreceptive lateral lemniscal neurons of the lateral line lobe of the catfish *Ictalurus nebulosus*: connections from the lateral line nerve and steady-state frequency response characteristics. J. Comp. Physiol. **113**: 317-339.

Merron, G. S. (1991) The ecology and management of the fishes of the Okavango Delta, Botswana, with particular reference to the role of the seasonal flood. Thesis/Dissertation. Rhodes University, Grahamstown.

Merron, G.S. (1993) Pack-hunting in two species of catfish, *Clarias gariepinus* and *C. ngamensis* in the Okavango Delta, Botswana. J. Fish Biol. **43**: 575-584.

Merron, G.S. und Bruton, M.N. (1988) Results from two expeditions to the Okavango Delta, Botswana, with special reference to the role of the seasonal floods. J. L. B. Smith Institute of Ichthyology, Investigational Report **29**: 1-61.

Moller, P. (1995) Electric fishes: History and behavior. Chapman and Hall. London.

Moller, P. und R. Bauer (1973) "Communication" in weakly electric fish, *Gnathonemus petersii* (Mormyridae). II. Interaction of electric organ discharge activities of two fish. Anim. Behav. **21**: 501-512.

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

Mullinger, A.M. (1964) The fine structure of the ampullary electric receptors in *Amiurus.* Proc. Roy. Soc. **160**: 345-359.

Neuman, I.S.A., C. van Rossum, F. Bretschneider, P.F.M. Teunis, und R.C. Peters (1991) Biomonitoring: Cadmium deteriorates electro-orientation performance in catfish. Comp. Biochem. Physiol. **1/2**: 259-262.

Ozouf-Costaz, C., C.G. Teugels, und M. Legendre (1990) Karyological analysis of three strains of the African catfish, *Clarias gariepinus* (Clariidae) used in aquaculture. Aquaculture **87**: 271-277.

Pals, N., R.C. Peters, und A.A.C. Schoenhage (1982) Local geo-electric fields at the bottom of the sea and their relevance for electrosensitive fish. Neth. J. Zool. **32**: 479-494.

Parker, G.H. und A.P. van Heusen (1917) The response of the catfish *Amiurus nebulosus* to metallic and non-metallic rods. Am. J. Physiol. **44**: 405-420.

Peters, R.C. und F. Bretschneider (1972) Electric phenomena in the habitat of the catfish *Ictalurus nebulosus* LeS. J. Comp. Physiol. **A 81**: 345-362.

Peters, R.C. und Bretschneider, F. (1981) Electroreceptive microampullae in the African mudfish *Clarias lazera* (Cuv. and Val., 1840). In: Szabo, T. und Czeh, G. (Hg.). Sensory physiology of aquatic lower vertebrates. Pergamon Press/Akadémiai Kiadó, Budapest. pp. 13-27.

Peters, R.C. und R.J.A. Buwalda (1972) Frequency response of the electroreceptors ("small pit organs") of the catfish *Ictalurus nebulosus* LeS. J. Comp. Physiol. **79**: 29-38.

Peters, R.C. und S. van Ieperen (1989) Resting discharge and sensitivity of ampullary electroreceptors in *Clarias gariepinus* related to convergence ratio during ontogeny. Brain Behavior and Evolution **34**: 43-47.

Peters, R.C. und E. van Wijland (1974) Electro-orientation in the passive electric catfish, *Ictalurus nebulosus* LeS. J. Comp. Physiol. **A 92**: 273-280.

Peters, R.C. und E. van Wijland (1993) Active electroreception in the non-electric catfish *Ictalurus nebulosus*. J. Comp. Physiol. **A 173**: 738

Peters, R.C., Bretschneider, F., Loos, W.J.G., und Neuman, I.S.A. (1991) Electro-reception and aquatic biomonitoring. In: Jeffrey, D.W. und Madden, B. (Hg.). Bioindicators and environmental management. Academic Press, London. pp. 427-433.

Peters, R.C., H.P. Evers, und J. Vos (1988) Tuning mismatch between peripheral and central sensory neurons reflects learning and adaptability. Advances in the Biosciences **70**: 141-142.

Peters, R.C., W.J.G. Loos, F. Bretschneider, und P.S. Heijmen (1995) Psychophysical assessment of catfish electrosensitivity versus temperature and electric field frequency. Neth. J. Zool. **45**: 347-361.

Pooley, A.C. (1972) Feeding behaviour of barbel (catfish). Lammergeyer **17**:65.

Postner, M. und B. Kramer (1995) Electrosensory thresholds in larvae of the weakly electric fish *Pollimyrus isidori* (Mormyridae, Teleostei) during ontogeny. J. Exp. Biol. **198**: 783-791.

Rigley, L. und J.A. Marshall (1973) Sound production by the elephant nose fish, *Gnathonemus petersii* (Pisces, Mormyridae). Copeia **1**: 134-136.

Rosenberger, P.B. (1970) Response-adjusting stimulus intensity. In: Stebbins, W. C. (Hg.). Animal Psychophysics. Appleton-Century-Crott, New York. pp. 161-185.

Roth, A. (1968) Electroreception in the catfish, *Amiurus nebulosus*. J. Comp. Physiol. **61**: 196-202.

Roth, A. (1969) Elektrische Sinnesorgane beim Zwergwels *Ictalurus nebulosus* (*Amiurus nebulosus*). J. Comp. Physiol. **65**: 368-388.

Roth, A. (1972) Wozu dienen die Elektrorezeptoren der Welse? J. Comp. Physiol. **79 A**: 113-135.

Schäfer, K., H.A. Braun, F. Bretschneider, P.F.M. Teunis, und R.C. Peters (1990) Ampullary electroreceptors in catfish (Teleostei): temperature dependence of stimulus transduction. Pflügers Archiv European Journal of Physiology **417**: 100-105.

Scheffel, A. und B. Kramer (1997) Electrocommunication and Social Behaviour in *Marcusenius senegalensis* (Mormyridae, Teleostei). Ethology **103**: 404-420.

Scheich, H. (1983) Biophysics of electroreception. In: Hoppe, W., Lohmann, W., Markl, H., und Ziegler, H. (Hg.). Biophysics. Springer, Berlin. pp. 764-787.

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

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

Skelton, P. (1993) A complete guide to the Freshwater Fishes of Southern Africa. Southern Book Publishers. Zimbabwe.

Squire, A. und P. Moller. (1982) Effects of water conductivity on electrocommunication in the weak-electric fish *Brienomyrus niger* (Mormyriformes). Anim. Behav. **30**: 375-382.

Szabo, T. (1960) Development of the electric organ of Mormyridae. Nature (Lond) **188**: 760-762.

van der Bank, F.H. und B. Kramer (1996) Phylogenetic Relationships Between Eight African Species of Mormyriform Fisch (Teleostei, Osteichthyes): Resolution of a Cryptic Species, and Reinstatement of *Cyphomyrus* Myers, 1960. Biochemical Systematics and Ecology **24**: 275-290.

van der Waal, B.C.W. (1976) `n Visekologiese studie van die Liambezimeer in die Oos-Caprivi met verwysing na ontginning deur die Bantoebevolking. PhD thesis, Rand Afrikaans University, Johannesburg.

van der Waal, B.C.W. (1985) Aspects of the biology of larger fish species of Lake Liambezi, Caprivi, South West Africa. Madoqua **14**: 101-144.

van der Walt, L.D., F.H. van der Bank, und G.J. Steyn (1993) Allozyme variation in domesticated African catfish (*Clarias gariepinus*) from the Netherlands. Comp. Biochem. Physiol. **104 B**: 15-18.

Viancour, T.A. (1979) Electroreceptors of a weakly electric fish. I. Characterization of tuberous electroreceptor tuning. II. Individually tuned receptor oscillations. J. Comp. Physiol. **133**: 317-338.

von der Emde, G. (1993) The sensing of electric capacitances by weakly electric mormyrid fish: effects of water conductivity. J. Exp. Biol. **181**: 157-173.

von Frisch, K. (1938) The sense of hearing in fish. Nature **141**: 8-11.

Wachtel, A.W. und R.B. Szamier (1969) Special cutaneous receptor organs of fish: ampullary organs of the non-electric catfish, *Kryptopterus*. J. morph. **128**: 291-308.

Westby, G.W.M. und F. Kirschbaum (1977) Emergence and development of the electric organ discharge in the mormyrid fish, *Pollimyrus isidori*. I. The larval discharge. J. Comp. Physiol. **122**: 251-271.

Westby, G.W.M. und F. Kirschbau. (1978) Emergence and development of the electric organ discharge in the mormyrid fish, *Pollimyrus isidori*. II. Replacement of the larval by the adult discharge. J. Comp. Physiol. **127**: 45-59.

Winemiller, K.O. (1991) Comparative ecology of *Serranochromis* species (Teleostei: Cichlidae) in the Upper Zambezi River floodplains. J. Fish Biol. **39**: 617-639.

Winemiller, K.O. und L.C. Kelso-Winemiller (1994) Comparative ecology of the African pike, *Hepsetus odoe*, and tigerfish, *Hydrocynus forskahlii*, in the Zambezi River floodplain. J. Fish Biol. **45**: 211-225.

Winemiller, K.O. und L.C. Kelso-Winemiller (1996) Comparative ecology of catfishes of the Upper Zambezi River floodplain. J. Fish Biol. **49**: 1043-1061.

Wunder, W. (1927) Sinnesphysiologische Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme bei verschiedenen Knochenfischarten. Z. Vergl. Physiol. **6**: 67-98.

Zahavi, A. (1975) Mate selection: a selection for a handicap. J. theor. Biol. **53**: 205-214.

Zahavi, A. (1977) The cost of honesty (Further remarks on the handicap principle). J. theor. Biol. **67**: 603-605.

Zakon, H.H. (1986) The electroreceptive periphery. In: Bullock, T. H. und Heiligenberg, W. (Hg.). Electroreception. John Wiley, New York. pp. 103-156.

Zakon, H.H. (1988) The Electroreceptors: Diversity in Structure and Function. In: Atema, J., Fay, R.R., Popper, A.N., und Tavolga, W.N. (Hg.). Sensory Biology of Aquatic Animals. Springer Verlag, New York. pp. 813-850.

Zimmermann, H. (1985) Die elektrischen Fische und die Neurobiologie: über die Bedeutung einer naturgeschichtlichen Kuriosität für die Entwicklung einer Wissenschaft. Funkt. Biol. Med. **4**: 156-172.

7 Anhang

7.1 Abkürzungsverzeichnis

AC = Wechselspannung

DAM = Digital-Analog-Wandler mit Speicher

DC-Komponente = Gleichspannungskomponente

EOD = Entladung des elektrischen Organs (electric organ discharge)

mV_S = Einheit der Spitzen-Amplitude (für monopolare Reizpulse) in Millivolt

mV_{S-S} = Einheit der Spitzen-Spitzen-Amplitude (für bipolare Reizpulse) in Millivolt

SA = Standardabweichung

SL = Standardlänge

7.2 Tabellen

Tab. 9. Elektrosensorische Schwellen von *C. gariepinus* in Abhängigkeit von der Wasserleitfähigkeit

	50 µS/cm	**75 µS/cm**	**100 µS/cm**
***C. gariepinus* IV**			
MM1	0,231 ± 0,028	0,190 ± 0,0166	0,167 ± 0,0258
MM2	1,043 ± 0,130	0,851 ± 0,077	0,823 ± 0,035
***C. gariepinus* II**			
MM1	0,174 ± 0,012	0,157 ± 0,022	0,110 ± 0,022
MM2	1,014 ± 0,0698	0,910 ± 0,115	0,848 ± 0,046
C. theodorae			
MR2	0,071 ± 0,006	0,051 ± 0,004	0,036 ± 0,003

MM1 = *M. macrolepidotus*-Männchen 1, lange Entladung; MM2 = *M. macrolepidotus*-Männchen 2, kürzere Entladung; MR2 = monopolarer Rechteckpuls, 2 ms Dauer. Für alle Schwellen gilt $\overline{x}$ ± SA [mV$_{S\,S}$/cm] und N = 10.

Tab. 10. Elektrische Feldstärken [$mV_{S\text{-}S}$/cm] der Entladungen von *Marcusenius macrolepidotus*

Fisch Nr.	Geschlecht	SL [cm]	Feldstärke [$mV_{S\text{-}S}$/cm]
S1	W/juv	10,63	1,42 ± 0,008
S2	M	12,61	1,58 ± 0,005
S3	W/juv	11,53	1,28 ± 0,021
S4	W/juv	10,54	1,09 ± 0,019
S5	W/juv	10,28	0,94 ± 0,051
S6	W/juv	12,04	1,39 ± 0,053
S7	M	12,20	1,91 ± 0,068
S8	W/juv	10,80	1,4 ± 0,04
S9	W/juv	12,04	1,38 ± 0,027
S10	M	14,42	2,38 ± 0,014
S11	W/juv	10,87	1,20 ± 0,171
S12	W/juv	13,29	2,35 ± 0,017
S13	M	17,30	3,31 ± 0,104
C2	M	25,21	3,571 ± 0,057
C3	M	25,92	4,528 ±0,102
C4	M	27,5	5,190 ± 0,015
C6	M	26,54	5,075 ± 0,042
C7	M	26,19	4,936 ± 0,910
C28	M	17,87	2,553 ± 0,089
C29	M	17,49	3,192 ± 0,045

Feldstärken wurden in 35 cm Abstand vom Fisch gemessen. M = adultes Männchen, W/juv = Weibchen oder juveniles Männchen; SL = Standardlänge; $\overline{x}$ ± SA [$mV_{S\,S}$/cm] und N = 16; Wasserleitfähigkeit: 100 µS/cm; Meßanordnung A, seitlich und parallel zum Fisch (siehe Abb. 6).

Tab. 11a. Entladungsamplitude von *M. macrolepidotus* in Abhängigkeit von der Standardlänge, gemessen in 20 cm und 35 cm Abstand vom Fisch

SL [cm]	Feldstärke [$V_{S\text{-}S}$/cm] 20 cm*	Feldstärke [$V_{S\text{-}S}$/cm] 35 cm*
10,63	4,77 ± 0,039	1,42 ± 0,008
12,61	5,50 ± 0,149	1,58 ± 0,005
11,53	4,78 ± 0,046	1,28 ± 0,021
10,54	3,69 ± 0,027	1,09 ± 0,019
10,28	3,52 ± 0,236	0,94 ± 0,051
12,04	5,06 ± 0,188	1,39 ± 0,053
12,20	6,74 ± 0,247	1,91 ± 0,068
10,80	4,84 ± 0,079	1,40 ± 0,040
12,04	4,94 ± 0,085	1,38 ± 0,027
14,42	7,99 ± 0,085	2,38 ± 0,014
10,87	4,10 ± 0,042	1,20 ± 0,017
13,29	8,13 ± 0,089	2,35 ± 0,013
17,30	10,83 ± 0,223	3,30 ± 0,100
25,21	15,79 ± 0,374	3,571 ± 0,057
25,92	19,11 ± 0,404	4,528 ±0,102
27,50	23,01 ± 0,469	5,190 ± 0,015
26,54	22,89 ± 0,399	5,075 ± 0,042
26,19	22,36 ± 0,479	4,936 ± 0,910
17,87	9,88 ± 0,257	2,553 ± 0,089
17,49	11,05 ± 0,206	3,192 ± 0,045

SL = Standardlänge des Fisches; *Feldstärke gemessen in 20 bzw. 35 cm Abstand vom Fisch bei paralleler Anordnung von Fisch und Elektrodenpaar. Alle Feldstärken sind Mittelwerte: $\overline{x}$ ± SA [$mV_{S\text{-}S}$/cm] und N = 16.

Tab. 11b. Entladungsamplitude von verschiedenen im Oberen Sambesi vorkommenden Mormyriden in Abhängigkeit von der Standardlänge, gemessen in 20 cm und 35 cm Abstand vom Fisch

	Feldstärke [$mV_{S\text{-}S}$/cm]	
SL [cm]	20 cm *	35 cm *
P. catostoma		
8,90	0,550 ± 0,0082	1,51 ± 0,019
C. discorhynchus		
11,30	1,507 ± 0,027	5,04 ± 0,125
Hippopotamyrus sp. nov.		
13,90	0,150 ± 0,002	0,44 ± 0,015
11,90	0,132 ± 0,006	0,42 ± 0,010
12,90	0,148 ± 0,004	0,44 ± 0,019
11,70	0,104 ± 0,011	0,32 ± 0,016

SL = Standardlänge des Fisches; *Feldstärke gemessen in 20 bzw. 35 cm Abstand vom Fisch bei paralleler Anordnung von Fisch und Elektrodenpaar. Alle Feldstärken sind Mittelwerte: $\bar{x}$ ± SA [$mV_{S\text{-}S}$/cm] und N = 16.

Tab. 12. Detektionsdistanz von *C. gariepinus* für *M. macrolepidotus*-Männchen-Entladungen in Abhängigkeit von der Wasserleitfähigkeit

Entladungsamplitude von:	*M. macrolepidotus* Fisch S1		Fisch S10		Fisch S13	
Schwellen für Entladung:	MM1	MM2	MM1	MM2	MM1	MM2
50 µS/cm	84	45	100	54	118	67
75 µS/cm	84	44	99	53	118	64
100 µS/cm	83	44	98	52	115	60

Berechnete maximale Detektionsdistanzen in cm (siehe 2.6) für die Entladungsamplituden dreier *M. macrolepidotus* (Fische S1, S10 und S13). Zugrunde liegen die elektrosensorischen Schwellen von *C. gariepinus* IV für eine lange und eine kürzere Entladung bestimmter *Marcusenius macrolepidotus*-Männchen (MM1, Pulsdauer = 4,71 ms; MM2, Pulsdauer = 2,47 ms).

Tab. 13. Maximale Detektionsdistanz von *C. gariepinus* für elektrische Entladungen von *M. macrolepidotus*-Männchen

	Fisch S1	Fisch S2	Fisch S3	Fisch S4	Fisch S5	Fisch S6	Fisch S7
MM 1	82 cm	82 cm	82 cm	74 cm	70 cm	82 cm	92 cm
MM 2	44 cm	44 cm	43 cm	40 cm	38 cm	44 cm	49 cm

	Fisch S8	Fisch S9	Fisch S10	Fisch S11	Fisch S12	Fisch S13
MM 1	81 cm	82 cm	98 cm	76 cm	98 cm	115 cm
MM 2	44 cm	44 cm	52 cm	41 cm	52 cm	60 cm

	Fisch C2	Fisch C3	Fisch C4	Fisch C6	Fisch C7	Fisch C28	Fisch C29
MM 1	119 cm	135 cm	147 cm	145 cm	145 cm	100 cm	110 cm
MM 2	62 cm	72 cm	77 cm	76 cm	75 cm	54 cm	58 cm

Berechnete maximale Detektionsdistanz in cm (siehe 2.6.) für bestimmte Kombinationen von Entladungsamplituden verschiedener *M. macrolepidotus* und der elektrosensorischen Schwellen von *C. gariepinus.* Die Entladungsamplituden sind an *M. macrolepidotus*-Individuen aus dem Sabie (Fisch mit Nummern S1 - S13)- sowie dem Krokodilfluß (Fisch mit Nummern C2 - C29; Tab. 10) gemessen, die elektrosensorischen Reaktionsschwellen der Welse gelten für die *Marcusenius*-Männchen-Entladungen MM1 (Schwellenfeldstärke: 0,11 mV$_{S-S}$/cm) und MM2 (Schwellenfeldstärke: 0,69 mV$_{S-S}$/cm) und einer Wasserleitfähigkeit von 100 µS/cm.

Tab. 14. Detektionsdistanz von im Oberen Sambesi sympatrisch lebenden Mormyriden

	Hippopotamyrus sp. nov.				*C. discorhynchus*-♂
Fisch Nr.	2	3	5	9	7
elektrosensorische Schwelle der Welse	0,024 mV$_{S-S}$/cm				0,053 mV$_{S-S}$/cm
Detektionsdistanz [cm]	51	59	60	60	116

Aus Entladungsamplitude und elektrosensorischer Schwelle berechnete maximale Detektionsdistanz in cm. Entladungsamplitude von *Hippopotamyrus* sp. nov. Fisch Nr. 2, 3, 5, 9 und *C. discorhynchus* Fisch Nr. 7.

7.3 Computer-Programme

NI-DAM.BAS

Das Programm NI-DAM.BAS wurde zur Steuerung des DAM verwendet. Es konnte verschiedene Abtastraten erzeugen; das vorliegende Programm ist für eine maximale Reizpulslänge von 4,096 ms ausgelegt. Bei einer Reduktion der Abtastrate um den Faktor 2 bzw. 10 muß das Unterprogramm Übertragunsfrequenz wie folgt verändert werden:

Für die Abtastrate von 24 Hz (MLAC.BAS, nicht aufgelistet):

```
Cmd$ = "*" + CHR$(2) + CHR$(25) + CHR$(50)
```

Für die Abtastrate von 122 Hz (EOD-DAM.BAS, nicht aufgelistet):

```
Cmd$ = "*" + CHR$(2) + CHR$(127) + CHR$(240)
```

Außerdem wird die Datei QBDECL.BAS von National Instruments benötigt.

```
'**********************************************************************
***
'
'                     EIN PROGRAMM ZUM STEUERN DES DAM
'                MIT National Instruments-GPIB-PCIIA-KARTE
'
'**********************************************************************
***

' Autor: Helge Knüttel
' Datei: NI-DAM.BAS
' Letzte Änderung: 24. Februar 1995
'
'
DECLARE SUB IntervallListenspeicherwahl ()
DECLARE SUB Reizfrequenz ()
DECLARE SUB IntervallListentrigger ()
DECLARE SUB KontSignal ()
DECLARE SUB BetriebssystemLaden ()
DECLARE SUB Einzelsignal ()
DECLARE SUB SchickeAnIEC (Cmd$)
DECLARE SUB Speicherwahl ()
DECLARE SUB Kurvenuebertragung ()
DECLARE SUB Amplitude ()
DECLARE SUB Uebertragungsfrequenz ()
DECLARE SUB Programmende ()
DECLARE SUB Initialisierung ()
DECLARE SUB SendeDatei (Device%, Dateiname$)
DECLARE SUB SetSigMem (Signalspeicher%)
DECLARE SUB SetAmp (Amp%)


REM $INCLUDE: 'qbdecl.bas'
                    ' Datei mit den Funktionen, Prozeduren und Variablen
```

```
                    ' zum Ansteuern der IEC-Karte; stammt vom Hersteller

' ************* Konstanten: ******************************

  COMMON SHARED board%, BetrSysAdresse%, SpeicherAdresse%
  COMMON SHARED BetrSysDatei$, KurvenPfad$
  COMMON SHARED Signalspeicher%, Reizstaerke%

  board% = 0
                 ' Nummer der IEC-Karte im Rechner
  BetrSysAdresse% = 9
                 ' Adresse, an die das DAM-Betriebssystem geladen
                 ' werden muß
  SpeicherAdresse% = 8
                 ' Adresse, an die die Kurve und sonstige Befehle
                 ' für das DAM gesendet werden
  BetrSysDatei$ = "c:\clarias\DAM_3"
                 ' Datei mit Pfadangabe mit dem Betriebssystem des DAM
  KurvenPfad$ = "c:\clarias\"
                 ' Pfad mit den Dateien der Kurven
  Reizstaerke% = 100
  Signalspeicher% = 0


' ************** Programmbeginn ******************

CALL Initialisierung
CALL BetriebssystemLaden
CALL SetAmp(0)                   ' Setzt die Amplitude
CALL Uebertragungsfrequenz
CALL SetSigMem(Signalspeicher%)
CALL Einzelsignal
Status$ = "AUS"                  ' Info über Signalausgabe
CALL SetAmp(Reizstaerke%)

'
'                    **************************                   Hauptmenü
**************************************
'


DO

  ' Bildschirmanzeige:
    CLS
                                                                       PRINT
"**************************************************************************
******"
    PRINT "NI-DAM.BAS         PROGRAMM ZUR STEUERUNG DES DAM"
    PRINT "             MIT National Instruments-GPIB-PCIIA-KARTE"
                                                                       PRINT
"**************************************************************************
******"
    ' PRINT
        '  PRINT  "Wählen  Sie  aus  folgendem  Menü  und  drücken  Sie  die
entsprechenden Zahlen:",
    ' PRINT
    ' PRINT
    PRINT
    PRINT "Wahl des Speichers:                        1"
    PRINT
    PRINT "Übertragung der Impulskurve:               2"
    PRINT
    PRINT "Regulation der Reizstärke:                 3"
    PRINT
    PRINT "Start:                                     4"
    PRINT
```

```
    PRINT "Ende:                                     5"
    PRINT
    PRINT "Einzelsignal:                             6"
    PRINT
    PRINT "Kontinuierliches Signal:                  7"
    PRINT
    PRINT "Programmende:                             8"
    PRINT
    PRINT
     PRINT "Speicher:"; Signalspeicher%; "    Reizstärke:"; Reizstaerke%; "
Status: "; Status$

  ' Wahl des Menüpunktes /Endlosschleife !

    Wahl$ = INPUT$(1)

    SELECT CASE Wahl$
      CASE IS = "1"
      CALL Speicherwahl
      CASE IS = "2"
      CALL Kurvenuebertragung
      CASE IS = "3"
      CALL Amplitude
      CASE IS = "4"
      CALL IntervallListenspeicherwahl
      CALL Reizfrequenz
      CALL IntervallListentrigger
      Status$ = "Intervall"
      CASE IS = "5"
      CALL SetAmp(0)
      CALL Einzelsignal
      CALL SetAmp(Reizstaerke%)
      Status$ = "AUS"
      CASE IS = "6"
      CALL Einzelsignal
      Status$ = "AUS"
      CASE IS = "7"
      CALL KontSignal
      Status$ = "Kont."
      CASE IS = "8"
      CALL Programmende
      END SELECT

LOOP

SUB Amplitude

  DO
    CLS                                'Steuert die
    LOCATE 11, 20                      'Bildschirmanzeige
    INPUT "Wie stark soll Ihr Signal sein (0 - 255)"; Reizstaerke%
  LOOP UNTIL (0 <= Reizstaerke%) AND (Reizstaerke% <= 255)
  CALL SetAmp(Reizstaerke%)

END SUB

SUB BetriebssystemLaden

   CALL SendeDatei(BetrSysAdresse%, BetrSysDatei$)

END SUB

SUB Einzelsignal

  Befehl$ = "*" + CHR$(6)
  SchickeAnIEC (Befehl$)
```

```
END SUB

SUB Initialisierung

  CALL SendIFC(board%)
  CALL DevClear(board%, SpeicherAdresse%)
  CALL DevClear(board%, BetrSysAdresse%)

END SUB

SUB IntervallListenspeicherwahl

   K% = 0  'Als Listenspeicher ist auch eine andere Zahl zwischen 0 u. 52
mögl.
  Cmd$ = "*" + CHR$(9) + CHR$(K%)
  CALL SchickeAnIEC(Cmd$)

END SUB

SUB IntervallListentrigger

  'Bewirkt die Ausgabe der Reizsignale nach der Intervalliste
  Cmd$ = "*" + CHR$(7)
  CALL SchickeAnIEC(Cmd$)

END SUB

SUB KontSignal

  'Kontinuierliches Signal wird ausgegeben
  Befehl$ = "*" + CHR$(5)
  SchickeAnIEC (Befehl$)

END SUB

SUB Kurvenuebertragung

  CLS
  LOCATE 11, 10
  PRINT "Wählen Sie bitte die Kurvendatei! (Pfad: "; KurvenPfad$; ")"
  LOCATE 14, 8
  INPUT "             ", Kurvendatei$
  Kurvendatei$ = KurvenPfad$ + Kurvendatei$
  CALL SendeDatei(SpeicherAdresse%, Kurvendatei$)

END SUB

SUB Programmende

  SetAmp (0)
  SetSigMem (0)
  Einzelsignal
  END

END SUB

SUB Reizfrequenz

  I = 333  'I ist die Intervallänge in ms in Schritten von 0,1 ms
         'Für I sind Werte zwischen 5 und 6553 möglich
  N = 10 * I - 1.5
  M = INT(N / 256)
  Q = INT(N - 256 * M)
  Cmd$ = "*" + CHR$(8) + CHR$(M) + CHR$(Q) + CHR$(0) + CHR$(0) + CHR$(1)
  CALL SchickeAnIEC(Cmd$)

END SUB
```

```
SUB SchickeAnIEC (Cmd$)

  ' Schickt die in CMD$ eingespeicherte Befehlszeile an das DAM

  CALL Send(board%, SpeicherAdresse%, Cmd$, NLend)

END SUB

SUB SendeDatei (Device%, Dateiname$)

  ' Sendet die Datei Dateiname$ an das Gerät mit der Nummer Device%

  Dateiname$ = UCASE$(Dateiname$)
  DevName$ = "dev" + LTRIM$(STR$(Device%))
  PRINT DevName$
  ud% = ILFIND(DevName$)
  PRINT ud%
  sta% = ILWRTF(ud%, Dateiname$)
  IF EERR AND sta% THEN
    PRINT "Fehler! Die Datei "; Dateiname$
    PRINT "konnte nicht korrekt gesendet werden. Möglicher Fehler:"
    PRINT "Falscher Dateiname oder Pfad"
    PRINT : PRINT
    PRINT "Weiter mit RETURN"
    BEEP: BEEP: BEEP: BEEP
    INPUT "", dummy$
    CALL DevClear(board%, SpeicherAdresse%)
  END IF

END SUB

SUB SetAmp (Reizstaerke%)

  Cmd$ = "*" + CHR$(3) + CHR$(Reizstaerke%)
  CALL SchickeAnIEC(Cmd$)               'ruft die Karten-Software auf


END SUB

SUB SetSigMem (Signalspeicher%)

  Cmd$ = "*" + CHR$(1) + CHR$(Signalspeicher%)
  CALL SchickeAnIEC(Cmd$)


END SUB

SUB Speicherwahl

  DO
    CLS
    LOCATE 11, 6
    INPUT "Welchen Speicher wollen Sie mit Ihrem Signal belegen (0 bis 6)";
Speicher%
  LOOP UNTIL (0 <= Speicher%) AND (Speicher% <= 6)
  Signalspeicher% = Speicher%
  CALL SetSigMem(Signalspeicher%)

END SUB

SUB Uebertragungsfrequenz

  'Die maximal mögliche Wiederholungsfrequenz beträgt 244Hz. Diese ist ein-
  'gestellt!
   Cmd$ = "*" + CHR$(2) + CHR$(255) + CHR$(240)
   CALL SchickeAnIEC(Cmd$)
```

```
END SUB
```

ASCDAM.BAS

Das Programm ASCDAM.BAS wurde verwendet, um Dateien mit numerischen Werten, die eine Kurvenform beschreiben, in ASCII-Zeichen umzuwandeln, wie es der DAM benötigt.

```
Autor: Helge Knüttel

' Wandelt numerische Werte zu ASCII-Zeichen

DIM Wert(2047)

' Einlesen der Ausgangsdatei

INPUT "Datei mit numerischen Werten (0-255) der Fischpulse"; NumDat$
OPEN NumDat$ FOR INPUT AS #1
FOR i = 0 TO 2047
  INPUT #1, Wert(i)
  NEXT i
CLOSE #1


'*********Umwandlung der normierten Werte zum Ausgabe$******
Ausgabe$ = "*" + CHR$(0)
FOR i = 0 TO 2047
 Ausgabe$ = Ausgabe$ + CHR$(Wert(i))
 NEXT i


' Ausgabe

INPUT "Name der Ausgabedatei", AusDat$
OPEN AusDat$ FOR OUTPUT AS #2
PRINT #2, Ausgabe$;
CLOSE #2
```

QBS.BAT

Batch-Datei, die die IEC-Karte initialisiert und dann Quick Basic mit dem Programm NI-DAM.BAS startet. Mit zwei hier nicht aufgelisteten Batch-Dateien (EOD.BAT und LAC.BAT) konnte Quick Basic mit den Programmen EOD-DAM.BAS bzw. MLAC.BAS (siehe oben) gestartet werden.

```
rem Laden des APPLICATIONS MONITOR für die IEC-Karte:
c:\gpib-pc\appmon.exe

rem Konfigurieren von APPMON.EXE:
c:\gpib-pc\ibtrap.exe -err -dis

c:
cd\clarias
qb ni-dam /L qbib.qlb
```

SINUS.BAS

Basic-Programm, das Kurvenformdateien mit bipolaren Sinuspulsen wählbarer Dauer erzeugt.

```
'***********************************************************************
**
'
'
'                Erzeugung eines bipolaren Sinuspulses
'
'
'***********************************************************************
**
'
'
'
'Autoren: Helge Knüttel, Susanne Hanika;
'
'Letzte Änderung: 16.01.1995
'
'
'

DECLARE SUB Achsenbeschriftung ()

COMMON SHARED Datei$

' ****** Konstanten *****************************

CONST MAX = 255
Pi = 4 * ATN(1)
Kurvenpfad$ = "C:\CLARIAS\"

DIM G(2048): FOR B = 0 TO 2047: G(B) = 0: NEXT B
DIM Y(2048): FOR B = 0 TO 2047: Y(B) = 0: NEXT B


CLS
LOCATE 20, 10
PRINT "Achtung:"
PRINT "Im DAM-Steuerprogramm muß die Ausgabefrequenz maximal gesetzt sein"
PRINT "(500 000 Hz)"
PRINT
PRINT "(Weiter mit bel. Taste!)"
BEEP: BEEP: BEEP: BEEP
Dummy$ = INPUT$(1)

DO

  CLS
  PRINT "                              SINUS.BAS"
  PRINT
  PRINT "              Erzeugt Dateien mit Sinuspuls für den DAM"
  PRINT : PRINT : PRINT : PRINT : PRINT : PRINT : PRINT

  PRINT "Dauer des Sinussignals (0 bis 4.096 ms; in ms)";
  INPUT Signaldauer

  NSignalpunkte = CINT(Signaldauer / .002)
                ' NSignalpunkte : Anzahl der Datenpunkte mit dem Signal
                ' Bei maximaler Ausgabefrequenz entspricht ein Datenpunkt 2
µs Dauer

  PRINT "Dauer"; Signaldauer
```

```
  PRINT "#Punkte"; NSignalpunkte

  Signalbeginn = INT((2047 - NSignalpunkte) / 2)
                ' Signalbeginn : Position, wo im Array das zentrierte
                ' Signal beginnt
  PRINT "Beginn"; Signalbeginn

  ' ******* Nullinie erzeugen *********
  ' Bei DC-Betrieb des DAM entspricht 128 der Nullinie
  ' Signal überschreibt Nullinie

  FOR i = 0 TO 2047
    G(i) = 128
    NEXT


  ' ********** Signal im Array erzeugen *****************************

  PRINT "gesamt"; Signalbeginn + NSignalpunkte

  M = NSignalpunkte - 1
  F = 2 * Pi / M

  FOR i = 0 TO M
    Y(i) = 128 + 127 * SIN(F * i)   ' Berechnung der Sinusfunktion
    G(i + Signalbeginn) = Y(i)
    NEXT


              '       ***************Graphische      Darstellung      der
Kurve***********************
  SCREEN 12
  CLS
  WINDOW (-100, 330)-(2100, -60)
  LINE (0, 300)-(2047, -25), 15, B
  FOR i = 0 TO 2047 STEP 50
    LINE (i, -24)-(i, -20)
    LINE (i, 295)-(i, 299)
    NEXT
  FOR i = -25 TO 300 STEP 25
    LINE (1, i)-(20, i)
    LINE (2026, i)-(2046, i)
    NEXT
  FOR i = 0 TO 2047
    PSET (i, G(i))       'Zeichnen des Graphen
    NEXT
  CALL Achsenbeschriftung

  Dummy$ = INPUT$(1)

          '*********Umwandlung    der    normierten    G(i)-Werte    zum
Ausgabe$***************
  Ausgabe$ = "*" + CHR$(0)
  FOR i = 0 TO 2047
    Ausgabe$ = Ausgabe$ + CHR$(G(i))
    NEXT

            '*********      Ausgabe      von      Ausgabe$      an      Datei
*********************************

  CLS
  PRINT "Name der Kurvendatei (Pfad: "; Kurvenpfad$; ")  ";
  INPUT Datei$
  IF Datei$ <> "" THEN
    Datei$ = Kurvenpfad$ + Datei$
    OPEN Datei$ FOR OUTPUT AS #1
    PRINT #1, Ausgabe$;
```

```
    CLOSE #1
    END IF

  '********* Programmende oder Neustart ********************************

  CLS
  PRINT "Wollen Sie einen weiteren Sinuspuls mit anderen Parametern (J/N)";
  INPUT JN$
  JN$ = UCASE$(JN$)

LOOP UNTIL JN$ = "N"


END

SUB Achsenbeschriftung

VIEW PRINT 1 TO 30: LOCATE 29, 70: PRINT "Zeit[ms]";
LOCATE 2, 1: PRINT "Amplitude";
LOCATE 7, 1: PRINT "250";
LOCATE 26, 1: PRINT "0";
LOCATE 29, 22: PRINT "1";
LOCATE 29, 41: PRINT "2";
LOCATE 29, 59: PRINT "3";
LOCATE 30, 1: PRINT "Weiter mit bel.Taste!"
END SUB
```

RECHTECK.BAS

Basicprogramm, das Kurvenformdateien für den DAM mit Rechteckpulsen wählbarer Dauer erzeugt.

```
'***************************************************************************
**
'
'
'                 Erzeugung eines Rechtecksimpulses
'
'
'***************************************************************************
**
'
'
'
'Autoren: Helge Knüttel, Susanne Hanika;
'
'Letzte Änderung: 16.01.1995
'
'
'

DECLARE SUB Achsenbeschriftung ()

COMMON SHARED Datei$

' ****** Konstanten ******************************

CONST MAX = 255
Kurvenpfad$ = "C:\CLARIAS\"
DIM G(2048): FOR B = 0 TO 2047: G(B) = 0: NEXT B


CLS
LOCATE 20, 10
PRINT "Achtung! Der DAM muß unbedingt in Stellung DC betrieben werden!"
PRINT
PRINT "Im DAM-Steuerprogramm muß die Ausgabefrequenz maximal gesetzt sein"
PRINT "(500 000 Hz)"
PRINT
PRINT "(Weiter mit bel. Taste!)"
BEEP: BEEP: BEEP: BEEP
Dummy$ = INPUT$(1)

DO

  CLS
  PRINT "                              RECHTECK.BAS"
  PRINT
  PRINT "               Erzeugt Dateien mit Rechteckspuls für den DAM"
  PRINT : PRINT : PRINT : PRINT : PRINT : PRINT : PRINT

  PRINT "Dauer des Rechtecksignals (0 bis 4.096 ms; in ms)";
  INPUT Signaldauer

  Signalpunkte = CINT(Signaldauer / .002)
                ' Signalpunkte : Anzahl der Datenpunkte mit dem Signal
                ' Bei maximaler Ausgabefrequenz entspricht ein Datenpunkt 2
µs Dauer

  PRINT "Dauer"; Signaldauer
  PRINT "#Punkte"; Signalpunkte
```

```
  Signalbeginn = INT((2047 - Signalpunkte) / 2)
                ' Signalbeginn : Position, wo im Array das zentrierte
                ' Signal beginnt
  PRINT "beginn"; Signalbeginn

  ' ******* Nullinie erzeugen *********
  ' Bei DC-Betrieb des DAM entspricht 128 der Nullinie
  ' Signal überschreibt Werte

  FOR i = 0 TO 2047
    G(i) = 128
    NEXT


  ' ********* Signal im Array erzeugen *****************************
  PRINT "gesamt"; Signalbeginn + Signalpunkte
  FOR i = Signalbeginn TO (Signalbeginn + Signalpunkte)
    G(i) = 255
    NEXT



            '       ***************Graphische      Darstellung       der
Kurve***********************
  SCREEN 12
  WINDOW (-100, 330)-(2100, -60)
  LINE (0, 300)-(2047, -25), 15, B
  FOR i = 0 TO 2047 STEP 50
    LINE (i, -24)-(i, -20)
    LINE (i, 295)-(i, 299)
    NEXT
  FOR i = -25 TO 300 STEP 25
    LINE (1, i)-(20, i)
    LINE (2026, i)-(2046, i)
    NEXT
  FOR i = 0 TO 2047
    PSET (i, G(i))       'Zeichnen des Graphen
    NEXT
  CALL Achsenbeschriftung

  Dummy$ = INPUT$(1)

       '*********Umwandlung     der     normierten     G(i)-Werte     zum
Ausgabe$**************
  Ausgabe$ = "*" + CHR$(0)
  FOR i = 0 TO 2047
    Ausgabe$ = Ausgabe$ + CHR$(G(i))
    NEXT

           '*********      Ausgabe      von      Ausgabe$      an      Datei
*********************************

  CLS
  PRINT "Name der Kurvendatei (Pfad: "; Kurvenpfad$; ")  ";
  INPUT Datei$
  Datei$ = Kurvenpfad$ + Datei$
  OPEN Datei$ FOR OUTPUT AS #1
  PRINT #1, Ausgabe$;
  CLOSE #1

  '********* Programmende oder Neustart **********************************

  CLS
   PRINT  "Wollen  Sie  einen  weiteren  Rechteckspuls  mit  anderen  Parametern
(J/N)";
  INPUT JN$
  JN$ = UCASE$(JN$)
```

```
LOOP UNTIL JN$ = "N"


END

SUB Achsenbeschriftung

VIEW PRINT 1 TO 30: LOCATE 29, 70: PRINT "Zeit[ms]";
LOCATE 2, 1: PRINT "Amplitude";
LOCATE 7, 1: PRINT "250";
LOCATE 26, 1: PRINT "0";
LOCATE 29, 22: PRINT "1";
LOCATE 29, 41: PRINT "2";
LOCATE 29, 59: PRINT "3";
LOCATE 30, 1: PRINT "Weiter mit bel.Taste!"
END SUB
```

MONO.BAS

Basicprogramm, das Kurvenformdateien für den DAM mit monopolarem Sinuspuls wählbarer Dauer erzeugt.

```
'**********************************************************************
**
'
'
'                Erzeugung eines monopolaren Sinuspulses
'
'
'**********************************************************************
**
'
'
'Autoren: Helge Knüttel, Susanne Hanika;
'
'Letzte Änderung: 16.01.1995
'
'
DECLARE SUB Achsenbeschriftung ()

COMMON SHARED Datei$

' ****** Konstanten ******************************

CONST MAX = 255
Pi = 4 * ATN(1)
Kurvenpfad$ = "C:\CLARIAS\"

DIM G(2048): FOR B = 0 TO 2047: G(B) = 0: NEXT B
DIM Y(2048): FOR B = 0 TO 2047: Y(B) = 0: NEXT B


CLS
LOCATE 15, 10
PRINT "Achtung:"
PRINT
PRINT "Der DAM muß unbedingt in Stellung DC betrieben werden!"
PRINT
PRINT "Im DAM-Steuerprogramm muß die Ausgabefrequenz maximal gesetzt sein"
PRINT "(500 000 Hz)"
PRINT
PRINT "(Weiter mit bel. Taste!)"
BEEP: BEEP: BEEP: BEEP
Dummy$ = INPUT$(1)

DO

  CLS
  PRINT "                                MONOSIN.BAS"
  PRINT
  PRINT "         Erzeugt Dateien mit monopolarem Sinuspuls für den DAM"
  PRINT : PRINT : PRINT : PRINT : PRINT : PRINT : PRINT

  PRINT "Dauer des Sinussignals (0 bis 4.096 ms; in ms)";
  INPUT Signaldauer

  NSignalpunkte = CINT(Signaldauer / .002)
                 ' NSignalpunkte : Anzahl der Datenpunkte mit dem Signal
                 ' Bei maximaler Ausgabefrequenz entspricht ein Datenpunkt 2
µs Dauer
```

```
  PRINT "Dauer"; Signaldauer
  PRINT "#Punkte"; NSignalpunkte

  Signalbeginn = INT((2047 - NSignalpunkte) / 2)
                ' Signalbeginn : Position, wo im Array das zentrierte
                ' Signal beginnt
  PRINT "Beginn"; Signalbeginn

  ' ******* Nullinie erzeugen **********
  ' Bei DC-Betrieb des DAM entspricht 128 der Nullinie
  ' Signal überschreibt Nullinie

  FOR i = 0 TO 2047
    G(i) = 128
    NEXT


  ' ********** Signal im Array erzeugen *****************************

  PRINT "gesamt"; Signalbeginn + NSignalpunkte

  M = NSignalpunkte - 1
  F = 2 * Pi / M

  FOR i = 0 TO M
    Y(i) = 191 - 63 * COS(F * i)    ' Berechnung der Sinusfunktion
    G(i + Signalbeginn) = Y(i)
    NEXT


              '      ****************Graphische      Darstellung      der
Kurve*************************
  SCREEN 12
  CLS
  WINDOW (-100, 330)-(2100, -60)
  LINE (0, 300)-(2047, -25), 15, B
  FOR i = 0 TO 2047 STEP 50
    LINE (i, -24)-(i, -20)
    LINE (i, 295)-(i, 299)
    NEXT
  FOR i = -25 TO 300 STEP 25
    LINE (1, i)-(20, i)
    LINE (2026, i)-(2046, i)
    NEXT
  FOR i = 0 TO 2047
    PSET (i, G(i))       'Zeichnen des Graphen
    NEXT
  CALL Achsenbeschriftung

  Dummy$ = INPUT$(1)

          '*********Umwandlung     der     normierten     G(i)-Werte     zum
Ausgabe$***************
  Ausgabe$ = "*" + CHR$(0)
  FOR i = 0 TO 2047
    Ausgabe$ = Ausgabe$ + CHR$(G(i))
    NEXT

            '*********      Ausgabe      von      Ausgabe$      an      Datei
*********************************

  CLS
  PRINT "Name der Kurvendatei (Pfad: "; Kurvenpfad$; ")  ";
  INPUT Datei$
  IF Datei$ <> "" THEN
    Datei$ = Kurvenpfad$ + Datei$
    OPEN Datei$ FOR OUTPUT AS #1
```

```
    PRINT #1, Ausgabe$;
    CLOSE #1
    END IF

  '********* Programmende oder Neustart **********************************

  CLS
  PRINT "Wollen Sie einen weiteren Sinuspuls mit anderen Parametern (J/N)";
  INPUT JN$
  JN$ = UCASE$(JN$)

LOOP UNTIL JN$ = "N"


END

SUB Achsenbeschriftung

VIEW PRINT 1 TO 30: LOCATE 29, 70: PRINT "Zeit[ms]";
LOCATE 2, 1: PRINT "Amplitude";
LOCATE 7, 1: PRINT "250";
LOCATE 26, 1: PRINT "0";
LOCATE 29, 22: PRINT "1";
LOCATE 29, 41: PRINT "2";
LOCATE 29, 59: PRINT "3";
LOCATE 30, 1: PRINT "Weiter mit bel.Taste!"
END SUB
```

Danksagung

Mein Dank gilt Herrn Prof. Dr. Bernd Kramer, der mir dieses interessante Thema vorschlug und die Arbeit anleitete. Die kritischen Diskussionen, sein fachlicher Rat sowie die Durchsicht des Manuskripts trugen maßgeblich zum Gelingen dieser Arbeit bei.

Meine Versuchsfische Friedel, Franzl, Otti und Jonas, ohne die diese Arbeit nicht möglich gewesen wäre, sind ein Geschenk von Prof. Dr. Robert C. Peters der Universität Utrecht, Niederlande, wofür ich ihm herzlich danken will.

Ein herzliches Dankeschön an die ganze Arbeitsgruppe, die durch das nette Arbeitsklima stressige Wochen einfacher gemacht haben: Frau Brunhilde Otto, Dr. Ivo Kaunzinger, Andy Scheffel, Steffi Lang und meinem immer netten und hilfsbereiten Zimmergenossen Stephan Paintner.

Besonderer Dank gilt allen, die zum Korrekturlesen verdonnert wurden: Ute Lange, die unermüdlich grammatikalische Verbesserungen und Tippfehler suchte; Ivo Kaunzinger, der, wenn die Kinder schliefen, trotzdem noch Zeit fand, sich mit Elektrorezeption bei Welsen auseinanderzusetzen; Birgit Steib, Steffi Lang, Andy Scheffel und Helge Knüttel gaben mir wertvolle Hinweise zur besseren Verständlichkeit und fanden auch so manches überzählige „n“. Der Fisch in Abbildung 6 wurde von Andy Scheffel gezeichnet.

Herrn Dieter Weymann sei für die elektrotechnische Unterstützung und die hilfreichen Diskussionen auf physikalischem Sektor gedankt. Herrn Dr. Gerhard von der Emde danke ich für die Diskussionen auf biologischem und physikalischem Gebiet, Herrn Dr. Bernhard Bausenwein für diejenigen über Fourier-Amplitudenspektren. Herr Eberl war nicht nur sehr hilfreich im Gewirr der Anmeldungen beim Promotionsgesuch, sondern half vor allen Dingen bei der ständigen erfolgreichen Suche nach meiner Abschlußfinanzierung!

Ganz wichtig war - besonders am Schluß der Doktorarbeit - die ständige Diskussionsbereitschaft, die „psychologische Betreuung“, das geduldige Anhören meiner Probleme, die unzähligen Pommes, Abendmensen, „22:00-Uhr-Tröstungen“ und aufmunternden Worte von (und jetzt in alphabetischer Reihenfolge...) Steffi Lang, Ute Lange, Andreas Rose, Andy Scheffel und Birgit Steib. Helge danke ich - neben den zahlreichen Computerprogrammen, mit denen er mir sehr geholfen hat - für seine nie nachlassende Geduld und die Nachsicht besonders während der letzten stressigen Wochen der Doktorarbeit.

Nicht zuletzt danke ich meinen Eltern, die nicht nur mein Interesse für die Biologie weckten, sondern auch durch menschliche und finanzielle Unterstützung mir mein Studium und meine Promotion ermöglichten.

Diese Arbeit wurde von der naturwissenschaftlichen und künstlerischen Hochschulförderung der Universität Regensburg unterstützt.