

Zielprädiktion beim Schützenfisch:
eine komplexe kognitive Leistung mit extrem
hoher Geschwindigkeit

Den Naturwissenschaftlichen Fakultäten
der Friedrich-Alexander-Universität Erlangen Nürnberg
zur
Erlangung des Doktorgrades

vorgelegt von
Saskia Wöhl
aus Nürnberg

Als Dissertation genehmigt
von den Naturwissenschaftlichen Fakultäten
der Universität Erlangen-Nürnberg

Tag der mündlichen Prüfung: 18. April 2008

Vorsitzender der Promotionskommission: Prof. Dr. Eberhard Bänsch

Erstberichterstatter: PD Dr. Stefan Schuster

Zweitberichterstatter: Prof. Dr. Otto von Helversen

Inhaltsverzeichnis

Inhaltsverzeichnis	1
Abbildungsverzeichnis	3
1. Zusammenfassung	5
2. Abstract	7
3. Allgemeine Einleitung	9
4. Schützenfische passen ihre Startgeschwindigkeit an die Entfernung zum zukünftigen Auftreffpunkt an	12
5. Der prädiktive Start der Schützenfische: ein flexibles und präzises Motorprogramm durchgeführt mit der Kinematik des Flucht-C-Starts	34
6. Schützenfische passen ihre prädiktiven Starts an Hindernisse an	67
7. Allgemeine Schlussfolgerung	101
8. Literaturverzeichnis	103
9. Anhang	107
Danksagung	108

Abbildungsverzeichnis

Kapitel 4

Abb. 4.1	Das Zusammenspiel der verschiedenen Faktoren beim Beuteerwerb der Schützenfische.	13
Abb. 4.2	Die untersuchten Reaktionen waren zielgerichtete Reaktionen bezüglich des Auftreffpunktes.	18
Abb. 4.3	Die Startgeschwindigkeit ist bereits am Ende der kurzen Drehphase eingestellt und unterliegt nur geringen Änderungen in der darauf folgenden Translationsphase.	20
Abb. 4.4	Die Startgeschwindigkeit korreliert mit der Entfernung zum zukünftigen Auftreffpunkt.	21
Abb. 4.5	Die Startgeschwindigkeit scheint durch die Entfernung zum Auftreffpunkt und der verbleibenden Zeit, bis die Fliege auf die Wasseroberfläche auftrifft, festgelegt zu sein.	23
Abb. 4.6	Die erfolgreichen Fische erreichen den Auftreffpunkt der Fliege kurz nachdem die Beute auf der Wasseroberfläche gelandet ist.	25
Abb. 4.7	Die Beute wird aus der Schwimmbewegung bei hoher Geschwindigkeit gefangen.	26
Abb. 4.8	Detaillierte Darstellung eines Schwimmwegs zum Auftreffpunkt mit konstantem Geschwindigkeitsverlauf.	27
Abb. 4.9	Ein Beispiel für einen Schwimmweg, bei dem der Fisch seine Geschwindigkeit nicht konstant hielt, sondern bis zum Erreichen des Auftreffpunktes beschleunigte.	28
Abb. 4.10	Ein Schwimmweg mit unregelmäßigen Geschwindigkeitsänderungen bevor die Fliege auf der Wasseroberfläche auftrifft.	28

Kapitel 5

Abb. 5.1	Die bisherigen Kenntnisse über Motorprogramme der Schnellstarts bei Fischen.	36
Abb. 5.2	Der prädiktive Start der Schützenfische.	37
Abb. 5.3	Ein Beispiel für einen prädiktiven Start eines Schützenfisches, aufgenommen mit 500 Bildern s^{-1} .	45
Abb. 5.4	Die Kinematik des prädiktiven Starts der Schützenfische.	47
Abb. 5.5	Der zeitliche Verlauf der Winkelgeschwindigkeit $d\Phi/dt$ und der Winkelbeschleunigung $d^2\Phi/dt^2$ der prädiktiven Starts bei Schützenfischen.	48
Abb. 5.6	Der zeitliche Verlauf der linearen Geschwindigkeit und Beschleunigung der prädiktiven Starts der Schützenfische.	48
Abb. 5.7	Das Spektrum der kinematischen Variabilität bei den prädiktiven Schnellstarts der Schützenfische.	50
Abb. 5.8	Der Zusammenhang zwischen den kinematischen Phasen 1 und 2 der Schnellstarts von Schützenfischen.	52
Abb. 5.9	Die Schnellstarts sind an den benötigten Drehwinkel angepasst.	55
Abb. 5.10	Die Schnellstarts sind an die gewünschten Startgeschwindigkeiten angepasst.	55
Abb. 5.11	Das Spektrum der kinematischen Variation bei den C-förmigen Starts der Fluchtreaktion von Schützenfischen.	57
Abb. 5.12	Der Vergleich eines prädiktiven Starts mit einem C-förmigen Fluchtstart.	58

Abb. 5.13 Die Fluchtstarts und die prädiktiven Starts der Schützenfische folgen einem identischen Zeitmuster. 59

Tabelle 5.1 Die Kinematik der prädiktiven Starts der Schützenfische im Vergleich mit Fluchtreaktionen 46

Kapitel 6

Abb. 6.1 Die verschiedenen Möglichkeiten wie Hindernisse die prädiktiven Starts der Schützenfische beeinflussen könnten. 75

Abb. 6.2 Die Definition der Peilfehler anhand derer Hypothesen getestet wurden, wie Hindernisse den prädiktiven Start der Schützenfische beeinflussen. 77

Abb. 6.3 Der die Reaktion des Schützenfisches einleitende Schnellstart legt bereits das erfolgreiche Ausweichen um das Hindernis fest. 78

Abb. 6.4 Die Notwendigkeit in einer hindernisreichen Umgebung einem Objekt auszuweichen reduziert nicht zwangsläufig die Peilgenauigkeit der prädiktiven Starts bei Schützenfischen. 80

Abb. 6.5 Eine typische Schwimmbahn in Aufsicht von einem Schützenfisch, der einem Hindernis ausweicht, das im direkten Weg zum Auftreffpunkt steht. 81

Abb. 6.6 Die Fähigkeit des Schützenfisches seinen prädiktiven Start, abhängig von der Entfernung zwischen Hindernis und Auftreffpunkt, korrekt an die Beutebewegung und die Hindernisse anzupassen. 83

Abb. 6.7 Schützenfische begegnen Hindernissen indem sie Drehrichtung und Geschwindigkeit ihrer Schnellstarts auf zwei verschiedene Bezugspunkte anpassen. 85

Abb. 6.8 Die Anpassung der Schnellstarts an die Hindernisse verursacht weder einen Anstieg in der Reaktionszeit noch in deren Dauer. 88

Abb. 6.9 Prädiktive Starts benötigen für eine erfolgreiche Reaktion keine zeitliche Stabilität der Hindernisse. 89

1. Zusammenfassung

Zielprädiktion beim Schützenfisch: eine komplexe kognitive Leistung mit extrem hoher Geschwindigkeit

Schützenfische sind durch ihre einzigartige Jagdtechnik bekannt, bei der sie Beuteinsekten durch einen gezielten Wasserstrahl aus der Luft abschießen. Das getroffene Insekt fällt durch den starken Impuls in einer annähernd ballistischen Flugkurve auf die Wasseroberfläche. Bereits wenige Millisekunden nach dem Abschuss der Beute konkurrieren sowohl der Schütze als auch andere Schwarmmitglieder um die Beute, indem sie sich blitzschnell drehen und schließlich in Richtung des späteren Auftreffpunktes los schwimmen. Dafür stützen sich Schützenfische ausschließlich auf die visuell erfasste Anfangsbewegung der ballistischen Flugkurve und erhalten nach dem Start keinerlei zusätzliche Informationen („openloop“-Reaktion).

In der vorliegenden Arbeit wird herausgestellt, dass Schützenfische nicht nur die Richtung, in die sie zum späteren Auftreffpunkt schwimmen müssen, anhand der Anfangsvariablen vorhersehen können, sondern auch in der Lage sind, die Entfernung richtig einzuschätzen. Durch die zusätzliche Information über die Entfernung des späteren Auftreffpunktes kann der Fisch seine Geschwindigkeit anpassen, so dass er annähernd zeitgleich mit der abgeschossenen Beute den Auftreffpunkt erreicht. Dies gelingt ihm indem er eine weitgehend konstante, an die Entfernung angepasste Geschwindigkeit wählt. Durch dieses angepasste und meist konstante Geschwindigkeitsprogramm kann der Schützenfisch die Reibungsverluste während seiner Jagd minimieren.

Um beim Fangen der Beute am Auftreffpunkt, trotz der großen Konkurrenz anderer Schwarmmitglieder, erfolgreich zu sein, muss der Schützenfisch sehr schnell und präzise seine Drehung und seine Startgeschwindigkeit an die Anfangsvariablen der abgeschossenen Beute anpassen. Da diese Variablen jedoch über einen großen Bereich streuen, kann der Schützenfisch sich erst nach Abschuss des Insektes auf einen Drehwinkel und eine Startgeschwindigkeit festlegen. Deshalb muss das zuständige neuronale Netzwerk in der Lage sein, höchste Präzision sowie Flexibilität mit hohen Geschwindigkeiten zu kombinieren. Um einen Einblick zu gewinnen, welches neuronale System dem prädiktiven Start der Schützenfische unterliegt, wurde hierzu die Kinematik dieser Starts mit Hochgeschwindig-

keitsaufnahmen untersucht. Hierbei zeichnete sich ab, dass die prädiktiven Starts alle Merkmale der Mauthner-gesteuerten C-Starts aufweisen. Diese kommen typischerweise bei Fluchtreaktionen von Knochenfischen vor, wurden jedoch bisher noch nicht für ihren Nahrungserwerb nachgewiesen. Die hohe Anforderung an Flexibilität und Präzision der prädiktiven Starts steht jedoch nicht im Widerspruch zu dessen Ausführung. Im Gegenteil: die prädiktiven Starts der Schützenfische gehören zu den bisher schnellsten C-Starts innerhalb der Knochenfische. Darüber hinaus sind sie mit Fluchtreaktionen, die bei den gleichen Individuen ausgelöst wurden, in ihren Leistungen vergleichbar und zeigen neben vielen Merkmalen auch das gleiche zeitliche Muster auf. Das deutet darauf hin, dass Schützenfische das neuronale Netzwerk der retikulospinalen Neurone, das den C-Fluchstarts unterliegt, auch für die prädiktiven Starts nutzen.

Ein weiterer Schwerpunkt dieser Arbeit stellt das Ausweichverhalten der Schützenfische in einer hindernisreichen Umgebung dar. Hindernissen auszuweichen ist eine grundlegende Fähigkeit von bewegten, zielgerichteten Systemen, die es ihnen ermöglicht strukturreiche Umgebungen mit einer angemessenen Geschwindigkeit zu begegnen. Normalerweise werden hierbei die so genannten ‚closedloop‘-Reaktionen genutzt, bei der die Information der Umgebung stetig aktualisiert wird. Diese sind jedoch meist sehr rechenintensiv und verringern die Geschwindigkeit. In diesen Versuchen wurde ausgewertet, wie Schützenfische sich an die Anwesenheit von Hindernissen mit ihren schnellen prädiktiven Starts anpassen. Auch in einer hindernisreichen Umgebung nutzen die Fische die extrem schnellen ‚openloop‘-Reaktionen, bei denen sich die Fische in Anwesenheit eines Hindernisses nicht mehr zum berechneten Auftreffpunkt der abgeschossenen Beute drehen, sondern auf die Hinderniskante. Mit einer an die Entfernung zum Auftreffpunkt angepassten Geschwindigkeit schwimmen sie schließlich los. Somit wählen die Fische bei einer Behinderung durch ein Hindernis einen optimalen Kurs um das selbige, minimieren den nötigen Umweg und erreichen den Auftreffpunkt der Beute ohne Zeiteinbußen. Auffallend ist, dass bei den angepassten Routen an die vorhandenen Hindernisse weder die Reaktionszeit noch die Dauer des prädiktiven Starts ansteigt. Dabei greift der Schützenfisch nicht etwa auf eine im Vorfeld angelegte kognitive Karte zurück, sondern scheint die aktuellen Positionen der Hindernisse jeweils in kurzen Zeitabständen zu aktualisieren. Dieses Hindernisausweichverhalten scheint eine gute Anpassung an das natürliche hindernisreiche Mangrovenhabitat der jagenden Schützenfische zu sein.

2. Abstract

Archerfish can shoot down prey with a sharp jet of water. Only about 100 ms after dislodging the aerial insect the shooter and other school members can initiate a rapid turn and then take off straight in the direction of the later point of impact of the falling prey. The quick turn and the subsequent take-off are performed ‘open-loop’, i.e. they are based only on the initial values of the falling insect’s motion.

But archerfish can not only take off in the direction of the later point of prey impact but also predict its distance. Distance information allows the fish to adjust their take-off speed so that they would arrive within a narrow time slot slightly after their prey’s impact, despite large differences in the size of the aligning turn and in the distance to be covered. By this selected constant speed program the archerfish is able to minimize frictional losses on its approach. The initial speed of starting fish is slightly but systematically too slow and is increased later so that the fish arrive 20 ms earlier than expected and often make the catch on a higher than take-off speed. The variability of later speed changes suggests a systematic ‘error’ in the take-off, as if the fish underestimated distance. However, this apparent deficiency seems well adapted: if later the fish had no possibility to correct an initial error then it is better to start slightly too slow in order to minimize the risk of overshooting the point of catch.

To make the catch of a dislodged insect despite severe competition the fish must quickly and yet precisely match their turn and take-off speed to the initial values of prey motion. However, the initial variables vary over broad ranges and can be determined only after prey is dislodged. Therefore, the underlying neuronal circuitry must be able to drive a manoeuvre that combines a high degree of precision and flexibility at top speed. To narrow down which neuronal substrate underlies the performance the kinematics of archerfish predictive starts were characterized. Strikingly, the predictive starts show all hallmarks of Mauthner-driven teleost C-type fast-starts, which have previously not been noted in feeding strikes and were not expected to provide the high angular accuracy required. The high demands on flexibility and precision of the predictive starts do not compromise their performance. In contrast, archerfish predictive starts are among the fastest C-starts known so far among teleost fish. Moreover, they were not slower than archerfish escape C-starts, elicited in the same individuals. Rather, both escapes and predictive starts follow an identi-

cal temporal pattern and all kinematic variables of the two patterns overlap. This kinematic equivalence strongly suggests that archerfish recruit their C-start escape network of identified reticulospinal neurons, or elements of it, to drive their predictive starts.

Another focus in this current work is put on the obstacle avoidance in the archerfish predictive starts. Obstacle avoidance is a key ability of biological and technical systems enabling them to negotiate cluttered environments at decent speed. Usually closed-loop solutions are employed to guide the motion, but these are computationally costly and limit the speed attainable. Here I analyzed how archerfish accommodate the presence of obstacles in their rapid predictive starts. When obstacles block the direct path towards the predicted later point of catch then the fish trigger a course that passes the obstacle with the shortest possible detour and at a speed adjusted to the fish's distance to the actual point of impact. Strikingly, having to adjust routes to the presence of obstacles does neither increase the time for triggering nor for executing the predictive starts. This is not so because the fish rely on a stored map of the whereabouts of obstacles. Rather, information on the distribution of obstacles appears to be regularly updated within short intervals. The performance appears well adapted to the natural obstacle-rich mangrove habitat of hunting.

3. Allgemeine Einleitung

Kognitive Leistungen bei Tieren stehen immer wieder im Rampenlicht der Verhaltensforschung. Hierbei werden die Fähigkeiten der Tiere, Information wahrzunehmen, zu verarbeiten und zu speichern untersucht und häufig miteinander verglichen. Die Komplexität der Information bzw. dessen Verarbeitung spielen dabei eine zentrale Rolle. Im Rahmen dieser Arbeit sollte jedoch nicht nur das Lösen einer komplexen Aufgabenstellung im Vordergrund stehen, sondern vor allem ob und wie Tiere in der Lage sind, diese Aufgabe unter enormen Zeitdruck und bei extrem hoher Geschwindigkeit zu meistern. Hierfür sind besonders Tiere geeignet, die schnell bewegte Beute jagen. Denn diese verfügen meist über eine Vielzahl sensorischer und motorischer Fähigkeiten eine komplexe Umweltkonstellation wahrzunehmen und die wahrgenommene Information schnell und effektiv zu verarbeiten. Zudem geschieht dies bei diesen Tieren in der Regel sehr präzise und unter hohen Geschwindigkeiten. Denn sie sind in der Lage, angepasste motorische Programme festzulegen und diese sehr schnell ausführen. Ein faszinierender Modellorganismus für eine solche komplexe kognitive Leitung unter extrem hohen Geschwindigkeiten stellt der Schützenfisch (*Toxotes jaculatrix*, PALLAS 1767) dar.

Schützenfische sind durch ihre einzigartige Jagdtechnik bekannt, bei der sie fliegende oder ruhende Beuteinsekten mit einem gezielten Wasserstrahl aus der Luft abschießen (z.B. Lüling, 1963; Dill, 1977). Durch eine schnelle Informationsaufnahme und Informationsverarbeitung sind Schützenfische in der Lage, den Auftreffpunkt des getroffenen Objektes anhand von verschiedenen Anfangsvariablen der annähernd ballistischen Flugkurve (Höhe, Richtung, Geschwindigkeit) zu bestimmen (Rossel et al., 2002). Nach einer anfänglichen Orientierungsphase, in der der Fisch die gesamte notwendige Information wahrnimmt, starten Schützenfische schließlich mit einer blitzschnellen Wendung in Richtung des bestimmten Auftreffpunktes. Auf dem Weg dorthin benötigt der Fisch dann keine weiteren Informationen, deren Wahrnehmung und Verarbeitung nur unnötige Zeit in Anspruch nehmen würde. Deshalb spricht man hier von einer so genannten ‚openloop‘-Reaktion.

Außerdem leben Schützenfische unter natürlichen Bedingungen in einem sehr komplexen und strukturreichen Habitat, den Mangroven und küstennahen Brackwassergebieten von Südost-Asien bis nach Nord-Australien (z.B. Allen, 2004; Elshoud & Koomen,

1985). In diesem hindernisreichen Lebensraum jagen Schützenfische ihre Beute nahe der Wasseroberfläche. Neben den Hindernissen, denen es bei der Jagd auszuweichen gilt, sind auch die Lichtverhältnisse oft sehr schlecht. Darüber hinaus gibt es durch Schwarmmitglieder und andere Oberflächenfische große Konkurrenz. So gibt es viele Parameter, an die der Schützenfisch seine Jagd anpassen musste, um diese zu optimieren.

Dieses einzigartige Jagdverhalten des Schützenfisches rekrutiert für dieses Verhalten nicht nur ein sehr schnelles Motorprogramm – wie sich während der Arbeit auch zeigen sollte, ist es verglichen mit anderen Knochenfischen eines der Schnellsten. Zusätzlich ist die Leistung, die der Schützenfisch für eine erfolgreiche Jagd erbringen muss, hoch komplex, da er nicht nur den Auftreffpunkt der Fliege anhand der Anfangsvariablen bestimmt, sondern auch die Lichtbrechung durch die Wasseroberfläche mit einbeziehen muss (Schuster et al., 2004), da seine Augen sowohl beim Abschuss des Wasserstrahls als auch während der Reaktion stets unter Wasser sind. Diese Aufgabenstellung muss innerhalb weniger Millisekunden erfasst, verarbeitet und durchgeführt werden, so dass der Fisch rechtzeitig den Auftreffpunkt erreicht. Verschiedene relativ schnell veränderbare Umweltkonstellationen, wie Hindernisse durch Schwarmmitglieder oder stationären Objekten, etc. müssen wahrgenommen und zusätzlich berücksichtigt werden, um die Reaktion falls nötig daran anzupassen. Dabei dürfen jedoch keine schwerwiegenden Fehler gemacht werden, da sonst der Erfolg drastisch absinkt. Dieses Verhalten erfordert somit eine schnelle neuronale Verarbeitung, die dennoch einerseits sehr präzise arbeiten und sehr fein einstellbar sein muss, andererseits aber sehr flexibel sein sollte, um die verschiedenen Umweltparameter berücksichtigen zu können.

Dieses zielgerichtete, prädiktive und äußerst schnelle Jagdverhalten der Schützenfische birgt somit viele interessante Aspekte, die für eine genauere Untersuchung lohnenswert sind: z.B. inwiefern die Mechanismen miteinander gekoppelt sind und welche neuronalen und motorischen Programme für die präzise und schnelle Steuerung verantwortlich sind. Ziel dieser Arbeit war es also, einerseits die Zusammenhänge der neuronalen Steuerung des Motorprogramms zu analysieren, andererseits die Rolle der verschiedenen Parameter und deren Verknüpfungen zu untersuchen und darzustellen. Um Rückschlüsse auf die Informationsverarbeitung und neuronale Steuerung ziehen zu können, wurde das Jagdverhalten der Schützenfische unter verschiedenen Aspekten betrachtet. Da diese Jagdstrategie durch den schnellen Verlust der Beute einem enormen selektiven Druck ausgesetzt

ist, wurde die Präzision, mit der der Schützenfisch die prädiktiven Starts durchführt, ebenfalls untersucht. Hierfür wurden Versuche an zwei Schützenfischgruppen durchgeführt, bei denen den Fischen Insekten oberhalb der Wasseroberfläche zum Abschuss präsentiert wurden. Durch die Wahl einer geeigneten Oberfläche, auf die ein Insekt angebracht wird, ist der Schützenfisch nicht in der Lage, Informationen z.B. über die Richtung der Flugbewegung etc. im Vorfeld zu sammeln, oder diese Parameter in irgendeiner Weise zu beeinflussen, um die prädiktive Leistung während der Reaktionszeit zu vereinfachen und zu beschleunigen. Dadurch konnten die verschiedenen zu untersuchenden Parameter verändert und anschließend analysiert werden. Durch diese Versuche konnte schließlich gezeigt werden, dass die Jagdstrategie der Schützenfische optimal an die komplexen Bedingungen angepasst ist.

4. Schützenfische passen ihre Startgeschwindigkeit an die Entfernung zum zukünftigen Auftreffpunkt an

4.1 Einleitung

Hat ein Schützenfisch ein Insekt mit einem gezielten Wasserstrahl abgeschossen, schwimmt er zielgerichtet zum Auftreffpunkt. Dies konnten bereits Rossel et al. (2002) an einem Schwarm von Schützenfischen (*Toxotes jaculatrix*) zeigen. Um den richtigen Drehwinkel dafür zu Beginn der Reaktion einstellen zu können, muss der Fisch jedoch ein dreidimensionales Problem lösen, bei dem er drei verschiedene, unabhängig voneinander variierende Variablen richtig einschätzen muss: die Anfangsgeschwindigkeit, die Höhe und die Richtung der fallenden Beute. Anhand dieser Variablen stellt er schließlich seinen Drehwinkel ein und schwimmt auf den späteren Auftreffpunkt zu (Rossel et al., 2002). Auch wenn man an diesem Beispiel sehen kann, dass der Schützenfisch – indem er den richtigen Drehwinkel einstellt – in der Lage ist, dieses Problem richtig zu lösen, heißt das nicht, dass er auch die genaue Position des Auftreffpunktes kennt. Denn um auf den zukünftigen Auftreffpunkt zu peilen, muss der Fisch nicht zwangsläufig die genaue Lage des späteren Auftreffpunktes kennen. Dieses Problem ist auch in Abb. 4.1 A dargestellt. Prinzipiell kann der vom Fisch geschätzte Auftreffpunkt P überall in dem grün unterlegten Bereich liegen (z.B. bei P' oder P''). Bei der gewählten Schwimmrichtung wird der Fisch dann automatisch zum richtigen Auftreffpunkt geleitet, obwohl er möglicherweise keinerlei Information über die zurückzulegende Strecke nutzt bzw. überhaupt kennt.

Dieses Kapitel soll zeigen, dass (i) Schützenfische auch die Entfernung zum späteren Auftreffpunkt kennen und (ii) diese Information nutzen, um ihre Startgeschwindigkeit an diese Entfernung anzupassen. Der Fisch wählt eine Startgeschwindigkeit, die es ihm erlaubt, mit konstanter Geschwindigkeit innerhalb eines kurzen Zeitintervalls nach Auftreffen der Beute auf der Wasseroberfläche den Auftreffpunkt zu erreichen. Während dieser ‚openloop‘-Reaktion startet der Schützenfisch mit einer festgelegten Drehbewegung und einer definierten Startgeschwindigkeit, die jedoch unabhängig voneinander festgesetzt werden können, je nachdem was die komplexe, dreidimensionale, prädiktive Aufgabe fordert.

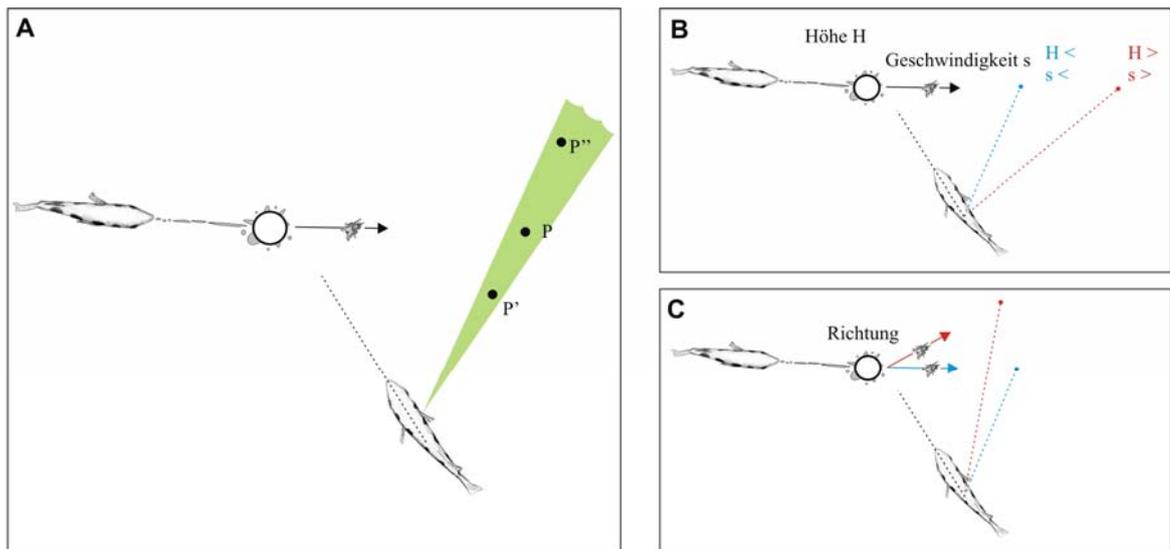


Abb. 4.1 Das Zusammenspiel der verschiedenen Faktoren beim Beuteerwerb der Schützenfische. **(A)** Direkt nachdem die Fliege durch den Wasserstrahl des Schusses getroffen ist und in einer ballistischen Kurve auf die Wasseroberfläche fällt, kann der Fisch die Richtung des späteren Auftreffpunktes P bestimmen und schwimmt geradlinig darauf zu. Jedoch kann man anhand der gewählten Richtung keine Aussage darüber treffen, ob der Schützenfisch auch die genaue Lage des Auftreffpunktes kennt. Prinzipiell kann der vom Fisch intern bestimmte Auftreffpunkt (z.B. P' oder P'') überall innerhalb der grün markierten Fläche liegen. Die vom Fisch falsch eingeschätzten Auftreffpunkte P' und P'' würden immer noch zu einer richtigen Peilung führen. **(B, C)** Um den richtigen Peilwinkel zu wählen, muss der Schützenfisch drei verschiedene, unabhängig voneinander variierende Variablen berücksichtigen. Die abgeschossene Fliege ist hier zu Beginn der ballistischen Flugbahn dargestellt. Ein reagierendes Schwarmmitglied, das hier in der Ausgangsorientierung (schwarze, gestrichelte Linie) dargestellt ist, erfasst die nötigen Variablen anhand der Flugbahn. **(B)** Bei einer bestimmten Position und Orientierung des reagierenden Fisches muss der Drehwinkel an die Ausgangshöhe (H) und an die Geschwindigkeit (s) der fallenden Fliege angepasst werden. Für kleine H - bzw. s -Werte ($H <$, $s <$, späterer Auftreffpunkt in blau) muss sich der Fisch um einen kleineren Winkel drehen als für große Höhen und große Geschwindigkeiten ($H >$, $s >$, rot markierter Auftreffpunkt). **(C)** Bei einer bestimmten Höhe und Geschwindigkeit muss der reagierende Fisch auch die Ausgangsrichtung der Beute für die Peilrichtung berücksichtigen. Diese ist nicht durch die Schussrichtung selbst festgelegt und kann bei gleicher Schussrichtung stark variieren.

4.2 Material und Methoden

Die Versuche wurden mit zwei Gruppen von 6 bzw. 8 juvenilen Schützenfischen (*Toxotes jaculatrix*, PALLAS 1767) durchgeführt. Die Fische hatten eine Länge von 6 - 8 cm und wurden in Brackwasseraquarien gehalten (120 cm x 50 cm x 50 cm, L x B x H; Wasserstand: 25 cm; Leitfähigkeit: 3,5 mS cm⁻¹; Temperatur: 26 °C). Alle Schwarmmitglieder reagierten gut auf die abgeschossene Beute.

Die Versuche wurden, wie bereits bei Rossel et al. (2002) beschrieben, mit stationären Beuteinsekten durchgeführt. Hierzu befand sich eine schwere, weiße Platte (Durchmesser: 20 mm) in einer Höhe von 20 bzw. 40 cm über der Wasseroberfläche in der Mitte des Aquariums. An diese Vorrichtung wurden an die Unterseite befeuchtete, tote Fliegen (*Lucilia spec.*) durch Adhäsion befestigt und den Fischen präsentiert. Eine Videokamera (25 Hz) zeichnete die Reaktionen der Schützenfische in Aufsicht auf. Für die Auswertung wurden die Aufnahmen schließlich in ihre Halbbilder zerlegt. So entstanden Filme mit einem 20 ms-Intervall zwischen den einzelnen Bildern. Für jeden gemessenen Punkt der Flugbahn wurde die Verzerrung durch die Aufnahmetechnik berücksichtigt und korrigiert, so dass man eine Darstellung erhielt, bei der die Ebene der Fische und die der fallenden Beute zueinander angepasst waren. Da die Flugbewegung der Beute einer ballistischen Flugbahn glich, bei der die Luftreibung vernachlässigbar war, konnte die aktuelle Höhe in den einzelnen Bildern über die Flugzeit abgeschätzt werden.

Reaktionen und deren Analyse

Die für diese Experimente ausgewählten Reaktionen mussten folgende Kriterien erfüllen: (1) Der reagierende Fisch musste bereits vor dem Auftreffen der Fliege auf der Wasseroberfläche los geschwommen sein. Dadurch wird gewährleistet, dass der Fisch ausschließlich visuelle Information wahrnehmen konnte, um den späteren Auftreffpunkt zu bestimmen. Mechanosensorische Information durch den Aufprall der Fliege auf die Wasseroberfläche konnte demnach vom Fisch nicht genutzt werden. (2) Der Weg zum späteren Auftreffpunkt musste frei von jeglichen Hindernissen sein, da Hindernisse die Reaktion der Schützenfische stark beeinflussen (siehe Kapitel 6). (3) Die Fälle, bei denen die Schwimmrichtung des Fisches parallel zur Flugbahn der Beute lag, wurden ausgeschlossen, um si-

cherzustellen, dass der reagierende Schützenfisch ein zielgerichtetes Verhalten zeigt. Der Winkel zwischen Schwimmstrecke und Flugrichtung musste deshalb mindestens 10° betragen. (4) Um den Anteil an unmotivierten Fischreaktionen zu minimieren, wurden 5 % aller Reaktionen, die die längsten Ankunftszeiten (gemessen an der Zeit zwischen Auftreffen der Fliege und Erreichen des Auftreffpunktes) aufwiesen, nicht in die weitere Analyse einbezogen.

90 Reaktionen (26 von dem Schwarm mit 8 Individuen, 64 von der Gruppe mit 6 Fischen) erfüllten alle vier Kriterien. Dabei handelt es sich sowohl um Reaktionen von Schützen ($n = 54$) als auch von den übrigen Schwarmmitgliedern ($n = 36$). Die in ihre Halbbilder zerlegten Filme (50 Bilder s^{-1}) konnten mit NIH Image (US National Institute of Health) ausgewertet werden. Anhand der entsprechenden Koordinaten wurden Schwimmbahnen, Winkel und Entfernungen berechnet, wie sie z.B. in Abb. 4.8 – 4.10 dargestellt sind. Die Geschwindigkeit wurde über die Streckenänderung zwischen zwei aufeinander folgenden Bildern berechnet (Bezugspunkt: vorderster Punkt des Fischmauls). Der errechnete Wert wurde schließlich dem Zeitpunkt des jeweils zweiten Bildes zugewiesen. Anhand dieser Methode kann man zwar nicht bei Drehungen die Streckenänderung, die durch lineare Geschwindigkeiten bzw. Winkelgeschwindigkeiten hervorgerufen wurden, unterscheiden, jedoch erfolgt in der Regel nur zu Beginn einer Reaktion eine Durchmischung beider Geschwindigkeiten. Nach der Startphase, in der die Drehung und Beschleunigung erfolgt (siehe Kapitel 5), schwimmt der Fisch geradlinig zum Auftreffpunkt. Deshalb war es für diese Versuche nicht nötig zwischen Linear- und Winkelgeschwindigkeiten zu unterscheiden. Anhand von Mehrfachmessungen wurde der Fehler beim Berechnen der Geschwindigkeit auf $0,05 \text{ m s}^{-1}$ abgeschätzt. Eine vernachlässigbare Fehlerquelle konnte zusätzlich auftreten, wenn der reagierende Fisch nicht ausschließlich in horizontaler Richtung schwimmt. Da die Startgeschwindigkeiten bei den Schützenfischen jedoch sehr hoch waren, haben diese Effekte auf die Ergebnisse keinen Einfluss.

4.3 Ergebnisse

Die einleitende Drehung

Zu Beginn der Reaktion muss der Schützenfisch den Auftreffpunkt anhand der Flugbahn des abgeschossenen Insektes berechnen. Diese dreidimensionale Aufgabe ist in Abb. 4.1 B und C verdeutlicht. Befindet sich der Fisch an einer bestimmten Position im Aquarium in einer bestimmten Orientierung, hängt die Drehung zum Auftreffpunkt von drei Variablen ab: Von der horizontalen Geschwindigkeit der getroffenen Beute, der Anfangshöhe und der horizontalen Richtung der Flugbewegung. Diese drei Variablen variieren stark und unabhängig voneinander. In diesem Versuch streute die Richtung, in die die Beute wegflog, bezüglich der Richtung aus der der Wasserstrahl kam, über einen großen Winkelbereich. Demnach konnten die reagierenden Fische die Information, aus welcher Richtung der Wasserstrahl das abzuschießende Insekt trifft, nicht im Vorfeld nutzen, um die Flugrichtung zu bestimmen. Auch die Höhe, in der die Fliege angebracht wurde, variierte zufällig zwischen 20 bzw. 40 cm. Die horizontale Geschwindigkeit des Ziels streute ebenfalls bei den Versuchen in einem Bereich von 0 bis $1,5 \text{ m s}^{-1}$. Diese Variablen mussten also vom Fisch jeweils neu bestimmt werden. Dies war allerdings erst nach Abschuss der Fliege während der Reaktionszeit möglich. Ob alle reagierenden Schützenfische die Richtung des zukünftigen Auftreffpunktes zu Beginn ihrer Reaktion richtig einschätzen und keinen Annäherungsmechanismus nutzen, soll ein Aspekt des folgenden Abschnittes werden. Ein weiterer Punkt, der für die weitere Auswertung von großer Wichtigkeit ist, stellt die Größe der Variabilität von Entfernung und Drehwinkel bei den Reaktionen der Schützenfische dar.

Um die Genauigkeit der Peilung auf einen Bezugspunkt zu bestimmen, wurde ein Fehlerwinkel eingeführt. Dieser bezieht sich auf den Auftreffpunkt bzw. auf die aktuelle Position der Fliege nach der Drehung und gibt an, wie groß der Winkel zwischen seiner Position und dem Bezugspunkt ist. Dieser Fehlerwinkel ist in Abb. 4.2 A dargestellt. Der Fehler ε streut bei einer Peilung auf den Auftreffpunkt P bei allen ausgewerteten Reaktionen um einen Mittelwert von Null (Abb. 4.2 B). D.h. der Peilfehler ist im Bezug auf den späteren Auftreffpunkt minimiert. Dies allein ist allerdings noch kein eindeutiger Beweis, dass Schützenfische während ihrer Reaktion den Auftreffpunkt der Fliege genau bestimmen können. Eine Annäherungsstrategie, bei der sich der Fisch durch eine Drehung zur

aktuellen Position der Fliege annähert, könnte prinzipiell eine Prädiktion vortäuschen. Dies kann jedoch anhand der erhaltenen Ergebnisse, die in Abb. 4.2 C dargestellt sind, ausgeschlossen werden. Diese Abbildung zeigt den Peilfehler ε' aller ausgewerteten Reaktionen im Bezug auf die Horizontalposition der Fliege am Ende der Fischdrehung. Die Verteilung von ε' unterliegt einer systematischen Verschiebung ins Positive. Demnach waren die hier untersuchten Reaktionen tatsächlich prädiktiv und die Fische waren nach der Drehung auf den späteren Auftreffpunkt ausgerichtet und peilten nicht zu der aktuellen Position der Fliege.

Ein weiterer interessanter Aspekt ist, dass sich Schützen von den übrigen Schwarmmitgliedern in ihrer Peilgenauigkeit nicht unterschieden. Beispielsweise gibt es keinen signifikanten Unterschied im Peilwinkel zwischen Schützen und Nicht-Schützen. Der Mittelwert \pm S.E.M. von ε lag bei den beteiligten Schwarmmitgliedern bei $-0,04 \pm 0,93^\circ$ ($n = 36$) und bei den Schützen bei $-0,78 \pm 0,73^\circ$ ($n = 54$). Auch wenn man den Fehler im Bezug zu der minimalen Strecke, die der Fisch bei der Peilung vom Auftreffpunkt entfernt ist (siehe auch Rossel et al., 2002), betrachtet, gibt es zwischen Schützen und Nicht-Schützen keinen erkennbaren Unterschied.

Die Entfernungen, die reagierende Fische zum Erreichen des Auftreffpunktes zurücklegen müssen, variierten über einen großen Bereich, von 30 mm bis 380 mm (Abb. 4.2 D). Abb. 4.2 E zeigt die Verteilung der Zeit, die dem reagierenden Fisch nach Beenden der Drehung bis zum Auftreffen der Fliege auf die Wasseroberfläche bleibt. In den meisten Fällen war die verbleibende Zeit groß genug, dass der Fisch ein möglichst angepasstes Motorprogramm auswählen konnte. Der Drehwinkel der reagierenden Fische streute ebenfalls über einen großen Bereich (Abb. 4.2 F).

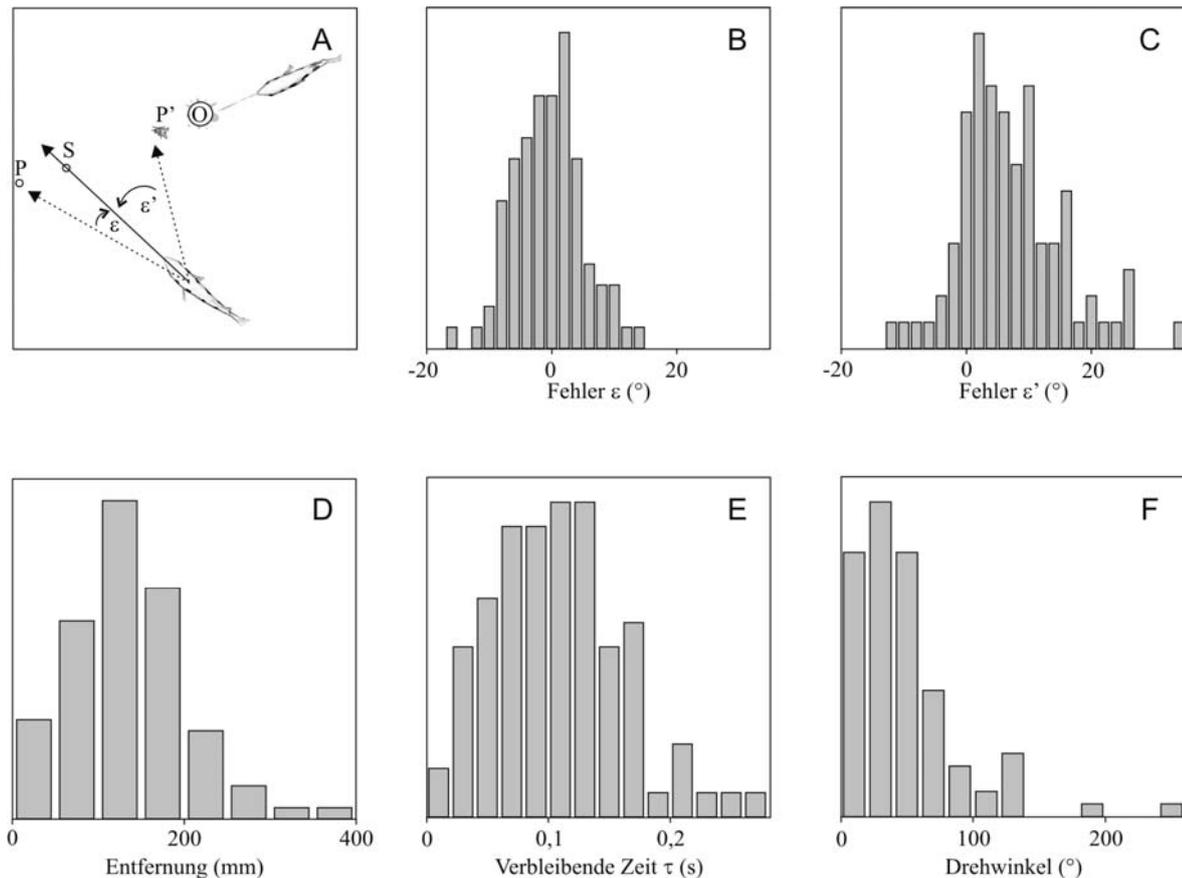


Abb. 4.2 Die untersuchten Reaktionen waren zielgerichtete Reaktionen bezüglich des Auftreffpunktes. (A – C) Der Beweis, dass die Fische nach der anfänglichen Drehung auf den zukünftigen Auftreffpunkt ausgerichtet waren und sich nicht durch einen anderen Mechanismus an diesen angenähert haben, kann durch den Peilfehler des Fisches erbracht werden. (A) Darstellung der Fehlerberechnung: Nachdem der Schütze die Fliege durch den Wasserstrahl abgeschossen hat, fällt diese auf die Wasseroberfläche zum Auftreffpunkt P . Ein weiteres Schwarmmitglied, das gerade seine Drehung beendet hat, startet in diese Richtung (dargestellt durch eine durchgezogene Linie). Die aktuelle Position der Fliege am Ende der Drehung ist mit P' dargestellt. Die Stelle, an der die durchgezogene Linie die Flugbahn (OP bzw. OP') der Fliege kreuzt, wird als Punkt S bezeichnet. Die Peilungsfehler ε und ε' kennzeichnen die Winkelabweichung des reagierenden Fisches bei seiner Peilung im Bezug zum späteren Auftreffpunkt P bzw. der aktuellen Position P' der Fliege (gestrichelte Linien). Der Fehler ε (ε') ist positiv, wenn der Bezugspunkt P (P') vor S liegt, d.h. die Strecke OP (OP') $<$ OS ist, ansonsten negativ. In der dargestellten Situation ist also der Fehler ε' positiv und ε negativ. (B) Der Peilfehler ε , der im Bezug zum späteren Auftreffpunkt gemacht wird, ist symmetrisch um Null verteilt. (C) Im Gegensatz dazu ist der Fehler ε' , bezogen auf die aktuelle Fliegenposition P' , nach der Drehung systematisch zum Positiven verschoben ($p < 0,001$, t -Test). Die Fehler ε und ε' wurden in 2° -Intervalle eingestuft. (D) Die Verteilung der Entfernungen, die die reagierenden Fische von ihrer Ausgangsposition zum späteren Auftreffpunkt zurücklegen müssen. Klassenbreite: 50 mm. (E) Die verbleibende Zeit τ bis zum Auftreffen der Fliege auf die Wasseroberfläche, gemessen ab dem Zeitpunkt bei dem der Fisch seine Drehung vollendet hat und zum Auftreffpunkt los schwimmt. Das Histogramm zeigt die Verteilung der verbleibenden Zeit τ mit einem Klassen-Intervall von 0,02 s. (F) Die Fische reagierten über einen beeindruckend großen Bereich von Flugrichtungen der Fliege bezogen auf ihre eigene Ausgangsorientierung. Das Histogramm zeigt die entsprechend weite Verteilung der Drehwinkel, die die reagierenden Fische ausführten. Das Klassen-Intervall liegt bei 20° . Alle Histogramme stützen sich auf die gleiche Anzahl $n = 90$ und wurden auf eine absolute Häufigkeit von 1 normiert.

Die Startgeschwindigkeit ist von der Entfernung abhängig

Nachdem ein Schützenfisch seine Drehung zu Beginn der Reaktion beendet hat und zum Auftreffpunkt ausgerichtet ist, beschleunigt er sehr stark und erreicht so bereits im ersten Bild nach dem Start eine hohe, nahezu konstante Startgeschwindigkeit. Verglichen mit der Geschwindigkeit direkt im Anschluss an die Drehphase sind die späteren Geschwindigkeitsänderungen innerhalb der ersten 60 ms vernachlässigbar. Dies ist auch in Abb. 4.3 dargestellt, in der die Geschwindigkeitsunterschiede zwischen den einzelnen 20 ms-Zeitintervallen gegeneinander aufgetragen sind. Ein leichter, aber signifikanter Anstieg in der Geschwindigkeit von $0,05 \text{ m s}^{-1}$ (Abb. 4.3 A, 20-40 ms nach dem Start) und $0,07 \text{ m s}^{-1}$ (Abb. 4.3 B, 40-60 ms nach dem Start) ist zu verzeichnen. Obwohl diese Geschwindigkeitsänderungen signifikant sind (in beiden Fällen $p < 0,01$; t -Test), sind diese im Vergleich zu der Gesamtgeschwindigkeit von ungefähr 1 m s^{-1} sehr gering. Deshalb ist es auch legitim, das Starten des Fisches als einen Start mit konstanter Geschwindigkeit zu bezeichnen, bei dem die Geschwindigkeit äußerst schnell am Ende der Drehung eingestellt wird. Diese Annahme hat sich auch bei weiteren Untersuchungen mittels Hochgeschwindigkeitsaufnahmen bestätigt (siehe Kapitel 5). Die maximale Startgeschwindigkeit lag im Bereich von $1,2$ - $1,6 \text{ m s}^{-1}$, was einer relativen Geschwindigkeit von 15-25 Körperlängen entspricht. Diese Werte sind beeindruckend schnell und sind, verglichen mit anderen Knochenfischen (z.B. Gray, 1953; Bainbridge, 1960; Webb, 1973; Wardle, 1975; Nissanov & Eaton, 1989), im oberen Geschwindigkeitsbereich angesiedelt.

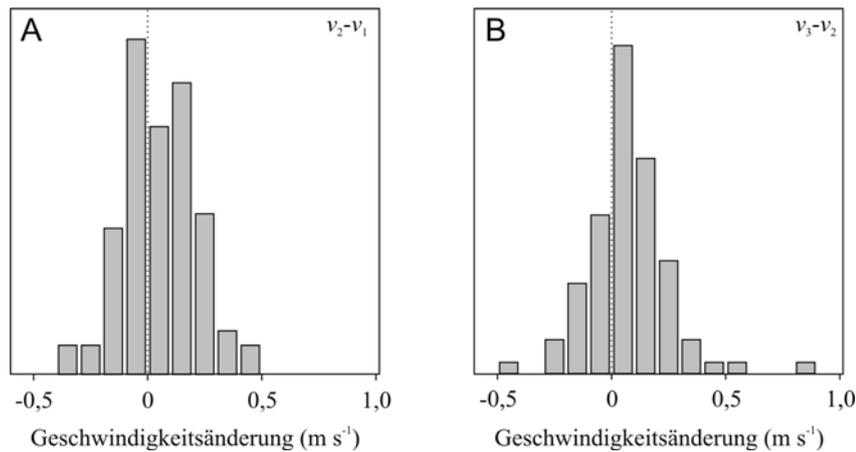


Abb. 4.3 Die Startgeschwindigkeit ist bereits am Ende der kurzen Drehphase eingestellt und unterliegt nur geringen Änderungen in der darauf folgenden Translationsphase. Für alle $n = 90$ Reaktionen wurde die Geschwindigkeit v_1 , v_2 und v_3 gemessen, die aus den Positionsänderungen des Fisches während des ersten, zweiten und dritten 20 ms-Intervalls abgeleitet wurden. Die Histogramme zeigen die Verteilungen der Geschwindigkeitsänderungen zwischen den jeweiligen Intervallen. Die Verteilung von **(A)** Geschwindigkeitsänderungen bei $v_2 - v_1$ und **(B)** $v_3 - v_2$ sind dargestellt. Beide Verteilungen sind signifikant ins Positive verschoben, jedoch sind diese Verschiebungen ($0,05 \text{ m s}^{-1}$ bzw. $0,07 \text{ m s}^{-1}$, $p < 0,01$; t -Test), verglichen mit dem absoluten Geschwindigkeitslevel von ungefähr 1 m s^{-1} , welches am Ende der Drehphase erreicht wird, sehr gering. Die Geschwindigkeitsunterschiede in A und B wurden in Intervallen von $0,1 \text{ m s}^{-1}$ dargestellt und auf eine Gesamthäufigkeit von 1 normiert.

Anhand der Geschwindigkeit lässt sich in einer einfachen Art und Weise darauf schließen, dass Schützenfische bereits am Start die Entfernung zum Auftreffpunkt kennen. Dies wird deutlich, wenn man die Geschwindigkeit gegen die Entfernung zum späteren Auftreffpunkt der Fliege aufträgt. Abb. 4.4 illustriert diesen Zusammenhang für das erste **(A)** und die beiden weiteren **(B, C)** 20 ms-Intervalle nach der Startphase. Die Werte der gemessenen Geschwindigkeit korrelieren in allen drei Intervallen hoch signifikant ($p < 0,0001$) mit der Entfernung zum Auftreffpunkt der Fliege. Hierdurch wird deutlich, dass der Schützenfisch seine Entfernung zum zukünftigen Auftreffpunkt einschätzen kann und diese Kenntnis auch bei der Einstellung der Startgeschwindigkeit einsetzt. Dennoch kann man nicht ausschließen, dass die Einstellung der Startgeschwindigkeit einem weitaus komplexeren Mechanismus unterliegt und weitere Faktoren bei der Wahl der Geschwindigkeit eine große Rolle spielen können. Falls weitere Informationen bei dieser Wahl wichtig sind und diese Faktoren unabhängig von der Entfernung variieren, könnten diese die Streuung im Geschwindigkeits-Entfernungsdiagramm begründen (Abb. 4.4). Diese könnten auch eine einfache Erklärung dafür sein, warum die Regressionsgerade bei einer Distanz von 0 mm nicht bei 0 m s^{-1} schneidet. Bei der Suche nach diesen Faktoren wurden vor allem zwei Parameter näher betrachtet: (1) Die Drehung, die der Fisch zu Beginn seiner Reaktion

durchführen muss, um sich auf den zukünftigen Auftreffpunkt der Fliege auszurichten, könnte prinzipiell das Geschwindigkeitsniveau einschränken. Beispielsweise wäre es möglich, dass der Fisch nach einer starken Drehung nicht in der Lage ist, langsam zu starten, da die starke Krümmung bzw. Entkrümmung auch eine starke Beschleunigung zur Folge hätte. Diese Kopplung zwischen Drehwinkel und Geschwindigkeit könnte den Fisch bei der Wahl der Startgeschwindigkeit beeinträchtigen. Da die Drehwinkel bei den ausgewerteten Reaktionen über große Bereiche streuten (Abb. 4.2 F), war es möglich, diese Hypothese zu testen, indem man bei Reaktionen mit großen Drehwinkeln darauf achtete, ob vor allem hohe Startgeschwindigkeiten auftraten. Allerdings konnte für diesen Zusammenhang kein Beweis erbracht werden (siehe auch Kapitel 5). (2) Eine weitere Möglichkeit wäre, dass Schützenfische bei der Wahl der Startgeschwindigkeit soziale Faktoren berücksichtigen, wie z.B. die relative Position möglicher Konkurrenten zum Auftreffpunkt, und daraufhin eine höhere Geschwindigkeit wählen. Aber auch dieser Effekt konnte nicht durch die Daten belegt werden.

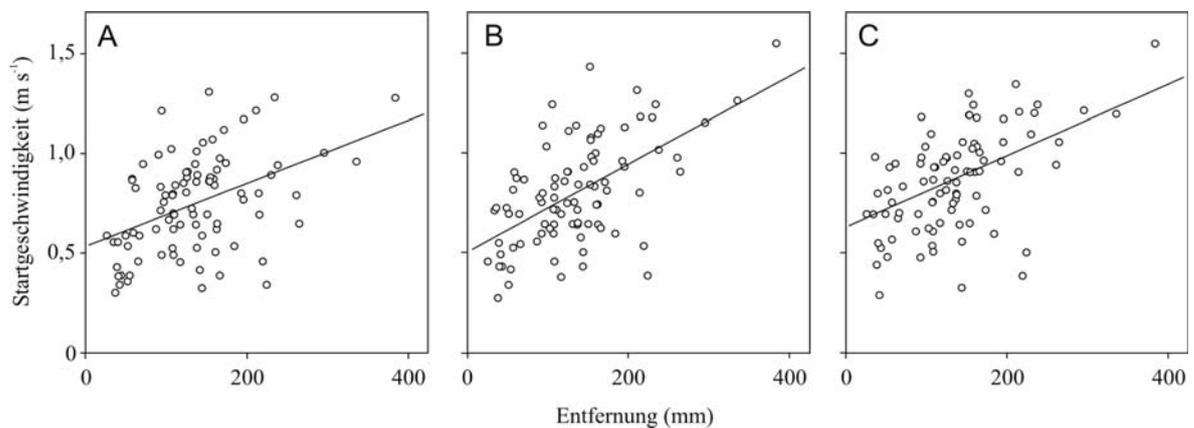


Abb. 4.4 Die Startgeschwindigkeit korreliert mit der Entfernung zum zukünftigen Auftreffpunkt. (A-C) Die Geschwindigkeitswerte wurden für das erste (A), zweite (B) und dritte (C) 20 ms-Intervall berechnet, nachdem der Fisch zu Beginn seiner Reaktion die rasche Drehung ausgeführt hatte und in die Richtung des späteren Auftreffpunktes gestartet ist. In allen drei Fällen ist die Korrelation hoch signifikant ($p < 0,0001$; $R^2 = 0,20$; $0,33$ und $0,21$; $n = 90$ in A-C).

Wie nutzen Schützenfische die Information über die Entfernung?

Dass Schützenfische bei der Wahl der Geschwindigkeit mehrere Faktoren berücksichtigen könnten, führte schließlich die Suche nach geeigneten Informationsquellen zu einer Kombination aus Strecke und Zeit: Die Startgeschwindigkeit des Schützenfisches skaliert mit dem Verhältnis aus ‚Entfernung zum Auftreffpunkt / verbleibende Zeit bis zum Auftreffen der Fliege‘ besser als nur mit der Entfernung. Die Bedeutung dieses Verhältnisses ist intuitiv klar: dieses Verhältnis kann als ‚virtuelle Geschwindigkeit‘ betrachtet werden, die der Fisch bei konstanter Geschwindigkeit wählen muss, um zeitgleich mit der Fliege den Auftreffpunkt zu erreichen. Abb. 4.5 A zeigt diesen Zusammenhang zwischen Startgeschwindigkeit der ausgewerteten Reaktionen und der ‚virtuellen Geschwindigkeit‘. In dieser Abbildung sind alle Reaktionen enthalten, auch solche, deren virtuelle Geschwindigkeiten die Grenze übersteigen, die ein Schützenfisch erreichen kann (Geschwindigkeitslimit durch einen Pfeil gekennzeichnet). In dem Geschwindigkeitsbereich, der für einen Schützenfisch erreichbar ist, ist es jedoch auffällig, dass sich die einzelnen Punkte auf eine Linie konzentrieren. Abb. 4.5 B stellt diesen Ausschnitt vergrößert dar. Hier reichte dem Fisch die verbleibende Fallzeit der abgeschossenen Fliege, um eine angemessene Geschwindigkeit einzustellen. Innerhalb dieser Grenze beschreibt die virtuelle Geschwindigkeit die Startgeschwindigkeit vergleichsweise gut. Diese Geschwindigkeitswerte, die sowohl für das erste als auch für das zweite und das dritte 20 ms-Intervall nach dem Start berechnet wurden (Abb. 4.5 B-D), korrelierten signifikant besser ($p < 0,05$; Fisher z -Transformation) mit der virtuellen Geschwindigkeit als nur mit der Entfernung zum Auftreffpunkt (Abb. 4.4 A-C). Für diesen Test wurden die Geschwindigkeitswerte derselben 60 Reaktionen aus Abb. 4.5 genommen, um sie gegen die Entfernung aufzutragen. Dabei ergaben sich R^2 -Werte von $R^2 = 0,14$ bzw. $0,24$ und $0,22$ für das jeweilige Intervall. Für das zweite Intervall war die scheinbar bessere Korrelation (größerer Korrelationskoeffizient) nicht signifikant. Ein interessanter Nebenaspekt bei diesen Korrelationen ist die niedrigere Geschwindigkeit, die die Regressionsgerade im Bereich von 0 mm Entfernung vorhersagt (vgl. Abb. 4.4 und 4.5). Somit kommt der Zusammenhang von virtueller Geschwindigkeit mit der Startgeschwindigkeit den Erwartungen näher. Für die Regressionsgeraden der Entfernung gegen Geschwindigkeit lagen die ± 5 %-Konfidenzintervalle der y-Achsenabschnitte bei (A) $0,56 \pm 0,12$, (B) $0,50 \pm 0,12$, (C) $0,56 \pm 0,12 \text{ m s}^{-1}$ (für die $n = 60$ Reaktionen aus Abb. 4.5). Diese y-Achsenabschnitte lagen klar und signifikant über Null. Im Gegensatz hierzu lagen die y-Achsenabschnitte der Regressionsgeraden von virtueller

Geschwindigkeit gegen Startgeschwindigkeit (Abb. 4.5) bei $0,17 \pm 0,16 \text{ m s}^{-1}$ (A), $0,20 \pm 0,20 \text{ m s}^{-1}$ (B) und $0,11 \pm 0,18 \text{ m s}^{-1}$ (C) und somit nahe an Null. Zusammengefasst bedeutet dies, dass die virtuelle Geschwindigkeit die Startgeschwindigkeit besser widerspiegelt als die Entfernung zum Auftreffpunkt alleine.

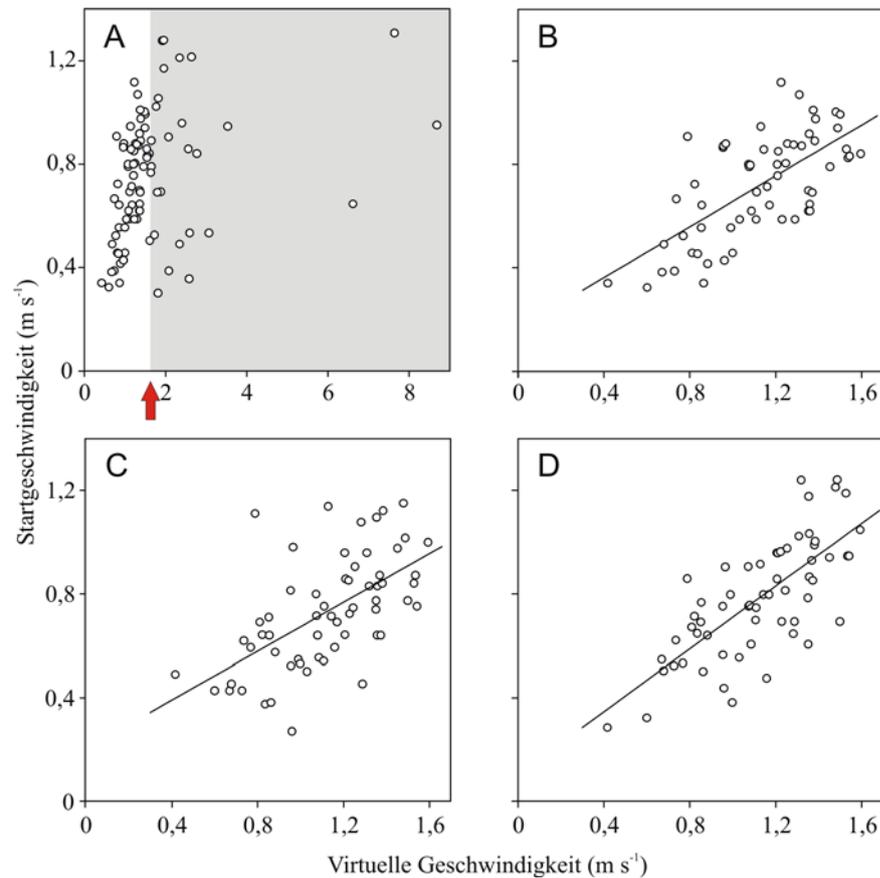


Abb. 4.5 Die Startgeschwindigkeit scheint durch die Entfernung zum Auftreffpunkt und der verbleibenden Zeit, bis die Fliege auf die Wasseroberfläche auftrifft, festgelegt zu sein. (A-D) Die Korrelation der Startgeschwindigkeit vs. der ‚virtuellen Geschwindigkeit‘. Die virtuelle Geschwindigkeit setzt sich aus der Entfernung (d) der reagierenden Fische zum späteren Auftreffpunkt dividiert durch die verbleibende Zeit (τ), gemessen nach Vollendung der Drehung bis zum Auftreffen der Beute auf die Wasseroberfläche, zusammen. Somit ist die virtuelle Geschwindigkeit die Geschwindigkeit, die der Fisch wählen muss, wenn er zeitgleich mit der Beute den Auftreffpunkt erreichen will und dabei einen konstanten Geschwindigkeitsverlauf wählt. (A) Die Darstellung enthält Reaktionen (innerhalb des grauen Bereichs) in dem die virtuelle Geschwindigkeit über dem tatsächlichen Geschwindigkeitslimit des Fisches liegt (Pfeil), was einer Geschwindigkeit von 15-25 Körperlängen s^{-1} des Fisches entspricht. Die Startgeschwindigkeit wurde aus den ersten 20 ms der Translation bestimmt. (B-D) Diagramme der Startgeschwindigkeit gegen die virtuelle Geschwindigkeit innerhalb der erreichbaren Grenzwerte, die ein Fisch erreichen kann ($n = 60$ Reaktionen). (B) Geschwindigkeit in dem ersten 20 ms-Intervall nach dem Start. (C, D) Geschwindigkeit in den beiden darauf folgenden 20 ms-Intervallen. In allen drei Fällen ist der Korrelationskoeffizient hoch signifikant ($p < 0,0001$; $R^2 = 0,45$; $0,35$ bzw. $0,54$ in B-D) und höher als die Korrelationskoeffizienten in den Diagrammen aus Abb. 4.4 A-C.

Die Ankunftszeiten beim Erreichen der Beute: theoretisch und tatsächlich

Wann erreicht der Schützenfisch tatsächlich den Auftreffpunkt? Erreicht er ihn zu früh, zu spät oder tatsächlich in dem Moment, wenn auch die Fliege auf die Wasseroberfläche fällt? Abb. 4.6 A zeigt, wann die Fische den Auftreffpunkt erreichen, bezogen auf den Zeitpunkt, wann die Fliege auf die Wasseroberfläche fällt (das Auftreffen der Fliege auf die Wasseroberfläche wurde als $t = 0$ festgelegt). Es trat kein einziger Fall auf, in dem der Fisch zu früh den Auftreffpunkt erreichte (negative Werte) und somit über das Ziel hinausgeschossen ist. Bei den meisten Reaktionen erreichte der Fisch innerhalb eines kurzen Zeitintervalls von 20-40 ms nach Auftreffen der Fliege den Auftreffpunkt. Dieses Ergebnis ist insofern beeindruckend, da die Fische über einen großen Bereich von Entfernungen, die zwischen 26 und 384 mm lagen (Abb. 4.2 D), starteten und sehr unterschiedliche Drehwinkel benötigten, die ebenfalls stark variierten (Abb. 4.2 F). Auch hierbei verhielten sich Schützen und übrige Schwarmmitglieder gleichermaßen (keine signifikanten Unterschiede in den Ankunftszeiten: $p > 0,2$; *U-Test*)

Auffallend war weiterhin, dass Schützenfische ihre Beute am Auftreffpunkt ungebremst mit hoher Geschwindigkeit fingen. In Abb. 4.7 ist die aktuelle Geschwindigkeit beim Erreichen der Beute (berechnet aus zwei Bildern unmittelbar bevor der Fisch die Beute erreicht) gegen die Startgeschwindigkeit des Fisches aufgetragen. Daraus wird deutlich, dass der Fisch nicht nur mit hoher Geschwindigkeit die Beute fängt, sondern oft sogar noch diese steigert, um die Beute mit höherer Geschwindigkeit als die Startgeschwindigkeit zu fangen. Dies scheint zu den Ergebnissen, dass Schützenfische etwas zu spät den Auftreffpunkt erreichen, gut zu passen: Sogar mit einer kleinen Streuung in der Ankunftszeit wäre es nicht sinnvoll, die mittlere Ankunftszeit auf den Zeitpunkt, wenn die Fliege auf die Wasseroberfläche trifft, zu legen, da damit das Risiko über das Ziel hinauszuschießen, zu hoch wäre. Etwas zu spät am Auftreffpunkt anzukommen verringert dieses Risiko. Darüber hinaus könnten mechanosensorische Informationen der auf die Wasseroberfläche auftreffenden Beute aufgrund ihrer schnelle Zugänglichkeit und Verarbeitbarkeit (z.B. Bleckmann, 1993; Montgomery et al., 2002) für den Fisch von großem Nutzen sein und die Feineinstellung für den Fang der Beute stark beeinflussen.

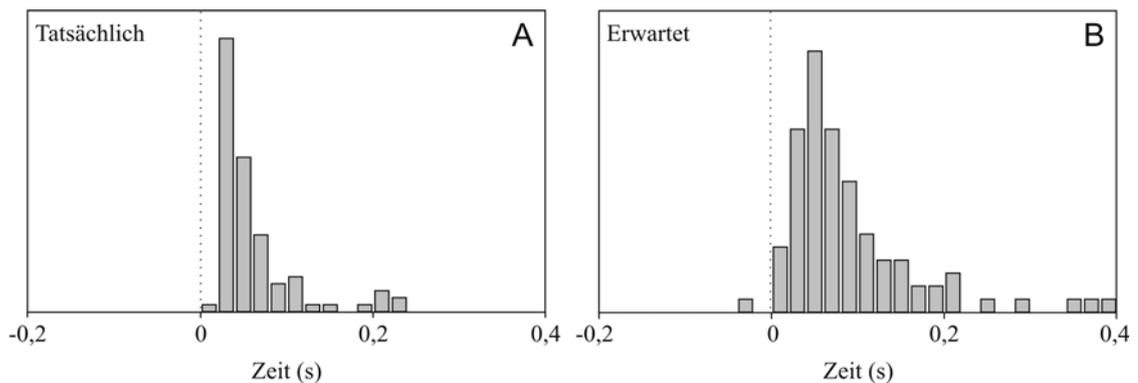


Abb. 4.6 Die erfolgreichen Fische erreichen den Auftreffpunkt der Fliege kurz nachdem die Beute auf der Wasseroberfläche gelandet ist. **(A)** Die tatsächliche Ankunftszeit der reagierenden Fische am Auftreffpunkt. Das Histogramm zeigt die Verteilung der tatsächlichen Ankunftszeiten im Bezug auf das Auftreffen der Beute auf die Wasseroberfläche (als Zeitpunkt $t = 0$ festgelegt). In diesem Diagramm bedeutet $t > 0$, dass der Fisch erst nach dem Auftreffen der Fliege den Auftreffpunkt erreicht, während eine Zeit $t < 0$ das Erreichen des Auftreffpunktes vor der Beute widerspiegelt. **(B)** Das Histogramm der theoretisch erwarteten Ankunftszeit unter der Voraussetzung, dass die Startgeschwindigkeit während der gesamten Schwimmstrecke vom Fisch konstant gehalten wird. Diese Verteilung stimmt mit den tatsächlichen Ankunftszeiten der Fische gut überein. Allerdings ist die theoretisch erwartete Ankunftszeit systematisch länger als die tatsächliche, was daraufhin deutet, dass der Fisch eine etwas zu niedrige Geschwindigkeit wählt, die während des Schwimmverlaufs korrigiert werden muss. Die erwarteten und tatsächlichen Ankunftszeiten wurden in 0,02 s-Intervalle zusammengefasst und auf eine normierte Häufigkeit von 1 gesetzt ($n = 90$).

Wie gut passt die aktuelle Ankunftszeit zu der erwarteten, aus der Startgeschwindigkeit berechneten Ankunftszeit bei der Annahme, dass der Fisch über die gesamte Schwimmstrecke zum Auftreffpunkt seine Anfangsgeschwindigkeit beibehalten will? Sollte der Fisch einem konstanten Geschwindigkeitsprogramm folgen und in der Lage sein, seine Geschwindigkeit perfekt festzulegen und einzustellen, so dass sie an die abgeschätzte Entfernung und die verbleibende Zeit angepasst ist, dann sollten aktuelle und erwartete Ankunftszeiten perfekt zusammenpassen. Diskrepanzen zwischen den beiden Zeiten könnten aus Abweichungen einer der zuvor genannten Faktoren resultieren. Das würde bedeuten, dass Schützenfische die Startgeschwindigkeit nicht genau einstellen könnten oder dass die Einschätzung der Entfernung ungenau wäre. Die Verteilung der erwarteten Ankunftszeit (bei der Annahme einer unbeschleunigten Bewegung mit konstanter Geschwindigkeit) und der tatsächlichen Ankunftszeiten sind in Abb. 4.6 A und B dargestellt. Beide Verteilungen unterscheiden sich kaum voneinander, jedoch ist die Verteilung der erwarteten Ankunftszeiten leicht zu längeren Zeiten verschoben ($p < 0,001$, U -Test). Es ist auffällig, dass die Streuung der erwarteten Ankunftszeiten nicht größer ist als bei den tatsächlichen Ankunftszeiten, so dass die Unschärfe in den Ankunftszeiten sich nicht verstärken würde,

wenn die Fische einfach die Startgeschwindigkeit beibehalten würden. D.h. die Startgeschwindigkeit, die der Fisch zu Beginn seiner Reaktion wählt, ist leicht aber systematisch zu niedrig angesetzt und wird erst später, während des Schwimmverlaufs, korrigiert.

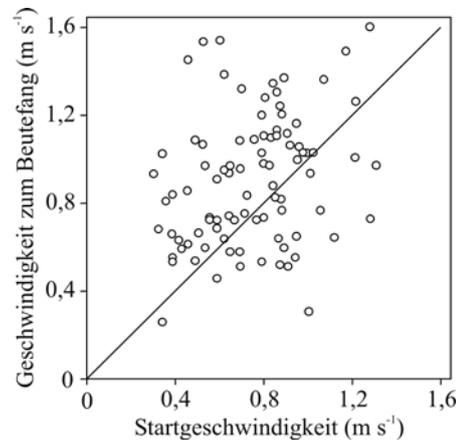


Abb. 4.7 Die Beute wird aus der Schwimmbewegung bei hoher Geschwindigkeit gefangen. Die Geschwindigkeit zum Zeitpunkt des Beutegreifens ist hier gegen die Startgeschwindigkeit aufgetragen. Hieraus wird deutlich, dass der Fisch seine Geschwindigkeit beim Fangen der Beute in der Regel nicht reduziert. Stattdessen liegt sie häufig über der Startgeschwindigkeit, so dass der Fisch die Fliege ungebremst fangen kann. Die Linie verdeutlicht, bei welchen Werten Startgeschwindigkeit und Geschwindigkeit beim Fang der Beute gleich wären. Alle $n = 90$ Reaktionen.

Der Geschwindigkeitsverlauf und die Richtung während der Reaktion

Um zu sehen, wie gut der Fisch die Winkel- und Geschwindigkeitseinstellungen zu Beginn seiner Reaktion beibehält, wurden 40 Reaktionen zufällig ausgewählt, um deren Schwimmbahnen detailliert auszuwerten. In Abb. 4.8 A ist eine Reaktion dargestellt, bei der sich der Fisch zu Beginn der Reaktion um ca. 30° dreht und nach einer Beschleunigung mit einer Geschwindigkeit von ungefähr 0,7 m s⁻¹ startet. Anschließend hält er die Geschwindigkeit nahezu konstant und erreicht die Fliege ungefähr 100 ms nach Auftreffen der Beute bei voller Geschwindigkeit. Der Geschwindigkeitsverlauf, der in Abb. 4.8 B dargestellt ist, steigt leicht an, jedoch findet die Hauptbeschleunigung während der schnellen Startphase statt. Dagegen wird die Richtung, die der Fisch zu Beginn der Reaktion eingestellt hat, über den gesamten Zeitraum bis zum Erreichen des Auftreffpunktes beibehalten.

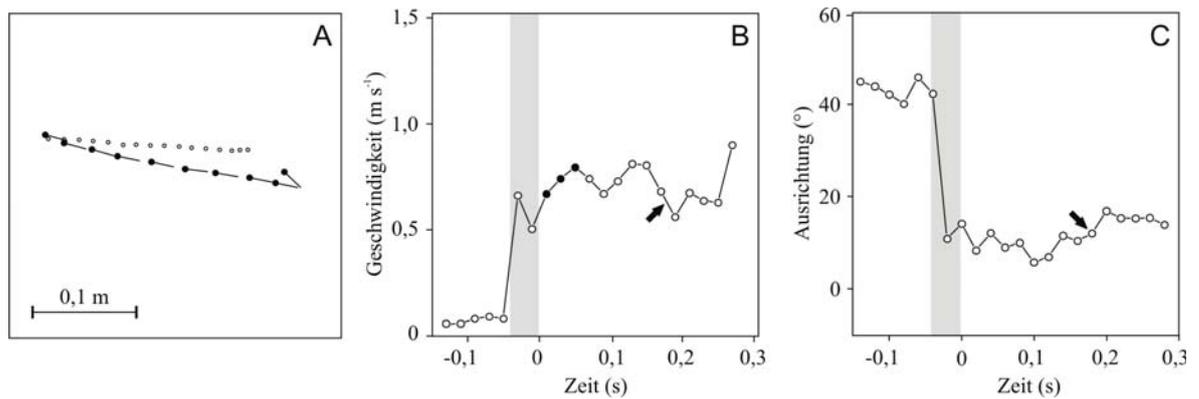


Abb. 4.8 Detaillierte Darstellung eines Schwimmwegs zum Auftreffpunkt mit konstantem Geschwindigkeitsverlauf. **(A)** Die Flugbahn der getroffenen Fliege (ungefüllte Kreise, Positionen auf die Wasseroberfläche bezogen) und der Schwimmweg eines reagierenden Fisches (die Linie stellt die Ausrichtung des Fisches dar, der schwarze Kreis kennzeichnet den Kopf des Fisches) in 20 ms-Intervallen dargestellt. Bei dem Fisch wurde nur jedes zweite Bild dargestellt. **(B, C)** Der dazugehörige Zeitverlauf von **(B)** Geschwindigkeit und **(C)** Drehwinkel. Die Startphase, bei der große Drehwinkel auftreten, ist grau unterlegt. Die drei gefüllten Kreise signalisieren die Geschwindigkeitswerte, die für das erste, das zweite und das dritte 20 ms-Intervall nach dem Start berechnet wurden. Das Auftreffen der Fliege wird durch den Pfeil angezeigt. Das Ende der Sequenz ist gleichzeitig auch der Zeitpunkt, bei dem der Fisch die Fliege fängt. Die in **B** verzeichneten Geschwindigkeitswerte basieren auf der Translation, außer im grau unterlegten Bereich, in dem große Drehungen stattfinden. Während der Translation ist die Geschwindigkeit nahezu konstant, wobei die Abschätzung der Geschwindigkeitswerte mit einer Genauigkeit von $0,05 \text{ m s}^{-1}$ gemacht werden konnten. **(C)** Nach einer Drehung zu Beginn der Reaktion um ungefähr 30° wird die eingestellte Richtung beibehalten. Eine Peilung von 0° bedeutet, dass der Fisch einen Kurs wählt, der der Richtung der Maßstabsanzeige in **A** ($0,1 \text{ m}$) entspricht.

Die hohe Präzision, die der Fisch bei der Wahl des Winkels zu Beginn seiner Reaktion zeigte, war für alle Beispiele typisch: Der Fisch hielt die gewählte Richtung mit einer Abweichung von weniger als ungefähr $5 - 10^\circ$ bei. Nur in 3 der 40 Reaktionen wurde die Richtung leicht korrigiert, wobei bei diesen Reaktionen ein anderer reagierender Fisch den Weg kreuzte oder sich annäherte. Im Gegensatz zur Richtung war die Geschwindigkeit nicht immer konstant. Soweit man es aus den Ergebnissen der Geschwindigkeitsuntersuchung sagen kann, folgten die Änderungen während der Schwimmstrecke keinem festen Muster. Bei 25 der 40 Fälle konnte man einen Schwimmverlauf mit konstanter Geschwindigkeit beobachten. In einigen Fällen (7 von 40) schwamm der Fisch mit konstanter Beschleunigung zum Auftreffpunkt. Eines dieser Beispiele ist in Abb. 4.9 dargestellt. In anderen Fällen beschleunigte der Fisch und erreichte hohe Geschwindigkeiten, um anschließend wieder abzubremesen oder er reduzierte erst seine Geschwindigkeit und beschleunigte erneut in der Endphase, die das Fangen der Beute einleitet. Diese zweite Situation ist in Abb. 4.10 gezeigt.

4. Schützenfische nutzen die Entfernung zum Auftreffpunkt

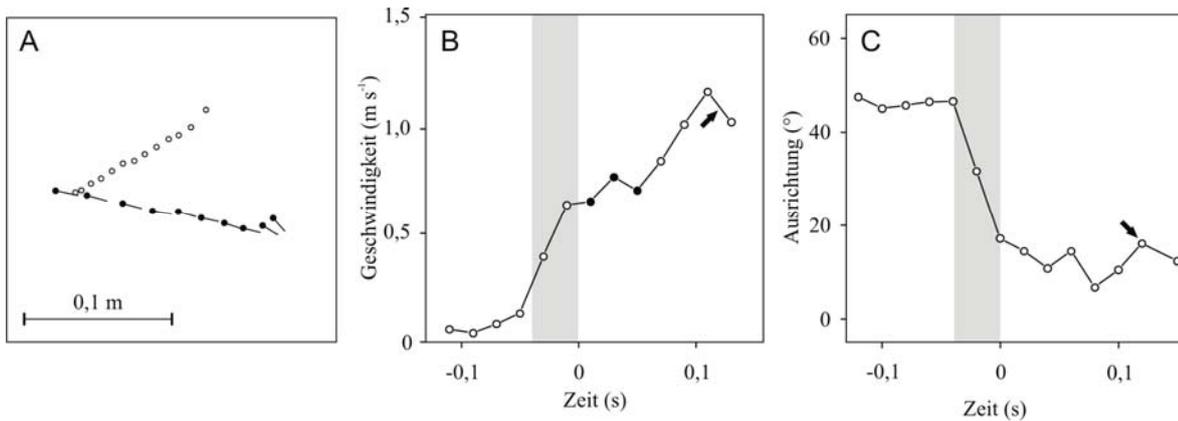


Abb. 4.9 Ein Beispiel für einen Schwimmweg bei dem der Fisch seine Geschwindigkeit nicht konstant hielt, sondern bis zum Erreichen des Auftreffpunktes beschleunigte. **(A)** Die Flugbahn der getroffenen Fliege (offene Kreise, Positionen auf die Wasseroberfläche projiziert) und der Schwimmweg des reagierenden Fisches (Linie zeigt die Ausrichtung des Fisches mit dem gefüllten Kreis als Kopf) alle 20 ms aufgenommen. Es sind alle aufgenommenen Positionen dargestellt. Die Anordnung der Abbildungen A–C und die Ordinate in B und C entsprechen denen aus Abb. 4.8. Im Gegensatz zur Geschwindigkeit **(B)**, hielt der Fisch die Schwimmrichtung während der Schwimmbewegung **(C)** nahezu konstant.

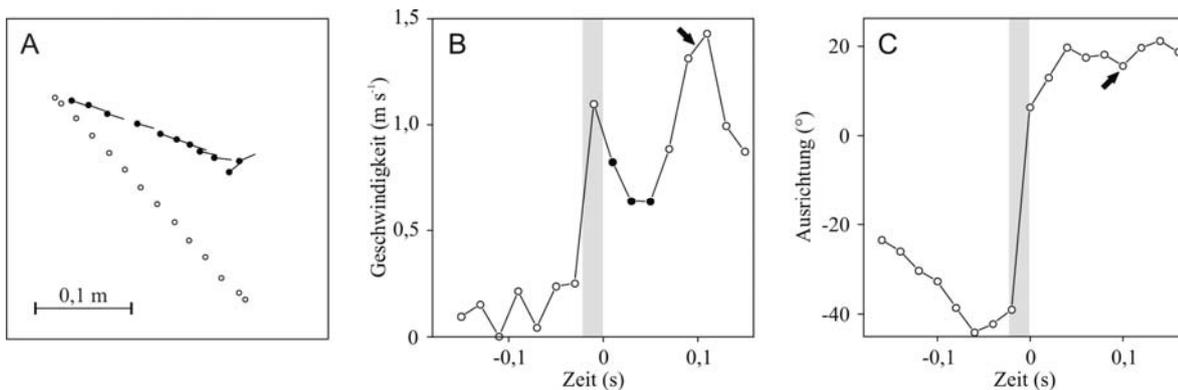


Abb. 4.10 Ein Schwimmweg mit unregelmäßigen Geschwindigkeitsänderungen bevor die Fliege auf der Wasseroberfläche auftrifft. **(A)** Die Flugbahn der getroffenen Fliege (ungefüllte Kreise, Positionen auf die Wasseroberfläche projiziert) und der Schwimmweg des reagierenden Fisches (Linie zeigt die Ausrichtung des Fisches mit gefülltem Kreis als Kopf) alle 20 ms aufgenommen. Es sind alle aufgenommenen Bilder dargestellt. Die Anordnung der Abbildungen A - C und die Ordinate von B und C sind mit Abb. 4.8 identisch. Trotz der Geschwindigkeitsänderungen **(B)** hält der Fisch die Schwimmrichtung **(C)** während seiner Schwimmbahn bei.

4.4 Diskussion

Schützenfische kennen nicht nur die Zielrichtung zum späteren Auftreffpunkt der abgeschossenen Beute, sondern auch die Entfernung zu diesem Punkt. Das ergaben Versuche, bei denen Schützenfische nach Abschuss einer Fliege zu dessen Auftreffpunkt schwammen. Die Information über die Entfernung zum späteren Auftreffpunkt nutzen sie, um ihre Startgeschwindigkeit zu wählen. Während der ‚openloop‘-Starts stellen sie ihr Motorsystem auf einen vorher festgelegten Drehwinkel und eine definierte Startgeschwindigkeit ein. Sowohl Startgeschwindigkeit als auch Drehwinkel werden dabei an einen Punkt angepasst, der anhand von verschiedenen Parametern berechnet wurde und von dem deshalb keinerlei eigene Information ausgehen konnte. In diesem Zusammenhang unterscheidet sich der jagende Schützenfisch deutlich in den ‚openloop‘-Reaktionen von vielen anderen Beispielen mit ballistischen ‚openloop‘-Starts, wie z.B. springende Insekten, die bei einem ballistischen Start mit einer geeigneten Geschwindigkeit den gewünschten Landeplatz in einer bestimmten Entfernung erreichen können (z.B. Wallace, 1953; Heitler & Burrows, 1977; Sobel, 1990). Die Fähigkeit der Schützenfische einen ‚openloop‘-Start auf der Basis einer berechneten dreidimensionalen Flugbewegung so präzise einzustellen, ist bisher einzigartig. Der Schützenfisch unterscheidet sich hierbei stark von dem, was Sportler, wie z.B. Baseballoutfielder, machen. Diese Baseballspieler sollen, wenn möglich, jeden Ball, der ins Outfield fliegt, fangen. Somit ist diese Fangtätigkeit ein vergleichbares dreidimensionales Problem wie das der Schützenfische, bei dem die Richtung der Ballbewegung nicht durch einen eingeschränkten Bereich begrenzt ist (z.B. Chapman, 1968; McBeath et al., 1995; Regan, 1997; van der Camp et al., 1997; Shaffer & McBeath, 2002). Outfielder zeigen auf beeindruckende Weise, dass sie ‚closedloop‘-Strategien anwenden können, in denen ihre Bewegung unter ständiger sensorischer Kontrolle ist, so dass keine präzise Anpassung zwischen Startrichtung und der Geschwindigkeit zum späteren Fangpunkt nötig ist.

Wie wird die Startgeschwindigkeit eingestellt?

Was könnte ein Vorteil für den Fisch sein, seine Startgeschwindigkeit an die Entfernung anzupassen, statt einfach mit Höchstgeschwindigkeit los zu schwimmen? Dieser Punkt wird vielleicht am ehesten deutlich, wenn man zwei hypothetische Strategien betrachtet, wie man den späteren Auftreffpunkt erreichen kann. Die erste Möglichkeit wäre,

wenn der Fisch sehr schnell auf eine Geschwindigkeit beschleunigen würde, die nach dieser Beschleunigungsphase bis zum Erreichen des Auftreffpunktes konstant gehalten wird und so gewählt ist, dass der Fisch gleichzeitig mit der Fliege den Auftreffpunkt erreicht. Ein Fisch, der diese Strategie wählt, würde eine konstante Geschwindigkeit $v_0 = d/\tau$ wählen, bei der d die Entfernung zum späteren Auftreffpunkt und τ die verbleibende Zeit bis zum Auftreffen der Beute auf die Wasseroberfläche ist. Eine zweite Möglichkeit wäre, mit Höchstgeschwindigkeit los zu schwimmen, am Auftreffpunkt abzubremesen und dort auf das Auftreffen der Fliege zu warten. Wenn der Anteil an der Fallzeit des Insekts, den der Fisch für das Erreichen des Auftreffpunktes benötigt, als ‚Anteil‘ δ (von 0-1) bezeichnet wird, dann würde ein Fisch, der diese Strategie wählt, folgende Geschwindigkeit einstellen: $v = v_0/\delta$. Diese zweite Strategie würde jedoch höhere energetische Kosten voraussetzen. Die Leistung, die ein Fisch investieren muss, um seine Geschwindigkeit v aufrecht zu erhalten, müsste ungefähr proportional zu v^3 sein. In seinem Versuchsaufbau konnte Webb (1971) experimentell bei frei beweglichen Forellen diese Proportionalität von $v^{2,8}$ zeigen. Die fast kubische Beziehung der Leistung zur Geschwindigkeit erklärt, warum die zweite Strategie nicht so sinnvoll ist: Die Einsparung, die der Fisch während der Wartezeit am Auftreffpunkt macht, ist weit geringer durch die zusätzliche Bewegungsenergie, die der Fisch durch die schnellere Geschwindigkeit während der vorherigen Schwimmphase macht. Generell nimmt die Leistung P , die für den Weg mit einem Anteil $\delta < 1$ benötigt wird, entsprechend dem Verhältnis $P(\delta) / P(\delta = 1) = 1 / \delta^2$ sehr schnell zu, wie δ unterhalb von $\delta = 1$ abnimmt (d.h. die erste Strategie mit konstanter Geschwindigkeit). Beispielsweise würde der Schützenfisch die vierfachen energetischen Kosten benötigen, wenn er, statt dem Motorprogramm mit konstanter Geschwindigkeit zu folgen ($\delta = 1$), die erste Hälfte der Strecke schneller schwimmt und die restliche Zeit am Auftreffpunkt wartet (d.h. $\delta = 0,5$).

Dieses Argument erklärt allerdings nicht, ob es vielleicht sinnvoller ist, sich mit konstanter Beschleunigung a zu bewegen als mit konstanter Geschwindigkeit. Man kann leicht sehen, dass eine Bewegung mit konstanter Geschwindigkeit einen geringeren Energieverlust durch hydrodynamische Reibung hat. Die Argumentation kann folgendermaßen geführt werden: Statt die Entfernung d in der verbleibenden Zeit τ mit Hilfe eines konstant beschleunigten Motorprogramm zurückzulegen, müsste der Fisch seine Beschleunigung auf $a = 2 d / \tau^2$ festlegen. Der Leistungsverlust der Reibungskraft P_a wäre dann:

$$P_a = \eta \int_0^{\tau} a^3 t^3 dt = 2\eta \frac{d^3}{\tau^2} \quad (1)$$

wobei η konstant ist. Würde der Fisch stattdessen die Strecke d in der verbleibenden Zeit τ mit konstanter Geschwindigkeit zurücklegen, wäre nur eine Geschwindigkeit $v = d / \tau$ nötig und der Leistungsverlust wäre nur:

$$P_v = \eta \int_0^{\tau} v^3 dt = \eta \frac{d^3}{\tau^2} \quad (2)$$

der nur halb so groß wäre wie P_a . Demzufolge würde sich der Reibungsverlust verdoppeln, wenn man eine konstant beschleunigte Strategie statt einer Strategie mit konstanter Geschwindigkeit nutzen würde.

Sensorische und motorische Voraussetzungen

Damit der Schützenfisch von einer optimal angepassten Strategie profitieren kann, muss er in der Lage sein, einerseits die Entfernung d zum späteren Auftreffpunkt mit großer Genauigkeit zu berechnen und andererseits die verbleibende Zeit bis zum Auftreffen der Fliege einzuschätzen. Diese Prädiktion ist nicht gerade einfach, wie man in Abb. 4.1 sehen kann. Der Algorithmus, den der Fisch hierfür nutzt, ist bisher noch unbekannt. Um z.B. eine optimale Geschwindigkeit zu wählen, wird eine ziemlich genaue Kenntnis über die räumlichen Verhältnisse zwischen Auge und Zielobjekt benötigt, um den stark positionsabhängigen Brechungsfehler an der Wasseroberfläche zu korrigieren (Schuster et al., 2004). Darüber hinaus ist das Zeitintervall, das dem Fisch für die Wahrnehmung der wichtigen visuellen Information bleibt und für deren Auswertung zur Verfügung steht, sehr kurz (< 100 ms). Man geht davon aus, dass dieses Zeitintervall die Präzision, die der Fisch erzielen kann, drastisch einschränkt (z.B. Bialek, 1990). Daher ist es wahrscheinlich, dass der Fisch nur grobe Einschätzungen von d und τ machen kann, die möglicherweise systematische Fehler beinhalten können. Diese Fehler können schließlich Abweichungen im konstanten Geschwindigkeitsprogramm verursachen. Unterschätzt beispielsweise der Fisch die Entfernung d zum späteren Auftreffpunkt, startet er zu langsam und muss seine Geschwindigkeit später, während des Schwimmverlaufes korrigieren, um nicht zu spät am Auftreffpunkt anzukommen.

Allerdings muss der Schützenfisch trotz dieser Schwierigkeiten in der Lage sein, wenigstens einige dieser Variablen sehr genau zu bestimmen. Anderenfalls könnte er seine Peilung nicht so genau einstellen (siehe z.B. Abb. 4.8 – 4.10). Es ist offensichtlich, dass der Druck auf diesen bisher unbekanntem Algorithmus, der den Peilwinkel einstellt, hoch ist, da sogar geringe Peilfehler beim Starten große Fehlerstrecken in der Zielregion bedeuten können. Um innerhalb eines Bezirkes beispielsweise anzukommen, der nicht mehr als 10 % der wahren Entfernung vom späteren Auftreffpunkt entfernt ist, benötigt der Fisch bereits eine Peilgenauigkeit von mindestens $5,7^\circ$.

Auf der anderen Seite muss das Motorsystem des Fisches auch in der Lage sein, die Abschätzungen der Entfernung, Richtung und verbleibender Zeit in extrem schnelle und präzise eingestellte Winkel- und Linearbeschleunigungen umzusetzen. Dadurch dreht sich der Fisch genau um den benötigten Winkel und er startet mit einer angemessenen Startgeschwindigkeit. Werden Fehleinschätzungen auf dem Weg zum Auftreffpunkt erkannt, müssen sie natürlich dann vom Fisch während des Schwimmverlaufes korrigiert werden. Es ist beeindruckend, wie gut der Fisch seinen Winkel und die Geschwindigkeit unabhängig von einander innerhalb eines extrem kurzen Zeitintervalls von ungefähr 60 ms einstellen kann. Auch die beteiligte Linear- sowie die Winkelbeschleunigung sind beachtenswert. Diese außergewöhnliche Leistung des Motorsystems beim prädiktiven Start der Schützenfische wurde, wie in Kapitel 5 beschrieben, mit Hochgeschwindigkeitsaufnahmen untersucht. Alles deutet daraufhin, dass der Schützenfisch für die Feineinstellung und die extrem schnellen ‚openloop‘-Starts das C-Startnetzwerk der Retikulospinalneurone, das bei Knochenfischen weit verbreitet ist (z.B. Nissanov & Eaton, 1989), nutzt (Wöhl & Schuster, 2007).

Die Abweichung zwischen tatsächlicher und erwarteter Ankunftszeit

Wenn eine Strategie mit konstanter Geschwindigkeit den Reibungsverlust minimiert, warum hält der Fisch dann seine Startgeschwindigkeit nicht während des Schwimmverlaufes konstant und erreicht den Auftreffpunkt genau zu dem Zeitpunkt den man erwarten würde? Spielen für Schützenfische andere Faktoren eine wichtigere Rolle als die Reibungsverluste zu minimieren und wählen sie deshalb keine konstante Geschwindigkeit während des Schwimmverlaufes? Oder liegt es an den bereits angesprochenen sensorischen

oder motorischen Grenzen, die die Wahl der Fische möglicherweise einschränken? Wie bereits in Abb. 4.6 gezeigt wurde, startet der Fisch etwas zu langsam, so dass die meisten Starts dazu führen würden, dass der Fisch 20 ms später am Auftreffpunkt ankommen würde, als sie es tatsächlich tun. Allerdings ist die Zeit zwischen erwarteter und tatsächlicher Ankunftszeit trotzdem sehr gering. Die Streuung in der erwarteten Ankunftszeit (unter der Voraussetzung, dass der Fisch eine konstante Geschwindigkeit wählt) ist nicht größer als die der tatsächlich beobachteten Ankunftszeit und ermöglicht dem Fisch dennoch innerhalb einer kurzen Zeitspanne den Auftreffpunkt zu erreichen, trotz der großen Bandbreite der Drehungen und Entfernungen während der Startphase (siehe Abb. 4.2 D-F). Das weist darauf hin, dass die Geschwindigkeitskorrekturen nicht unbedingt für die Kompensation der anfänglichen Fehleinschätzungen nötig sind, sondern eher einen ‚systematischen‘ Fehler korrigieren. Eine weitere Interpretation wäre, dass der Fisch nicht plant, mit konstanter Geschwindigkeit zu schwimmen, sondern ein anderes z.B. leicht beschleunigtes Geschwindigkeitsprofil wählt. Jedoch scheint diese These nicht zu zwei Ergebnissen zu passen: (i) die sehr ähnliche Verteilung von tatsächlicher und erwarteter Ankunftszeit und (ii) das Fehlen von einem offensichtlichen Muster bei Geschwindigkeitsänderungen nach dem Start, die auf eine andere Strategie deuten würde. Deshalb scheint der Fisch eine leicht fehlerhafte Startgeschwindigkeit zu wählen, die er später korrigiert. Dieser kleine ‚Fehler‘ muss jedoch nicht als Defizit betrachtet werden, sondern ist sehr gut angepasst für einen ‚openloop‘-Start, der es dem Fisch ermöglicht, die Beute bei voller Geschwindigkeit zu fangen. Denn wenn sich eine Gelegenheit bietet, das fallende Target während des Schwimmverlaufes zu sehen, dann kann der Fisch die zu langsame Startgeschwindigkeit leicht korrigieren. Im anderen Falle, wenn keine weiteren nützliche Informationen nach dem Start wahrgenommen werden können, ist es sicherer, mit der etwas zu niedrigen Geschwindigkeit zu schwimmen, so dass kein Risiko besteht über das Ziel hinauszuschießen.

5. Der prädiktive Start der Schützenfische: ein flexibles und präzises Motorprogramm durchgeführt mit der Kinematik des Flucht-C-Starts

5.1 Einleitung

Wenn ein Bruchteil einer Sekunde über Leben und Tod entscheidet, führen sowohl Jäger als auch Beute Bewegungsprogramme mit extrem hohen Geschwindigkeiten aus, so dass sie die Grenzen ihrer Leistungsfähigkeit erreichen. Eines der bestuntersuchten schnellen Motorprogramme ist der so genannte C-Start bei Fluchtreaktionen der Knochenfische. In diesem zweiphasigen Motorprogramm dreht sich der Fisch in eine entsprechende Richtung und erreicht hohe Beschleunigungen, indem er seinen Körper erst C-förmig krümmt und sich dann wieder blitzschnell streckt, so dass er das Wasser mit der gesamten Breitseite des Körpers weg drücken kann (Weihs, 1973; Webb, 1975). Zahlreiche neurophysiologische und neuroethologische Versuche (siehe z.B. Faber et al., 1989; Nissanov & Eaton, 1989; Domenici & Blake, 1997; Zottoli & Faber, 2000; Eaton et al., 2001; Hale et al., 2002; Fetcho & Bhatt, 2004) haben dazu beigetragen, dass das zugrunde liegende Netzwerk der Retikulospinalneurone identifiziert werden konnte und es gehört damit zu den am besten zugänglichen Wirbeltier-Modellsystemen für Fragen der sensomotorischen Integration. Das Netzwerk der Fluchtreaktionen wurde bei Fischen mit einer Bandbreite verschiedenster Techniken untersucht: von Messungen der Nervenaktivität am intakten Tier (z.B. Zottoli, 1977; Deliagina et al., 2000) bis hin zu diversen neuartigen optischen und genetischen Methoden (Fetcho & O'Malley, 1997; O'Malley et al., 1996; Fetcho & Bhatt, 2004; Fetcho & Higashijima, 2004; Hale et al., 2004; Miesenböck, 2004). Dieses Netzwerk scheint auch keineswegs konservativ zu sein, sondern eignet sich anscheinend für schnelle evolutionäre Änderungen (Westneat et al., 1998; Hale et al., 2002; O'Steen et al., 2002; Tytell & Lauder, 2002), auch wenn einige der zellulären Komponenten des Fluchtstartnetzwerkes bereits bei stammesgeschichtlich sehr primitiven Neunaugen (*Petromyzontidae*) gefunden wurden (z.B. McClellan & Grillner, 1983; Buchanan, 1993).

Bisher konnte man noch keine C-Starts bei präzise auf die Beute ausgerichteten Jagdstrategien nachweisen (Abb. 5.1). Hierfür stellt möglicherweise die gute Anpassung an die schnelle Beschleunigungsfähigkeit einen Grund dar, wo die Präzision der Reaktionen eine eher untergeordnete Rolle spielt: Denn die Fluchtreaktion hat vorrangig das Ziel, sich

von der Gefahrenquelle zu entfernen, was ein Bewegungsmuster mit optimierter Beschleunigung fordert, bei dem jedoch die Präzision eher zweitrangig ist (z.B. Bennett, 1984). Während verschiedene Untersuchungen gezeigt haben, dass die mittlere Fluchtrichtung sehr genau zur Richtung des Stimulus eingestellt werden kann, ist die Streuung um diese mittlere Richtung jedoch sehr groß (Eaton & Emberley, 1991; Domenici & Blake, 1993; Foreman & Eaton, 1993; Domenici & Blake, 1997; Domenici & Batty, 1997; Tytell & Lauder, 2002). Außerdem ist bisher noch unbekannt, ob die Startgeschwindigkeit vom Fisch veränderbar ist. Auffallend ist jedoch, dass die Streuung in der Wahl des gewählten Winkels zu groß ist, als dass sie tatsächlich auf ein Ziel in großer Entfernung eingestellt sein könnte. Offensichtlich eignet sich für eine Flucht eine größere Streuung um die mittlere Fluchtrichtung besser und bietet höhere Überlebenschancen, da es den Jäger daran hindert, sich an diese Gesetzmäßigkeit der Fluchtreaktionen anzupassen. Für Fluchtreaktionen, die eine höhere Präzision benötigen – z.B. wenn Kollisionen mit Schwarmmitgliedern verhindert werden müssen – wird ein weitaus langsamerer C-Start verwendet (Domenici & Batty, 1997; Domenici & Blake, 1997). Das wiederum unterstützt die These, dass die Evolution den C-Start zu einem schnellen, aber nicht sehr präzisen Start geformt hat. Wenn beides, Spitzengeschwindigkeiten und hohe Präzision benötigt werden, wie z.B. bei der Jagd von Beute, nutzen Fische ein kinematisch (Webb, 1976; Harper & Blake, 1990; Spierts & van Leeuwen, 1999; Hale, 2002; Schriefer & Hale, 2004) und wahrscheinlich auch neuronal (Hale, 2002) unterschiedliches Schnellstart-Programm, den so genannten S-Start. In diesem krümmt sich der Fisch nicht in eine C-Form sondern S-förmig. Dieser Starttypus weist in der Regel keine großen Drehungen auf (Domenici & Blake, 1997; Hale, 2002), sondern die Fische starten in eine ähnliche Richtung, wie sie vor dem Start orientiert waren. Ein detaillierter Vergleich von S-förmigen Fluchtreaktionen mit dem Beuteerwerb bei Hechten deutet darauf hin, dass eine komplexere neuronale Steuerung notwendig ist, um die präzise gezielten Jagdattacken auszuführen (Schriefer & Hale, 2004). Zudem benötigt dieser Start eine längere Krümmungsphase als die Fluchtreaktionen.

Zusammengefasst kann man festhalten, dass alle bisherigen Befunde darauf hindeuten, dass Fische unterschiedliche Hochgeschwindigkeitsschaltungen nutzen, die jeweils für eine ganz bestimmte Anforderung optimiert sind: (1) schnelle Drehungen durchzuführen, dafür auf Präzision zu verzichten (C-Start), oder (2) präzise gezielte Starts mit einem eingeschränkten Drehbereich und geringerer Leistung durchzuführen (S-Start). In diesem Ka-

pitel soll nun ein Beispiel gezeigt werden, das diese Sicht problematisch macht: Der prädiktive Start des Schützenfisches.

Bei den prädiktiven Starts der Schützenfische (Abb. 5.2) muss das zugrunde liegende Motorprogramm in der Lage sein, extrem hohe Geschwindigkeiten sowohl mit hoher Präzision als auch mit großer Flexibilität zu kombinieren. Um die Suche nach der zugrunde liegenden neuronalen Steuerung einzuengen, wurde die Kinematik der prädiktiven Starts untersucht und sowohl mit der Fülle von Schnellstartmustern, die bei anderen Knochenfischen bekannt sind, als auch direkt mit Fluchtreaktionen der Schützenfische, die dem C-Typ angehören, verglichen. Hierbei war auffällig, dass die prädiktiven Starts der Schützenfische alle Merkmale eines schnellen C-Starts zeigten und die Kinematik ebenbürtig zu den Fluchtreaktionen der Schützenfische war. Deshalb deuten die Ergebnisse darauf hin, dass die Elemente der retikulospinalen Steuerung für die Ausführung beider Motorprogramme verwendet werden.

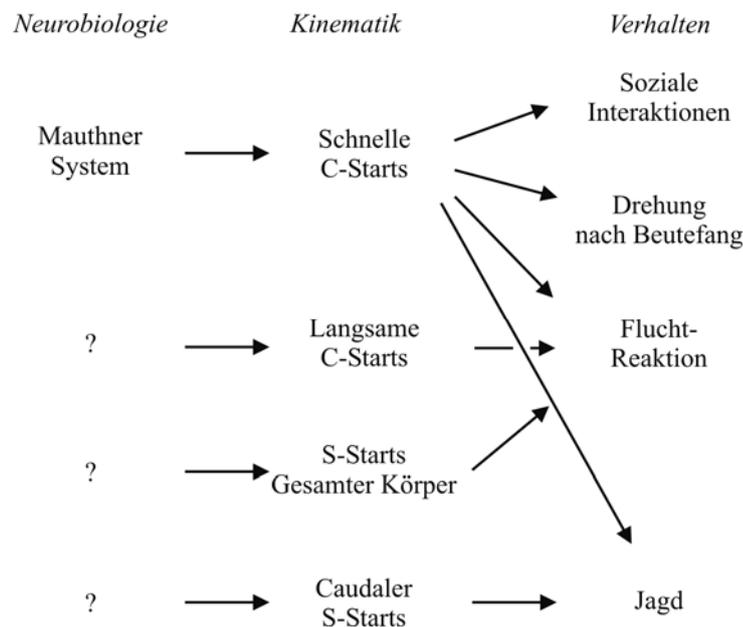


Abb. 5.1 Die bisherigen Kenntnisse über Motorprogramme der Schnellstarts bei Fischen. Das Diagramm stützt sich auf Domenici und Blake (1997) sowie auf Schriefer und Hale (2004). Die in diesem Kapitel gezeigten Versuche stellen die ersten Hinweise dar, dass schnelle C-Starts, auf die sich viele neurobiologische Arbeiten fokussiert haben, in einer präzise gezielten Jagdstrategie eingesetzt werden können (roter Pfeil). Die im Folgenden dargestellten Ergebnisse zeigen, dass die Steuerung des C-Starts auch für die Durchführung von komplexen Verhaltensmustern mit hoher Präzision und Spitzengeschwindigkeiten verwendet werden kann.

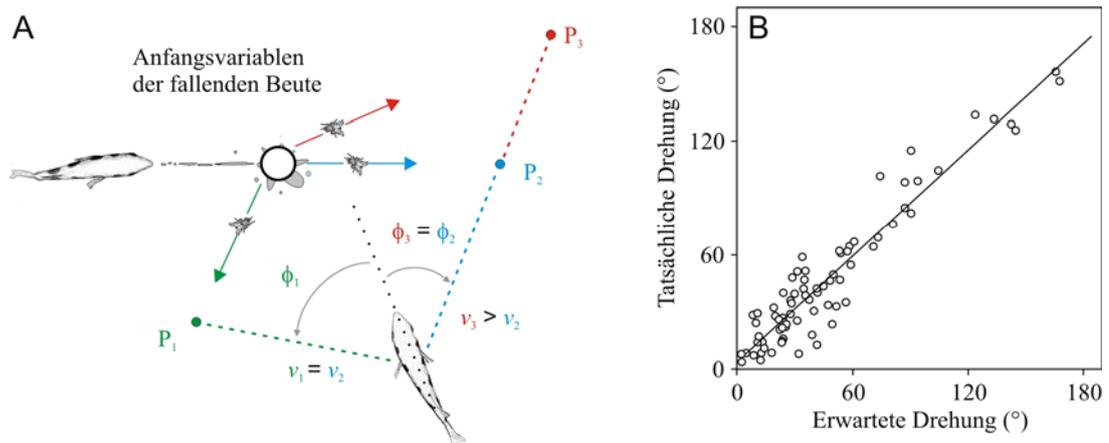


Abb. 5.2 Der prädiktive Start der Schützenfische. **(A)** Nachdem ein Schwarmmitglied die Fliege mit einem gezielten Wasserstrahl abgeschossen hat, dreht sich ein reagierender Fisch (rechts unten) aus seiner Anfangsorientierung (schwarze gestrichelte Linie) und startet in Richtung des späteren Auftreffpunktes mit einer an die Entfernung angepassten Geschwindigkeit. Weil die Anfangswerte der Beutebewegung (Ausgangshöhe, Geschwindigkeit und Richtung) unabhängig über einen großen Bereich streuen, kann der berechnete Auftreffpunkt P irgendwo innerhalb eines großen Bereiches liegen. Diesen Auftreffpunkt bestimmt der Fisch durch eine schnelle Abschätzung der Anfangsbewegung der fallenden Beute. Daraufhin werden die Drehung (Winkel Φ) und die Startgeschwindigkeit (v) festgelegt. Diese Anpassung der Geschwindigkeit und des Drehwinkels an die variierenden Variablen der Flugbahn sind hier in verschiedenen Farben dargestellt. Die resultierenden Unterschiede zwischen den Punkten P_1 - P_3 (dargestellt in den entsprechenden Farben) ergeben sich durch Unterschiede in den Geschwindigkeiten ($v_1 - v_3$) oder den unterschiedlichen Richtungen ($\Phi_1 - \Phi_3$) (siehe auch Abb. 4.1). **(B)** Die Genauigkeit, mit der die Fische den prädiktiven Start an den Auftreffpunkt anpassen. Die Drehungen wurden bei den kinematisch untersuchten Reaktion ($n = 76$) sehr präzise auf den späteren Auftreffpunkt ausgerichtet, wie man an diesem Vergleich des vom Fisch eingestellten Drehwinkels mit dem tatsächlichen Winkel zum späteren Auftreffpunkt sehen kann. Auch bei größeren Drehwinkeln bleibt die Präzision, mit der die Fische den Auftreffpunkt anpeilen, verblüffend hoch. Die Regressionsgerade ($R^2 = 0,9016$; $p < 0,0001$) unterscheidet sich nicht signifikant von der Erwartung: der tatsächliche Drehwinkel des Fisches stimmt mit dem Winkel zum Auftreffpunkt überein.

5.2 Material und Methoden

Fische

Ein Schwarm von sechs Schützenfischen (*Toxotes jaculatrix*) wurde für diese Versuche in einem großen Aquarium (160 cm x 60 cm x 60 cm, Länge x Tiefe x Höhe) gehalten, das bis zu einer Höhe von 30 cm mit Brackwasser gefüllt war (Temperatur: $28 \pm 1^\circ \text{C}$, Mittelwert \pm SD; Leitfähigkeit: 3,8 - 4,0 mS cm^{-1}). Die Gruppe wurde bereits 2 Jahre vor den Versuchen zusammengestellt und alle Fische waren in der Lage, Beute in großen Höhen abzuschießen und konkurrierten um diese. Die Körperlänge der Fische (*BL*), gemessen von der Schnauzenspitze bis zur Schwanzgabel, betrug 8 bis 9 cm ($8,6 \pm 0,4$ cm, Mittelwert \pm SD), die Körpermasse lag bei 28 - 39 g. Der Massenschwerpunkt des Fisches (*CM*), gemessen bei geradem, ausgestrecktem Körper, wurde bei drei der Versuchsfische bestimmt. Dieser Schwerpunkt wird häufig in der Literatur zur Charakterisierung von Schnellstarts bei Fischen verwendet. Dieser Punkt kann jedoch bei stark gekrümmten Fischen vom tatsächlichen Schwerpunkt erheblich abweichen. Für die Messung des *CM* wurden drei der Versuchsfische am Ende des experimentellen Teils dieser Arbeit ungekrümmt eingefroren. Mit Hilfe einer Lotschnur konnte der Schwerpunkt ermittelt werden. Der *CM* befand sich bei den Schützenfischen, bezogen auf die Längsachse (*BL*), fast in der Mitte des Fischkörpers bei einer relativen Entfernung von $47 \pm 1 \%$ (Mittelwert \pm SD, $n = 3$), ausgehend von der Schnauze des Fisches.

Die kinematische Analyse

Die Reaktionen der Schützenfische wurden in Aufsicht bei einer Frequenz von 500 Bildern s^{-1} mit einem digitalen Hochgeschwindigkeitsvideosystem aufgenommen (NAC Hotshot 1280, NAC Europe, Stuttgart, Germany; Auflösungsvermögen: 1280 x 1024 Pixel, Verschlusszeit: 1 / 500 s, Objektiv: Nikkor 35 mm 1:1.4). Damit konnte eine ausreichend große Fläche von ungefähr 40 cm x 50 cm erfasst werden, in der die Fische auf die abgeschossene Fliege reagieren konnten. Mit diesem System war eine Aufnahme unter normaler Raumbeleuchtung zwar möglich, allerdings wurde der Boden des Aquariums zusätzlich für eine Kontrastverstärkung diffus beleuchtet (100 W Lampe mit Diffuser). Für die Auswertung wurden die Koordinaten der Schnauzenspitze, der Schwanzgabel

und ein dritter Punkt auf der Mittelachse des Fisches, der direkt hinter dem vorderen, steifen Körperabschnitt lag, manuell gemessen (Abb. 5.3). Hierfür wurde Object Image 2.12 (entwickelt durch Norbert Vischer, Universität Amsterdam, basierend auf NIH Image 1.63) verwendet. Der dritte Punkt wurde so weit wie möglich von der Schnauzenspitze entfernt gesetzt, so dass jedoch die Verbindung der beiden Punkte noch mit der Körperachse des vorderen Körperabschnitts übereinstimmte. Zwei zusätzliche Punkte wurden auf der Mittellinie des hinteren Körperbereichs gesetzt, wenn der Fisch stark gekrümmt war. Diese wurden jedoch für die vorliegende Auswertung nicht verwendet.

Die Fische befanden sich unmittelbar vor der Reaktion direkt unterhalb der Wasseroberfläche in einer unbewegten Position. Zu Beginn der Reaktion waren besonders die Schützen unter den Schwarmmitgliedern häufig im Bezug zur Wasseroberfläche geneigt. Um durch diese Neigung potentiell bedingte Fehler in der Auswertung zu vermeiden, wurden diejenigen Reaktionen aus der Analyse ausgeschlossen, bei denen der anfängliche Neigungswinkel größer als 45° war. Dazu wurde der Neigungswinkel zu Beginn jeder Reaktion bestimmt, indem die scheinbare Körperlänge mit der tatsächlichen Körperlänge (gemessen wenn der Fisch horizontal ausgerichtet war) verglichen und die Abweichung bestimmt wurde. Der mittlere Winkelfehler, bei dem Reaktionen mit einem Neigungswinkel von bis zu 45° erlaubt waren, lag bei $< 2,8^\circ$ in Phase 1. In Phase 2 war der Fisch bereits horizontal ausgerichtet. Dieser Fehler ist vergleichbar mit dem Fehler, den man beim Messen der Winkel durch das Setzen der Punkte bei zwei aufeinander folgenden Bildern macht (Standardabweichung: $2,3^\circ$). Folglich ist die Neigungsgrenze von 45° offenbar vernünftig gewählt.

Der Beginn einer prädiktiven Reaktion war in allen Aufnahmen einfach zu erkennen und als erstes Bild, bei dem eine Bewegung auftrat, definiert. Das Ende der kinematischen Phase 1 wurde auf den Zeitpunkt festgelegt, bei dem sich der Fisch maximal krümmte (Abb. 5.3). Das Ende der kinematischen Phase 2 und der Start der darauf folgenden Schwimmphase (Phase 3) (Wöhl & Schuster 2006, siehe auch Kapitel 4) entsprach dem Zeitpunkt der maximalen Krümmung in die Gegenrichtung zur kinematischen Phase 1 (Abb. 5.3). Diese Definition schien für das Ende von Phase 2 gut geeignet zu sein und stellte in keiner der Reaktionen ein Problem dar.

In der Auswertung stellte sich ein Parameter als besonders geeignet heraus: Der Krümmungsverlauf (Phase 1) und die darauf folgende Entkrümmung (Phase 2), bestimmt

durch die scheinbare „Längenänderung der Wirbelsäule“, der kürzesten Entfernung zwischen Schnauzenspitze und Schwanzgabel bezogen auf die Körperlänge des Fisches im gestreckten Zustand (Abb. 5.4 A). Diese Längenänderung wird im Folgenden als Krümmungsindex bezeichnet. Zusätzlich wurde der Verlauf der Winkeländerung im vorderen Körperabschnitt, was einer Winkeländerung der Strecke von Schnauzenspitze bis zum Körperschwerpunkt (*CM*) entspricht, gemessen. Dies darf unter den beim Schützenfisch herrschenden Verhältnissen (siehe auch Abb. 5.4 B) gemacht werden, da der vordere Körperabschnitt des Schützenfisches relativ steif ist und sich der Körperschwerpunkt direkt hinter diesem Bereich befindet. Die Bestimmung der Winkel war ausreichend genau (ungefähr 2°), um die Winkelgeschwindigkeit und die Winkelbeschleunigung mit einer 5-Punkt-Linear-Regressionsanalyse (Origin 7.5) zu bestimmen (Abb. 5.5). Der vollständige Zeitverlauf der Winkelgeschwindigkeit und Winkelbeschleunigung konnte mit dieser Methode bei den meisten der 110 Reaktionen zuverlässig abgeleitet werden. Diese gaben Aufschluss über den detaillierten zeitlichen Verlauf. Das jeweilige Maximum der Winkelgeschwindigkeit und der Winkelbeschleunigung während der Reaktionen konnte eindeutig festgelegt werden. War die Kurve zweigipflig mit zwei deutlichen Maxima wurde das mit dem größeren Zahlenwert gewählt. Da der Drehwinkel des Kopfes und des Körperschwerpunkts (*CM*) erwartungsgemäß zusammenhängen (Domenici, 2001; Domenici et al., 2004), zumal der vordere Körperabschnitt des Schützenfisches relativ unbeweglich ist, ist die *CM*-Kopfrichtung demnach vergleichbar mit dem vorderen Körperabschnitt, sowohl vor dem Start als auch während der Bewegungsphase. Dies wird am besten deutlich, wenn man sich die Silhouetten des Fisches, die in Abb. 5.3 dargestellt sind, betrachtet.

Die Bestimmung der linearen Geschwindigkeit und Beschleunigung mit einer angemessenen Genauigkeit war aufwendiger zu berechnen. Dies kommt vorwiegend durch das relativ große Areal, das aufgenommen wurde. Die lineare Geschwindigkeit und Beschleunigung wurden aus den jeweiligen Positionen des vorderen Körperabschnitts, wie es in Abb. 5.4 C dargestellt ist, abgeleitet. Da der vordere Bereich des Fisches, wie schon erwähnt, ziemlich unbeweglich ist und der Körperschwerpunkt (*CM*) sich direkt daran anschließt, ist die hier gewählte Methode zur Berechnung vergleichbar mit der Verschiebung vom *CM*. Allerdings ist diese Gleichwertigkeit nicht generell gültig und hält nur dann an, wenn (1) der *CM* wirklich als Angriffspunkt der vorwärts treibenden Kraft dient (z.B. Webb, 1978a; Domenici & Blake, 1997) und (2) wenn die Bildrate groß genug ist, dass die *CM*-Verschiebung zwischen den einzelnen Bildern verglichen zur Körperlänge sehr klein

ist. Beides traf bei dieser Auswertung zu. Allerdings war der Fehler, der durch die Digitalisierungsprozedur gemacht wurde, für eine präzise Festlegung der Geschwindigkeit und Beschleunigung relativ hoch. Dieser Fehler wurde durch eine einfache, aber arbeitsintensive Methode deutlich reduziert: Indem jedes Bild der Reaktionen dreimal unabhängig voneinander digitalisiert wurde, konnten die jeweiligen Koordinaten gemittelt werden. Diese Methode erbrachte, wie man in den Beschleunigungsdiagrammen in Abb. 5.6 und dem Verlauf der Streckenzunahme in Abb. 5.7 C sehen kann, gute Ergebnisse. Nur wenige Fälle mussten aus der Auswertung ausgeschlossen werden, z.B. wenn Wassertropfen des Schusses Oberflächenwellen verursachten und daraufhin große Schwankungen beim Messen der Punkte auftraten. Die dennoch große Anzahl an Geschwindigkeits- und Beschleunigungsprofilen, die für eine detaillierte Auswertung geeignet waren, sind in Tabelle 5.1 und im Text wiedergegeben.

Für alle Reaktionen wurden der Gesamtdrehwinkel und die Startgeschwindigkeit ausgewertet. Der Gesamtdrehwinkel definiert sich aus der Winkeländerung zwischen dem letzten Bild vor dem Beginn der Phase 1 und dem letzten Bild in Phase 2. Die Startgeschwindigkeit berechnete sich aus der Distanz, die der Fisch innerhalb der ersten 20 ms unmittelbar nach dem letzten Bild von Phase 2 zurücklegte.

Die prädiktiven Starts

Die prädiktiven Starts, die auf das Abschießen von Beuteinsekten folgen, wurden wie bereits zuvor beschrieben (siehe Kapitel 4 oder Rossel et al., 2002; Wöhl & Schuster, 2006) ausgelöst. Eine tote Fliege (*Lucilia spec.*) oder in einigen Fällen ein Futterpellet (Sera Cichlids Sticks, Sera, Heinsberg, Deutschland) wurden befeuchtet und auf der Unterseite einer transparenten, zylindrischen Platte (Plexiglas) festgesaugt. Diese Platte war in einer Höhe von 30 cm oberhalb der Wasseroberfläche starr befestigt. Die gesamte Zeit während der Flugbewegung der abgeschossenen Beute sowie das Auftreffen wurden in allen Reaktionen aufgenommen. Neben den Anforderungen der Neigung des reagierenden Fisches zu Beginn der Reaktion (Neigungswinkel $< 45^\circ$), mussten noch folgende Kriterien erfüllt sein, um die aussagekräftigsten Reaktionen für die weitere Auswertung herauszuselektieren: (1) Um sicherzustellen, dass nur prädiktive Starts ausgewertet wurden, mussten reagierende Fische ihre Drehung bereits abgeschlossen haben und los geschwommen sein,

bevor die Fliege auf der Wasseroberfläche aufprallte. (2) Der Bereich um den reagierenden Fisch musste während der Startphase und den ersten 20 ms nach dem Start frei von Hindernissen sein, da diese das Verhalten verändern könnten (siehe Kapitel 6). (3) Um die Möglichkeit auszuschließen, dass ein Fisch einfach der Flugbewegung der Beute folgen kann, wurde ein Mindestwinkel von 10° zwischen Flugbahn und Anfangsorientierung des Fisches gefordert.

Dadurch ergab sich ein Datensatz von $n = 76$ Reaktionen. Diese zeigten alle Merkmale eines prädiktiven Starts der Schützenfische (Rossel et al., 2002; Wöhl & Schuster, 2006; Kapitel 4): Die reagierenden Fische führten Drehungen mit unterschiedlich großen Winkeln aus, so dass sie zum späteren Auftreffpunkt der Beute präzise ausgerichtet waren. Diese Ausrichtung war bereits direkt am Beginn der Beutefallbewegung bzw. 109 ± 62 ms (Mittelwert \pm SD; $n = 76$) vor dem Auftreffen erreicht. 17 Reaktionen kamen vom jeweiligen Schützen, der kurz zuvor die Beute abgeschossen hatte, 59 Reaktionen kamen von den übrigen Schwarmmitgliedern. Der mittlere Peilfehler, der bei den Reaktionen gemacht wurde (Vorzeichendefinition wie bereits in Kapitel 4 und Wöhl & Schuster (2006) beschrieben) unterschied sich nicht signifikant von Null (Mittelwert = $-0,5^\circ$; SD = $11,9^\circ$; $n = 76$). Darüber hinaus passte der Fisch, der erfolgreich die Beute fing, seine Startgeschwindigkeit an die Entfernung und die Zeit bis zum Auftreffen der Beute an, wie es bereits in Kapitel 4 beschrieben wurde [Korrelation zwischen Startgeschwindigkeit und virtueller Geschwindigkeit: $R^2 = 0,31$; $p < 0,002$ (siehe Wöhl & Schuster, 2006 und Kapitel 4)]. Die Drehwinkel der reagierenden Fische lagen in einem Bereich von 4° bis 156° und die Startgeschwindigkeit in einem Bereich von $0,4$ bis $2,1 \text{ m s}^{-1}$ (siehe Tabelle 5.1). Weil es die Schlussfolgerungen nicht beeinflusste, wurde kein Versuch unternommen, die schwache Korrelation ($R^2 = 0,104$; $p < 0,005$; $n = 76$), die zwischen Entfernung zum Auftreffpunkt und dem Drehwinkel des Fisches zu Beginn der Reaktion bestand, zu verhindern.

Die Fluchtreaktionen

Fluchtreaktionen waren bei den Fischen schwer auszulösen und sie gewöhnten sich rasch an den gegebenen Reiz. Deshalb wurden maximal 10 Fluchtreize pro Tag mit einer Erholungsphase von mindestens 30 min zwischen den einzelnen Reizen ausgelöst. Durch

zwei verschiedene Methoden konnten 34 Flucht-C-Starts für den direkten Vergleich mit den prädiktiven Starts ausgelöst und ausgewertet werden. Fluchtreaktionen wurden entweder durch plötzlich auftretende Luftblasen aus einem Schlauch (15 Reaktionen), der am Boden des Aquariums befestigt war, oder durch das Fallenlassen einer weißen Styroporkugel (Durchmesser 10 cm) aus einer Höhe von 30 cm auf die Wasseroberfläche (19 Reaktionen) ausgelöst. In allen Aufnahmen befanden sich die reagierenden Fische direkt unterhalb der Wasseroberfläche, auf der Suche nach abzuschießender Beute. Somit waren diese Reaktionen mit den prädiktiven Starts vergleichbar. Die ausgewerteten Reaktionen wurden anhand von folgenden Kriterien ausgewählt: (1) Der Neigungswinkel des Fisches bezogen auf die Wasseroberfläche musste kleiner als 45° sein. (2) Nur Sequenzen die vollständig (d.h. die ersten 20 ms nach dem Start einbezogen) innerhalb des Aufnahmebereichs lagen wurden ausgewählt. (3) Genauso wie bei den prädiktiven Starts waren keinerlei Hindernisse um den reagierenden Fisch von Beginn der Reaktion bis mindesten 20 ms nach dem Start erlaubt. (4) Reagierende Fische mussten sich vor dem Fluchtstart unbewegt unmittelbar unterhalb der Wasseroberfläche befinden.

In dem Datensatz der aufgenommenen Fluchtreaktionen war die Bandbreite der Drehwinkel und der Startgeschwindigkeiten ungefähr mit dem Datensatz der prädiktiven Starts vergleichbar. Der Drehwinkel der reagierenden Fische erstreckte sich von $1,4^\circ$ bis 128° und die Startgeschwindigkeit von $0,3$ bis $2,2 \text{ m s}^{-1}$ (Tabelle 5.1). Der Drehwinkel und die jeweilige Startgeschwindigkeit korrelierten nicht miteinander ($R^2 = 0,000$, $p = 0,994$).

5.3 Ergebnisse

Die prädiktiven Starts der Schützenfische sind C-Starts

Im Gegensatz zu den in Abb. 5.1 dargestellten Ergebnissen der genannten Untersuchungen, zeigten die präzise ausgerichteten prädiktiven Starts der Schützenfische alle Merkmale eines klassischen, C-förmigen Schnellstarts. Die definierte erste Phase (kinematische Phase 1), bei der sich der Fischkörper in eine typische C-Form krümmt, konnte bei allen Reaktionen beobachtet werden. An diese Anfangsphase schloss sich direkt eine zweite Phase (kinematische Phase 2) an, in der sich der Fisch wieder entkrümmte und dabei mit seiner vollen Breitseite das Wasser verdrängte. Ein Beispiel eines typischen prädiktiven Starts ist in Abb. 5.3 dargestellt, bei dem auch die digitalisierten Punkte, die für die weitere Auswertung notwendig waren, gezeigt sind. Auch der *CM* (Körperschwerpunkt im gestreckten Zustand), an dem die treibende Kraft laut Webb (1978a) wahrscheinlich ansetzt, ist durch ein rotes Sternchen gekennzeichnet und sitzt direkt hinter dem steifen vorderen Körperbereich des Fisches, bei einer relativen Länge von 47 ± 1 % (Mittelwert \pm SD, $n = 3$; bezogen auf die Länge *BL* des Fisches). Demzufolge kann der steife vordere Körperteil als geeigneter Indikator für den Drehwinkel dienen, bei dem man sogar die Rotations- und Translationsverschiebungen, die bei 2 ms-Intervallen zwischen den einzelnen Bildern auftreten, trennen kann. Dies ist auch in Abb. 5.4 dargestellt. Beim Start tritt, wie in Abb. 5.3 gezeigt, eine deutliche Krümmung des Fischkörpers in die typische C-Form auf. Auch eine Unterscheidung in die zwei kinematischen Phasen ist möglich. Die endgültige Peilrichtung dieses Starts war bereits am Ende der kinematischen Phase 1 erreicht und wurde in der kinematischen Phase 2 sehr präzise aufrecht gehalten. Während dieser 2. Phase traten jedoch noch große Winkeländerungen am hinteren Teil des Fischkörpers auf, bis er schließlich vollkommen gestreckt war. Der Zeitverlauf der Körperkrümmung, des Gesamtdrehwinkels und der gesamten zurückgelegten Strecke während des Starts sind in Abb. 5.4 (schwarze Kreise) dargestellt. Für einen besseren Vergleich ist in Abb. 5.4 auch der jeweilige Zeitverlauf eines zusätzlichen prädiktiven Starts gezeigt, der einen größeren Drehwinkel für die Peilung benötigt (weiße Kreise).

Alle prädiktiven Starts waren vom einfachen Krümmungstyp (vgl. Domenici & Blake, 1997), d.h. der Drehsinn war während der beiden kinematischen Phasen gleich. Am

Ende der Phase 2 war der hintere Teil des Körpers normalerweise (d.h. in 73 von 76 Reaktionen) leicht in die Gegenrichtung zu der am Ende von Phase 1 gerichtet.

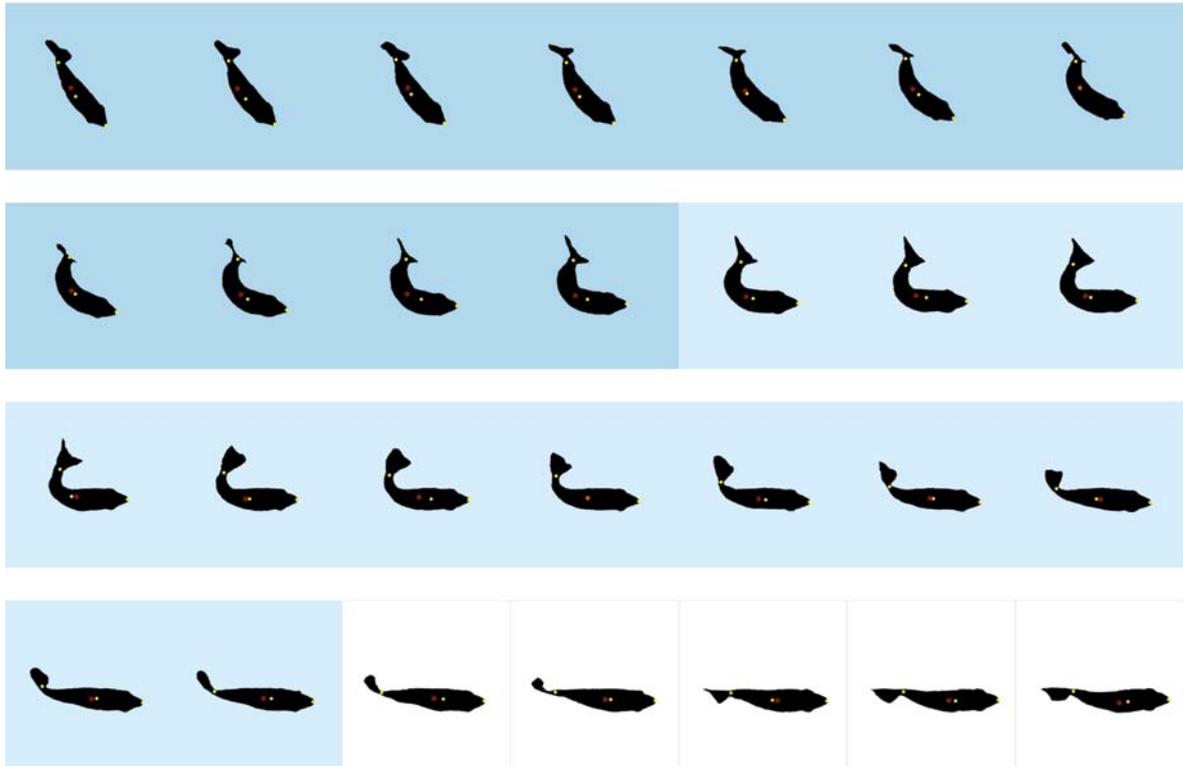


Abb. 5.3 Ein Beispiel für einen prädiktiven Start eines Schützenfisches, aufgenommen mit $500 \text{ Bildern s}^{-1}$. Innerhalb von 22 ms dreht der Fisch seinen vorderen Körperteil um $43,6^\circ$ in Richtung des späteren Auftreffpunktes der abgeschossenen Beute und beschleunigt anschließend auf eine Startgeschwindigkeit von $1,225 \text{ m s}^{-1}$. Zwischen sukzessiven Silhouetten des Fisches liegt jeweils ein Zeitintervall von 2 ms . Die Hintergrundfarbe stellt die zwei festgelegten kinematischen Phasen der Reaktionen dar, die vorausgehende Krümmungsphase (Phase 1, dunkel blau) und die darauf folgende Bewegungs- oder Entkrümmungsphase (Phase 2, hellblau). Die Bilder ohne Hintergrundfarbe zeigen die anschließende Schwimmphase (Phase 3). Die Lage des Körperschwerpunkts (CM , roter Stern) ist in jedem Bild dargestellt. Die gelben Punkte zeigen die Messpunkte für die weitere Analyse. Die ersten beiden Punkte wurden für die Berechnung des Drehwinkels und die Positionsverschiebung des relativ steifen vorderen Körperbereichs verwendet. Der erste und letzte Punkt wurde für die Berechnung des Krümmungsindex herangezogen.

Die Ausführung der prädiktiven Starts

Obwohl die prädiktiven Starts der Schützenfische dem klassischen C-Start-Muster folgten, war anzunehmen, dass sie entweder langsamer als Fluchtstarts sind (vgl. Abb. 5.1) oder sich durch verschiedene Merkmale von den schnellen C-Starts der anderen Knochenfische unterscheiden, da hohe Anforderungen an die Genauigkeit und an die komplexe somotorische Integration für die Ausführung dieses Jagdverhaltens gestellt werden.

Erstaunlicherweise ist aber nicht nur die Leistung wie bei einem C-Start gleich geblieben, sondern die prädiktiven Starts der Schützenfische gehören auch zu den schnellsten bekannten C-Starts überhaupt: Die C-förmige Krümmung benötigt weniger als 60 ms, in einigen Fällen sogar nur 10 ms. Auch die folgende Entkrümmungsphase dauert weniger als 88 ms, in einigen Reaktionen sogar nur 12 ms. Die Gesamtdauer des Startmanövers lag immer unter 146 ms und konnte sogar nur 30 ms betragen. Ein detaillierter Blick auf die weiteren kinematischen Parameter unterstreicht die beachtliche Leistung (Tabelle 5.1): Die maximale Winkelgeschwindigkeit lag in der Krümmungsphase im Mittel bei 13 ± 5 ms (Mittelwert \pm SD) vor dem Beginn von Phase 2, und reichte von ungefähr 400° s^{-1} bis zu $4.500^\circ \text{ s}^{-1}$. Die maximale Winkelbeschleunigung wurde sehr schnell erreicht, ungefähr $3,0 \pm 0,7$ ms (Mittelwert \pm SD; $n = 67$) nach dem Beginn der Reaktion bzw. $21,1 \pm 6,5$ ms (Mittelwert \pm SD) bevor die maximale Krümmung erreicht wurde. Die Winkelbeschleunigung erreichte beeindruckende Werte von bis zu $450.000^\circ \text{ s}^{-2}$. Die lineare Spitzengeschwindigkeit wurde $20,2 \pm 14,6$ ms (Mittelwert \pm SD) nach dem Beginn von Phase 2 erreicht mit einem Geschwindigkeitslevel von bis zu $2,1 \text{ m s}^{-1}$ bzw. $24,4 \text{ BL s}^{-1}$. Die lineare Beschleunigung betrug bis zu 120 m s^{-2} , was ungefähr einer zwölffachen Erdbeschleunigung entspricht ($12 \times g$).

Tabelle 5.1 Die Kinematik der prädiktiven Starts der Schützenfische im Vergleich zu Fluchtreaktionen.

Variable	Prädiktive Starts		Fluchtstarts	
	90 % Bereich	Mittelwert \pm S.E.M.	90 % Bereich	Mittelwert \pm S.E.M.
Dauer Phase 1 (ms)	16 – 44	$25,8 \pm 1,0$ ($n = 76$)	12 – 56	$27,1 \pm 2,0$ ($n = 34$)
Dauer Phase 2 (ms)	14 – 78	$33,0 \pm 2,0$ ($n = 76$)	16 – 86	$41,8 \pm 3,7$ ($n = 34$)
Gesamtdauer (ms)	34 – 106	$58,8 \pm 2,8$ ($n = 76$)	32 – 134	$68,9 \pm 4,8$ ($n = 34$)
Max. Lineargeschwindigkeit (m s^{-1})	0,527 – 1,577	$0,883 \pm 0,037$ ($n = 69$)	0,432 – 1,633	$0,957 \pm 0,066$ ($n = 33$)
Max. Winkelgeschwindigkeit ($^\circ \text{ s}^{-1}$)	971 – 3.656	2.414 ± 103 ($n = 72$)	1.652 – 4.923	3.433 ± 177 ($n = 31$)
Max. Linearbeschleunigung (m s^{-2})	25,0 – 68,3	$42,8 \pm 2,2$ ($n = 61$)	22,7 – 83,9	$50,7 \pm 3,6$ ($n = 30$)
Max. Winkelbeschleunigung ($^\circ \text{ s}^{-2}$)	101.901 – 399.799	254.554 ± 11.568 ($n = 68$)	124.140 – 580.441	391.251 ± 24.511 ($n = 31$)
Drehwinkel ($^\circ$)	7,9 – 131,5	$47,3 \pm 4,3$ ($n = 76$)	3,5 – 128,0	$60,4 \pm 7,0$ ($n = 34$)
Startgeschwindigkeit (m s^{-1})	0,525 – 1,610	$1,029 \pm 0,042$ ($n = 76$)	0,333 – 1,995	$0,907 \pm 0,083$ ($n = 34$)

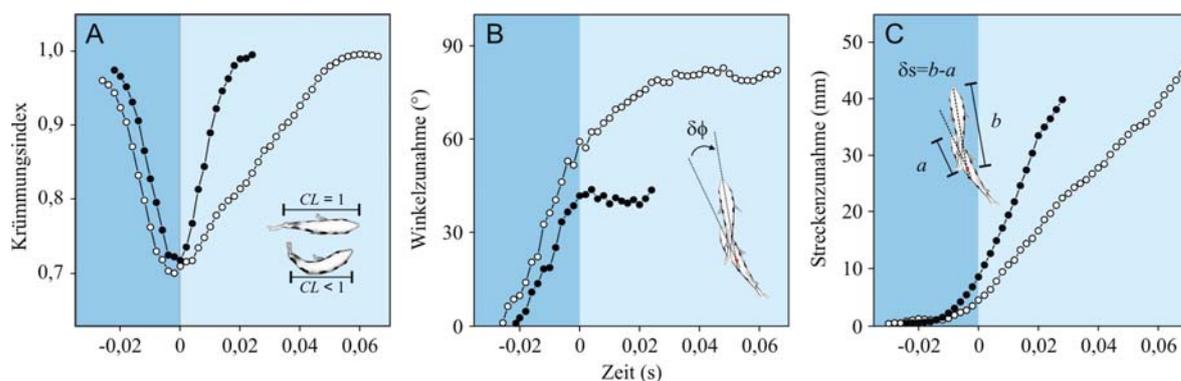


Abb. 5.4 Die Kinematik des prädictiven Starts der Schützenfische. Vergleich zweier Reaktionen (aufgenommen bei $500 \text{ Bildern s}^{-1}$), bei denen die Fische sich um einen kleinen Winkel (schwarze Kreise; Reaktion aus Abb. 5.3) bzw. um einen großen Winkel (weiße Kreise; Silhouetten in Abb. 5.11 A dargestellt) drehen. Die Hintergrundfarbe stellt die zwei kinematischen Phasen dar, wie sie bereits in Abb. 5.3 eingeführt wurde (dunkelblau: einleitende Krümmungsphase, hellblau: Entkrümmungs- bzw. Bewegungsphase). Die Zeit wurde für eine bessere Vergleichbarkeit der Reaktionen beim Übergang von Phase 1 zu Phase 2 auf Null gesetzt. **(A)** Der Zeitverlauf des Krümmungsindex (CL) zeigt die Einkrümmung zu Beginn der Reaktion und die darauf folgende Entkrümmungsphase des Fisches. Das Inset illustriert, wie CL definiert ist und sich aus der minimalen Entfernung zwischen Schnauzenspitze und Schwanzgabel, bezogen auf die gesamte Länge des Fisches im gestreckten Zustand, zusammensetzt. Die maximale Krümmung (das Minimum von CL) war bei der Reaktion mit dem größeren Drehwinkel größer. Der Verlauf wurde mit der 5-Punkt-Linear-Regressionmethode geglättet. **(B)** Der Verlauf der Drehung (Gesamtdrehwinkel Φ). Das Inset zeigt, wie die Winkelzunahme $\delta\Phi$ von den gepunkteten Linien, die durch den vorderen Körperabschnitt des Fisches in den einzelnen Bildern gelegt wurden, abgeleitet wurde. Die Reaktion mit dem kleineren Drehwinkel (schwarze Kreise) richten den Fisch bereits am Ende von Phase 1 zum Auftreffpunkt aus und der Winkel wird anschließend konstant gehalten. In der Reaktion mit dem größeren Drehwinkel (weiße Kreise) wird die Drehung bzw. die Ausrichtung auf den Auftreffpunkt noch in der 2. Phase fortgesetzt. **(C)** Die Streckenzunahme (s). Das Inset stellt die Berechnung der Streckenänderung δs zwischen zwei aufeinander folgenden Bildern dar. Die Entfernungen (a , b) zwischen Schnauzenspitze und dem Schnittpunkt (rot) der gestrichelten Linien durch den vorderen Körperabschnitt des Fisches wurden berechnet und δs als die Differenz der Strecken bestimmt. Für jedes Bild wurde die Lage der beiden Messpunkte dreimal unabhängig von einander bestimmt und gemittelt. In den zwei gezeigten Reaktionen waren die Geschwindigkeitswerte, die für die ersten 20 ms nach dem Ende von Phase 2 berechnet wurden, $1,225 \text{ m s}^{-1}$ für die Reaktion mit kleinerem Drehwinkel (schwarze Kreise) und $1,015 \text{ m s}^{-1}$ für die mit dem großen Drehwinkel (weiße Kreise). Die Streckenzunahme erfolgt in erster Linie in der 2. kinematischen Phase und steigt in den Reaktionen unterschiedlich steil an.

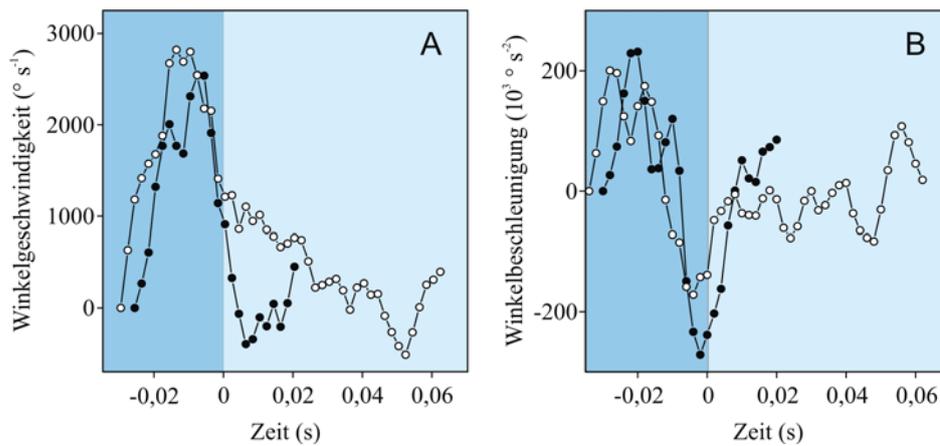


Abb. 5.5 Der zeitliche Verlauf der Winkelgeschwindigkeit $d\Phi/dt$ (A) und der Winkelbeschleunigung $d^2\Phi/dt^2$ (B) der prädiktiven Starts bei Schützenfischen. Die Silhouetten und weitere Ergebnisse der hier gezeigten Reaktionen sind in Abb. 5.4 bzw. in Abb. 5.3 und Abb. 5.11 A dargestellt. Weiße Kreise: Reaktion mit einem großen Drehwinkel ($82,1^{\circ}$). Schwarze Kreise: Reaktion mit einem kleinerem Drehwinkel ($43,6^{\circ}$). Der Zeitpunkt $t = 0$ ist auf den Beginn von Phase 2 gesetzt worden. Hintergrundfarbe: dunkelblau (Phase 1), hellblau (Phase 2). Die Reaktion mit dem kleineren Drehwinkel weist ein deutliches Abbremsen am Ende von Phase 1 auf, so dass die Winkelgeschwindigkeit in Phase 2 nahe Null war. Bei der Reaktion mit dem größeren Drehwinkel war die Winkelgeschwindigkeit dagegen auch am Beginn der 2. Phase größer Null.

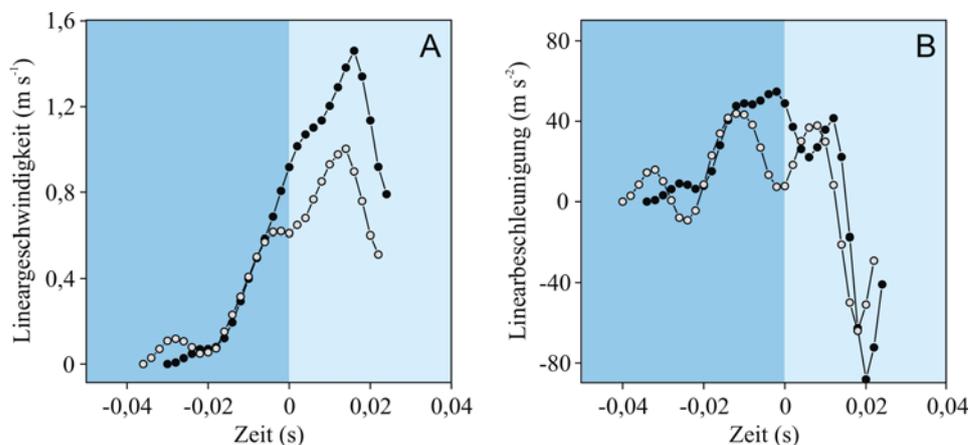


Abb. 5.6 Der zeitliche Verlauf der linearen Geschwindigkeit (A) und Beschleunigung (B) der prädiktiven Starts der Schützenfische. Die Reaktion, die mit schwarzen Kreise dargestellt ist, bezieht sich auf das Beispiel aus Abb. 5.3 (Startgeschwindigkeit $1,225 m s^{-1}$ und einem Drehwinkel von $43,6^{\circ}$). Die grauen Kreise beziehen sich auf eine Reaktion mit einer niedrigeren Startgeschwindigkeit ($0,770 m s^{-1}$), aber einem ähnlichen Drehwinkel ($39,5^{\circ}$). Die Daten der Geschwindigkeit und Beschleunigung enden drei Bilder vor dem tatsächlichen Ende von Phase 2, da eine 5-Punkt-Regressionsanalyse zur Glättung der Kurve verwendet wurde. An den beiden Reaktionen ist deutlich zu erkennen, dass der Fisch bereits während der Krümmungsphase (dunkelblau) stark beschleunigt, die Feineinstellung der Startgeschwindigkeit jedoch erst in der 2. kinematischen Phase (hellblau) erfolgt.

Anpassung der Variabilität an die prädiktive Leistung

Die Drehungen zu Beginn der prädiktiven Starts sowie die benötigte Anfangsgeschwindigkeiten variierten stark bei den ausgewerteten Reaktionen. Die Fische wählten ihre Drehungen aus einem Bereich von 4° bis 156° und eine Startgeschwindigkeit, gemessen über die Streckenänderung während der ersten 20 ms nach Ende von Phase 2 (siehe Kapitel 5.2 Material und Methoden), aus einem Bereich von $0,4$ bis $2,1 \text{ m s}^{-1}$, abhängig von der Anfangsorientierung, der Entfernung zum späteren Auftreffpunkt und der verbleibenden Zeit bis zum Auftreffen der Beute. Die Kinematik des Schnellstarts muss diese erforderliche Variabilität in irgendeiner Weise widerspiegeln. Um die Bandbreite der kinematischen Variabilität bei den aufgezeichneten prädiktiven Starts zu zeigen, stellt Abb. 5.7 das komplette Spektrum der Zeitverläufe von drei wichtigen kinematischen Variablen des Schnellstarts dar: die Krümmung und Entkrümmung des Fischkörpers (Abb. 5.7 A), den akkumulierten Winkel der Drehung (Abb. 5.7 B) und die Streckenzunahme (Abb. 5.7 C). Folgende generelle Eigenschaften innerhalb des Variabilitätsmusters sollten an dieser Stelle erwähnt werden: (1) Die Dauer der beiden kinematischen Phasen korrelierte schwach miteinander ($R^2 = 0,266$; $p < 0,0001$) (Abb. 5.8 A, rote Kreise). (2) Die Änderungsrate im Krümmungsindex (CL) (siehe Abb. 5.4 A) neigt zu einer Symmetrie in beiden kinematischen Phasen, d.h. eine schnelle Einkrümmung des Fischkörpers hat auch meist eine relativ schnelle Entkrümmung zur Folge. Allerdings ist der Zusammenhang von Ein- und Entkrümmung relativ schwach ($R^2 = 0,288$; $p < 0,0001$) (Abb. 5.8 B, rote Kreise). (3) Obwohl eine große Variabilität in dem Verlauf der akkumulierten Winkel in Phase 1 auftritt, können in Phase 2 auch Winkeländerungen den Gesamtdrehwinkel des Fisches zusätzlich beeinflussen. Dies ereignet sich vor allem bei großen Drehungen, bei denen die Drehung normalerweise in der kinematischen Phase 2 fortgeführt wird. Die in Phase 2 auftretenden Änderungen im Winkel (d.h. die Winkelabweichung zwischen Ende von Phase 1 und Ende von Phase 2) lagen im Bereich von $5,7 \pm 16,6^\circ$ (Mittelwert \pm SD; $n = 76$). (4) Der Verlauf der Streckenänderung ist in beiden kinematischen Phasen variabel. Das grundlegende Muster ist eine zwei-gipflige Beschleunigungskurve mit je einem Peak in jeder Phase. Die Höhe und der Zeitverlauf der beiden Maxima sind variabel, aber der Peak in Phase 1 ist normalerweise von einem größeren Zahlenwert.

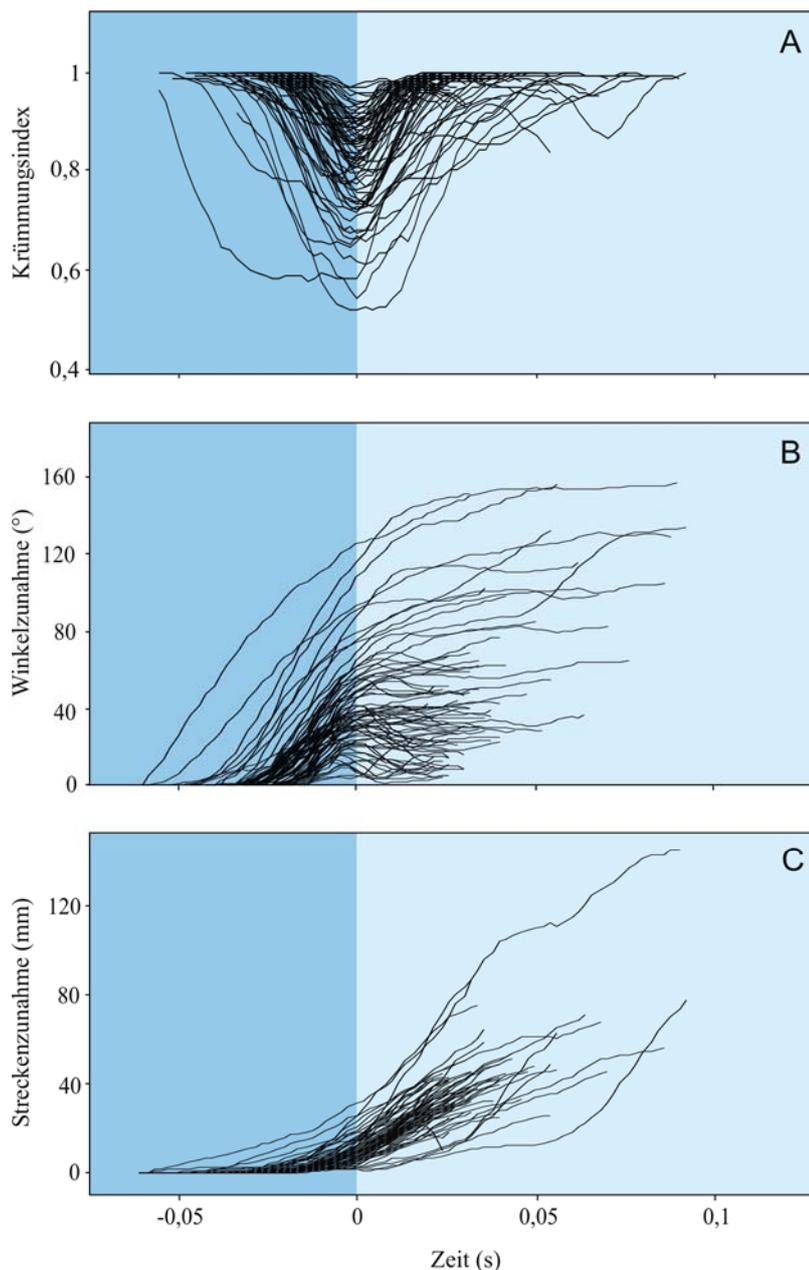


Abb. 5.7 Das Spektrum der kinematischen Variabilität bei den prädiktiven Schnell-Starts der Schützenfische. Der prädiktive Start fordert sehr unterschiedliche Drehungen und Geschwindigkeiten. Diese erwünschte Variabilität in der Bewegung spiegelt sich auch in den entsprechenden Variablen der Kinematik wider. Um dies zu zeigen, wurde eine große Anzahl an Reaktionen ($n = 76$) mit bekannten Drehwinkeln und Startgeschwindigkeiten detailliert ausgewertet. Die beeindruckende Variationsbreite von diesen Reaktionen wird durch **(A)** den zeitlichen Verlauf der Körperkrümmung (CL), **(B)** dem Verlauf des akkumulierten Winkels (Φ) und **(C)** dem Verlauf der Streckenänderung (s) bei allen Reaktionen deutlich. Die Variablen und wie sie bei den aufgenommenen prädiktiven Starts abgeleitet wurden, wurden bereits in Abb. 5.4 vorgestellt. Um einen Vergleich zu ermöglichen wurde die Zeit beim Übergang von Phase 1 zu Phase 2 auf Null gesetzt. Hintergrundfarbe: Phase 1 dunkelblau, Phase 2 hellblau.

Wie passt nun die Variabilität mit dem großen Drehbereich, dem der Fisch bei seiner Jagd ausgesetzt ist, mit den benötigten Geschwindigkeiten zusammen? Der Drehwinkel korreliert mit einer Reihe von kinematischen Variablen, z.B. mit der Dauer der Phase 1 ($R^2 = 0,391$; $p < 0,0001$; $n = 76$) und der Dauer von Phase 2 ($R^2 = 0,467$, $p < 0,0001$; $n = 76$). Die Variable, die jedoch am besten den Drehwinkel beschreibt, war die maximale Körperkrümmung ($R^2 = 0,749$; $p < 0,0001$; $n = 76$; Abb. 5.9), die am Ende von der kinematischen Phase 1 erreicht wurde. Eine Reihe von anderen kinematischen Variablen korrelierte schwach mit dem Drehwinkel und viele dieser Korrelationen könnten von der Art, wie die maximale Krümmung erreicht und anschließend wieder gelöst wird, kommen. Beispielsweise korrelierte der Drehwinkel mit der maximalen Winkelgeschwindigkeit ($R^2 = 0,382$; $p < 0,0001$; $n = 72$), die bei den Reaktionen auftraten, genauso wie mit dem Zeitpunkt der maximalen Winkelbeschleunigung ($R^2 = 0,391$; $p < 0,0001$; $n = 68$). Auch eine Korrelation mit Variablen der linearen Translation, z.B. mit der auftretenden maximalen Lineargeschwindigkeit ($R^2 = 0,315$; $p < 0,0001$; $n = 69$) und dessen Zeitpunkt ($R^2 = 0,297$; $p < 0,0001$; $n = 69$) war vorhanden. Größere Drehungen benötigten jedoch nicht systematisch eine längere Zeit für die Beobachtung der Flugbewegung der getroffenen Beute: Denn der Drehwinkel korrelierte weder mit der Reaktionszeit, d.h. der Zeit zwischen Beginn der Flugbewegung der getroffenen Beute bis zur Einleitung von Phase 1 ($R^2 = 0,002$; $p = 0,695$; $n = 76$), noch mit der verbleibenden Zeit bis die Beute auf die Wasseroberfläche auftrifft, nachdem der Fisch Phase 2 beendet hat ($R^2 = 0,009$; $p = 0,440$; $n = 76$).

Das Muster von signifikanten Korrelationen zwischen der Kinematik und der Startgeschwindigkeit ist weit weniger deutlich. Erwartungsgemäß korrelierte die auftretende maximale Lineargeschwindigkeit ($R^2 = 0,382$; $p < 0,0001$; $n = 72$) genauso wie die maximale Beschleunigung ($R^2 = 0,382$; $p < 0,0001$; $n = 72$) gut mit der Startgeschwindigkeit. Diese augenscheinlich trivialen Korrelationen sind trotzdem wichtig zu erwähnen, einfach weil sie zeigen, dass die Schnellstart-Kinematik wirklich für die anschließende Bewegung von Relevanz ist und diese nicht einfach z.B. durch Flossenschläge nach dem Ende von Phase 2 festgelegt ist. Unter den nichttrivialen kinematischen Schnellstart-Variablen, die die Startgeschwindigkeit festlegen, ist die Entkrümmungsrate in Phase 2 die, die diese am besten erklärt ($R^2 = 0,216$; $p < 0,0001$; $n = 76$) (Abb. 5.10, rote Kreise); allerdings ist diese Korrelation schwach wenn auch hoch signifikant. Die Entkrümmungsrate ist nahezu mit der maximalen Krümmung entkoppelt ($R^2 = 0,079$; $p < 0,02$; $n = 76$), die am Ende von

Phase 1 auftritt, jedoch den Drehwinkel am besten erklärte. Die Korrelation zwischen der Entkrümmungsrate und der vorangehenden Einkrümmungsrate (Abb. 5.8 B) kann vielleicht die zwei weiteren bestehenden Korrelationen zwischen Startgeschwindigkeit und zwei kinematischen Variablen der Phase 2 erklären: die Korrelation einerseits mit der Krümmungsrate ($R^2 = 0,156$; $p < 0,001$; $n = 76$) und andererseits die mit der maximale Winkelgeschwindigkeit in Phase 1 ($R^2 = 0,138$; $p < 0,01$; $n = 72$).

Zusammengefasst scheint der Drehwinkel der prädiktiven Starts durch den Grad der Einkrümmung in eine C-Form festgelegt zu sein. Die Geschwindigkeit, mit der der Fisch die Krümmung anschließend wieder löst, scheint das Maß für die Geschwindigkeit nach dem Schnellstart in Phase 3 zu sein. Aber eine Reihe von anderen, bisher unbekanntem Effekten scheint die Startgeschwindigkeit zusätzlich zu beeinflussen und macht sie somit unabhängig von der Größe der vorausgehenden Drehung.

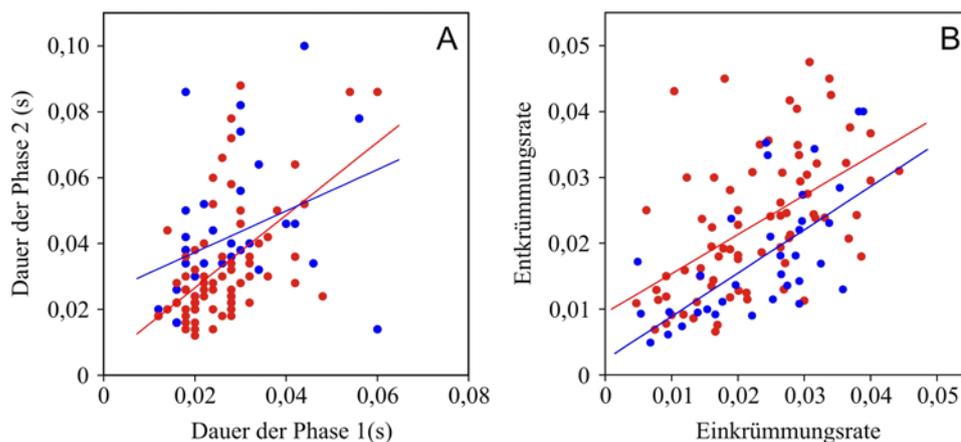


Abb. 5.8 Der Zusammenhang zwischen den kinematischen Phasen 1 und 2 der Schnellstarts von Schützenfischen. Die roten Kreise beziehen sich auf die prädiktiven Starts, während die blauen Kreise sich auf die Fluchtreaktionen beziehen. Die C-Starts wurden bei der gleichen Fischgruppe ausgelöst. **(A)** Die Dauer von Phase 2 verglichen mit der Dauer von Phase 1. Die Steigung sowie der y-Achsenabschnitt der Regressionsgeraden (prädiktive Starts, rot: $R^2 = 0,319$; $p < 0,0001$; $n = 76$; Fluchtstarts, blau: $R^2 = 0,120$; $p < 0,05$; $n = 34$) unterschieden sich nicht signifikant zwischen Fluchtreaktionen und den prädiktiven Starts ($p > 0,05$). **(B)** Der Zusammenhang zwischen Entkrümmungsrate von Phase 2 (Maximum von dCL / dt ; $CL = \text{dimensionsloser Krümmungsindex}$) und der Einkrümmungsrate in Phase 1 (Maximum von $-dCL / dt$). Die Ableitungen wurden von einer linearen Regressionsanalyse im Bereich der maximalen Krümmung bestimmt, indem eine Gerade durch mindestens 5 benachbarte Punkte gelegt wurde. Die Steigung sowie der y-Achsenabschnitt der Regressionsgeraden (prädiktive Starts, rot: $R^2 = 0,288$; $p < 0,0001$; $n = 76$; Fluchtreaktionen, blau: $R^2 = 0,418$; $p < 0,0001$; $n = 34$) waren nicht signifikant unterschiedlich zwischen Fluchtreaktionen und prädiktiven Reaktionen ($p > 0,05$).

Der direkte Vergleich: Die Fluchtreaktionen der Schützenfische

Der komplexe und präzise ausgerichtete prädiktive Start der Schützenfische ist offensichtlich ein typischer C-Start. Der Vergleich mit C-Starts von anderen Knochenfischen zeigt, dass er sogar einer der schnellsten C-Starts ist (siehe auch die Zusammenfassung der Schnell-Startmuster, die in Abb. 5.1 dargestellt ist). Dies impliziert, dass das an die beiden Mauthner-Zellen geknüpfte Retikulospinalnetzwerk den prädiktiven Reaktionen unterliegt. Demzufolge wäre dieses Netzwerk in der Lage, ein komplexes Verhalten, bei dem die flexible Anpassung an sensorische Informationen, Spitzengeschwindigkeiten und Präzision zur gleichen Zeit gefordert sind, vollständig zu steuern. Allerdings wäre eine solche Schlussfolgerung etwas voreilig, da zwei große Kritikpunkte zuvor geklärt werden müssen: Es ist bisher unbekannt ob (1) der C-förmige Fluchtstart der Schützenfische dem Muster, das bei anderen Knochenfischen gefunden wurde, überhaupt folgt und (2) seine Fluchtreaktionen, auch wenn sie C-förmig sind, nicht vielleicht noch viel schneller als die prädiktiven Starts sind. Dann könnte die Geschwindigkeit der Fluchtreaktionen im gleichen Verhältnis mit der Geschwindigkeit der prädiktiven Starts stehen, wie die Geschwindigkeit der langsamen zu den schnellen C-Starts bei anderen Knochenfischen. Im zweiten Fall wäre der prädiktive Start der Schützenfische, obwohl er sehr schnell im Vergleich zu anderen Knochenfischen ist, immer noch als langsamer C-Start beim Schützfisch zu betrachten. Das würde wiederum bedeuten, dass die prädiktiven Starts doch eine komplexere Steuerung benötigen als die Fluchtstarts. Deshalb ist die Aufgabe in diesem Abschnitt hauptsächlich zwei Hypothesen zu testen: (1) Leiten sich die C-förmigen Fluchtreaktionen der Schützenfische vom Modell der Mauthner-gesteuerten C-förmigen Fluchtreaktionen, die für Knochenfische typisch sind, ab und (2) verhält sich die Geschwindigkeit der Fluchtreaktionen genauso zu der Geschwindigkeit der prädiktiven Starts, wie die Geschwindigkeit von schnellen und langsamen C-Starts bei anderen Knochenfischen.

Um diese Hypothesen zu testen, wurde eine große Anzahl von Fluchtreaktionen der Schützenfische unter den gleichen Bedingungen wie die prädiktiven Starts ausgewertet. Indem der gleiche Schwarm unter den gleichen Konditionen – Aufnahmetechniken und Auswertungsmethoden betreffend – für diese Versuche herangezogen wurde, war ein direkter Vergleich der Kinematik, der Leistungs-Charakteristika und der Variabilität zwischen prädiktiven Starts und Fluchtreaktionen möglich.

Die erste Hypothese konnte sehr einfach falsifiziert werden: alle Fluchtreaktionen waren vom C-Typ. Keine S-förmigen Fluchtreaktionen traten auf. Darüber hinaus teilten die Fluchtreaktionen der Schützenfische mit den prädiktiven Starts einen hohen Grad an kinematischer Variabilität. Das Spektrum der Variabilität bei der Kinematik von Fluchtreaktionen ist in Abb. 5.11 in gleicher Weise wie bei den prädiktiven Starts (Abb. 5.7) dargestellt. Die Fluchtreaktionen offenbaren ähnliche Beziehungen zwischen den Variablen der Phase 1 und der Phase 2, wie sie auch bei den prädiktiven Starts bestehen. Beispielsweise korrelierte die Dauer von der kinematischen Phase 1 schwach mit der von Phase 2 ($R^2 = 0,120$; $p < 0,05$; $n = 34$; Abb. 5.8 A, blaue Kreise). Auch die Krümmungsrate und die darauf folgende Entkrümmungsrate korrelierten gut miteinander ($R^2 = 0,418$; $p < 0,0001$; $n = 34$; Abb. 5.8 B, blaue Kreise). Weiterhin besteht auch eine Verbindung zwischen der Variabilität in der Kinematik der Fluchtreaktionen mit der Variabilität in deren Startgeschwindigkeiten und Drehwinkeln. Die Variablen, die Startgeschwindigkeit und Drehwinkel am besten beschreiben, sind die gleichen wie bei den prädiktiven Starts: Der Drehwinkel korreliert am besten mit der maximalen Krümmung, die am Ende von Phase 1 erreicht wird, ($R^2 = 0,473$; $p < 0,0001$; $n = 34$) (Abb. 5.9, blaue Kreise) und die Startgeschwindigkeit korreliert gut mit der Entkrümmungsrate in Phase 2 ($R^2 = 0,484$; $p < 0,0001$; $n = 34$) (Abb. 5.10, blaue Kreise). In keiner der in Abb. 5.8 – 5.10 gezeigten Regressionsgeraden unterschieden sich die Steigungen und die y-Achsenabschnitte der Fluchtreaktionen (blaue Linien) von denen der prädiktiven Starts (rote Linien) signifikant.

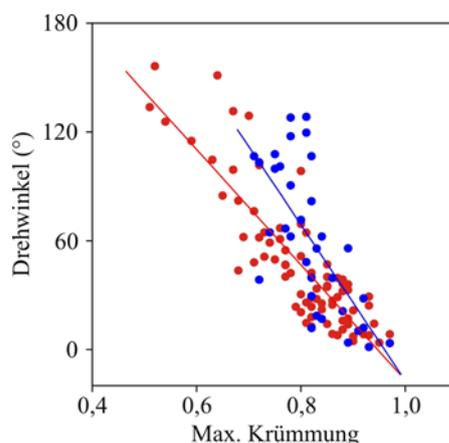


Abb. 5.9 Die Schnellstarts sind an den benötigten Drehwinkel angepasst. Der Parameter, der am besten den Drehwinkel der prädiktiven Starts (rot) bzw. der Fluchtstarts (blau) erklärt, ist die maximale Einkrümmung des Fisches, d.h. wie stark sich der Fischkörper am Ende der Phase 1 gekrümmt hat. Das ist hier quantitativ durch die maximale Krümmung bzw. den minimalen Krümmungsindex (CL) dargestellt (vgl. Abb. 5.4 Definition von CL). Die Steigung sowie der y-Achsenabschnitt der Regressionsgeraden (prädiktive Starts, rot: $R^2 = 0,749$; $p < 0,0001$; $n = 76$; Fluchtstarts, blau: $R^2 = 0,473$, $p < 0,0001$; $n = 34$) unterschieden sich nicht signifikant zwischen Fluchtreaktionen und den prädiktiven Starts ($p > 0,05$).

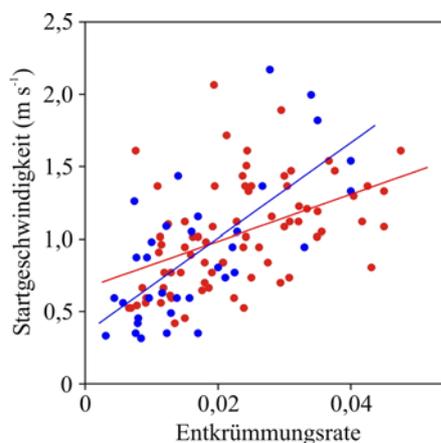


Abb. 5.10 Die Schnellstarts sind an die gewünschten Startgeschwindigkeiten angepasst. Sowohl die Startgeschwindigkeiten (definiert als die mittlere Geschwindigkeit während der ersten 20 ms, die sich an das Ende von Phase 2 anschließen) der prädiktiven Starts (rot) als auch der Fluchtreaktionen korrelieren am besten mit der Entkrümmungsrate von Phase 2. Die Rate entspricht der maximalen Steigung dCL/dt in Phase 2. Sowohl die Steigung als auch der y-Achsenabschnitt der Regressionsgeraden (prädiktiver Start, rot: $R^2 = 0,216$; $p < 0,0001$; $n = 76$; Fluchtreaktionen, blau: $R^2 = 0,484$; $p < 0,0001$; $n = 34$) unterschieden sich nicht signifikant zwischen Fluchtreaktionen und den prädiktiven Starts ($p > 0,05$).

Die Kinematik der C-förmigen Fluchtreaktionen der Schützenfische folgte sehr eng dem Muster, das für alle anderen bisher untersuchten Knochenfische beschrieben wurde und besonders dem der prädiktiven Starts der Schützenfische, das weiter oben geschildert wurde. Dies ist auch in Abb. 5.12 dargestellt, indem ein prädiktiver Start (A) mit einem Start einer Fluchtreaktion (B) verglichen wird, die beide eine Drehung ähnlichen Ausmaßes durchführen. Die Eigenschaften der Ausführung von C-formigen Fluchtreaktionen bei Schützenfischen sind in Tabelle 5.1 zusammen mit denen der prädiktiven Starts aufgeführt. Es zeigt sich deutlich, dass bei Schützenfischen die untersuchten Merkmale der Fluchtreaktionen denen der prädiktiven Starts in ihrer Leistung nicht überlegen sind und dass die Geschwindigkeit der prädiktiven Starts sich zu der der Fluchtreaktionen nicht so verhält, wie bei langsamen und schnellen C-Starts bei anderen Knochenfischen. Die wichtigste Schlussfolgerung, die aus Tabelle 5.1 gezogen werden kann, ist, dass sich die entsprechenden kinematischen Variablen in großen Bereichen überlappen. Neben der jeweiligen maximalen Spannweite der Parameter sind auch Mittelwert \pm S.E.M. für den einfacheren Vergleich mit Literaturdaten über Schnellstarts bei Knochenfischen aufgeführt. Allerdings sollte größte Vorsicht walten, wenn man diese Mittelwerte vergleichen will, da die Reaktionen auf sehr unterschiedliche Funktionen angepasst sind, die eine bestimmte Drehung oder Geschwindigkeit benötigen. Betrachtet man beispielsweise den Mittelwert der Gesamtdauer der Schnellstarts, ist diese bei Fluchtreaktionen ungefähr 10 ms länger. Dies bedeutet jedoch nicht, dass die Gesamtdauer bei den Fluchtstarts der Schützenfische generell etwas länger ist als bei den prädiktiven Starts. Obwohl die maximale Spannweiten bei den Drehungen vergleichbar sind, ist die mittlere Drehung bei den Fluchtstarts etwas größer (um ungefähr 13°), was wiederum von den offensichtlich größeren Mittelwert in der Gesamtdauer herrühren könnte. Auch wenn ein deutlicher Unterschied in der Gesamtdauer – oder ein erkennbarer Unterschied in anderen Variablen der Tabelle 5.1 – besteht, so ist dieser dennoch sehr klein und unterstützt die Einteilung der prädiktiven Starts als langsame C-Starts verglichen zu den schnellen C-Starts bei den Fluchtreaktionen nicht.

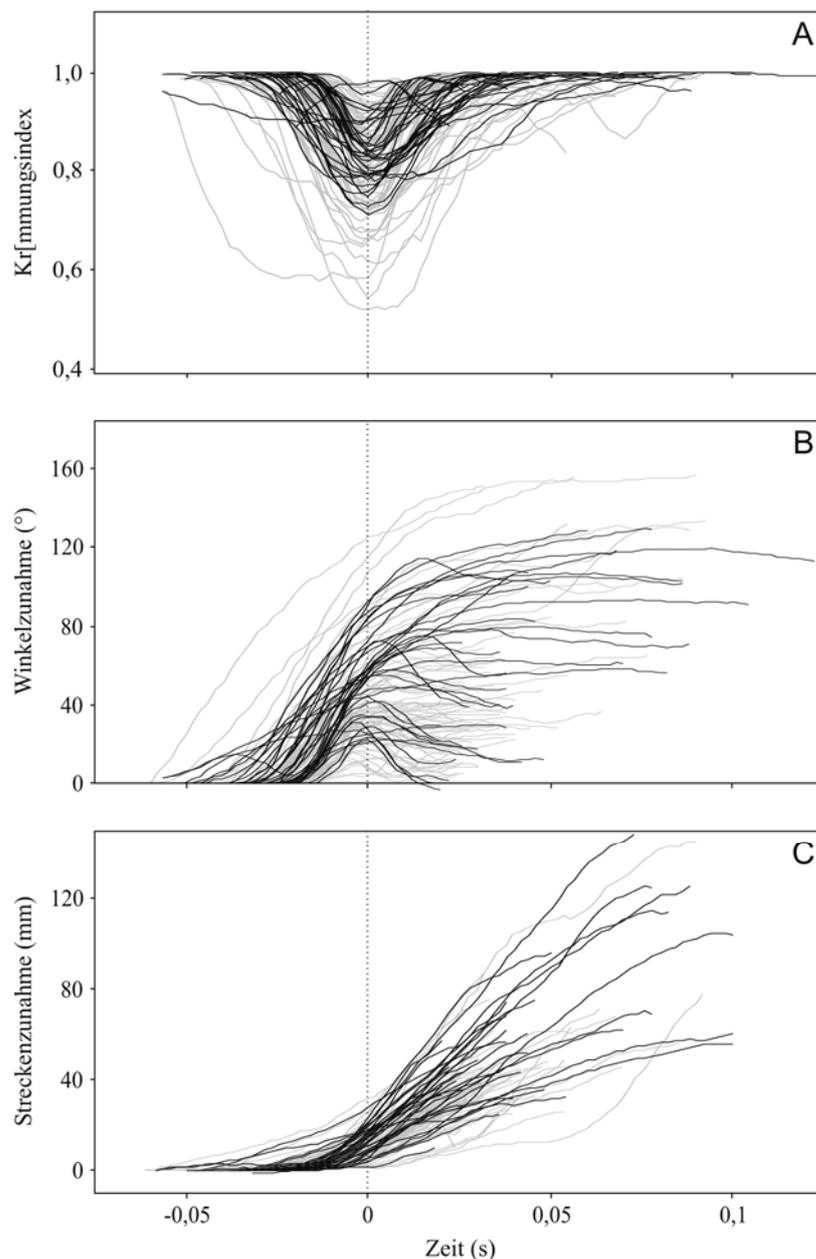


Abb. 5.11 Das Spektrum der kinematischen Variation bei den C-förmigen Starts der Fluchtreaktion von Schützenfischen. Eine große Anzahl von Reaktionen ($n = 34$, schwarze Linien) wurde bei der gleichen Fischgruppe detailliert analysiert, mit der auch die Versuche zu den prädiktiven Reaktionen durchgeführt wurden, indem ein digitales Hochgeschwindigkeitsvideoaufnahmesystem verwendet wurde ($500 \text{ Bilder s}^{-1}$). Die beachtliche Variabilitätsbreite der Fluchtstarts ist hier durch die Darstellung des zeitlichen Verlaufs des Krümmungsindex (CL) (**A**), die zeitliche Winkelzunahme (**B**) und die Streckenzunahme (s) über die Zeit (**C**) von allen Reaktionen illustriert. Der Beginn von Phase 2 ist für die bessere Vergleichbarkeit der Reaktionen auf $t = 0$ (gestrichelte, vertikale Linie) gesetzt worden. Die Parameter und deren Definition sind in den Abb. 5.4 beschrieben. Der zeitliche Verlauf der entsprechenden Parameter der prädiktiven Reaktionen (Abb. 5.7) ist zum Vergleich ebenfalls dargestellt (graue Linien).



Abb. 5.12 Der Vergleich eines prädiktiven Starts (**A**) mit einem C-förmigen Fluchtstart (**B**). Beide Startreaktionen weisen einen ähnlichen Drehwinkel auf und wurden mit $500 \text{ Bildern s}^{-1}$ aufgenommen. Hier wurde nur jedes zweite Bild dargestellt. Die Hintergrundfarbe entspricht den kinematischen Phasen des Starts: die Krümmungsphase zu Beginn der Reaktion (dunkelblau) und die darauf folgende Entkrümmungs- bzw. Beschleunigungsphase (hellblau). Eine weitere Analyse des prädiktiven Starts ist in Abb. 5.4 und Abb. 5.5 dargestellt. Die Startgeschwindigkeit lag bei $1,015 \text{ (A)}$ bzw. $0,595 \text{ m s}^{-1}$ (B). der Drehwinkel betrug $82,1^\circ$ (A) bzw. $99,7^\circ$ (B).

Eine interessante Zusammenstellung der Zeitvariablen erfüllt die Anforderungen einer MANOVA-Analyse und ermöglicht so einen etwas strengeren Test, ob die Zeitstruktur von den Fluchtreaktionen und den prädiktiven Starts identisch ist. Abb. 5.13 zeigt, wie diese Zeitvariablen, Zeitpunkt der maximalen Lineargeschwindigkeit, Linearbeschleunigung, Winkelgeschwindigkeit und Winkelbeschleunigung, zwischen Fluchtreaktionen und prädiktiven Starts verteilt sind. Der Überlappungsbereich der entsprechenden Verteilungen ist auffällig und die MANOVA, basierend auf den vier verschiedenen Zeitparametern, erkennt keinen signifikanten Unterschied zwischen Fluchtstarts und den prädiktiven Starts ($p = 0,3927$). Das bedeutet, dass die zwei Reaktionstypen in ihrer zeitlichen Struktur identisch sind.

Zusammengefasst kann man feststellen, dass die zwei Hypothesen klar falsifiziert werden können: Fluchtreaktionen der Schützenfische sind typische, schnelle, C-förmige Starts und sie sind nicht schneller als die prädiktiven Starts. Darüber hinaus sind Fluchtreaktionen und prädiktive Starts in ihrer zeitlichen Struktur identisch. Auch ihre kinematischen Parameter überlappen in großen Bereichen und ihre Kinematik scheint sehr ähnlich an die Drehungen, die der Fisch machen muss, und an die beabsichtigten Geschwindigkeiten angepasst zu sein.

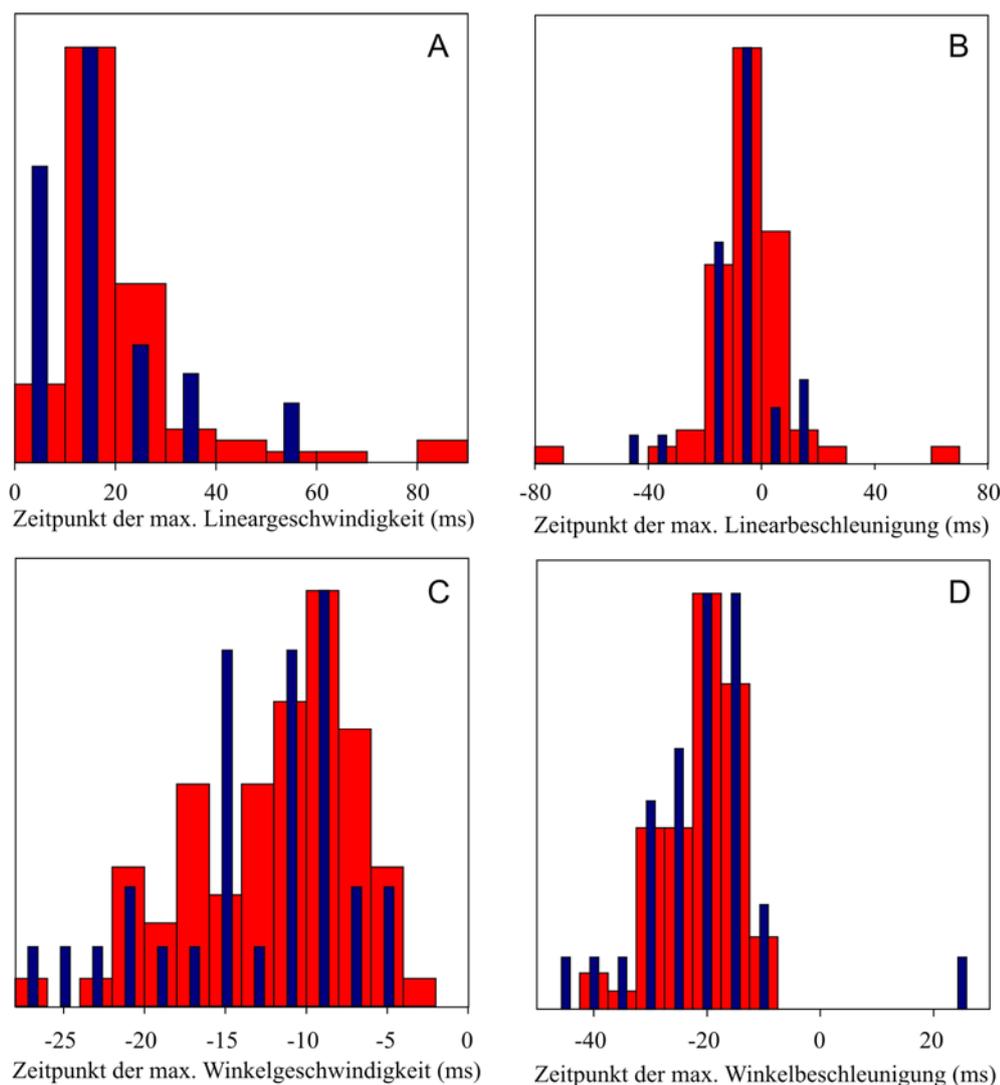


Abb. 5.13 Die Fluchtstarts und die prädiktiven Starts der Schützenfische folgen einem identischen Zeitmuster. Die Histogramme zeigen wie die Zeitpunkte der erreichten maximalen Geschwindigkeiten und Beschleunigungen bei den prädiktiven Starts (rot) bzw. den Fluchtreaktionen (blau) verteilt sind. Der Beginn von der kinematischen Phase 2 wurde für einen besseren Vergleich auf $t = 0$ gesetzt. Die Verteilung des Zeitpunktes der **(A)** maximalen Lineargeschwindigkeit, **(B)** der maximalen Linearbeschleunigung, **(C)** der maximalen Winkelgeschwindigkeit und **(D)** der maximalen Winkelbeschleunigung. Eine MANOVA konnte keinen signifikanten Unterschied zwischen den zeitlichen Parametern zwischen Fluchtreaktionen und prädiktiven Starts nachweisen ($p = 0,393$). Die entsprechenden Klassenintervalle liegen bei 10 ms (A, B), 2 ms (C) und 5 ms (D). Die Gesamtanzahl der entsprechenden Histogramme waren bei den prädiktiven Starts $n = 69$ (A), $n = 59$ (B), $n = 72$ (C) und $n = 68$ (D) und bei den Fluchtreaktionen $n = 33$ (A), $n = 30$ (B) und $n = 31$ (C, D). Alle Verteilungen wurden auf die relative Häufigkeit von 1 normiert.

5.4 Diskussion

Die in diesem Kapitel dargestellten Ergebnisse deuten darauf hin, dass der prädiktive Start der Schützenfische das Netzwerk benutzt, das Knochenfische sonst für schnelle ‚C-Typ‘-Fluchtstarts einsetzt. Dieses Ergebnis ist insofern überraschend, da der C-Start bei der Flucht bisher noch nicht bei präzise ausgerichteten und trotzdem schnellen Fangbewegungen über große Distanzen nachgewiesen wurde. Die Alternativhypothese, dass Schützenfische ihre prädiktiven Starts über ein anderes, neues Netzwerk steuern, das nicht für die Fluchtreaktionen benutzt wird, ist schwierig mit den vorliegenden Befunden zu widerlegen. Betrachtet man jedoch die hohen Kosten beim Anlegen und Aufrechterhalten von großen Zellen und Axonen, die in einem Netzwerk mit hohen Geschwindigkeitsanforderungen für die prädiktiven Starts notwendig wären, ist es eher unwahrscheinlich, dass Schützenfische ein zweites Netzwerk anlegen, das ausschließlich zur Steuerung der prädiktiven Starts zuständig ist. Dieses würde dann dem gleichen Zweck dienen, exakt dieselbe C-typische Kinematik, den gleichen Grad an Variabilität und die gleiche Beschleunigung zu erzwingen, wie das bereits vorhandene, für die Fluchtreaktion eingesetzte Netzwerk. Die hier dargestellten Ergebnisse deuten darauf hin, dass Schützenfische einen Weg gefunden haben, das retikulospinale Schnellstartprogramm der Fluchtreaktionen der Knochenfische in einer Weise zu modifizieren oder derart fein einzustellen, dass es den hohen Grad an Flexibilität und Präzision aufweist, der für die Steuerung der prädiktiven Starts der Schützenfische notwendig ist (Abb. 5.2), während die hohe Geschwindigkeit des Netzwerkes weiterhin aufrechterhalten werden kann.

Die Leistungscharakteristik von Fluchtreaktionen und prädiktiven Starts im Vergleich

Trotz der Feineinstellung in der Kinematik, die sowohl bei der Drehung als auch bei der Geschwindigkeit während der prädiktiven Reaktionen benötigt wird, gehören die C-Starts bei Schützenfischen zu den schnellsten bisher bekannten unter den Knochenfischen. Ihre Spitzenlineargeschwindigkeit kann mehr als $24 BL s^{-1}$ betragen und die maximale Linearbeschleunigung bis zu $120 m s^{-2}$ (Tabelle 5.1). Diese Leistungen sind nur mit dem Schnellstart des Hechtes, ein weiterer Beschleunigungsspezialist, vergleichbar. Hechte erzielten während Fluchtreaktionen bei direkten Beschleunigungsmessungen Spitzenbe-

schleunigungswerte von bis zu 120 m s^{-2} (Harper & Blake, 1991). Zum Vergleich zeigen Forellen Spitzenlinearbeschleunigungen von ungefähr 40 m s^{-2} (Webb, 1978b). Der C-Fluchtstart beim Hecht benötigt jedoch ungefähr doppelt so lang wie die C-Starts der Schützenfische. Die maximale, spezifische Lineargeschwindigkeit beim Hecht von $10,5 \text{ BL s}^{-1}$ (Harper & Blake, 1991) ist bereits vom Schützenfisch übertroffen. Zum Teil könnte die herausragende Leistung des Schützenfisches, wenn man ihn mit anderen Beschleunigungsspezialisten vergleicht, durch die höheren Temperaturen, die der Schützenfisch bevorzugt, hervorgerufen werden. Allerdings scheint dies als einziger Faktor eher unwahrscheinlich, da ein eher niedriger Q_{10} -Wert von nur 1,2 die Temperaturabhängigkeit z.B. für die maximale Geschwindigkeit bei Forellen (z.B. Johnson et al., 1996) beschreibt. Jedoch spielt auch die Größe eine Rolle, so können in der Regel kleinere Fische höhere Leistungen erbringen, so dass eine Vergleichbarkeit der Fische zusätzlich erschwert wird. Aber in jedem Fall kann folgende wichtige Aussage sicher gemacht werden: Die Schnellstarts der Schützenfische gehören zu den schnellsten C-typischen Starts der Knochenfische.

Die Winkelgeschwindigkeiten und Winkelbeschleunigungen der prädiktiven Starts sind ebenso beeindruckend. Diese ist vielleicht am ehesten mit der Leistung von Dipteren, wie z.B. *Drosophila*, zu vergleichen: Durch Körpersakkaden kann sich die Fliege um 90° in nur 50 ms drehen (z.B. Fry et al., 2003). Das bedeutet eine Drehgeschwindigkeit von $1800^\circ \text{ s}^{-1}$ oder eine Winkelbeschleunigung von bis zu $36.000^\circ \text{ s}^{-2}$. Im Vergleich hierzu dreht sich der Schützenfisch bei seinem Schnellstart mit dem vorderen Körperabschnitt mit einer Winkelgeschwindigkeit von bis zu $4.500 - 5.000^\circ \text{ s}^{-1}$ und übertrifft die beeindruckende Winkelbeschleunigung der Fliege um ein Vielfaches (siehe Tabelle 5.1). Winkelgeschwindigkeiten und Winkelbeschleunigungen sind leider nicht umfassend bei den Knochenfischen untersucht worden. Dennoch lassen die Ergebnisse darauf schließen, dass die Drehungen bei den prädiktiven Starts der Schützenfische zu den schnellsten bekannten unter den Knochenfischen gehören. Für die C-förmigen Fluchtreaktionen eines Beschleunigungsspezialisten, der Muskellunge (*Esox masquinongy*), berichtet Hale Winkelgeschwindigkeitswerte von ungefähr $2.500^\circ \text{ s}^{-1}$ und maximale Winkelbeschleunigungen von $200.000^\circ \text{ s}^{-2}$ (Abb. 5 in Hale, 2002). Für den Flösselhecht *Polypterus* wurde eine mittlere maximale Winkelgeschwindigkeit von $3.600^\circ \text{ s}^{-1}$ gefunden (Tytell & Lauder, 2002) und eine ähnliche maximale Winkelgeschwindigkeit wird auch für den Goldfisch berichtet (Eaton et al., 1982).

Ein interessanter Nebenaspekt der Schützenfisch-Schnellstarts ist, dass diese direkt unterhalb der Wasseroberfläche ausgeführt werden, wo die Fische nach Beute Ausschau halten. Man geht davon aus, dass Starts, die nahe an der Wasser-Luft-Grenze ausgeführt werden, höhere energetische Kosten mit sich bringen, da ein gewisser Anteil der Energie in die Produktion von Oberflächenwällen gesteckt werden muss (z.B. Hertel, 1966; Webb et al., 1991). In dem Fall, dass die ursprüngliche Abschätzung von Hertel korrekt ist, dass der Widerstand bei einem Start nahe der Wasseroberfläche bis zu 5mal höher ist, dann würde die Leistung des Schützenfisch-Starts noch überraschender sein. Dies könnte bedeuten, dass Schützenfische einen effizienten Weg gefunden haben, die Erzeugung der energiezehrenden Oberflächenwellen während der Starts zu reduzieren. Die Körperform der Schützenfische scheint für die Erzeugung kraftvoller Beschleunigungen sogar bei großem Widerstand optimal angepasst zu sein. Wie es bei Beschleunigungsspezialisten üblich ist, ist die maximale Körperausdehnung auch beim Schützenfisch sehr weit hinten angesiedelt (Webb, 1984). Auch die Rücken- und Bauchflossen sind nach der Phase 1 komplett aufgestellt. Dadurch kann der Wasseranteil, der nach hinten beschleunigt wird, maximiert werden.

Die Verwendung der C-Start-Steuerung für die Ausführung der prädiktiven Starts

In früheren Arbeiten wurden viele verschiedene Schnellstartmuster beschrieben, die anscheinend jeweils für eine besondere Funktion optimiert wurden (siehe Abb. 5.1). Die Fische wählen demnach ein angemessenes Bewegungsmuster, je nachdem wie gut die Genauigkeit, wie hoch die Beschleunigung oder wie groß der Winkelbereich sein soll. Die hierfür zugrunde liegende Ansicht, dass ein einziges Programm nicht alle Anforderungen erfüllen kann, wird zusätzlich durch die Bandbreite der festgelegten Muster unterstützt. Das ist auch sehr vernünftig, weil sicherlich ein Kompromiss gefunden werden muss zwischen der Ausführung von Spitzenbeschleunigungen, der Genauigkeit, einem großen Bereich bei den Output-Variablen (d.h. Winkel und Startgeschwindigkeit) sowie der benötigten Variabilität bei der Anpassung des Motorprogramms an die aktuelle sensorische Information. Entsprechend dieser Ansicht kann die gegenwärtige Einteilung der Schnellstarts (Abb. 5.1) (Domenici & Blake, 1997; Schriever & Hale, 2004) folgendermaßen verstanden werden: (1) Der S-Start weist zwar eine hohe Geschwindigkeit und Genauigkeit auf, aber nur einen limitierten Winkelbereich. Deshalb ist er bisher als einziger für die Jagd geeigneter

Schnellstart angesehen worden. (2) C-Starts besitzen dagegen eine hohe Geschwindigkeit und einen großen Winkelbereich, aber sie sind in ihrer Präzision eingeschränkt. Bisher wurde von keinem Fisch berichtet, der einen C-förmigen Schnellstart für seine Jagd nutzte. Das wiederum scheint mit der offenbar großen Streuung um eine mittlere Fluchrichtung, die bei einer festgelegten Reizposition gewählt wird, zu passen. (3) Am eindrucksvollsten ist jedoch, dass Fische, die einen schnellen C-Start ausführen, sich einer langsameren Form bedienen, wenn eine große Genauigkeit erfordert wird. An dieser langsameren Form sind vermutlich mehr Neurone des retikulospinalen Netzwerks beteiligt (Domenici & Batty, 1997; Domenici & Blake, 1997). Dieser so genannte langsame C-förmige Start verbindet die Möglichkeit große Winkelbereiche mit hoher Präzision abzudecken. Jedoch erlaubt er nur langsame Geschwindigkeiten.

Die spezielle Situation, mit der der Schützenfisch während der Jagd konfrontiert ist, ist nicht einfach durch eins dieser drei bekannten Muster zu erfüllen. Der große Winkelbereich der von der Reaktion gefordert wird, scheint das präzise S-förmige Startmuster auszuschließen und, kombiniert mit der benötigten Präzision, würde nur ein langsames C-förmiges Startmuster infrage kommen. Allerdings muss der prädiktive Start beim Schützenfisch schnell sein, da (1) der Wettbewerb mit anderen Schwarmmitgliedern, (2) das Risiko, dass das Beuteinsekt entkommen kann, und (3) der große Druck von anderen an der Wasseroberfläche jagenden Fischen, dessen mechanosensorisches System sofort alarmiert ist (z.B. Bleckmann, 1993), wenn die Beute auf die Wasseroberfläche fällt, hoch ist. Tatsächlich werden juvenile, an der Oberfläche jagende Fische der Gattung *Belonidae* (Hornhechte) gewöhnlich zusammen mit Schützenfischen in zahlreichen Biotopen in Thailand in einer so großen Zahl gefunden, so dass sie die Zahl der Schützenfische weit übertreffen (S. Schuster, unpublished). Schützenfische hätten deshalb kaum eine Chance, ein abgeschossenes Beuteinsekt zu fangen, wenn sie nicht schon auf dem Weg zum Auftreffpunkt wären, bevor die Hornhechte alarmiert sind.

Anpassungen des Bewegungsmusters an die Ausgangsvariablen der Flugbewegung der abgeschossenen Beute

Die Einführung der digitalen Hochgeschwindigkeitsvideotechnik ermöglichte, eine Vielzahl von Schnellstarts detailliert auszuwerten und frühere Ansichten (z.B. Webb, 1976; Eaton et al., 1977), dass Schnellstarts teilweise stereotypisch sind, zu verwerfen. Die hier dargestellten Ergebnisse, zusammen mit denen von anderen (z.B. Tytell & Lauder, 2002), zeigen deutlich, wie stark sich C-förmige Schnellstarts in beiden kinematischen Phasen unterscheiden können. Der definierte neuroethologische Kontext der prädiktiven Starts bei Schützenfischen (siehe Abb. 5.2) könnte bei der Demonstration helfen, dass diese Variabilität nicht einfach nur „Rauschen“ innerhalb des Bewegungssystem ist, sondern eher eine Anpassung, durch die der Fisch seine Kinematik des Schnellstarts an eine entsprechende Aufgabe anpassen kann, d.h. spezifische Anfangsgeschwindigkeiten und Drehwinkel wählen kann. Die Ergebnisse können zu dem Verständnis führen, dass die Beschreibung eines „mittleren“ Schnellstarts nur von geringem Nutzen ist, wenn der vom Fisch „gewünschte“ Bewegungsoutput, also der Drehwinkel und die Startgeschwindigkeit, nicht bekannt ist.

Ein interessantes Detail der prädiktiven Starts der Schützenfische ist, dass der Drehwinkel nicht mit der Startgeschwindigkeit gekoppelt ist. Wie kann das in einem C-förmigen Start realisiert werden? Das Problem hierbei ist, dass eine starke Krümmung für einen großen Drehwinkel notwendig ist. Löst sich der Fisch jedoch aus dieser Krümmung wieder, sollten sich auch hohen Startgeschwindigkeiten ergeben. Wie können diese beiden Variablen entkoppelt werden? Um dies zu bewerkstelligen scheint der Schützenfisch offensichtlich die Geschwindigkeit bei einem feststehenden Grad an Krümmung, die er wieder lösen muss, zu modulieren. Niedrigere Startgeschwindigkeiten bei einem gegebenen Krümmungszustand können durch eine geringere Entkrümmungsrate erreicht werden.

Konsequenzen für die retikulospinale Steuerung

Die dargestellten Ergebnisse, dass die prädiktiven Starts schnelle C-Starts sind, bedeuten, dass das unterliegende kleine Netzwerk aus identifizierten, paarweise angelegten retikulospinalen Neuronen im Prinzip geeignet ist, die benötigten eher komplexen Hochgeschwindigkeitsprozesse der prädiktiven Reaktionen zu steuern. Zurzeit ist es allerdings

noch eine offene Frage, welche spezifische neuronale Verrechnung an der erforderlichen Präzision und Einstellung mitwirkt. Auch wie die Input-Struktur oder die Rekrutierung der verschiedenen Teile des Systems über die offensichtlich unterschiedliche Richtungsabhängigkeit der Fluchtreaktionen und der prädiktiven Starts entscheiden würden, ist bisher noch unbekannt. Es ist allerdings nicht überraschend, dass das Netzwerk ein enormes Verrechnungspotential beherbergt, das für solche Aufgaben eingesetzt werden kann. Aus diesen scheinen drei Möglichkeiten lohnenswert zu erwähnen: (1) Die dendritische Integration: Die großen dendritischen Integrationsfelder der Mauthnerzellen und deren seriellen Homologien sind für die Integration einer Vielzahl von Inputs geeignet. Darüber hinaus erhält jede Zelle Signale sowohl über chemische als auch elektrische Synapsen, was die Reichhaltigkeit der möglichen Verrechnungen noch steigert. (2) Dezentralisierte Verrechnung: Während die Erregungen der Mauthnerzellen normalerweise anscheinend die C-förmigen Starts in lebenden Fischen auslösen, ist schon lange bekannt, dass die Starts auch ohne diese Mauthnerzellen ausgelöst werden können. Das deutet auf eine dezentralisierte Verrechnung hin, die auch andere Zellen einbeziehen kann und in der fehlende Zellen teilweise durch vorhandene Zellen ersetzt werden können. Die erste Untersuchung, die das suggeriert, war von Kimmel et al. (1980). Diese Untersuchung, bei der embryonale Zebrafische mit Entwicklungsfehlern verwendet wurden, zeigte, dass Zebrafische ohne Mauthnerzellen in der Lage sind, Schnellstarts ohne Verringerung der Dauer aber mit einer leichten Reduktion in der Leistung durchzuführen. Bei Goldfischen fanden Eaton et al. (1982) nach Zerstörung der Mauthner-Zellen Schnellstarts von vergleichbarer Leistung, aber zunehmender Dauer. Vielleicht sind die Ergebnisse der *in vivo* Laserablation in Zebrafischlarven am aussagekräftigsten (Liu & Fetcho, 1999). Diese Untersuchung zeigt einen signifikanten Anstieg in der Reaktionszeit und einen starken Abfall in der Leistung, nur wenn die Mauthner-Zellen zusammen mit den zwei größten, teilweise verbunden (Mauthner ähnlichen) Hinterhirnzellen (MiD2cm und MiD3cm) abgetötet werden (Liu & Fetcho, 1999; siehe auch Fetcho & Higashijima, 2004). Es ist deshalb klar, dass diese Zellen des retikulospinalen Netzwerks zusammenarbeiten, dass jedoch diese drei Paare eine Schlüsselrolle bei der Initiation der schnellsten Starts einnehmen. (3) Anpassungen in nachgeschalteten Systemen: Ein dritter Aspekt, der vielleicht von Relevanz sein könnte, ist die Feineinstellung, die vielleicht auf dem Level der Motoneurone nachträglich ausgeführt wird. Sogar nachdem die dendritische Integration der sensorischen Inputs und die dezentrale Verrechnung im Netzwerk zu einer Ausführung des Schnellstartbefehls geführt haben, ist immer

noch genügend Platz für eine komplexe Anpassung. Eine interessante Möglichkeit, nahe gelegt durch die Ergebnisse einer früheren Untersuchung (Aljure et al., 1980), ist, dass andere synaptische Inputs an die Motorneurone ihren Zustand bereits vorher einstellen könnten, um präzise Kontrolle über Winkel und Geschwindigkeit zu erzielen.

6. Schützenfische passen ihre prädiktiven Starts an Hindernisse an

6.1 Einleitung

Hindernisvermeidung ist ein wichtiger Bestandteil für zielorientierte Bewegungsabläufe im Verhaltensspektrum von biologischen Systemen. Sie ist aber auch in der Roboterentwicklung von großer Bedeutung. Hierbei spielen vorwiegend rechen- und zeitintensive ‚closedloop‘-Reaktionen eine wichtige Rolle. Da die Verrechnung der Information über die Position der Hindernisse mit der Wegplanung zum Ziel bei solchen ‚closedloop‘-Reaktionen im Allgemeinen sehr zeitintensiv ist, muss die Geschwindigkeit oftmals in hindernisreicher Umgebung reduziert werden.

Wenn jedoch eine Aufgabe nur innerhalb eines sehr kurzen Zeitintervalls gelöst werden kann, sollte sich in einer hindernisreichen Umgebung ein System entwickeln, das effizient die Hindernisse bei der Kurswahl berücksichtigen kann. Ein schönes Beispiel für ein solches Modell könnten die Schützenfische darstellen. Sie leben in den Ufergebieten der Mangroven, die durch ihre Vegetation sehr hindernisreich sind. Schützenfische zeigen eine einzigartige Jagdtechnik, bei der sie Beuteinsekten aus der Luft mit einem gezielten Wasserstrahl abschießen. Dabei müssen sie sehr schnell und präzise reagieren, um als erstes, noch vor ihren Schwarmgenossen und anderen Oberflächenfischen, die abgeschossene Beute am Auftreffpunkt zu erreichen. Dadurch sind sowohl Zeit als auch Geschwindigkeit die limitierenden Faktoren bei der Jagd. Zudem jagen Schützenfische in der Regel im Schwarm, wodurch Schwarmmitglieder nicht nur Konkurrenten sind, die die hohe Geschwindigkeit mit bedingen, sondern sogar zusätzliche Hindernisse darstellen können.

Wie frühere Arbeiten (siehe z.B. Rossel et al., 2002; Schuster et al., 2004; Wöhl & Schuster, 2006, 2007) sowie Kapitel 4 und 5 bereits gezeigt haben, führen Schützenfische während ihres Jagdverhaltens in hindernisfreier Umgebung prädiktive ‚openloop‘-Reaktionen aus, um den späteren Auftreffpunkt der Beute zu erreichen, wodurch sie sehr schnell reagieren können. Dafür müssen sie aus der Fallbewegung der Beute die Anfangsvariablen der Flugbahn (horizontale Geschwindigkeit, Höhe und Richtung) bestimmen, um die Lage des späteren Auftreffpunktes genau einschätzen zu können. Nach dieser Reaktionszeit dreht sich der Schützenfisch schließlich während eines Schnellstarts in Richtung

des späteren Auftreffpunktes und schwimmt mit einer an die Entfernung angepassten Geschwindigkeit los.

Blockiert nun ein Hindernis den direkten Weg des Fisches zum späteren Auftreffpunkt, kann die Art und Weise, wie und wann der Fisch auf das Hindernis reagiert, Aufschluss über den Zeitpunkt der Wahrnehmung und die mit der Verarbeitung der Hinderniskonstellation verbundenen neuronalen Fähigkeiten der Schützenfische geben. Denn der Fisch kann die Flugbahn des getroffenen Insekts vor dem Abschuss nicht vorhersagen und somit kann auch eine mögliche Behinderung durch ein Hindernis erst nach der Bestimmung der Flugrichtung und der Einschätzung des späteren Auftreffpunktes wahrgenommen werden.

Dieses Kapitel soll nun zeigen, dass hohe Geschwindigkeit und Präzision mit einer komplexen, hindernisreichen Umgebung im Einklang stehen können. Am Beispiel des Schützenfisches, der in einer hindernisfreien Umgebung mit einer prädiktiven ‚openloop‘-Reaktion auf eine abgeschossene Beute innerhalb von einem Sekundenbruchteil reagiert, soll gezeigt werden, wie sich ein sehr schnelles und zugleich sehr präzises Bewegungssystem auf Hindernisse einstellen und diesen ohne Zeitverlust oder Geschwindigkeitseinbußen begegnen kann. Diese Fähigkeit erfordert ein schnelles und leistungsstarkes neuronales Netzwerk.

6.2 Material und Methoden

Die Fische im Versuch

Eine Gruppe von 4 - 6 Schützenfischen (*Toxotes jaculatrix*, Pallas 1767) wurde für diese Versuche in einem großen Aquarium gehalten (160 x 60 x 60, Länge x Breite x Höhe in cm), das bis zu einer Höhe von 30 cm mit Brackwasser gefüllt war (Temperatur: 28 ± 1 °C, Mittelwert \pm SD; Leitfähigkeit: 3,8 - 4,0 mS cm⁻¹). Dieser Schwarm wurde bereits 2 Jahre vor diesen Versuchen gegründet und alle Mitglieder waren in der Lage, Fliegen und andere Ziele gezielt von großen Höhen abzuschießen. Nach Abschuss konkurrierten alle Schwarmmitglieder um die getroffene Beute. Die Gesamtkörperlänge der Fische, gemessen von der Spitze des Fischmauls bis Ende der Schwanzflosse, betrug zum Zeitpunkt der Versuche $10,3 \pm 1,2$ cm (Mittelwert \pm SD; $n = 6$). Die Körperbreite, gemessen im Bereich der Augen, lag bei 18 ± 2 mm (Mittelwert \pm SD; $n = 6$), der breitesten Stelle des Körpers.

Die Hindernisse

Die in den Versuchen eingesetzten Hindernisse bestehen aus weißem Hartplastik und sind aus einem Fuß und einer Platte zusammengesetzt. Die Maße der Platte betragen 80 x 5 x 300 mm (Länge x Breite x Höhe). Für den Einsatz der Hindernisse im Versuch wurden die Hindernisse mit braunem Nylon überzogen, um für die Fische einen besseren Kontrast zur Umgebung herzustellen und so das Verletzungsrisiko bei Kollisionen zu minimieren. Die so präparierten Hindernisse wurden schließlich auf den Boden des Aquariums gestellt. Dabei ragte das obere Ende der Hindernisse leicht (ca. 1 - 2 cm) aus der Wasseroberfläche heraus. Fünf bis sieben dieser Hindernisse wurden eine Stunde vor Versuchsbeginn in das Aquarium innerhalb des Aufnahmebereichs in einer zufälligen Anordnung aufgestellt, wie dies auch in Abb. 6.5 dargestellt ist. Während dieser Zeit hatten die Fische Gelegenheit sich an die neue Umgebung zu gewöhnen. Nach dieser Eingewöhnungsphase begannen die Versuche wie sie bereits in Kapitel 5 (siehe auch Wöhl & Schuster 2007) beschrieben sind, indem den Fischen an einer Glasplatte 30 cm oberhalb der Wasseroberfläche eine tote Fliege (*Lucilia spec.*) präsentiert wurde. Nachdem ein Schwarmmitglied die Fliege mit einem gezielten Wasserstrahl abgeschossen hat, fällt das

Target in einer ballistischen Kurve mit nahezu konstanter horizontaler Geschwindigkeit auf die Wasseroberfläche. Währenddessen hat der Schützenfisch nur wenig Zeit den zukünftigen Auftreffpunkt der Fliege anhand der Anfangsvariablen der Flugbahn (Flugrichtung der Fliege, Höhe und horizontale Geschwindigkeit) zu bestimmen (Rossel et al., 2002). Nach dieser Orientierungsphase, die meist weniger als 100 ms andauert, schwimmt der Fisch nach einer anfänglichen Drehung zum Auftreffpunkt und konkurriert mit anderen Schwarmmitgliedern um die Beute. In diesen Versuchen muss der Fisch jedoch durch die integrierten Hindernisse zusätzlich zur Anfangsbewegung der Beute noch Informationen zur relativen Lage und Entfernung der Hindernisobjekte erfassen und, falls nötig, berücksichtigen (Abb. 6.1). Die Reaktionsmöglichkeiten, die ein Fisch in einer solchen Situation hat, sind in Abb. 6.1 dargestellt.

Auswertung

Während der Versuche wurden die Reaktionen der Fische mit einer Hochgeschwindigkeitskamera (NAC HotShot 1280, Verschlusszeit 1/500 s, Objektiv: Nikkor 35 mm 1:1,4), die sich oberhalb des Aquariums befand, mit einer Frequenz von 500 Bildern s^{-1} aufgezeichnet. Der Aufnahmebereich betrug 40 cm x 50 cm (1024 x 1280 Pixel), in dem die Fische auf die herabfallende Fliege reagieren konnten. Der Aquarienboden wurde durch einen Halogenstrahler (500 W) diffus beleuchtet, um den Kontrast der Fische zur Umgebung bei den Aufnahmen zu verbessern. Die Schwimmwege der reagierenden Fische, wie sie anhand eines Beispiels in Abb. 6.5 dargestellt sind, wurden durch Digitalisierung der Koordinaten vom vorderen Ende des Fischmauls und einem weiteren Punkt am Ende des steifen vorderen Körperteils erstellt. Hierfür wurde Objekt Image 2.12 (von Norbert Vischer, University of Amsterdam, basierend auf NIH Image 1.63) verwendet. Diese manuell erstellten Linien über den vorderen Bereich des Fischkörpers beinhalteten in der Regel auch den Körperschwerpunkt (*CM*, im gestreckten Zustand), der direkt hinter dem vorderen, steifen Körperbereich des Schützenfisches liegt ($47 \% \pm 1 \%$, Mittelwert \pm SD) (Wöhl und Schuster 2007, siehe auch Kapitel 5). Anschließend wurden verschiedene Parameter wie Winkel und Strecken anhand dieser Koordinaten mit Hilfe einfacher geometrischer und trigonometrischer Formeln berechnet.

Für diese Versuche wurden die Positionen aller im Aufnahmebereich befindlichen Fische erfasst, unabhängig ob sie auf die abgeschossene Fliege reagierten oder nicht. Anschließend wurde zwischen reagierenden und nicht reagierenden und zwischen Fischen, die durch ein Hindernis blockiert waren, und unbehinderten Fischen unterschieden. Eine weitere Differenzierung wurde zwischen Reaktionen, bei denen der Fisch einem Hindernis auswich, und Reaktionen ohne jegliche Ausweichstrategie, vorgenommen.

Die Reaktionen der Schützenfische mussten außerdem folgende Kriterien erfüllen, um in die weitere Auswertung einbezogen zu werden: (1) Das Verhalten des Fisches musste eindeutig zu einer Kategorie zuordenbar sein, d.h. Fische wurden als nicht reagierend eingestuft, wenn die Bewegung nicht aufgrund der Flugbewegung von der abgeschossenen Fliege ausgelöst wurde, und als eindeutige Reaktion, wenn eine Geschwindigkeitsänderung und eine mögliche Richtungsänderung durch einen eindeutigen Schnellstart, wie er in Kapitel 5 und in Wöhl & Schuster (2007) beschrieben ist, hervorgerufen wurde. (2) Während der Dauer des Schnellstarts und weiteren 20 ms durfte die Fliege noch nicht auf der Wasseroberfläche auftreffen. So konnte gewährleistet werden, dass die reagierenden Fische ausschließlich visuelle Information bei der Einstellung des Drehwinkels zu Beginn der Reaktion und bei der Wahl der Startgeschwindigkeit nutzten und keinerlei mechanosensorischen Input durch das Auftreffen der Fliege während der Anfangsphase der Reaktion erhielten. (3) Sowohl die Position der reagierenden Fische als auch die Hindernisse und der Auftreffpunkt mussten in dem Aufnahmebereich liegen und eindeutig erkennbar sein, d.h. diese aufgezählten Bezugspunkte durften weder durch irgendetwas gestört noch verdeckt werden.

Anhand dieser Auswahlkriterien konnten 269 Reaktionen in die weitere Auswertung einbezogen werden, wobei davon 107 Reaktionen nicht durch ein Hindernis behindert waren und 104 Reaktionen durch ein Hindernis im direkten Weg zum Auftreffpunkt blockiert waren (63 davon mit und 41 ohne Ausweichen). In 58 Fällen zeigten die Fische keine Reaktion (in 34 wäre ein Hindernis im Weg gewesen, in 24 Fällen war dieser Weg nicht versperrt).

Reagierende Schwarmmitglieder befanden sich vor dem Beginn ihrer Reaktion in der Regel bewegungslos direkt unterhalb der Wasseroberfläche und hielten nach Beute Ausschau. Der Beginn der Reaktion war somit einfach zu erkennen und wurde dem Bild der Aufnahme zugeordnet, bei dem die erste Bewegung sichtbar war. Die gesamte

Schwimmbahn der reagierenden Fische wurde ausgewertet bis die Fliege auf der Wasseroberfläche auftraf und ein Schwarmmitglied den Auftreffpunkt erreichte. Das Ende der Startphase und der Drehwinkel, den der Fisch während des Starts einstellte, wurden auf die gleiche Weise gemessen, wie es in Kapitel 5 und in Wöhl und Schuster 2007 beschrieben ist. Die Startgeschwindigkeit während der ersten 20 ms wurde anhand der Nettostrecke, die der Fisch während der ersten 20 ms zurücklegte, berechnet (siehe Kapitel 5, Wöhl & Schuster 2007).

Um den Punkt, auf den Schützenfische nach ihrer Drehung zielen, zu quantifizieren, wurde eine Fehlerstrecke eingeführt, die bereits in ähnlicher Form bei Rossel et al. (2002) beschrieben wurde: Ist ein Schützenfisch durch ein Hindernis im direkten Weg zum Auftreffpunkt der Fliege behindert, wurde eine Fehlerstrecke zum Auftreffpunkt (e_P) und zur Hinderniskante (e_C) berechnet. Da ein Hindernis zwei Kanten besitzt, wurde diejenige gewählt, die näher an der Peilrichtung des Fisches nach dem Schnellstart lag (vgl. Abb. 6.2 A). Der Fehler setzt sich aus dem Sinus des eingeschlossenen Winkels (α_P ; α_C) zwischen Fischposition nach dem Start und dem jeweiligen Bezugspunkt (Auftreffpunkt, Hinderniskante) sowie der Entfernung (d_P ; d_C) zu diesem Punkt zusammen. Dies ist auch in Abb. 6.2 A dargestellt.

Zwei der in Abb. 6.1 dargestellten Hypothesen sollten anhand von der Fehlerberechnung überprüft werden: (1) Der Fisch berücksichtigt das Hindernis während des Starts nicht und dreht sich wie unbehinderte Fische zum Auftreffpunkt. Erst wenn er während des Schwimmens weitere Informationen über die Lage der Hindernisse erhält, korrigiert er seine Schwimmkurve, um das Hindernis zu umschwimmen. Oder (2) berücksichtigen Schützenfische die Hindernisse bereits während der Startphase und drehen sich nicht zum Auftreffpunkt, sondern zu einem der beiden Eckpunkte des Hindernisses? Dadurch könnte der Fisch den direkten Weg um das Hindernis einschlagen und so die zu schwimmende Strecke minimieren.

Um zwischen beiden Hypothesen zu unterscheiden, wurde eine Definition des Vorzeichens vorgenommen: Fehler e_C und e_P waren beide positiv, wenn der Fisch am Ende des Starts auf einen Punkt neben dem Hindernis zielte, und beide negativ, wenn die Peilungsrichtung das Hindernis schnitt. Bei Hypothese 2, bei der der Fisch bereits während des Starts die Information des Hindernisses berücksichtigt, sollte dann der Fehler e_C positiv und sehr klein sein ($0 < e_C < e_P$) andernfalls (1) sollten e_C und e_P negative Werte besitzen

($e_C, e_P < 0$). Falls beide Hypothesen nicht zutreffen sollten und der Fisch nach dem Start weder auf den Auftreffpunkt noch auf die Hinderniskante zielt, würde sich dies auch bemerkbar machen, indem weder e_C noch e_P minimiert ist. Bei der Berechnung des Fehlers wurde zwischen Reaktionen, bei denen der Fisch im weiteren Schwimmverlauf dem Hindernis ausweicht, und Reaktionen, bei denen der Fisch seinen Schwimmverlauf am Hindernis abbricht und somit diesem nicht ausweicht, unterschieden.

Zum Vergleich wurden für die unbehinderten Reaktionen der Fehler E_P berechnet, der sich in seiner Definition an den Fehler e_P anlehnt, dessen Vorzeichen sich jedoch anders definiert: Die Werte wurden als positiv betrachtet, wenn der Zielpunkt rechts vom Auftreffpunkt aus der Sicht des Fisches lag, andernfalls negativ. Um die prädiktive Präzision der Reaktionen zu bestimmen wurden die Fehler e_P und e_C der durch ein Hindernis behinderten Fische mit dem Betrag von $|E_P|$ bzw. $-|E_P|$ verglichen.

6.3 Ergebnisse

Um die Beute in einer hindernisreichen Umgebung erfolgreich zu fangen, muss der Schützenfisch nicht nur den späteren Auftreffpunkt zu Beginn seiner Reaktion anhand der Anfangsvariablen der Flugbahn des abgeschossenen Insekts bestimmen, sondern auch möglichen Hindernissen ausweichen. Da der Fisch aber vor dem Abschuss weder die Flugrichtung noch die Entfernung zum späteren Auftreffpunkt kennt, kann er erst nach Erfassung der Anfangsbewegung der Beute und Vorhersage ihres Auftreffpunktes eine mögliche Behinderung durch ein Hindernis feststellen und darauf reagieren. Welche Möglichkeiten der Fisch hat, auf eine Behinderung zu reagieren, ist in Abb. 6.1 dargestellt. (1) Der Fisch könnte wie bei den bisherigen Untersuchungen in einer hindernisfreien Umgebung mit einer ‚openloop‘-Reaktion starten, die ausschließlich auf die Beutebewegung ausgelegt ist, sodass er am Ende des Schnellstarts direkt auf den späteren Auftreffpunkt zielt. Um dem Hindernis dennoch auszuweichen, muss der Fisch dann später während des Schwimmverlaufes Informationen zur Lage des Hindernisses berücksichtigen und seine Schwimmbahn anpassen. (2) Alternativ wäre denkbar, dass der Fisch die Information, die vom Hindernis ausgeht, mit der Information der Beutebewegung kombiniert und einen modifizierten ‚openloop‘-Start durchführt, der am Ende der Startreaktion nicht auf den späteren Auftreffpunkt, sondern auf die Hinderniskante peilt und den Fisch dadurch bereits zu Beginn der Reaktion effektiv um das Hindernis leitet. (3) Oder aber der Fisch gibt seine ‚openloop‘-Reaktion ganz auf und reagiert anders als gewohnt, z.B. indem er bei einer Behinderung durch ein stationäres Objekt gar nicht reagiert, oder die gesamte Information erst während des Schwimmverlaufs wie bei einer ‚closedloop‘-Reaktion sammelt und berücksichtigt, nachdem er einfach z.B. in Richtung seiner aktuellen Orientierung gestartet ist.

In den folgenden Abschnitten wird gezeigt, dass Schützenfische in der Lage sind, die Information eines im direkten Weg zum Auftreffpunkt stehenden Hindernisses schnell und ohne zusätzlichen Zeitverlust wahrzunehmen und diese Information bereits während der Schnellstarts so umzusetzen, dass der Fisch von Anfang an effizient am Hindernis vorbei geleitet wird.

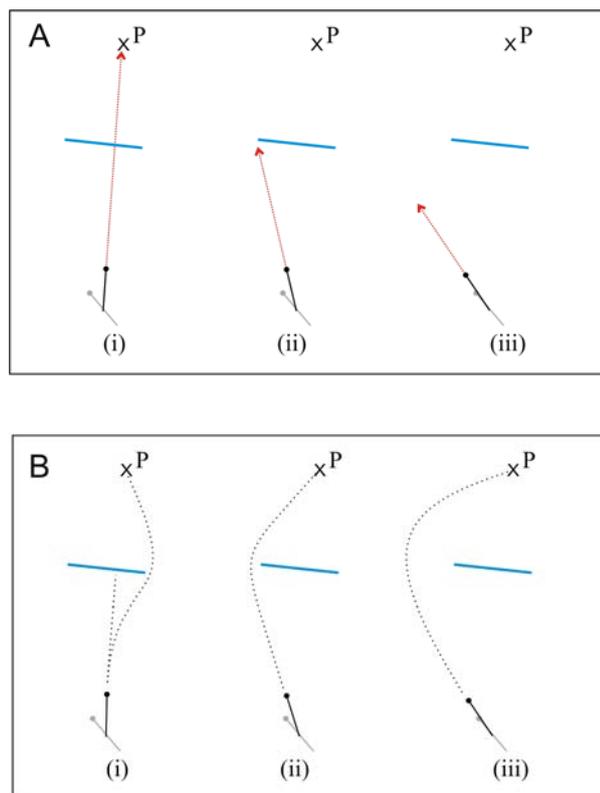


Abb. 6.1 Die verschiedenen Möglichkeiten wie Hindernisse die prädictiven Starts der Schützenfische beeinflussen könnten. Nach den prädictiven Starts schwimmen Schützenfische in der Regel direkt auf den späteren Auftreffpunkt der abgeschossenen Fliege mit einer Geschwindigkeit, die an die zurückzulegende Strecke angepasst ist. Der Auftreffpunkt kann irgendwo innerhalb eines großen Bereichs liegen. Um diesen zu bestimmen, muss der Schützenfisch sehr schnell die Anfangsvariablen der Flugbahn des getroffenen Insekts einschätzen. **(A)** Drei Möglichkeiten, wie ein Hindernis (blaue Linie), das den direkten Weg zu dem vom Fisch bestimmten Auftreffpunkt P versperrt, kann den Start des Fisches (graue Linie: Orientierung vor dem Start, schwarze Linie: Orientierung nach dem Start; der Kreis stellt den Kopf des Fisches dar, der rote Pfeil deutet die Peilrichtung am Ende des Starts an) die Anfangsrichtung des prädictiven Starts beeinflussen könnte: (i) wenn der prädictive Start ausschließlich auf der Information der Beutebewegung basiert, sollte der Fisch direkt auf den Auftreffpunkt zusteuern und das Hindernis erst später während des tatsächlichen Schwimmverlaufs berücksichtigen (Hypothese 1). (ii) Der Start könnte durch die mit dem Hindernis verbundene Information modifiziert werden, so dass der Fisch dem Hindernis, das den direkten Kurs auf den späteren Auftreffpunkt versperrt, effizient ausweichen kann (Hypothese 2). (iii) Die Anwesenheit der Hindernisse könnte auch dazu führen, dass der Fisch seinen ‚openloop‘-Start ganz aufgibt und die gesamte Information erst während des tatsächlichen Schwimmverlaufs anwendet. In diesem Fall wäre die Startrichtung weder durch den späteren Auftreffpunkt noch durch die Kanten des Hindernisses festgelegt (Hypothese 3). **(B)** Der diesen drei hypothetischen Starts nachfolgende Schwimmverlauf (gepunktete schwarze Linien). Die gewählten Beispiele sollen zeigen, wie die jeweiligen hypothetischen Startreaktionen am Hindernis vorbeiführen könnten.

Schützenfische antworten trotz zahlreicher Hindernisse mit prädiktiven Starts

Insgesamt konnten 138 Reaktionen ausgewertet werden, bei denen ein Hindernis den direkten Weg zum Auftreffpunkt verspernte. Dabei wichen in 63 Fällen die Fische dem Hindernis aus und schwammen anschließend auf den späteren Auftreffpunkt der abgeschossenen Fliege zu. Bei 41 Reaktionen wich der Fisch dem Hindernis nicht aus und brach am Hindernis seine Schwimmbahn ab. In nur 34 Fällen, also in 25 %, erfolgte gar kein prädiktiver Start. Es ist interessant, dies mit den erfassten Reaktionen zu vergleichen ($n = 131$), bei denen es zwar Hindernisse im Becken gab, der Fisch in den betreffenden Fällen aber unbehindert auf den Auftreffpunkt zu schwimmen konnte. In diesem Fall trat in 107 Fällen ein normaler prädiktiver Start auf, der direkt auf den Auftreffpunkt peilte (siehe Kapitel 4 und 5). In 24 Fällen gab es keine Reaktion. Der Anteil an Fällen unter denen die Beutebewegung keinen prädiktiven Start auslöste ist mit 18 % bei den unbehinderten Reaktionen nicht signifikant unterschiedlich von dem Anteil in Situationen bei denen ein Hindernis berücksichtigt werden musste ($p > 0,05$; Chi^2 -Test). D.h. der Anteil, bei denen der Fisch nicht mit einem prädiktiven Start auf die abgeschossene Beute reagiert, steigt bei einer Beeinträchtigung durch ein stationäres Hindernis nicht an.

Die Peilrichtung nach dem Schnellstart

Obwohl Schützenfische auch in einer hindernisreichen Umgebung mit einer prädiktiven Reaktion auf die abgeschossene Beute reagieren, ist noch nicht geklärt, wann der Fisch die Hindernisinformation berücksichtigt. Die Anfangspeilung der Fische nach Abschluss des Schnellstarts sollte hierüber Aufschluss geben und den Zeitraum hierfür eingengen. Wie in Abb. 6.2 dargestellt ist, wurde der Fehler e_P und e_C für alle Reaktionen, bei denen der Fisch durch ein Hindernis im direkten Weg zum späteren Auftreffpunkt blockiert war, berechnet. Diese Fehler spiegeln die jeweiligen minimalen Abweichungen zum Auftreffpunkt P bzw. zur Hinderniskante C bei der Peilrichtung am Ende des Schnellstarts wider. Durch eine geschickte Wahl der Vorzeichen (siehe Abb. 6.2) kann mit Hilfe dieser berechneten Fehler geklärt werden, ob der Fisch bereits während des Schnellstarts die Information der Hindernisse berücksichtigt: Denn ist der Fehler e_C bei Reaktionen, in denen der Fisch während des Schwimmverlaufs dem Hindernis ausweicht, positiv und zudem noch minimiert, berücksichtigt der Fisch die Information bereits während des Schnellstarts

und visiert die Hinderniskante an. Sind beide Fehler dagegen negativ, berücksichtigt der Fisch die Information des Hindernisses erst während des Schwimmverlaufs und startet wie in einer hindernisfreien Umgebung in Richtung des Auftreffpunktes.

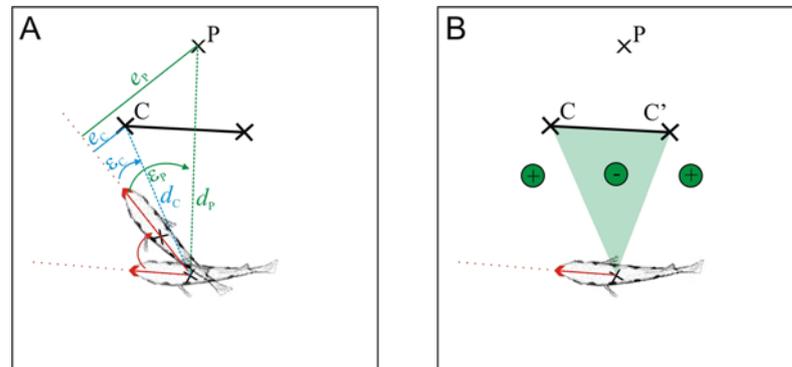


Abb. 6.2 Die Definition der Peilfehler anhand derer die Hypothesen getestet wurden, wie Hindernisse den prädiktiven Start der Schützenfische beeinflussen. **(A)** Auch wenn ein Hindernis den direkten Weg zum Auftreffpunkt der abgeschossenen Beute versperrt, kann der Schnellstart noch immer direkt auf den späteren Auftreffpunkt (P) gerichtet sein. Oder der Schützenfisch zielt am Ende des Schnellstarts auf eine Hinderniskante (C oder C'), um so dem Hindernis effektiv auszuweichen. Um zu testen, auf welchen Punkt der Fisch nach dem Schnellstart zielt, wurden zwei Fehler, e_P und e_C , für die entsprechenden Reaktionen berechnet. Die berechneten Fehler stellen den jeweiligen Minimalabstand von der Ausgangspeilung zum späteren Auftreffpunkt P bzw. zur Hinderniskante (C oder C'), die nach dem Start der Peilrichtung am nächsten liegt, dar. **(B)** Beide Fehler waren negativ, wenn der Start zwischen die Kanten C und C' zielte (grün unterlegter Bereich), ansonsten waren sie positiv. Das erwartete Muster der Fehler sollte folgendermaßen aussehen: Wenn der Schnellstart trotz der Hindernisse weiterhin auf den späteren Auftreffpunkt P zielen sollte (Hypothese 1), sollten beide Fehler, e_P und e_C , negativ sein. Wenn der Start jedoch auf eine Hinderniskante ausgerichtet ist (Hypothese 2), sollten sowohl e_P als auch e_C positiv und der Fehler e_C messbar kleiner als e_P sein. Wenn der Fisch dagegen weder auf P noch auf C peilt, würden weder e_P noch e_C minimiert.

Schützenfische, deren direkter Weg zum späteren Auftreffpunkt versperrt ist und die während des Schwimmverlaufs um das Hindernis herum schwimmen, stellen während des Schnellstarts einen Winkel ein, der auf die Hinderniskante peilt. Dies zeigt die Verteilung des Fehlers e_C in Abb. 6.3 A, dessen Mittelwert ($17,6 \pm 24,1$ mm; Mittelwert \pm SD, $n = 54$) positiv und im Vergleich zu e_P (siehe Abb. 6.3 B; $54,9 \pm 80,4$ mm; Mittelwert \pm SD, $n = 54$) minimiert ist. Dadurch können sie für den weiteren Schwimmverlauf einen Weg wählen, der sie bei Beibehaltung der Schwimmrichtung effizient am Hindernis vorbei führt und somit den Umweg minimiert.

Dagegen scheinen Schützenfische, die dem Hindernis nicht ausweichen und die ihren Schwimmverlauf deswegen am Hindernis abbrechen, einen Winkel einzustellen, der

auf den späteren Auftreffpunkt peilt, als wäre das Hindernis nicht vorhanden. Dies zeigen die Verteilungen der Fehler e_P und e_C , die in Abb. 6.3 C und D dargestellt und deren Mittelwerte negativ sind (e_P : $-15,0 \pm 17,3$ mm; e_C : $-17,6 \pm 34,5$ mm; Mittelwert \pm SD, $n = 41$).

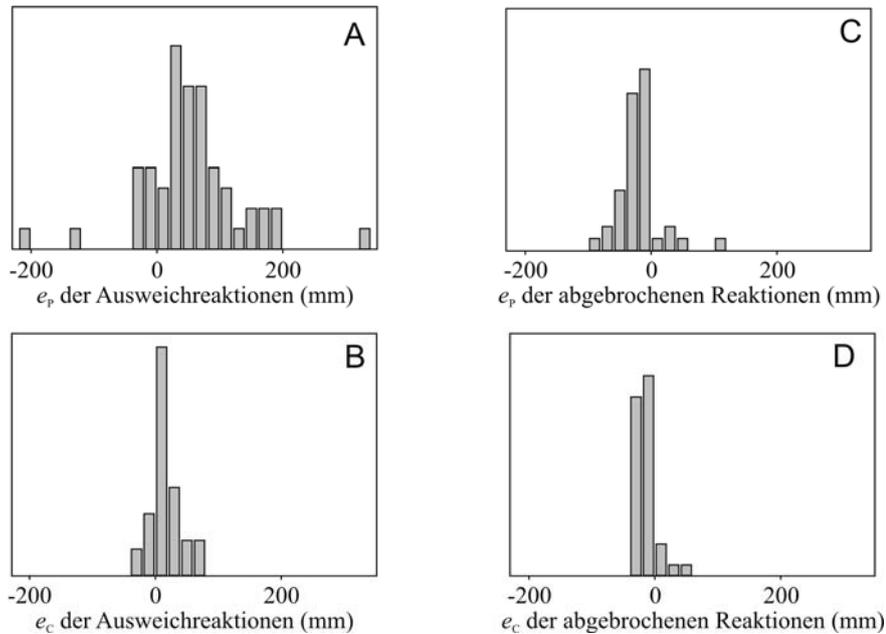


Abb. 6.3 Der die Reaktion des Schützenfisches einleitende Schnellstart legt bereits das erfolgreiche Ausweichen um das Hindernis fest. Für alle Schnellstarts, bei denen ein Hindernis den direkten Weg zum späteren Auftreffpunkt versperrte, wurde der Peilfehler e_P und e_C von der Startrichtung des Fisches berechnet (in Abb. 6.2 eingeführt). Das Muster dieser Fehler kann Aufschluss darüber geben, ob der Anfangskurs auf den späteren Auftreffpunkt P , auf die Hinderniskante C oder auf keinen dieser beiden Punkte gerichtet ist. (**A**, **B**) Die normierten Histogramme zeigen die Verteilung der beiden beim Start gemachten Fehler, wenn der spätere Schwimmverlauf den Fisch um das Hindernis herumführt. (**C**, **D**) Die dargestellten Ergebnisse zeigen die beiden beim Start gemachten Fehler, wenn der spätere Schwimmverlauf den Fisch nicht um das Hindernis herumführt und vor dem Hindernis abgebrochen wird. Auffällig ist hierbei, dass alle Wege nur dann erfolgreich das Hindernis vermeiden, wenn bereits der Schnellstart auf die Hinderniskante gerichtet ist. Dagegen wurden alle anderen Reaktionen, die den Fisch nicht um das Hindernis herum führten, auch mit einem Schnellstart begonnen, aber diese peilten nicht auf die Hinderniskante C oder einen anderen Punkt, sondern direkt auf den Auftreffpunkt P der Fliege, so als ob kein Hindernis existieren würde. Klassenbreite 20 mm und auf 1 normierte Häufigkeit (A - D), $n = 54$ (A, B) bzw. $n = 41$ (C, D).

Die Peilgenauigkeit der prädiktiven Starts

Die Peilrichtung der prädiktiven Starts bei Schützenfischen ist, wie in den bisherigen Untersuchungen in hindernisfreier Umgebung bereits gezeigt (siehe z.B. Rossel et al., 2002; Wöhl & Schuster, 2006, 2007, Kapitel 4 und 5), sehr präzise auf den Auftreffpunkt eingestellt. In diesem Abschnitt soll nun gezeigt werden, dass auch in einer hindernisreichen Umgebung diese Peilgenauigkeit beibehalten werden kann.

Betrachtet man Reaktionen, bei denen der direkte Weg zum späteren Auftreffpunkt der Beute nicht durch ein Hindernis versperrt ist, so peilt hier der Schnellstart mit hoher Genauigkeit auf den späteren Auftreffpunkt. Dies zeigt der Fehler E_P (Abb. 6.4 A), der in gleicher Weise definiert ist wie e_P , wobei sich aber die Vorzeichenwahl unterscheidet: links neben dem Hindernis ist der Fehler negativ, rechts aus der Sicht des Fisches positiv. Diese Peilgenauigkeit der unbehinderten Fische (E_P : $-3,3 \pm 26,6$ mm; Mittelwert \pm SD; $n = 107$) ist vergleichbar mit früheren Untersuchungen (vgl. Rossel et al, 2002; Wöhl & Schuster, 2006, Kapitel 4).

Durch die Peilgenauigkeit der unbehinderten Reaktionen lässt sich auch die Peilgenauigkeit der durch ein Hindernis behinderten Fische charakterisieren. Vergleicht man den Betrag von $|E_P|$ ($20,7 \pm 17,0$ mm; Mittelwert \pm SD; $n = 107$) mit dem Fehler e_C wird deutlich, dass die Fische, die auf die Hinderniskante peilen und während des Schwimmverlaufes dem Hindernis ausweichen, mit einer vergleichbaren Genauigkeit auf den Punkt C ausgerichtet sind, wie unbehinderte Reaktionen auf den Auftreffpunkt P (Unterschiede der Peilgenauigkeiten nicht signifikant: $p = 0,164$; U -Test). Dies ist auch in Abb. 6.4 B durch den direkten Vergleich der prädiktiven Peilung bei unbehinderten Reaktionen mit den Daten aus Abb. 6.3 B dargestellt.

Ein interessanter Nebenaspekt ist hierbei, dass die Verteilung des Peilfehlers e_C leicht, aber systematisch von Null abweicht. D.h. die Fische zielen nicht direkt auf die Hinderniskante, sondern durchschnittlich 17,6 mm neben das Hindernis. Vergleicht man diese Abweichung mit der mittleren Körperbreite von 18 ± 2 mm der Schützenfische, fällt auf, dass beide Werte in der gleichen Größenordnung liegen und somit gut miteinander übereinstimmen. D.h. Fische, die während des Schnellstarts die Information des Hindernisses berücksichtigen, berücksichtigen bei der Einstellung des Peilwinkels auch ihre eigene Körperbreite, so dass sie die Richtung während des Schwimmverlaufs nicht mehr korrigie-

ren müssen und somit einen minimalen Umweg um diese Hinderniskante wählen. Dieses Verhalten scheint intuitiv auch sinnvoll, denn würden Schützenfische direkt auf die Kante des Hindernisses peilen, müssten die Fische trotzdem darauf achten, Kollisionen mit dem Hindernis zu vermeiden, und somit dennoch ihre Schwimmrichtung korrigieren.

Die Reaktionen dagegen, die während des Schwimmverlaufs dem Hindernis nicht ausweichen, peilen nach dem Schnellstart trotz der Blockade auf den späteren Auftreffpunkt. Die Genauigkeit ist dabei ähnlich hoch als wenn gar keine Hindernisse vorhanden sind. Dies zeigt der Vergleich von dem Peilfehler e_p mit dem Fehler $-|E_p|$ der unbehinderten Fische (Abb. 6.4 C). Auch hier konnte kein signifikanter Unterschied zwischen den beiden Verteilungen festgestellt werden ($p = 0,990$; U -Test).

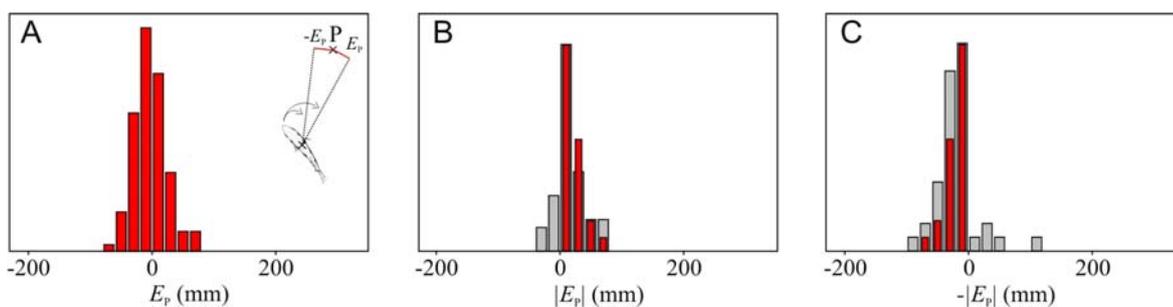


Abb. 6.4 Die Notwendigkeit in einer hindernisreichen Umgebung einem Objekt auszuweichen reduziert nicht zwangsläufig die Peilgenauigkeit der prädiktiven Starts bei Schützenfischen. **(A)** Um zu testen, ob die Anwesenheit von Hindernissen generell die Genauigkeit der Winkelseinstellung zu Beginn der Reaktion reduziert, wurde der Peilfehler berechnet, den ein Fisch machte, wenn zwar Hindernisse anwesend waren, jedoch nicht den direkten Weg zum Auftreffpunkt versperrten, und mit dem bei einer hindernisfreien Umgebung verglichen. Hierfür wurde der Peilfehler E_p benutzt, der wie e_p von Abb. 6.2 definiert ist, als minimale Abweichung der Ausgangspeilung vom späteren Auftreffpunkt, aber dessen Vorzeichensetzung wie folgt ist: E_p ist negativ, wenn der Start links aus der Sicht des Fisches neben den Auftreffpunkt peilte, andernfalls positiv (siehe Inset). Der mittlere Fehler E_p unterschied sich nicht signifikant von Null ($p = 0,20$; t -Test, $n = 107$) und die Standardabweichung ist mit früheren Ergebnissen bei hindernisfreier Umgebung vergleichbar (Rossel et al., 2002; Wöhl & Schuster, 2006). **(B, C)** Der Betrag von E_p zeigt zusätzlich, dass die Genauigkeit der Anfangspeilung nicht geringer ist, wenn Hindernisse den direkten Weg zum Auftreffpunkt tatsächlich versperrten. **(B)** Bei den Schnellstarts, die auf die Hinderniskante zielen (graue Balken, vgl. Abb. 6.3 B, $n = 54$) und zu einem erfolgreichen Schwimmweg führen, ist die Verteilung des Fehlers e_C , bezogen auf die Hinderniskante, statistisch nicht von $|E_p|$ der unbehinderten Reaktionen (rote Balken) verschieden ($p = 0,164$; U -Test). **(C)** In jenen Schnellstarts, die direkt auf den Auftreffpunkt trotz einer Blockierung durch ein Hindernis zielen, ist die Verteilung des Peilfehlers e_p (graue Balken, vgl. Abb. 6.3 C, $n = 41$) von $-|E_p|$ der unbehinderten Reaktionen (rote Balken) nicht signifikant unterschiedlich ($p = 0,990$, U -Test). (A-C) Klassenbreite 20 mm, Histogramme jeweils auf 1 normiert.

Die anfängliche Peilrichtung wird bis zum Erreichen des Hindernisses beibehalten

Durch die Wahl einer geeigneten Peilrichtung bereits beim Start wäre der Fisch in der Lage, einem Hindernis effektiv auszuweichen. Dabei würde er die Richtung bis zum Erreichen des Hindernisses beibehalten. In allen untersuchten Reaktionen, bei denen der Fisch dem Hindernis während des Schwimmverlaufs auswich, traf dies tatsächlich zu, wie auch in dem ausgewählten Beispiel in Abb. 6.5.

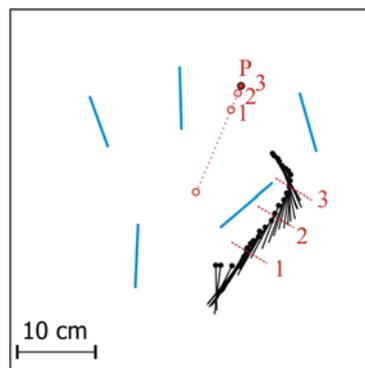


Abb. 6.5 Eine typische Schwimmbahn in Aufsicht von einem Schützenfisch, der einem Hindernis (blaue Linien) ausweicht, das im direkten Weg zum Auftreffpunkt steht. Die Orientierung des Fisches (vorderer Teil des Fischkörpers, der schwarze Kreis stellt den Kopf des Fisches dar) ist alle 20 ms dargestellt. Drei Zeitmarken (1 - 3) sind abgebildet: Unmittelbar nach dem Schnellstart (Zeitpunkt 1) steuert der Fisch direkt auf die Hinderniskante zu. Der Fisch hält seine ursprüngliche Schwimmrichtung solange bei, bis er eine zweite Drehung auf der Höhe des Hindernisses einleitet (Zeitpunkt 2). Diese zweite Drehung ist viel langsamer als der Schnellstart zu Beginn der Reaktion, richtet den Fisch allerdings präzise auf den Auftreffpunkt aus (Zeitpunkt 3). Die gestrichelte Linie zeigt den horizontalen Flugweg der getroffenen Fliege zum späteren Auftreffpunkt *P* zusammen mit den 3 Zeitmarken.

Wie man an diesem typischen Schwimmverlauf in Aufsicht (Abb.6.5) sehen kann, wird der eingestellte Winkel genau beibehalten und der Fisch schwimmt geradlinig auf die Hinderniskante zu. Kurz bevor der Fisch das Hindernis schließlich erreicht, leitet er eine zweite Drehung ein. Durch diese zweite Richtungsänderung richtet sich der Fisch auf den Auftreffpunkt aus. Diese zweite Drehung ist in ihrer Ausführung nicht mit dem Schnellstart zu Beginn der Reaktion vergleichbar und dauert wesentlich länger. Ohne sichtlich abzubremesen schwimmt der Fisch in dem gezeigten Beispiel anschließend geradlinig auf sein neues Ziel zu. Die Beibehaltung der Richtung bis zur zweiten Richtungsänderung ist bei einer solchen Reaktion in ihrer Präzision vergleichbar mit Reaktionen früherer Untersuchungen, bei denen keine Hindernisse im Versuchsaufbau integriert waren und die nur

sehr geringe Winkeländerungen aufwiesen (siehe Kapitel 4, Wöhl & Schuster, 2006). Wie man außerdem an diesem Beispiel sehen kann, wird vom Fisch nicht zwangsläufig diejenige Hinderniskante gewählt, die den kürzesten Umwegkurs ermöglicht.

Die Genauigkeit mit der Schützenfische die relativen Entfernungen von Hindernissen zum späteren Auftreffpunkt der Beute einschätzen können

Wie genau schätzen Schützenfische die Entfernung ein? Bereits in früheren Arbeiten konnte gezeigt werden, dass Schützenfische in der Lage sind, tatsächliche wie auch durch die Zielprädiktion vorhergesagte Entfernungen abzuschätzen. Um z.B. eine Beute in einiger Entfernung oberhalb der Wasseroberfläche abzuschießen, muss der Wasserstrahl sehr präzise gezielt werden. Dafür muss der Fisch die Position des Insektes sehr genau kennen (vgl. Schuster et al., 2004, 2006). Auch der spätere Auftreffpunkt wird anhand der Anfangsvariablen der Flugbahn eingeschätzt (vgl. Kapitel 4 oder Wöhl & Schuster, 2006). Diese Entfernung nutzt der Fisch schließlich für die Einstellung seiner Startgeschwindigkeit, um möglichst zeitgleich mit der Beute am späteren Auftreffpunkt anzukommen.

Auch für eine erfolgreiche Reaktion in einer hindernisreichen Umgebung ist es sehr wichtig Entfernungen schnell und richtig einzuschätzen. Um erfolgreich die Beute zu erreichen, muss der Fisch in der Lage sein, die Entfernung zum Hindernis und die genaue Lage des späteren Auftreffpunktes richtig abzuschätzen und miteinander zu vergleichen. Erst dann kann der Fisch einen Schnellstart wählen, der den erfolgreichen Drehwinkel und die richtige Startgeschwindigkeit hat. Überschätzt der Fisch beispielsweise die Entfernung zum Hindernis bzw. unterschätzt die Distanz zum Auftreffpunkt, geht er also fälschlicherweise davon aus, dass der spätere Auftreffpunkt vor dem Hindernis liegt, so sieht er seinen Kurs fälschlich als unbehindert an und schlägt einen direkten Weg zum Ziel ein (Abb. 6.6 A). Wie präzise der Fisch in einer hindernisreichen Situation die Entfernungen zum Hindernis bzw. zum späteren Auftreffpunkt einschätzen kann, zeigt Abb. 6.6. Diese Abbildung stellt das Ausweichverhalten des Fisches, abhängig von der Distanz zwischen Hindernis und späterem Auftreffpunkt, dar. Liegt der spätere Auftreffpunkt direkt hinter dem Hindernis, ist die Fehlerquote (siehe Abb. 6.6 C) ziemlich hoch, und es gibt viele Reaktionen, die, statt auf die Hinderniskante zu zielen, auf den späteren Auftreffpunkt peilen. Dieser Irrtum wird auch während des Schwimmverlaufes vom Fisch nicht korrigiert. Je größer

dagegen der Abstand zwischen dem Hindernis und dem späteren Auftreffpunkt ist, um so eher schätzen die Fische die Situation richtig ein und die Fehlerquote sinkt schnell ab (Abb. 6.6).

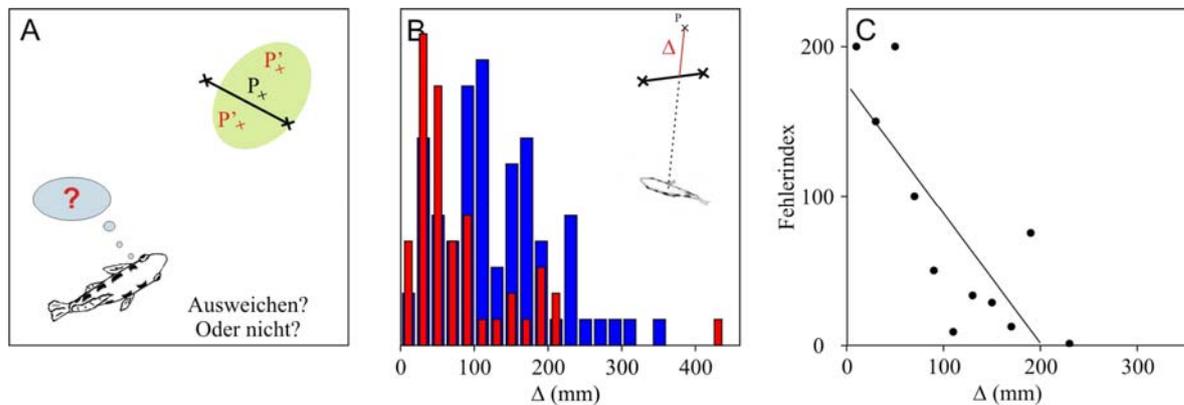


Abb. 6.6 Die Fähigkeit des Schützenfisches seinen prädiktiven Start, abhängig von der Entfernung zwischen Hindernis und Auftreffpunkt, korrekt an die Beutebewegung und die Hindernisse anzupassen. (A) Die Einschätzung des Fisches, wo die genaue Position des Auftreffpunktes relativ zum Hindernis liegt, beeinflusst das Startverhalten des Schützenfisches. Je nachdem wie groß die Genauigkeit ist, mit der der Fisch diese Entfernungen abschätzen und miteinander vergleichen kann, beeinflusst diese das erfolgreiche Ausweichverhalten. Der grün unterlegte Bereich stellt den Unsicherheitsbereich des Fisches dar, in dem gehäuft Fehlentscheidungen auftreten. (B) Die Häufigkeitsverteilung der Ausweichreaktionen (blau; $n = 61$) bzw. der fehlgeschlagenen Reaktionen (rot; $n = 41$), bei denen der Fisch den Schwimmweg am Hindernis abgebrochen hat, in Abhängigkeit der Strecke Δ zwischen Hindernis und Auftreffpunkt. Das Inset zeigt wie sich die Strecke Δ , aus der Differenz der Entfernung zum Auftreffpunkt und der Distanz zum Hindernis zusammensetzt. Die Verteilungen unterscheiden sich signifikant voneinander ($p < 0,0001$, U -Test, Klassenbreite 20 mm). (C) Der Fehlerindex des Fisches abhängig von der Strecke Δ . Die Entfernung wurde in 20 mm-Klassen eingeteilt und der Fehlerindex für jede Klasse als $100 \cdot (n_P / n_C)$ berechnet (n_P : Anzahl der Starts, die trotz Hindernis auf den Auftreffpunkt P zielen; n_C : Anzahl, bei denen die Starts auf die Hinderniskante C peilen). Ein Index wurde nur für die Klassen mit mindestens 2 Reaktionen berechnet. (B, C) Die Verteilungen zeigen, dass besonders bei kleinen Strecken zwischen Hindernis und Auftreffpunkt eine hohe Fehleinschätzung von Seiten des Fisches existiert. Diese sinkt jedoch mit zunehmender Strecke Δ rasch ab (lineare Regression in C: $R^2 = 0,654$; $p < 0,0026$; $n = 11$).

Die Geschwindigkeit ist trotz Hindernis an die Entfernung zum späteren Auftreffpunkt angepasst

Wie Kapitel 4 bereits gezeigt hat (siehe auch Wöhl & Schuster, 2006), passt der Schützenfisch seine Startgeschwindigkeit in einer hindernisfreien Umgebung an die Entfernung zum Auftreffpunkt an. Dadurch erreicht der Schützenfisch den Auftreffpunkt der Beute nahezu zeitgleich mit dem abgeschossenen Insekt und minimiert den notwendigen Energieverbrauch.

Auch in einer an Hindernissen reichen Umgebung wählen Schützenfische, die unbehindert den Auftreffpunkt erreichen können, eine Startgeschwindigkeit, die an die Entfernung zum späteren Auftreffpunkt angepasst ist. Dies ist in Abb. 6.7 A dargestellt. Um eine hohe Motivation zum Erreichen des Auftreffpunktes voraussetzen zu können, wurden hierfür ausschließlich Reaktionen betrachtet, bei denen der Fisch den Auftreffpunkt als erstes erreichte und die abgeschossene Beute erfolgreich fing. Die positive lineare Korrelation zwischen Entfernung zum Auftreffpunkt und der Startgeschwindigkeit ist bei den in Abb. 6.7 A gezeigten unbehinderten Reaktionen hoch signifikant ($R^2 = 0,22$; $p < 0,0001$; $n = 85$) und vergleichbar mit der entsprechenden Korrelation, die in Kapitel 4 beschrieben wurde (vgl. Wöhl und Schuster, 2006).

Aber wie verhalten sich Schützenfische, die einem Hindernis während des Schwimmverlaufes ausweichen müssen? Passen sie ihre Startgeschwindigkeit an die Entfernung zur Hinderniskante an, auf die sie ja am Ende des Schnellstarts peilen? Oder stellen sie ihre Startgeschwindigkeit auf die Entfernung zum Auftreffpunkt ein oder gar auf die tatsächliche minimale Schwimmstrecke? Der Vergleich der Entfernungen mit der Startgeschwindigkeit soll hierüber Aufschluss geben. Auch hier war es wichtig, eine hohe Motivation zum Erreichen des Auftreffpunktes sicherzustellen. Deshalb wurden wieder nur Reaktionen betrachtet, in denen die Schützenfische dem im direkten Weg stehenden Hindernis erfolgreich auswichen und schließlich den Auftreffpunkt der abgeschossenen Beute als erstes erreichten ($n = 17$). Wie Abb. 6.7 B zeigt, gibt es bei diesen Reaktionen keine Korrelation der Startgeschwindigkeit mit der Entfernung zur Hinderniskante. Obwohl die Fische hier nach dem Schnellstart auf die Kante des Hindernisses peilen, richten sie ihre Startgeschwindigkeit nicht an diese Entfernung zur Hinderniskante aus. Vergleicht man jedoch die Entfernung zum Auftreffpunkt mit der Startgeschwindigkeit (Abb. 6.7 C), zeigt sich, dass erfolgreiche Schützenfische, die einem Hindernis ausweichen und den Auftreff-

punkt als erstes erreichen, ihre Startgeschwindigkeit an die Entfernung zum Auftreffpunkt anpassen. Diese Korrelation ist trotz des geringen Stichprobenumfangs hoch signifikant ($R^2 = 0,41$; $p = 0,0054$; $n = 17$), und vergleichbar mit der Korrelation, die bei den erfolgreichen, unbehinderten Reaktionen gefunden wurde (siehe Abb. 6.7 A). Da die minimale Schwimmstrecke um das Hindernis bei den ausgewählten Reaktionen nur geringfügig von der direkten Entfernung zum späteren Auftreffpunkt abwich, bestand im Rahmen der vorliegenden Arbeit keine Möglichkeit zu entscheiden, ob die Schützenfische ihre Startgeschwindigkeit entsprechend der Luftlinienentfernung bemessen oder aber entsprechend der tatsächlich zurückzulegenden Umwegstrecke.

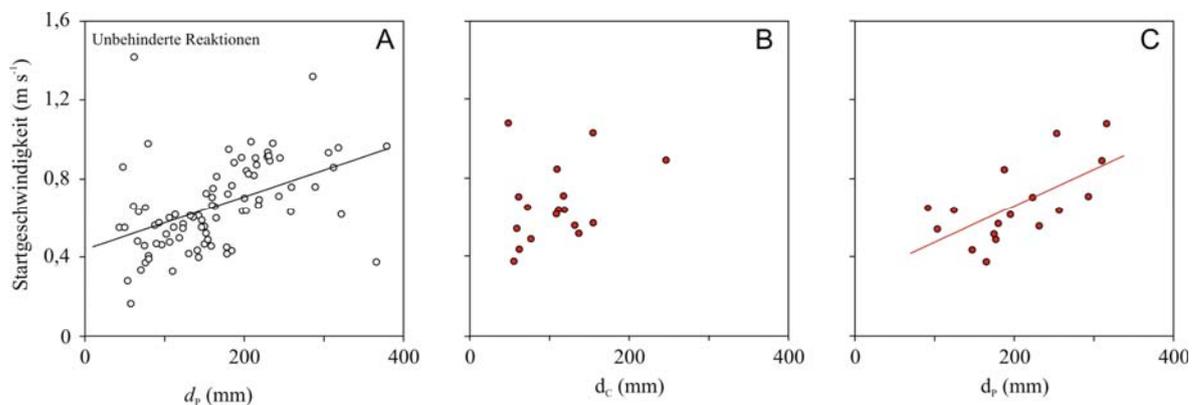


Abb. 6.7 Schützenfische begegnen Hindernissen indem sie Drehrichtung und Geschwindigkeit ihrer Schnellstarts auf zwei verschiedene Bezugspunkte anpassen. Während der Drehwinkel durch die Hinderniskante festgelegt wird, wird die Startgeschwindigkeit durch die Entfernung zum späteren Auftreffpunkt eingestellt. (A) Sogar in einer hindernisreichen Umgebung passen Schützenfische ihre Startgeschwindigkeit an die Entfernung zum späteren Auftreffpunkt an. Unbehinderte Fische, die im Schwimmverlauf erfolgreich die Beute fangen, starteten mit einer Geschwindigkeit, die an die Entfernung zum späteren Auftreffpunkt angepasst ist (lineare Regression $R^2 = 0,22$; $p < 0,0001$; $n = 85$; Startgeschwindigkeit durch die ersten 20 ms nach dem Schnellstart festgelegt), so wie es bereits in Kapitel 4 und 5 für eine hindernisfreie Umgebung gezeigt wurde (Wöhl & Schuster, 2006, 2007). (B, C) Wenn ein Hindernis den direkten Weg zum Auftreffpunkt blockiert, zielt ein erfolgreicher Schnellstart auf die Hinderniskante (siehe Abb. 6.3). Deshalb liegt die Vermutung nahe, dass auch die Geschwindigkeit auf die Entfernung zu diesem Punkt eingestellt wird. Dies traf allerdings bei diesen Reaktionen im Bezug zur Hinderniskante nicht zu (B: $R^2 = 0,09$; $p = 0,23$, $n = 17$). Stattdessen passen sie ihre Startgeschwindigkeit an die Entfernung zum Auftreffpunkt an (C: $R^2 = 0,41$; $p = 0,0054$; $n = 17$), genauso wie unbehinderte Reaktionen (A). Um eine hohe Motivation voraussetzen zu können, wurden für diese Analyse nur Reaktionen ausgewählt, bei denen die Fische tatsächlich die Beute am Auftreffpunkt erfolgreich fingen.

Durch ein Hindernis behinderte Fische reagieren genauso schnell

Wann nehmen Schützenfische die Information der Hindernisse wahr? Wie bereits in den vorherigen Abschnitten erläutert, können Schützenfische die Information, die von dem im direkten Weg zum Auftreffpunkt stehenden Hindernis ausgeht, erst nach Abschuss der Beute berücksichtigen. Der Grund hierfür ist, dass die Flugbahn des Insekts und damit auch der Auftreffpunkt erst nach dessen Abschuss bestimmt werden kann. Da eine mögliche Behinderung jedoch von der relativen Position des Auftreffpunkts abhängt, ist die Berücksichtigung dieser Behinderung frühestens nach Abschuss des Insekts möglich. Dennoch reagierten die Fische interessanterweise bereits während ihres schnellen prädiiktiven Starts auf die Blockade und peilten unter den in Abb. 6.6 erläuterten Umständen nicht auf den Auftreffpunkt sondern auf die Hinderniskante. Das bedeutet, dass für diese angepassten Reaktionen den Fischen lediglich die Zeit zwischen Abschuss des Insekts und Ende des Schnellstarts zur Verfügung gestanden haben kann, um die notwendige Information wahrzunehmen und umzusetzen. Aber wie zeitintensiv ist die Wahrnehmung der zusätzlichen Information, die von integrierten Hindernissen ausgeht, tatsächlich für den Fisch? Dies soll ein Vergleich der Reaktionszeiten, der Zeit zwischen Abschuss der Beute und dem Beginn der Fischreaktion, zeigen. Während dieses Zeitintervalls werden, so haben frühere Arbeiten bereits gezeigt, die Anfangsvariablen der Flugbahn wahrgenommen (z.B. Rossel et al., 2002).

Um dies zu klären wurden die Reaktionszeiten in drei verschiedenen Situationen, die an dem gleichen Fischschwarm erfasst wurden, miteinander verglichen (siehe Abb. 6.8 A): (i) Reaktionszeiten der prädiiktiven Starts in einer hindernisfreien Umgebung, (ii) Reaktionszeiten von prädiiktiven Starts, die trotz integrierter Hindernisse unbehindert zum Auftreffpunkt gelangen konnten und (iii) Reaktionszeiten von prädiiktiven Starts, die auf dem Weg zum Auftreffpunkt einem Hindernis ausweichen mussten. Wie aus Abb. 6.8 A deutlich hervorgeht, nimmt die Reaktionszeit weder bei Zunahme der Komplexität der Umgebung zu (i - ii), noch durch eine vorhandene Blockade durch ein Hindernis (ii - iii). Es ergaben sich keinerlei signifikante Unterschiede in den Verteilungen ($p = 0,260$; $n_i = 76$; $n_{ii} = 107$; $n_{iii} = 104$; ANOVA on Ranks).

Die Gesamtdauer der Schnellstarts, wie sie auch in Kapitel 5 (Wöhl & Schuster, 2007) definiert ist, lässt sich bei den Reaktionen eindeutig abgrenzen und vergleichen. Innerhalb dieses Zeitraums stellt der Schützenfisch sowohl den Drehwinkel als auch die

Startgeschwindigkeit ein, die an die jeweilige prädiktive Reaktion angepasst sind. Da der Fisch, wie in den vorherigen Abschnitten gezeigt, bei einer Blockierung durch ein Hindernis auch den Drehwinkel und die Startgeschwindigkeit an die entsprechende Situation anpasst, wurde die Gesamtdauer der Schnellstarts in den drei verschiedenen Situationen miteinander verglichen. Zwar ist bisher unbekannt, dass der Schützenfisch während der Ausführung des Schnellstarts visuelle Information wahrnehmen und verarbeiten kann, jedoch ist es nicht von vornherein von der Hand zu weisen. Die für die Ausführung der Starts benötigte Zeit zeigte jedoch bei den Fischen in den drei verschiedenen Situationen (i - iii) keine signifikanten Unterschiede (Abb. 6.8 B; $p = 0,419$; $n_i = 76$; $n_{ii} = 107$; $n_{iii} = 104$; ANOVA on Ranks).

Sowohl die Reaktionszeiten als auch die Dauer der prädiktiven Schnellstarts waren nicht länger, wenn Hindernisse bei der Jagd vorhanden waren und wenn die Schützenfische diesen tatsächlich mit einem angepassten Schnellstart ausweichen mussten. Die Information die von den Hindernissen ausgeht und von den Schützenfischen zusätzlich zu der Information der Flugbahn des getroffenen Insekts wahrgenommen und ausgewertet werden muss, scheint demnach entweder keine weitere Zeit in Anspruch zu nehmen oder aber der Schützenfisch hat möglicherweise diese Information gespeichert und gleicht die Flugbahn mit dieser ab. Weitere Versuche, die im folgenden Abschnitt dargestellt werden, sollten darüber Aufschluss geben.

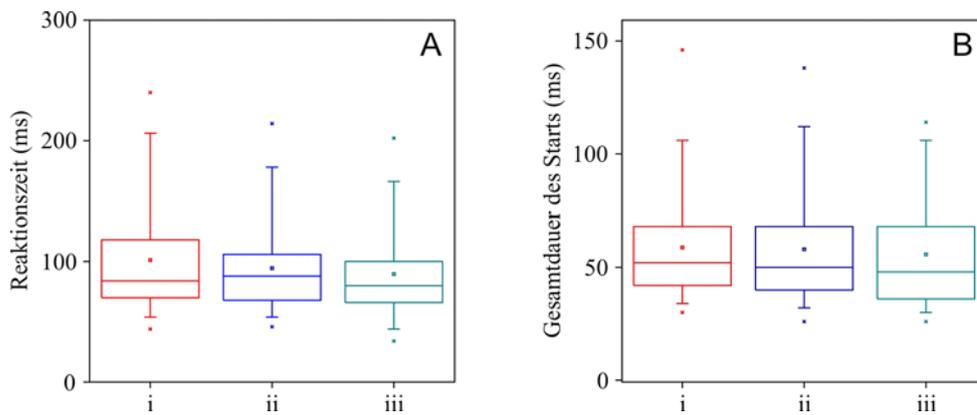


Abb. 6.8 Die Anpassung der Schnellstarts an die Hindernisse verursacht weder einen Anstieg in der Reaktionszeit (**A**) noch in deren Dauer (**B**). Die Box-Wisker-Plots A, B zeigen die Verteilungen der Reaktionszeit und der Dauer der Schnellstarts unter drei verschiedenen Bedingungen: (i) in einer hindernisreichen Umgebung, (ii) wenn Hindernisse zwar anwesend sind, jedoch den Fisch in seinem direkten Weg zum späteren Auftreffpunkt nicht behindert, und (iii) wenn ein Hindernis den direkten Schwimmweg blockiert. (**A**) Die Reaktionszeit unterschied sich nicht zwischen den drei verschiedenen Situationen ($p = 0,260$; $n_i = 76$; $n_{ii} = 107$; $n_{iii} = 104$; ANOVA on Ranks). Weder die Anwesenheit der Hindernisse in dem Jagdgebiet noch die Notwendigkeit, den Schnellstart an die Position eines Hindernisses anzupassen, verschiebt die Reaktionszeit des Fisches. (**B**) Das gleiche gilt auch für die Gesamtdauer der prädiiktiven Starts: Es bestehen keine signifikanten Unterschiede zwischen i - iii ($p = 0,419$; $n_i = 76$; $n_{ii} = 107$; $n_{iii} = 104$; ANOVA on Ranks). Die Maxima und Minima sind durch ein ‚x‘ markiert (A: $min_i = 44$ ms, $min_{ii} = 46$ ms, $min_{iii} = 34$ ms; $max_i = 240$ ms, $max_{ii} = 214$ ms, $max_{iii} = 202$ ms; B: $min_i = 30$ ms, $min_{ii} = 26$ ms, $min_{iii} = 26$ ms; $max_i = 146$ ms, $max_{ii} = 138$ ms, $max_{iii} = 114$ ms).

Nutzen Schützenfische die zeitliche Stabilität der Hindernisse?

Benötigen Schützenfische eine zeitliche Stabilität der Hindernisse, z.B. um generelle Information über Lage und Orientierung der Hindernisse zu lernen und diese Information bei prädiiktiven Starts anzuwenden. Vielleicht könnten sie so wertvolle Zeit für die Erfassung der Hindernisinformation unmittelbar bei ihrem Schnellstart einsparen? Würden Schützenfische beispielsweise eine Art ‚kognitive Karte‘ von der Lage der Hindernisse anlegen, würde es nach Abschuss der Beute ausreichen, die aktuell erfassten Ausgangsvariablen der Flugkurve mit der abgespeicherten Information zu vergleichen.

Um den Effekt einer zeitlichen Stabilität der Hindernisse zu testen, wurden die Hindernisse in einer zweiten Versuchsreihe jeweils kurz vor Abschuss der Beute, entweder in einem Zeitintervall von 5 - 10 min (jj) oder weniger als 30 s (jjj), gedreht, so dass sie eine neue Position und Orientierung aufwiesen. Die Reaktionszeit der reagierenden Fische

wurde gemessen und mit den Werten bei unveränderten Hindernissen (j : > 1 h Stabilität, Daten aus Abb. 6.8 A) verglichen. Dieser Vergleich, der auch in Abb. 6.9 dargestellt ist, zeigte eine deutliche Zunahme der Reaktionszeit in den drei verschiedenen Situationen. Der Unterschied in der Reaktionszeit zwischen der Situation (j) und (jjj) war sogar signifikant ($p < 0,05$; ANOVA on Ranks), und ist in Abb. 6.9 mit einem Sternchen gekennzeichnet. Jedoch konnte kein signifikanter Unterschied zwischen (j) und (jj) bzw. zwischen (jj) und (jjj) nachgewiesen werden ($p > 0,05$; ANOVA on Ranks). Da die Drehung der Hindernisse vor Abschuss der Beute eine erhebliche Störung beim Jagdverhalten der Schützenfische darstellte, könnte diese auch einen Einfluss auf die gemessenen Reaktionszeiten darstellen. Denn nicht nur die Reaktionszeit änderte sich bei diesen Versuchen, auch der Anteil an nicht reagierenden Fischen stieg unabhängig von einer Behinderung leicht an.

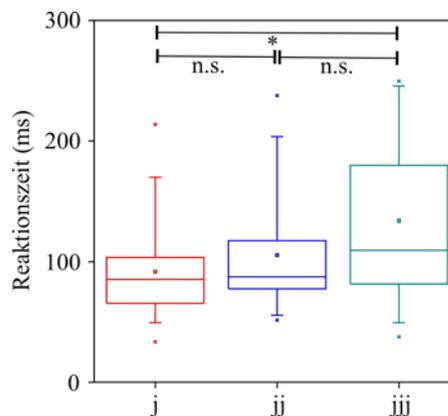


Abb. 6.9 Prädiktive Starts benötigen für eine erfolgreiche Reaktion keine zeitliche Stabilität der Hindernisse. Die Verteilung der Reaktionszeiten zwischen Beginn der Beutebewegung und dem Beginn des prädiktiven Starts, wenn die Hindernisse ihre Position und Orientierung für ein unterschiedlich langes Zeitintervall beibehalten. Wenn eine Reaktion auf eine fallende Beute ausgelöst wird, waren die Hindernisse entweder (j) für mehr als eine Stunde in ihrer aktuellen Position, (jj) für vorangehende 5 bis 10 min oder (jjj) für weniger als 30 s unverändert. Sogar wenn die Position der Hindernisse für weniger als 30 s nicht verändert wurde, war der Fisch in der Lage, trotzdem noch einen genau gezielten Schnellstart mit einer minimalen Reaktionszeit auszuführen. Die Reaktionszeiten stiegen jedoch leicht an, wenn die Zeit der Positionsveränderung der Hindernisse abnahm. Jedoch ist der Stichprobenumfang relativ gering und weitere Störfaktoren könnten für die Zunahme zusätzlich verantwortlich sein. (j : $n = 211$, jj : $n = 38$; jjj : $n = 36$). Die Maxima und Minima sind durch ein ‚x‘ markiert (A: $min_i = 34$ ms, $min_{ii} = 52$ ms, $min_{iii} = 38$ ms; $max_i = 214$ ms, $max_{ii} = 238$ ms, $max_{iii} = 250$ ms).

Ein überraschendes Ergebnis ergab sich bei der minimalen Reaktionszeit der Fische in den drei verschiedenen Situationen. Vergleicht man die Zeit, die die Fische mindestens benötigen, um die nötige Information nach Abschuss der Beute zu erfassen und in einen Schnellstart umzusetzen, fällt auf, dass diese in den drei Situationen vergleichbar klein ist. Die minimale Reaktionszeit in diesen Versuchen lag im Bereich von 34 - 52 ms und ist in Abb. 6.9 durch einen kleinen Strich (–) in den entsprechenden Farben dargestellt. Dieses Ergebnis lässt trotz des geringen Stichprobenumfangs (j: $n = 211$; jj: $n = 38$; jjj: $n = 36$) darauf schließen, dass die Fische nicht zwangsläufig längerfristig gespeicherte Information über die Umgebung benötigen, sondern auch in einer stetig veränderbaren Umgebung mit einer gleich bleibend kurzen Reaktionszeit zum Auftreffpunkt starten können. Nutzen Schützenfische dennoch im Vorfeld erfasste Informationen über die Umgebung, scheinen sie diese regelmäßig in kurzen Abständen zu aktualisieren.

6.4 Diskussion

Hindernissen ausweichen zu können ist eine grundlegende Eigenschaft eines zielgerichteten bewegten Systems. In jedem Medium, ob auf dem Land, im Wasser oder in der Luft wurden hierfür Strategien entwickelt. Diese sind einerseits an die Komplexität der Umgebung, andererseits an die Sinneswahrnehmung und an den Zweck der Bewegung angepasst. Beispielsweise können viele fliegende Fledermäuse mit Hilfe ihrer Echoortung selbst in einer komplexen und hindernisreichen Umgebung erfolgreich jagen. Das Risiko mit einem Hindernis zu kollidieren ist dabei relativ hoch. Dieses verringern sie allerdings, indem eine komplizierte Verrechnung der Information aus den Echos den Fledermäusen ein dreidimensionales Abbild der Umgebung liefert. Durch diese Feedbackreaktion sind Fledermäuse trotz hoher Geschwindigkeiten und einer geringen Entfernung zu einer Struktur in der Lage, Kollisionen zu vermeiden. Wie aufwendig diese Verrechnung ist, beschreiben z.B. Holderied et al. (2006) sehr eindrucksvoll. Das Beispiel der Fledermaus zeigt jedoch nicht nur, dass meist eine enorme Verrechnung von Information notwendig ist, um Hindernissen rechtzeitig auszuweichen, sondern es illustriert auch, dass Hindernisvermeidung bei den meisten Bewegungsabläufen durch eine ‚closedloop‘-Reaktion gesteuert ist. Viele andere Untersuchungen zeigen diese Kollisionsvermeidung und das Hindernisausweichverhalten an unterschiedlich Systemen in ähnlich eindrucksvoller Weise: hier wäre z.B. der Flug von Insekten, wie Heuschrecken (Robertson & Johnson, 1993) oder *Drosophila* (Tammero & Dickinson, 2002) zu nennen, oder der Bewegungsablauf beim Laufen von Menschen oder Katzen (z.B. McFadyen et al., 1999; Den Otter et al., 2005; Weerdesteyn et al., 2004). All diese genannten Beispiele beziehen sich jedoch auf eine kontinuierliche Bewegung, bei dem Hindernisse plötzlich auftreten und diesen ausgewichen werden muss. Aber sind diese Feedback-Reaktionen mit dem Jagdverhalten des Schützenfisches in einer hindernisreichen Umgebung vergleichbar?

Die in diesem Kapitel dargestellten Ergebnisse zeigen deutlich, dass Schützenfische auch in einer hindernisreichen Umgebung sehr schnell auf eine abgeschossene Beute reagieren, indem sie bei einer Behinderung durch ein Hindernis diesem ausweichen und zum späteren Auftreffpunkt schwimmen. Dabei handelt es sich jedoch nicht um eine kontinuierliche Schwimmbewegung, bei der Hindernisse plötzlich auftreten. Stattdessen könnten Schützenfische im Vorfeld die Positionen der Hindernisse erlernen oder eine an die Situation angepasste Reaktion planen bevor sie eine Reaktion ausführen. Dieses Verhalten ist

deshalb wohl am Besten mit einer Greifbewegung des Menschen vergleichbar, bei der er in seiner zielgerichteten Bewegung durch ein Hindernis blockiert ist (vgl. Abend et al. 1982; Dean & Brüwer, 1994; Tresilian, 1998). Die Jagdstrategie des Schützenfisches sollte deshalb in einer hindernisreichen Umgebung vergleichbar aufwendig in der neuronalen Verrechnung sein wie die bereits genannten Beispiele.

Bei der vom Schützfisch entwickelten Jagdstrategie ist es von großer Wichtigkeit möglichst schnell an dem entsprechenden Auftreffpunkt der abgeschossenen Beute anzu- kommen. Hierfür sind verschiedene Parameter für den Erfolg von großer Bedeutung: Die Zeit, die Distanz, die Geschwindigkeit und die Präzision. Diese Parameter scheinen jedoch gerade mit der Hindernisvermeidung nicht vereinbar zu sein, denn das Ausweichen von Hindernissen bringt immer einen Umweg und somit eine längere Schwimmstrecke für den Fisch mit sich. Auch wird häufig die Geschwindigkeit in Hindernisausweichreaktionen beeinflusst, indem sie reduziert oder aber die Genauigkeit der Reaktion herabgesetzt wird (Tresilian, 1998). Beides führt meist zu einem Zeitverlust. Dieser kann zusätzlich z.B. durch eine aufwendigere Verrechnung der Hindernisinformation ansteigen. Die beim Schützenfisch erarbeiteten Ergebnisse zeigen jedoch, dass diese Parameter – also Schwimmstrecke, Geschwindigkeit, Zeitverlust und Präzision – auch in einer hindernisreichen Umgebung optimal an die Jagdstrategie des Schützenfisches angepasst sind. Dass der Fisch durch die Berücksichtigung der Hindernisse in seiner Geschwindigkeit und Genauigkeit nur wenig beeinflusst wird und wie er das Problem der Hindernisvermeidung löst, sollen die folgenden Abschnitte zeigen.

Schützenfische minimieren den Umweg um das Hindernis

Die Ergebnisse der berechneten Peilfehler am Ende des Schnellstarts aus Abb. 6.3 zeigen, dass Schützenfische in der Lage sind, bereits vor dem Schnellstart die gesamte notwendige Information über die Flugbahn des getroffenen Insektes und der hindernisreichen Umgebung zu erfassen, zu analysieren und miteinander zu kombinieren. Durch Beibehaltung dieser Richtung bis zum Erreichen des Hindernisses ist der Fisch in der Lage seinen Umweg um das Objekt zu minimieren.

Die Entfernung zum Auftreffpunkt ist für das erfolgreiche Erreichen der Beute entscheidend: einerseits muss der Auftreffpunkt in einer Entfernung liegen, die vom Schüt-

zenfisch mit einem angemessenen Geschwindigkeitsprogramm erreichbar ist, so dass der Schützenfisch den Auftreffpunkt annähernd zeitgleich mit der Beute erreicht. Ist die Entfernung zum Auftreffpunkt andererseits zu groß oder verbleibt dem Fisch zu wenig Zeit, kann er trotz maximaler Geschwindigkeit den Auftreffpunkt erst „lange“ nach dem Aufprallen der Beute erreichen. In diesem Fall steigt die Wahrscheinlichkeit, dass Schwarmmitglieder oder andere Oberflächenfische die Beute vorher fangen, stark an. Hierbei spielen wenige Millisekunden bereits eine entscheidende Rolle. Das haben unter anderem die Versuche aus Kapitel 4 gezeigt (siehe auch Wöhl & Schuster, 2006).

Weiterhin konnte an zusätzlichen Versuchen mit Schützenfischen gezeigt werden, dass der Erfolg der Fische von der Entfernung zum Auftreffpunkt abhängig ist. Denn die Individuen, die sich näher am Auftreffpunkt befinden als andere Schwarmmitglieder, sind in der Regel erfolgreicher (Daten siehe Anhang). Ein zusätzlicher Umweg z.B. durch eine Behinderung bei einem Hindernis verlängert also nicht nur die Schwimmstrecke, sondern schmälert demzufolge auch den Erfolg.

Welcher Vorteil verbirgt sich also hinter der Strategie, wenn der Fisch am Ende des Schnellstarts auf die Hinderniskante peilt? Dies ist intuitiv durch die drei möglichen Hypothesen, die in Abb. 6.1 dargestellt sind, klar erkennbar: Erfasst der Schützenfisch bereits zu Beginn seiner Reaktion die gesamte notwendige Information, die er zum Erreichen des Auftreffpunktes benötigt, und dreht sich in Richtung der Hinderniskante statt zum Auftreffpunkt, kann er den optimalen Weg wählen, also die kürzeste und zugleich schnellste Strecke zu seinem Ziel. Diese Strategie der Wegoptimierung findet man beispielsweise auch bei Hunden: Pennings (2003) berichtete von seinem Hund, der nach einem ausgiebigen Training bei einer komplexen Aufgabe die optimale Wegstrecke wählte, um sein Ziel in der kürzesten Zeit zu erreichen. Auch konnte gezeigt werden, dass Menschen bei einer Greifbewegung so nah wie möglich die Hand an dem Objekt vorbeiführen. Dies gelingt jedoch nur mit größter Aufmerksamkeit und mit einer Reduktion der Geschwindigkeit (Tresilian, 1998). Diese inverse Beziehung zwischen Geschwindigkeit und Genauigkeit der Bewegungskoordination konnte auch Dean & Brüwer (1994) bei ähnlichen Versuchen zeigen. Doch wie verhält es sich bei der Jagd des Schützenfisches, der in einer hindernisreichen Umgebung den Hindernissen erfolgreich mit der minimalen Schwimmstrecke begegnet? Wird die Präzision der prädiktiven Reaktionen beeinträchtigt? Die Ergebnisse aus Abb. 6.4 zeigen deutlich, dass Schützenfische auch in einer Hindernisausweichreaktion

ihren Peilwinkel sehr genau auf die Hinderniskante einstellen und die Präzision dieser Startbewegung nicht beeinträchtigt wird.

Zusammenfassend kann man festhalten, dass Schützenfische, die durch ein Hindernis behindert sind, den Nachteil des zusätzlichen Umwegs durch eine geschickte und sehr präzise Wahl des Peilwinkels bzw. einer geeigneten Schwimmrichtung nach der anfänglichen Drehung zum Teil wieder wettmachen können. Durch diese kognitive Leistung, indem der Schützenfisch auf die Hinderniskante nach dem Schnellstart peilt, ist er in der Lage den Schwimmweg zu minimieren und Energie einzusparen. Diese Strategie führt dazu, dass sich diese Behinderung durch ein Hindernis von Seiten der Schwimmstrecke nicht sehr nachteilig auf den Fangerfolg auswirkt.

Die optimale Geschwindigkeit

Wirkt sich die Anwesenheit der Hindernisse auf die Geschwindigkeit aus? Dean & Brüwer (1994) zeigten, dass die Genauigkeit bei einer hohen Geschwindigkeit abnimmt. Aufgrund dieses inversen Zusammenhangs und nachdem Schützenfische den Hindernissen mit gleich bleibender Präzision im Peilwinkel begegnen und ihren Weg um das Hindernis optimieren, sollte die Geschwindigkeit zwangsläufig beeinträchtigt sein. Die Ergebnisse aus Abb. 6.7 zeigen jedoch, dass dies bei der Jagd des Schützenfisches nicht der Fall ist: Die Geschwindigkeit der erfolgreich ausweichenden Schützenfische ist an die Entfernung zum Auftreffpunkt angepasst. Dieser Zusammenhang ist vergleichbar mit der Korrelation von Reaktionen in einer hindernisfreien Umgebung. Durch dieses optimal an die Entfernung angepasste Geschwindigkeitsprogramm ist auch der ausweichende Schützenfisch für eine erfolgreiche Jagd in der Lage, den Auftreffpunkt zeitgleich mit der Beute zu erreichen und die Reibungsverluste zu minimieren (Kapitel 4, Wöhl und Schuster, 2006).

Durch diese Versuche zeigte sich weiterhin, dass die Einstellung des Peilwinkels und die Wahl der Startgeschwindigkeit nicht miteinander gekoppelt sind. D.h. Schützenfische sind in der Lage, beide Parameter an unterschiedliche Bezugspunkte anzupassen. So werden bei einer Behinderung der Peilwinkel an die Hinderniskante und die Startgeschwindigkeit weiterhin an die Entfernung zum Auftreffpunkt angepasst. Der anscheinend dem prädiktiven Start der Schützenfische zugrunde liegende C-Start wird in der Regel bei Knochenfischen über das schnelle retikulospinale Netzwerk der Mauthnerzellen gesteuert

(Kapitel 5, Wöhl & Schuster, 2007). Dieser Schnellstart wurde bisher als ein sehr schneller Start gewertet, bei dem die Präzision allerdings zweitrangig ist (z.B. Bennett, 1984). In Kapitel 5 zeigte sich jedoch, dass dieser Start auch für das schnelle, sehr genau ausgerichtete Jagdverhalten der Schützenfische einsetzbar ist. Allerdings muss er hierfür an die veränderbaren Parameter (Entfernung und Richtung) situationsabhängig anpassbar und somit sehr variabel sein. Bei diesen Versuchen zeigte sich, dass dieser Start der Schützenfische sogar für komplexere Situationen ausgelegt ist, indem sich der Drehwinkel und die Startgeschwindigkeit auf jeweils unterschiedliche Bezugspunkte einstellen können und somit voneinander entkoppelt sind.

Grundsätzlich scheint der Schützenfisch weder seine Geschwindigkeit noch seine Präzision der Bewegung reduzieren zu müssen, um den optimalen Weg um ein Hindernis zu wählen. Entgegen den Erwartungen ist der Schützenfisch in der Lage die Bezugspunkte, um die Geschwindigkeit und den Drehwinkel festzulegen, zu entkoppeln. Dies erfordert ein sehr flexibles und leistungsstarkes neuronales Netzwerk.

Erfolgreiche Schützenfische minimieren den Zeitverlust

Nicht nur die Schwimmstrecke ist für den Fangerfolg bei Schützenfischen verantwortlich. In erster Linie spielt sicherlich die Zeit eine entscheidende Rolle. Denn nur wenn dem Schützenfisch ausreichend Zeit bleibt, ein angemessenes Geschwindigkeitsprogramm zu wählen, kann er auch annähernd zeitgleich mit der Beute den Auftreffpunkt erreichen. Dies haben die Versuche aus Kapitel 4 gezeigt (siehe auch Wöhl & Schuster, 2006). Reicht dagegen dem Fisch die verbleibende Zeit nicht aus, erreicht er trotz maximaler Geschwindigkeit und optimalem Weg den Auftreffpunkt erst nachdem die Beute auf die Wasseroberfläche aufgetroffen ist. Während dieser Zeit haben Schwarmmitglieder oder andere Oberflächenfische die Chance, die Beute zu fangen. Somit scheint es sinnvoll, dass Schützenfische ein Jagdsystem besitzen, das nicht nur die Schwimmstrecke minimiert und die Geschwindigkeit optimiert, sondern vor allem den Zeitverlust reduziert. Dies ist den Schützenfischen, wie man an den dargestellten Ergebnissen deutlich sehen kann, sogar in einer hindernisreichen Umgebung wiederum entgegen den Erwartungen gelungen.

Durch die Wahl des geeigneten Peilwinkels nach der anfänglichen Drehung auf die Hinderniskante und einer angemessenen Geschwindigkeit kann der Schützenfisch nicht nur

die Schwimmstrecke und den Energieverlust minimieren, sondern auch wertvolle Zeit einsparen. Aber wann und wie nimmt der Schützenfisch die hierfür notwendige Information über die Position der Hindernisse wahr? Wann erfolgt die hierfür sicherlich aufwendige Verrechnung der Information? Äußert sich diese durch einen Zeitverlust zu Beginn der Reaktion?

Ein weiteres nicht erwartetes Ergebnis stellt der Zeitpunkt und die Dauer der Wahrnehmung von der notwendigen Information der Hindernisse dar: Wie sich aus dem Peilwinkel und der Startgeschwindigkeit der Schützenfische am Ende des Schnellstarts bereits gezeigt hat, besitzen Schützenfische zu diesem Zeitpunkt bereits die gesamte notwendige Information, die sie zum Ausweichen des Hindernisses und zum Erreichen des Auftreffpunktes benötigen – also die Information der Flugbahn des Insekts relativ zur eigenen Position und zu den Hindernisstandorten. Somit muss die Wahrnehmung und die Verarbeitung dieser Information vor oder während des Schnellstarts stattgefunden haben.

Der Zeitraum der Durchführung des Schnellstarts scheint dafür ungeeignet zu sein. Da es sich bei diesen prädiktiven Starts um die so genannten C-Starts handelt (siehe Kapitel 5 oder Wöhl & Schuster, 2007), scheint der Fisch während dessen nicht in der Lage zu sein, Informationen wahrzunehmen. Dies postulierten Eaton und Emberley (1991) als sie C-Starts bei Goldfischen untersuchten: In einer Hindernissituation schien sich die neuronale Steuerung der C-Starts auf keine weiteren Informationen des Fluchtstimulus zu stützen, wenn die Bewegung bereits eingesetzt hat. Dies ist auch mit den hier dargestellten Ergebnissen gut vereinbar: Denn weder in einer hindernisreichen Umgebung aber unbehinderten Situation, noch bei einer Behinderung durch ein Hindernis stieg die Dauer des Schnellstarts im Vergleich zu der Dauer in einer hindernisfreien Umgebung an (Abb. 6.8 B).

Somit scheint die Reaktionszeit – also der Zeitraum zwischen Abschuss des Insekts und Einsetzen der ersten Fischbewegung – für diese Informationswahrnehmung alleinig verantwortlich zu sein. Menschen benötigen beispielsweise durchschnittlich 119 ms wenn sie während des Laufens Hindernissen ausweichen müssen (Weedesteyn et al., 2004). Bei einer Greifbewegung benötigen sie sogar über 1000 ms ohne visuellen Feedback, wenn sie mit der Hand ein Ziel erreichen sollen und dabei einem Hindernis ausweichen (McIntosh et al., 2004). Dabei besteht allerdings ein Unterschied zwischen Hindernis getriggerten Reaktionszeiten und willentlich beeinflussten Reaktionen (205 ms) (Weedesteyn et al., 2004). Auch Versuche an *Drosophila melanogaster* haben gezeigt, dass die Reaktionszeit, um

einem Hindernis während des Fluges auszuweichen und somit eine Kollision mit diesem zu vermeiden, zusätzlich mindestens 50 ms in Anspruch nimmt. Diese Versuche wurden sowohl unter ‚openloop‘ als auch unter ‚closedloop‘-Bedingungen gemacht (Tammero & Dickinson, 2002). Überraschenderweise zeigte sich bei den prädiktiven Starts der Schützenfische bei der Reaktionszeit keine signifikante Zunahme in einer hindernisreichen Umgebung, selbst wenn die Fische den Hindernissen ausweichen mussten (Abb. 6.8 A).

Dieses Ergebnis ist besonders überraschend, da der Schützenfisch bereits in einer hindernisfreien Umgebung die genannten Reaktionszeiten unterbietet, während der er die Information der Flugbahn des getroffenen Insekts erfasst und den Auftreffpunkt der Beute bestimmt. Würde sich bei Schützenfischen die Reaktionszeit wie bei *Drosophila melanogaster* jedoch um 50 ms verlängern, entspräche dies fast einer Verdoppelung derselben. Darüber hinaus handelt es sich hierbei um eine sehr präzise ausgerichtete Reaktion, die in ihrer Verrechnung aufwendiger sein sollte als eine Ausweichreaktion bei der lediglich eine Kollision vermieden werden muss, die Präzision jedoch sekundär ist. Diese höhere Präzision sollte demnach auch mehr Zeit in Anspruch nehmen, wie beispielsweise das Landeverhalten bei Insekten, die hierfür ca. 150 ms statt den 50 ms für das Ausweichen benötigen (Tammero & Dickinson, 2002).

Dass sich die Reaktionszeit der Schützenfische in einer hindernisreichen Umgebung nicht verlängert, könnte mehrere Gründe haben: (1) Schützenfische nutzen Informationen, die sie im Vorfeld von ihrer Umgebung bereits erfasst haben, so dass sie während der Reaktionszeit diese lediglich mit der neu wahrgenommenen Information der Flugbahn abgleichen müssen. Dies würde eine Art „kognitive Karte“ der Umgebung postulieren. (2) Schützenfische erfassen in jeder Umgebung bei jeder Reaktion während der Reaktionszeit nicht nur die Information der Flugbahn, sondern suchen die Umgebung zusätzlich nach anderen notwendigen Informationen ab, wie z.B. die Positionen von Hindernissen oder Schwarmmitgliedern, so dass sie auf diese individuell reagieren können. (3) Die Wahrnehmung der zusätzlichen Hindernisinformation benötigt bei Schützenfischen keine zusätzliche Zeit, da sie z.B. über ein anderes neuronales Netzwerk erfasst werden kann, das parallel zu der Informationswahrnehmung der Flugkurve des abgeschossenen Insektes arbeitet. Z.B. nehmen Goldfische die Information des Hindernisses entweder durch ihr Seitenliniensystem oder visuell wahr (Eaton & Emberley, 1991). Das Seitenliniensystem ist jedoch bei Schützenfischen zur Wahrnehmung der Hindernisinformation vermutlich nicht

beteiligt. Denn Informationen über stationäre Objekte sind nur dann verfügbar, wenn ein Fisch in unmittelbarer Nähe daran vorbeischwimmt (siehe z.B. von Campenhausen et al., 1981). Da sich die Schützenfische jedoch während der Reaktionszeit nicht bewegen und sich dabei meist in einiger Entfernung von den Hindernissen befanden, kann während der Reaktionszeit selbst keine mechanosensorische Information über die Hindernisse aufgenommen worden sein. Lediglich vorher, als die Fische im Becken herumschwammen, könnten sie eine hypothetische Karte über die Orte der Hindernisse potentiell auch anhand mechanosensorischer Information aufgestellt haben.

Die zusätzlichen Versuche an den Schützenfischen zeigten, dass selbst bei einer Positionsveränderung von weniger als 30 s vor Abschuss der Beute Schützenfische in der Lage sind mit einer minimalen Reaktionszeit auf die Beute zu reagieren. Daraus zeigt sich, dass Schützenfische scheinbar keine längerfristige zeitliche Stabilität der Hindernisse benötigen, und dass, wenn sie im Vorfeld erfasste Informationen während des Starts nutzen, diese in regelmäßigen aber kurzen Abständen aktualisieren. So können die Fische nahezu jederzeit schnellstmöglich auch in hindernisreicher Umgebung angepasst auf eine abgeschossene Beute reagieren. Das scheint auch sinnvoll, denn im natürlichen Lebensraum der Schützenfische existieren zwar viele stationäre Objekte als Hindernisse, wie z.B. Wurzeln und Äste, aber durch das Jagen im Schwarmverband, wo sich viele andere Oberflächenfische in unmittelbarer Umgebung befinden, ist es sinnvoll auch mit bewegten Hindernissen umgehen zu können, so dass man auch diesen gegebenenfalls ausweichen kann.

Letztendlich kann man gegenwärtig nicht sagen, wann Schützenfische die Information der Hindernisse erfassen. Vielleicht ist es eine Kombination aus den verschiedenen oben genannten Möglichkeiten. Allerdings ist es wahrscheinlich, dass die Information hauptsächlich während der Reaktionszeit erfasst wird, dies aber keine zusätzliche Zeit in Anspruch nimmt. Sicherlich hilft den Fischen dabei die im Vorfeld erfasste Information, die die Umgebung „vertrauter“ erscheinen lässt. Jedoch ist klar, dass die für den Fisch relevante Information, also die relative Lage des auszuweichenden Hindernisses im Bezug zum bestimmten Auftreffpunkt, während der Reaktionszeit verarbeitet werden muss und diese keine zusätzliche Zeit in Anspruch nimmt. Die neuronale Verarbeitung scheint beim Schützenfisch sehr effektiv zu sein, so dass der Fisch in einer hindernisreichen und komplexen Umgebung keine Zeit während der Wahrnehmung, der Verarbeitung sowie bei der Ausführung einer angepassten prädiktiven Reaktion verliert. Dafür nutzt der Schützenfisch

ein sehr leistungsstarkes neuronales System, das flexibel und sehr präzise auf verschiedene Bezugspunkte einstellbar ist.

Schützenfische nutzen trotz der Hindernisse ihre ‚openloop‘-Reaktionen

Dass Schützenfische die schnellen ‚openloop‘-Reaktionen auch in einer hindernisreichen Umgebung verwenden, zeigen einerseits die Ergebnisse der Anfangspeilung nach dem Schnellstart, andererseits aber auch das Verhalten der Fische, die dem Hindernis nicht ausweichen. Denn würden blockierte Fische fälschlicherweise nach dem Schnellstart auf den Auftreffpunkt der Beute peilen und weitere Informationen während der Schwimmstrecke verarbeiten (‚closedloop‘-Reaktion), könnte man erwarten, dass ein großer Anteil diesen Fehler während des Schwimmens erkennt und ausgleicht. Eine Kurskorrektur konnte bei diesen Fällen jedoch nicht festgestellt werden. Diese Schlussfolgerung wird auch durch die Analyse der Peilfehler gestützt: Betrachtet man den Peilfehler der dem Hindernis erfolgreich ausweichenden Fische (Abb. 6.3 B), zeigt sich deutlich, dass der überwiegende Teil bereits während des Starts eine Richtung einstellt, die bei deren Beibehaltung den Fisch zwangsläufig am Hindernis vorbei führt ($e_C > 0$). Nur ein geringer Anteil peilt zwar geringfügig auf die Hindernisfläche ($e_C < 0$), muss während des Schwimmverlaufs die Richtung aber nur minimal korrigieren, um dem Hindernis auszuweichen.

Ähnlich verhält es sich auch bei den blockierten Fischen, die dem Hindernis während der Schwimmbahn nicht ausweichen (Abb. 6.3 C): Auch bei diesen Reaktionen erfolgt keine Korrektur durch den Fisch, sondern die während des Starts eingestellte Richtung wird beibehalten. Dies ist insofern überraschend, da man annehmen würde, dass Schützenfische während der Schwimmstrecke irgendwann das Hindernis wahrnehmen und eine Kollision vermeiden sollten. Dies ist jedoch nicht der Fall. D.h. die Information ob ein Fisch zum Auftreffpunkt durch ein Hindernis blockiert ist oder nicht, wird während der Reaktionszeit festgelegt und mögliche Fehler nach dem Schnellstart werden nicht mehr korrigiert.

Vergleicht man weiterhin die Fehlinterpretation der Fische, Hindernissen fälschlicherweise nicht auszuweichen in Abhängigkeit von der Entfernung zwischen Auftreffpunkt und Hindernis, zeigt sich deutlich, dass diese Fehlleistung vermehrt auftritt wenn Hindernis und Auftreffpunkt nah beieinander liegen. Die unter solchen Bedingungen beim Schützenfisch ermittelten Fehlerquoten sind vielleicht mit denen vergleichbar, die Robert-

son und Johnson (1993) bei fliegenden Heuschrecken ermittelten, die Hindernissen im Flug ausweichen sollten. In rund 20 % der Fälle zeigte das fixierte Versuchstier keine Ausweichreaktion auf Hindernisse, was auf erschwerte Bedingungen (Zunahme der Geschwindigkeit des Objekts, Abnahme der Hindernisgröße) zurückgeführt wurde. Ähnlich scheint es sich auch bei Schützenfischen bezüglich der Entfernungsschätzung zu verhalten. In diesem Zusammenhang scheint die Strategie der ‚openloop‘-Reaktionen in einer hindernisreichen Umgebung ein erheblicher Nachteil zu sein. Denn durch die Fehleinschätzung der Entfernungen wird die Verrechnung fehlerhaft und das Risiko mit einem Hindernis zu kollidieren steigt an, was die Erfolgsaussichten natürlich reduziert.

Betrachtet man jedoch das mit einer ‚openloop‘-Reaktion ausgeführte Jagdverhalten in einer komplexen Umgebung in ihrer Gesamtheit, ist diese Strategie vielleicht der einzig mögliche Weg trotz Hindernissen erfolgreich zu sein. Denn wie die Daten zeigen, ist der Fisch dadurch in der Lage einerseits seinen Umweg zu minimieren, seine Geschwindigkeit weiterhin an die Entfernung anzupassen und ohne Zeitverlust zu starten. Eine Fehlerquote von 20 % ist somit sicherlich vertretbar, wenn Einbußen in den restlichen 80 % minimiert werden.

Die Fähigkeit der Schützenfische eine ‚openloop‘-Reaktion auf der Basis einer berechneten dreidimensionalen ballistischen Kurve einerseits und einer hindernisreichen Umgebung andererseits so präzise einzustellen, ist bisher einzigartig. Untersuchungen bei Sportlern zeigten bereits, dass Bewegungen ‚einfache‘ ballistische Aufgabenstellungen, wie bei den Baseballoutfieldern, unter einer ständiger sensorischer Kontrolle stehen indem die Spieler ‚closedloop‘-Strategien verwenden (vgl. z.B. Chapman, 1968; McBeath et al., 1995; Regan, 1997; van der Camp et al., 1997; Shaffer & McBeath, 2002). In diesem Zusammenhang unterscheiden sich jagende Schützenfische in einer hindernisreichen Umgebung deutlich von vielen anderen beeindruckenden Beispielen bei denen Tiere oder der Mensch Hindernissen begegnen und diesen in der Regel mit einer ‚closedloop‘-Reaktion und reduzierter Geschwindigkeit ausweichen. Dagegen zeigen Beispiele wie das schnelle und präzise Jagdverhalten des Schützenfisches in einer hindernisreichen Umgebung wie Tiere diese Problematik lösen und sich an die Gegebenheiten der Umgebung anpassen können. Diese Möglichkeiten der schnellen und effektiven Informationsverarbeitung können vielleicht auch in der Technik, z.B. in der Entwicklung von leistungsstarken Robotern oder in der Autoindustrie, in Zukunft eine große Rolle spielen.

7. Allgemeine Schlussfolgerung

Das Jagdverhalten der Schützenfische ist nicht nur durch die hohe Zielgenauigkeit der Fische beim Abschuss der Fliege mit einem sehr präzisen Wasserstrahl so faszinierend, besonders die Umsetzung der Informationen aus Flugbahn und Umgebung ist einzigartig. Diese kognitive Leistung der Schützenfische, einerseits sehr flexibel andererseits sehr präzise und schnell auf die Anfangsbewegung einer dreidimensionalen Flugbahn zu reagieren und ein prädiktives Ziel – den Auftreffpunkt – zu bestimmen, birgt somit viele Aspekte, die lohnenswert für eine genauere Untersuchung sind. Die Versuche dieser Arbeit konnten zeigen, dass Schützenfische in der Lage sind, die einzelnen Parameter (z.B. Entfernung zum Auftreffpunkt, Schwimmrichtung, Lage und Entfernung von Hindernissen), die sie für eine erfolgreiche Jagd einschätzen müssen, mit höchster Präzision zu erfassen und miteinander zu kombinieren. Auch die Wahrnehmung und Verrechnung der essentiellen Information erfolgt in extrem kurzer Zeit. Um dies zu ermöglichen, nutzen Schützenfische ein sehr schnelles und leistungsstarkes neuronales Netzwerk, das vergleichbar mit den schnellen C-Starts bei Fluchtreaktionen anderer Knochenfische ist. Dadurch ist es den Schützenfischen möglich, bei der Jagd Spitzengeschwindigkeiten zu erzielen und ihren Fangerfolg zu optimieren. Dennoch kann hierbei die hohe Präzision im Gegensatz zu der Genauigkeit bei Fluchtreaktionen anderer Knochenfische aufrechterhalten werden. Somit wird deutlich, dass das C-Start-Netzwerk der so genannten Retikulospinalneurone geeignet ist, sogar relativ komplexe Verhaltensmuster zu steuern, wie den prädiktiven Starts der Schützenfische. Außerdem weist die Zugänglichkeit des Netzwerkes eine faszinierende Perspektive für die Zukunft auf, wie ein definiertes Wirbeltiernetzwerk von einer kleinen Anzahl an identifizierten Neuronen eine beeindruckend komplexe sensormotorische Integrationsaufgabe durchführen kann.

Das Potential der ‚openloop‘-Reaktion

Da Schützenfische jedoch weder vor Abschuss der Beute Informationen über den zukünftigen Auftreffpunkt erfassen noch die Flugbahn des Insekts durch den Wasserstrahl beeinflussen können, müssen sie alle notwendigen Informationen, die sie zur Bestimmung des Auftreffpunktes und zur Festlegung des Schwimmwegs benötigen, während der sehr

kurzen Reaktionszeit erfassen. Diese Leistung der Informationswahrnehmung verbunden mit dem situationsabhängigen Bewegungsablauf kann demnach nicht auf einem einfachen neuronalen Reflex basieren, sondern bedarf einer effektiven kognitiven Steuerung. Durch diese ‚openloop‘-Reaktionen kann der Fisch sehr schnell auf die Beute reagieren, da eine komplizierte und zeitintensive Verrechnung der visuell erfassten Feedback-Information während des Schwimmwegs entfällt. Somit sind Schützenfische in der Lage nicht nur die Peilung und die Entfernung zum späteren Auftreffpunkt sondern auch den gesamten an die Umgebung angepassten Schwimmweg ausschließlich aus wenigen visuell erfassbaren Variablen zu bestimmen. Diese Fähigkeit nutzen sie um eine angemessene Drehung, eine angepasste Startgeschwindigkeit und ein optimalen Schwimmweg während ihrer ‚openloop‘-Starts festzulegen. Dadurch wird der Schützenfisch als solcher ein attraktives Modell, um zu untersuchen, wie jagende Tiere mit ihren prädiktiven Fähigkeiten die extrem schnellen ‚openloop‘-Reaktionen an nicht-triviale Aufgaben anpassen. Solche Reaktionen lösen die stark rechenintensiven Anforderungen der kontinuierlichen sensorischen Verrechnung (Feedback) an das Motorsystem ab, und geben irgendwann vielleicht neuen Anstoß, wie ‚openloop‘-Strategien helfen könnten, autonome Roboter ein bisschen schneller zu machen als sie bisher sind.

8. Literaturverzeichnis

- Abend, W., Bizzi, E. & Morasso, P.** (1982). Human arm trajectory formation. *Brain* **105**, 331-348.
- Aljure, E., Day, J. W. & Bennett, M. V. L.** (1980). Postsynaptic depression of Mauthner cell-mediated startle reflex, a possible contributor to habituation. *Brain Res.* **188**, 261-268.
- Allen, G. R.** (2004). *Toxotes kimberleyensis*, a New Species of Archerfish (Pisces: Toxotidae) from Fresh Waters of Western Australia. *Records of the Australian Museum* **56**, 225-230.
- Bainbridge, R.** (1960). Speed and stamina in three fish. *J. Exp. Biol.* **37**, 129-153.
- Bennett, M. V. L.** (1984). Escapism: some startling revelations. In *Neural Mechanisms of Startle Behavior* (ed. R. C. Eaton), pp. 353-363. New York: Plenum.
- Bialek, W.** (1990). Theoretical physics meets experimental neurobiology. *Lectures in Complex Systems, SFI Studies in the Sciences of Complexity, Lect. Vol. II* (ed. E. Jen) pp. 513-595. Menlo Park, CA, USA: Addison- Wesley.
- Bleckmann, H.** (1993). Role of the lateral line in fish behavior. In *Behavior of Teleost Fishes* (ed. T. J. Pitcher), pp. 201-246. London: Chapman & Hall.
- Buchanan, J. T.** (1993). Electrophysiological properties of identified classes of lamprey spinal neurons. *J. Neurophysiol.* **70**, 2313-2325.
- Chapman, S.** (1968). Catching a baseball. *Am. J. Physics* **36**, 868-870.
- Deliagina, T. G., Zelenin, P. V., Fagerstedt, P., Grillner, S. & Orlovsky, G. N.** (2000). Activity of reticulospinal neurons during locomotion in the freely behaving lamprey. *J. Neurophysiol.* **83**, 853-863.
- Dean, J. & Brüwer, M.** (1994). Control of human arm movements in two dimensions: path and joint control in avoiding simple linear obstacles. *Exp. Brain Res.* **97**, 497-514.
- Den Otter, A. R., Geurts, A. C. H., de Haart, M., Mulder, T. & Duysens, J.** (2005). Step characteristics during obstacle avoidance in hemiplegic stroke. *Exp. Brain Res.* **161**, 180-192.
- Dill, L. M.** (1977). Refraction and the spitting behavior of the archerfish (*Toxotes chatareus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **2**, 169-184.
- Domenici, P.** (2001). Scaling the locomotor performance in predator-prey interactions: from fish to killer whales. *Comp. Biochem. Physiol.* **131A**, 169-182.
- Domenici, P. & Batty, R. S.** (1997). The escape behavior of solitary herring and comparisons with schooling individuals. *Mar. Biol.* **128**, 29-38.
- Domenici, P. & Blake, R. W.** (1993). Escape trajectories in angelfish (*Pterophyllum eimekei*). *J. Exp. Biol.* **177**, 253-272.
- Domenici, P. & Blake, R. W.** (1997). The kinematics and performance of fish fast-start swimming. *J. Exp. Biol.* **200**, 1165-1178.
- Domenici, P., Standen, E. M. & Levine, R. P.** (2004). Escape manoeuvres in the spiny dogfish (*Squalus acanthias*). *J. Exp. Biol.* **207**, 2339-2349.
- Eaton, R. C. & Emberley, D. S.** (1991). How stimulus direction determines the trajectory of the Mauthner-initiated escape response in a teleost fish. *J. Exp. Biol.* **161**, 469-487.
- Eaton, R. C., Bombardieri, R. & Meyer, D. L.** (1977). The Mauthner-initiated startle response in teleost fish. *J. Exp. Biol.* **66**, 65-81.
- Eaton, R. C., Lavender, W. A. & Wieland, C. M.** (1982). Alternative neural pathways initiate fast-start responses following lesions of the Mauthner neuron in goldfish. *J. Comp. Physiol.* **145**, 485-496.
- Eaton, R. C., Lee, R. K. K. and Foreman, M. B.** (2001). The Mauthner cell and other identified neurons of the brainstem escape network of fish. *Prog. Neurobiol.* **63**, 467-485.

- Elshoud, G. C. A. & Kooman, P.** (1985). A biomechanical analysis of spitting in archer fish (Pisces, Perciformes, Toxidae). *Zoomorphology* **105**, 240-252.
- Faber, D. S., Fetcho, J. R. & Korn, H.** (1989). Neuronal networks underlying the escape response in goldfish: general implications for motor control. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **563**, 11-33.
- Fetcho, J. R. & Bhatt, D. H.** (2004). Genes and photons: new avenues into the neuronal basis of behavior. *Curr. Opin. Neurobiol.* **14**, 707-714.
- Fetcho, J. R. & Higashijima, S. I.** (2004). Optical and genetic approaches toward understanding neuronal circuits in zebrafish. *Integr. Comp. Biol.* **44**, 57-70.
- Fetcho, J. R. & O'Malley, D. M.** (1997). Imaging neuronal networks in behaving animals. *Curr. Opin. Neurobiol.* **7**, 832-838.
- Foreman, M. B. & Eaton, R. C.** (1993). The direction change concept for reticulospinal control of goldfish escape. *J. Neurosci.* **13**, 4101-4133.
- Fry, S. N., Sayaman, R. & Dickinson, M. D.** (2003). The aerodynamics of free-flight maneuvers in *Drosophila*. *Science* **300**, 495-498.
- Gray, J.** (1953). The locomotion of fishes. *Essays in Marine Biology, Elmhirst Memorial Lectures*. Edinburgh: Oliver and Boyd.
- Hale, M. E.** (2002). S- and C-start escape responses of the muskellunge (*Esox masquinongy*) require alternative neuromotor mechanisms. *J. Exp. Biol.* **205**, 2005-2016.
- Hale, M. E., Long, J. H., McHenry, M. J. & Westneat, M. W.** (2002). Evolution of behavior and neural control of the fast-start escape response. *Evolution* **56**, 993-1007.
- Hale, M. E., Kheirbek, M. A., Schriefer, J. E. & Prince, V. E.** (2004). *Hox* Gene misexpression and cell-specific lesions reveal functionality of homeotically transformed neurons. *J. Neurosci.* **24**, 3070-3076.
- Harper, D. G. & Blake, R. W.** (1990). Fast-start performance of rainbow trout *Salmo gairdneri* and northern pike *Esox lucius*. *J. Exp. Biol.* **150**, 321-342.
- Harper, D. G. & Blake, R. W.** (1991). Prey capture and the faststart performance of northern pike *Esox lucius*. *J. Exp. Biol.* **155**, 175-192.
- Heitler, W. J. & Burrows, M.** (1977). The locust jump. I. The motor programme. *J. Exp. Biol.* **66**, 203-219.
- Hertel, H.** (1966). *Structure, Form and Movement*. New York: Reinhold.
- Holderied, M. W., Jones, G. & v. Helversen, O.** (2006). Flight and echolocation behaviour of whiskered bats commuting along a hedgerow: range-dependent sonar signal design, Doppler tolerance and evidence for 'acoustic focussing'. *J. Exp. Biol.* **209**, 1816-1826.
- Hertel, H.** (1966). *Structure, Form and Movement*. New York: Reinhold.
- Johnson, T. P., Bennett, A. F. & McLister, J. D.** (1996). Thermal dependence and acclimation of fast start locomotion and its physiological basis in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Physiol. Zool.* **69**, 276-292.
- Kimmel, C. B., Eaton, R. C. & Powell, S. L.** (1980). Decreased fast-start performance of zebrafish lacking Mauthner neurons. *J. Comp. Physiol.* **140**, 343-350.
- Liu, K. S. & Fetcho, J. R.** (1999). Laser ablations reveal functional relationships of segmental hindbrain neurons in zebrafish. *Neuron* **23**, 325-335.
- Lüling, K. H.** (1963). The archerfish. *Sci. Am.* **209**, 100-108.
- McBeath, M. K., Shaffer, D. M. & Kaiser, M. K.** (1995). How baseball outfielders determine where to run to catch fly balls. *Science* **268**, 569-573.
- McClellan, A. D. & Grillner, S.** (1983). Initiation and sensory gating of 'Fictive' swimming and withdrawal responses in an *in vitro* preparation of the lamprey spinal cord. *Brain Res.* **269**, 237-250.
- McFadyen, B. J., Lavoie, S. & Drew, T.** (1999). Kinetic and energetic patterns for hindlimb obstacle avoidance during cat locomotion. *Exp. Brain Res.* **125**, 502-510.

- McIntosh, R. D., McClements, K. I., Schindler, I., Cassidy, T. P., Birchall, D. & Milner, A. D. (2004). Avoidance of obstacles in the absence of visual awareness. *Proc. R. Soc. Lond. B* **271**, 15-20.
- Miesenböck, G. (2004). Genetic methods for illuminating the function of neural circuits. *Curr. Opin. Neurobiol.* **14**, 395-402.
- Montgomery, J. C., Macdonald, F., Baker, C. F. & Carton, A. G. (2002). Hydrodynamic contributions to multimodal guidance of prey capture behavior in fish. *Brain Behav. Evol.* **59**, 190-198.
- Nissanov, J. & Eaton, R. C. (1989). Reticulospinal control of rapid escape turning maneuvers in fishes. *Am. Zool.* **29**, 103-121.
- O'Malley, D. M., Kao, Y.-H. & Fetcho, J. R. (1996). Imaging the functional organization of zebrafish hind-brain segments during escape behaviors. *Neuron* **17**, 1145-1155.
- O'Steen, S., Cullum, A. J. & Bennett, A. F. (2002). Rapid evolution of escape performance in Trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*). *Evolution* **56**, 776-784.
- Pennings, T. J. (2003). Do Dogs know calculus? *The College Mathematics Journal* **34** (3), 78-82.
- Regan, D. (1997). Visual factors in hitting and catching. *J. Sports Sci.* **15**, 533-558.
- Robertson, R. M. & Johnson, A. G. (1993). Collision avoidance of flying locusts: steering torques and behaviour. *J. Exp. Biol.* **184**, 35-60.
- Rossel, S., Corlija, J. & Schuster, S. (2002). Predicting three-dimensional target motion: how archerfish determine where to catch their dislodged prey. *J. Exp. Biol.* **205**, 3321-3326.
- Schlegel, T., Schmid, C. J. & Schuster, S. (2006). Archerfish shots are evolutionarily matched to prey adhesion. *Curr. Biol.* **16**, R836-R837.
- Schriefer, J. E. & Hale, M. E. (2004). Strikes and startles of northern pike (*Esox lucius*): a comparison of muscle activity and kinematics between Sstart behaviors. *J. Exp. Biol.* **207**, 535-544.
- Schuster, S., Rossel, S., Schmidtmann, A., Jäger, I. & Poralla, J. (2004). Archer fish learn to compensate for complex optical distortions to determine the absolute size of their aerial prey. *Curr. Biol.* **14**, 1565-1568.
- Schuster, S., Wöhl, S., Griebisch, M. & Klostermeier, I. (2006). Animal cognition: how archer fish learn to down rapidly moving prey. *Curr. Biol.* **16**, 378-383.
- Shaffer, D. M. & McBeath, M. K. (2002). Baseball outfielders maintain a linear optical trajectory when tracking uncatchable fly balls. *J. Exp. Psychol.* **28**, 335-348.
- Sobel, E. C. (1990). The locust's use of motion parallax to measure distance. *J. Comp. Physiol. A* **167**, 579-588.
- Spierts, I. L. Y. & van Leeuwen, J. L. (1999). Kinematics and muscle dynamics of C- and S-starts of carp (*Cyprinus carpio*, L.). *J. Exp. Biol.* **202**, 393-406.
- Tammero, L. F. & Dickinson, M. H. (2002). Collision-avoidance and landing responses are mediated by separate pathways in the fruit fly, *Drosophila melanogaster*. *J. Exp. Biol.* **205**, 2785-2798.
- Timmermans, P. J. A. (2001). Prey catching in the archer fish: angles and probability of hitting an aerial target. *Behav. Proc.* **55**, 93-105.
- Tresilian, J. R. (1998). Attention in action or obstruction of movement? A kinematic analysis of avoidance behavior in prehension. *Exp. Brain Res.* **120**, 352-368.
- Tytell, E. D. & Lauder, G. V. (2002). The C-start escape response of *Polypterus senegalus*: bilateral muscle activity and variation during stage 1 and 2. *J. Exp. Biol.* **205**, 2591-2603.
- van der Camp, J., Savelsbergh, G. & Smeets, J. (1997). Multiple information sources in interceptive timing. *Hum. Mov. Sci.* **16**, 787-821.
- von Campenhausen, C., Riess, I. & Weissert, R. (1981). Detection of Stationary Objects by the Blind Cave Fish *Anoptichthys jordani* (Characidae). *J. Comp. Physiol.* **146**, 369-374.
- Wallace, G. K. (1959). Visual scanning in the desert locust *Schistocerca gregaria* Forskal. *J. Exp. Biol.* **36**, 512-525.

- Wardle, C. S.** (1975). Limit of fish swimming speed. *Nature* **255**, 725-727.
- Webb, P. W.** (1971). The swimming energetics of trout. I. Thrust and power output at cruising speeds. *J. Exp. Biol.* **55**, 489-520.
- Webb, P. W.** (1975). Acceleration performance of rainbow trout, *Salmo gairdneri*, and green sunfish, *Lepomis cyanellus*. *J. Exp. Biol.* **74**, 211-226.
- Webb, P. W.** (1976). The effect of size on the fast-start performance of rainbow trout *Salmo gairdneri*, and a consideration of piscivorous predator-prey interactions. *J. Exp. Biol.* **65**, 157-177.
- Webb, P. W.** (1978a). Fast-start performance and body form in seven species of teleost fish. *J. Exp. Biol.* **74**, 211-226.
- Webb, P. W.** (1978b). Temperature effects on acceleration of rainbow trout *Salmo gairdneri*. *J. Fish. Res. Bd Can.* **35**, 1417-1422.
- Webb, P. W.** (1984). Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates. *Am. Zool.* **24**, 107-120.
- Webb, P. W., Sims, D. & Schultz, W. W.** (1991). The effects of an air/water surface on the fast-start performance of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *J. Exp. Biol.* **155**, 219-226.
- Weih, D.** (1973). The mechanisms of rapid starting of slender fish. *Biorheology* **10**, 343-350.
- Westneat, M. W., Hale, M. E., McHenry, M. J. & Lang, J. H.** (1998). Mechanics of the fast-start: muscle function and the role of intramuscular pressure in the escape behavior of *Amia calva* and *Polypterus palmas*. *J. Exp. Biol.* **201**, 3041-3055.
- Wöhl, S. & Schuster, S.** (2006). Hunting archer fish match their take-off speed to distance from the future point of catch. *J. Exp. Biol.* **209**, 141-151.
- Wöhl, S. & Schuster, S.** (2007). The predictive start of hunting archerfish: a flexible and precise motor pattern performed with the kinematics of an escape C-start. *J. Exp. Biol.* **210**, 311-324.
- Weerdsteijn, V., Nienhuis, B., Hampsink, B. & Duysens, J.** (2004). Gait adjustments in response to an obstacle are faster than voluntary reactions. *Human Movement Science* **23**, 351-363.
- Zottoli, S. J.** (1977). Correlation of the startle reflex and Mauthner cell auditory responses in the unrestrained goldfish. *J. Exp. Biol.* **66**, 243-254.
- Zottoli, S. J. & Faber, D. S.** (2000). The Mauthner cell: what has it taught us? *Neuroscientist* **6**, 25-37.

Anhang

Die hier dargestellten Daten basieren auf der Datengrundlage der in Kapitel 5 dargestellten Versuche. Bei diesen Versuchen zeigte sich, dass in der Regel Fische mit einer kürzeren Entfernung zum Auftreffpunkt in einer hindernisfreien Umgebung einen größeren Fangerfolg haben. Die Entfernungen unterscheiden sich signifikant voneinander ($p = 0,011$; t -Test).

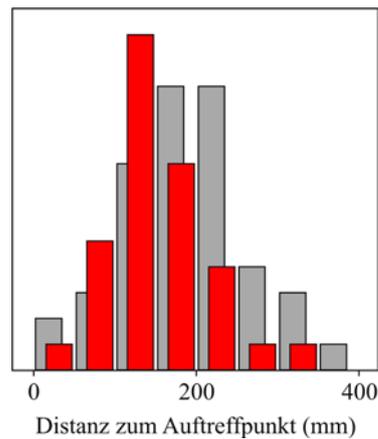


Abb. A1 Die Entfernung zum Auftreffpunkt trägt in einer hindernisfreien Umgebung zum Fangerfolg bei. Die Verteilung der Entfernungen bei erfolgreichen Schützenfischen (rot) ist im Vergleich zu nicht erfolgreichen Fischen (grau) kürzer. Dieser Unterschied ist signifikant abgesichert ($p = 0,011$; t -Test). Erfolgreiche Fische sind im Durchschnitt $147,7 \pm 61,1$ mm (Mittelwert \pm SD, $n = 33$) während nicht erfolgreiche Fische im Mittel $189,9 \pm 76,1$ mm (Mittelwert \pm SD, $n = 43$) vom Auftreffpunkt entfernt sind. Klassenbreite 50 mm.

Zu guter Letzt ist noch genügend Raum und Zeit, allen, die in irgendeiner Weise an dieser Arbeit beteiligt waren oder mich während dieser Zeit unterstützt haben,

DANKE!

zu sagen:

Mein Dank gilt an erster Stelle Herrn PD Dr. Stefan Schuster, der mich bei der Planung und Durchführung der Arbeit großartig unterstützt hat und mir dennoch genügend Freiraum gewährte meine eigenen Ideen umzusetzen. Er stand während dieser Zeit immer für Rückfragen und konstruktive Vorschläge zur Verfügung. Für seine Diskussionsbereitschaft und seine stets sehr engagierte und freundliche Unterstützung möchte ich mich an dieser Stelle ganz herzlich bedanken.

Herrn Prof. Dr. Otto von Helversen danke ich für die Begutachtung dieser Arbeit. Durch ihn habe ich während meine Zeit am Institut für Zoologie II das wissenschaftliche Arbeiten mit seinen Höhen und Tiefen schätzen gelernt. Durch sein unendliches Wissen und seine ruhige Ausstrahlung ist er mir ein großes Vorbild.

Der DFG danke ich für die Förderung des Projektes.

Barbara Meißner möchte ich für die Anfertigung der Filme danken, durch die ich zu Beginn meiner Arbeit wertvolle Zeit einsparen konnte. Diese Zeit stand mir schließlich für die intensive Auswertung zur Verfügung. Danken möchte ich auch allen aktuellen und ehemaligen Mitarbeitern des Instituts für Zoologie II, die während meiner Diplomarbeit und meiner Promotionszeit für die angenehme Atmosphäre und die schöne Zeit sorgten, die ich dort mit den experimentellen Arbeiten verbringen konnte. An dieser Stelle möchte ich besonders Angela Bruns nennen, die immer ein offenes Ohr für die kleineren und größeren Probleme während dieser Zeit hatte. Auch Philipp Krupczynski und Sönke Ahlf danke ich für die nette Atmosphäre im Arbeitszimmer. Außerdem möchte ich auch folgende Personen nennen, denen mein Dank gilt: Monika Otter, Wolfram Schulze, Nic Kondratieff, Dagmar Dachlauer, Peter Übel, Volker Runkel und Ulrich Marckmann, sowie allen die an der Frühstücks- bzw. Mittagspause im Sozialraum teilgenommen haben und stets für gute Stimmung sorgten. Dafür herzlichen Dank!

Mein ganz besonderer Dank gilt außerdem meinen Eltern und meinen Geschwistern, dass sie mir viele Möglichkeiten eröffnet haben und mir immer ihre volle Unterstützung gaben, diese Arbeit durchzuführen, auch wenn sie mir manchmal auch den Rücken stärken mussten.

Ganz besonders möchte aber Andreas Kiefer danken. Danke für die unermüdliche Unterstützung und Motivation während meiner Arbeit, für das Korrekturlesen und für die anregenden, meist kniffligen Diskussionen.