

**Objekterkennung durch Echoortung
und
der Einfluß zeitlicher Integrationsmechanismen
bei der Fledermaus *Megaderma lyra***

Dissertation
In der Fakultät für Biologie der
Ludwig-Maximilians-Universität München

vorgelegt von
Petra Weißenbacher
aus München

München, im Februar 2003

1. Gutachter: Prof. Dr. G. Neuweiler
2. Gutachter: Prof. Dr. G. Schuller

eingereicht am 11. Februar 2003

Tag der mündlichen Prüfung: 11. April 2003

Zusammenfassung

Diese Arbeit befaßt sich mit der Objekterkennung durch Echoortung bei der Fledermaus *Megaderma lyra* und zeigt welche Rolle hierbei die zeitliche Integration akustischer Information spielt. Es werden zwei psychoakustische Experimente beschrieben, deren Ergebnisse mit adäquaten Modellen verglichen werden und somit einen Einblick in die Verarbeitungsmechanismen des auditorischen Systems von *M. lyra* gewähren.

Das erste Experiment untersucht die Objekterkennung durch Echoortung anhand der spontanen Klassifizierung unbekannter virtueller Objekte im Rückspielexperiment. Hierbei ist von Interesse, welche Klassifizierungsstrategie bei der Objekterkennung Anwendung findet. Bewertet *M. lyra* Objekte durch den Vergleich unterschiedlicher Objektechos oder ist sie fähig das akustische Abbild eines Objektes durch eine Kreuzkorrelation ihres Lautes mit dem Objektecho zu extrahieren? Der Vergleich der Ergebnisse aus dem Verhaltensexperiment mit der Klassifizierung der Testobjekte durch unterschiedliche Modelle weist darauf hin, daß *M. lyra* tatsächlich die Fähigkeit besitzt, das akustische Abbild unbekannter Objekte zu extrahieren. Zudem zeigt der Vergleich mit der Klassifizierung durch ein auditorisches Modell, daß die Echoinformation von Objekten kleiner als 6,6 cm im peripheren auditorischen System spektral kodiert wird. Die Ergebnisse einer begleitenden Analyse der Echoortungslaute während des Verhaltensexperiments deuten darauf hin, daß *M. lyra* ihr Echoortungsverhalten zur spontanen Klassifizierung unbekannter Objekte nicht adaptiv verändert, sondern in gleicher Weise einsetzt wie bei der Klassifizierung bekannter Objekte.

Das zweite Projekt befaßt sich mit den Einflüssen zeitlicher Verarbeitungsmechanismen auf die Echoabbildung. Hierzu wird die zeitliche Integration akustischer Information in Abhängigkeit des zeitlichen Abstandes zweier Schallereignisse sowohl unter passiv-akustischen Bedingungen als auch im Echoortungskontext untersucht. Unter beiden Bedingungen können bei *M. lyra* gleichermaßen kurze Integrationszeiten von weniger als 200 μ s beobachtet werden. Der Vergleich der Ergebnisse aus dem Verhaltensexperiment mit einem auditorischen Modell der Gehörperipherie von *M. lyra* zeigt, daß die zeitliche Integration kurzer Signalpaare anhand der Überlappung cochleärer Filterantworten

erklärt werden kann. Demnach kann das periphere auditorische System von *M. lyra* Objektstrukturen von weniger als 3,4 cm nicht zeitlich auflösen und somit nur spektral kodieren. Objektstrukturen von mehr als 3,4 cm könnten hingegen zeitlich aufgelöst und somit zeitlich kodiert werden. Wie die Ergebnisse des ersten Experiments zeigen, wird jedoch die akustische Information von Objekten bis zu 6,6 cm peripher rein spektral kodiert und die zeitliche Information nicht genutzt.

Auszüge der Ergebnisse des ersten Experiments (Kapitel 1) wurden veröffentlicht in:

Weißbacher P und Wiegrebe L. Classification of virtual objects in the echolocating bat, *Megaderma lyra*. accepted by *Behavioral Neuroscience* (Februar 2003)

Auszüge der Ergebnisse des zweiten Experiments (Kapitel 2) wurden veröffentlicht in:

Weißbacher P, Wiegrebe L und Kössl M. The effect of preceding sonar emission on temporal integration in the bat, *Megaderma lyra*. *Journal of Comparative Physiology A* 188, 147-155 (2002)

Inhaltsverzeichnis

1	Klassifizierung virtueller Objekte durch Echoortung	
1.1	Einleitung	7
1.1.1	Objekterkennung durch Echoortung	7
1.1.2	Das akustische Abbild eines Objektes	9
1.1.3	Virtuelle Objekte im Rückspielexperiment	11
1.1.4	Charakterisierung der Fledermaus <i>Megaderma lyra</i>	12
1.1.5	Ziel des folgenden Projektes	13
1.2	Material und Methoden	14
1.2.1	Versuchstiere und deren Haltung	14
1.2.2	Impulsantwortgenerierung	15
1.2.3	Signalgenerierung und Signalgebung	17
1.2.4	Kalibration	19
1.2.5	Versuchsaufbau	19
1.2.6	Psychophysische Vorgehensweise	20
1.2.7	Darstellung der Verhaltensdaten	21
1.2.8	Aufnahme von Echoortungslauten während des Verhaltensexperiments	21
1.3	Ergebnisse	24
1.3.1	Klassifizierung virtueller Objekte durch Echoortung	24
1.3.2	Echoortungsverhalten während des Verhaltensexperiments	26
1.4	Modelle zur akustischen Objektklassifizierung	27
1.4.1	Modell 1: Simulation basierend auf der IA des Objektes	27
1.4.2	Modell 2: Simulation basierend auf dem Objektecho	30
1.4.2.1	Objektecho ausgehend vom Echoortungslaut	30
1.4.2.2	Objektecho (Kontrolle 1)	31
1.4.2.3	Objektecho (Kontrolle 2)	32
1.4.3	Modell 3: Simulation auf peripher auditorischer Ebene	33
1.5	Diskussion	37
1.5.1	Die interne Repräsentation akustischer Information	37
1.5.2	Die Kodierung akustischer Information im auditorischen System	38
1.5.3	Objekterkennung und adaptives Echoortungsverhalten	39
1.5.4	Schlußfolgerung	41

2	Zeitliche Integration im Rahmen der Echoortung	42
2.1	Einleitung	42
2.1.1	Der Einfluß zeitlicher Integration auf die auditorische Wahrnehmung	42
2.1.2	Vergleich der zeitlichen Integration kurzer Signalpaare bei Säugern	44
2.1.3	Ziel des folgenden Projektes	46
2.2	Material und Methoden	46
2.2.1	Versuchstiere und deren Haltung	46
2.2.2	Signalgebung	47
2.2.3	Kalibration	49
2.2.4	Versuchsaufbau	49
2.2.5	Psychophysische Vorgehensweise	50
2.2.6	Auswertung und Darstellung der Verhaltensdaten	51
2.3	Ergebnisse	53
2.3.1	Experiment 1: Passiv-akustische Messung der zeitlichen Integration	53
2.3.2	Experiment 2: Aktiv-akustische Messung der zeitlichen Integration	53
2.4	Simulation der zeitlichen Integration bei <i>Megaderma lyra</i>	55
2.4.1	Untersuchung auditorischer Filter anhand von DPOAEs	55
2.4.2	Der Gammatonfilter als Äquivalent zum auditorischen Filter	57
2.4.3	Das auditorische Modell	57
2.5	Diskussion	60
2.5.1	Der Einfluß der Echoortung	60
2.5.2	Vergleich mit anderen Säugern und mögliche Gründe für Unterschiede	63
2.5.3	Hinweise auf den Entstehungsort zeitlicher Integration	65
2.5.4	Schlußfolgerung	67
3	Abkürzungen	69
4	Abbildungs- und Tabellenverzeichnis	70
5	Literaturverzeichnis	71
6	Lebenslauf	79
7	Publikationen	80
8	Danksagung	81

1 Klassifizierung virtueller Objekte durch Echoortung

1.1 Einleitung

1.1.1 Objekterkennung durch Echoortung

Säugetiere verfügen über diverse sensorische Fähigkeiten, anhand derer sie ihre Umwelt wahrnehmen und einzelne Reize unterscheiden bzw. klassifizieren können. Während der Mensch in seiner Wahrnehmung stark visuell dominiert ist, verfügen nachtaktive Säugetiere wie echoortende Fledermäuse neben dem mehr oder minder ausgeprägten visuellen Sinn über eine außergewöhnlich gute auditorische Wahrnehmung. Die Analyse von Echos ermöglicht echoortenden Lebewesen die präzise Ortung von Objekten, aber auch deren Identifikation anhand von objektcharakteristischen Echoeigenschaften. Hierbei spielen vor allem die spektralen und zeitlichen Echoeigenschaften sowie die Echoamplitude eine große Rolle. Fledermäuse können somit Objekte bezüglich Größe (Fleissner 1974; Simmons und Vernon 1971), dreidimensionaler Form (Bradbury 1970; Griffin et al. 1965; Webster und Durlach 1963) und Oberflächenstruktur (Dijkgraaf 1946; Habersetzer und Vogler 1983; Schmidt 1988a; Schmidt 1992; Simmons et al. 1974) voneinander unterscheiden und identifizieren.

Diese Fähigkeit der akustischen Objektidentifizierung ist dem momentanen Stand der Technik in Bezug auf akustische Bildgebung noch weit überlegen und konnte in ihren grundlegenden Mechanismen bisher nicht eindeutig entschlüsselt werden. Neben neurophysiologischen Experimenten, welche die Kodierung der akustischen Echoinformation auf unterschiedlichen Ebenen der Hörbahn untersuchen (Radtke-Schuller und Schuller 1995; Razak et al. 1999; Rübsamen et al. 1988; Sanderson und Simmons 2000; Schuller 1984; Suga und Schlegel 1973), bieten sich psychoakustische Methoden, basierend auf Verhaltensstudien, zur Untersuchung der Echoortung an.

Die Mehrheit der psychoakustischen Experimente, welche sich mit Objekterkennung durch Echoortung beschäftigen, basieren auf der Unterscheidung meist nur zweier sehr ähnlicher Objekte im 2-AFC-(*2-alternative forced-choice*) Verfahren (Au et al. 1980; Au und Pawloski 1992; Au und Turl 1991; Bradbury 1970; Brill et al. 1992; Evans und Powell 1967; Habersetzer und Vogler 1983; Hammer und Au 1980; Nachtigall et al. 1980; Schmidt 1988a; Schmidt 1988b; Schmidt 1992). Derartige

Unterscheidungsexperimente können jedoch nicht die Frage beantworten, ob das echoortende Tier nur die Veränderung des Echos wahrnimmt, oder ob das präsentierte Objekt intern abgebildet wurde. Hierzu wäre eine Vielzahl an Objektpräsentationen nötig, infolgedessen eine reine Unterscheidungsstrategie nicht mehr möglich wäre.

Die Unterscheidung geometrischer Formen und Platten unterschiedlicher Größe und unterschiedlichen Materials im Delphinexperiment (Evans und Powell 1967) wurde ebenso humanakustisch an Tauchern untersucht (Fish et al. 1976). Die Taucher trugen Helme aus undurchsichtigem Material, welche eine visuelle Objekterkennung nicht zuließen. Über an der Helmoberfläche angebrachte Ultraschalllautsprecher wurden präsentierte Objekte mit delphinähnlichen Lauten beschallt. Das reflektierte Echo wurde über ebenso an der Helmoberfläche angebrachte Mikrophone aufgenommen und verlangsamt über helminterne Kopfhörer den Tauchern präsentiert. Durch die Verlangsamung, d.h. zeitliche Dehnung des Echos, wurde der informative Frequenzbereich des Echos in den menschlichen Hörbereich transformiert. Mit Hilfe dieser technischen Ausstattung sollten die Taucher die präsentierten Objekte anhand ihrer Echoeigenschaften voneinander unterscheiden. Allerdings hatten die Taucher, im Gegensatz zu den Delphinen, nicht die Möglichkeit das Echo mit dem ausgesandten Schall zu vergleichen, da sie letzteren nicht hören konnten. Die Ergebnisse zeigten jedoch, daß die Taucher die präsentierten Objekte genauso gut oder zum Teil sogar besser voneinander unterscheiden konnten als die Delphine in den vorhergehenden Experimenten (Evans und Powell 1967).

Welche Strategie die Taucher bei der Klassifizierung der Objekte angewandt hatten, wurde allerdings nicht dokumentiert. Hierzu konnten Versuchspersonen in einem weiteren humanakustischen Experiment befragt werden, wobei Kugeln und Zylinder unterschiedlicher Größe und unterschiedlichen Materials anhand zuvor aufgezeichneter und dann verlangsamt wiedergegebener Objektechos unterschieden werden sollten (Au und Martin 1989). Die Versuchspersonen konnten die beschallten Objekte zwar anhand der akustischen Information voneinander differenzieren, hatten diesbezüglich jedoch keine Objektvorstellung, d.h. keine interne bildhafte Repräsentation des jeweiligen Objektes.

Daß echoortende Fledermäuse eine bildhafte Repräsentation georteter Objekte entwickeln ist anzunehmen, jedoch noch nicht nachgewiesen. Experimente an echoortenden Delphinen zeigten hingegen, daß akustisch erworbene interne

Repräsentation von Objekten visuell abrufbar sind (Harley et al. 1996; Herman et al. 1998; Pack und Herman 1995). Hierbei wurden die Delphine mit Augenabdeckungen versehen, wodurch sie die präsentierten Objekte nur akustisch durch Echoortung wahrnehmen konnten. Darauf folgten rein visuelle Präsentationen der gleichen Objekte über einen Bildschirm, wobei die Delphine anhand ihrer akustischen Vorerfahrung die Objekte wiedererkannten. Folglich ist anzunehmen, daß die Delphine die akustische Information des präsentierten Objektes zu einer bildhaften Repräsentation des Objektes zusammengesetzt und gespeichert haben.

1.1.2 Das akustische Abbild eines Objektes

Das akustische Abbild, d.h. das Echo eines Objektes ist charakterisiert durch seine Impulsantwort (IA). Sie entsteht durch Beschallung des Objektes mit einem akustischen Impuls von theoretisch unendlicher Kürze und unendlicher Amplitude (Dirac-Impuls oder Nadelimpuls genannt). Die IA entspricht dem Zeitsignal des mit den Objekteigenschaften gefilterten Impulses (siehe Abb. 1), wobei die Länge einer IA zur Größe des Objektes proportional ist (Blauert 1997).

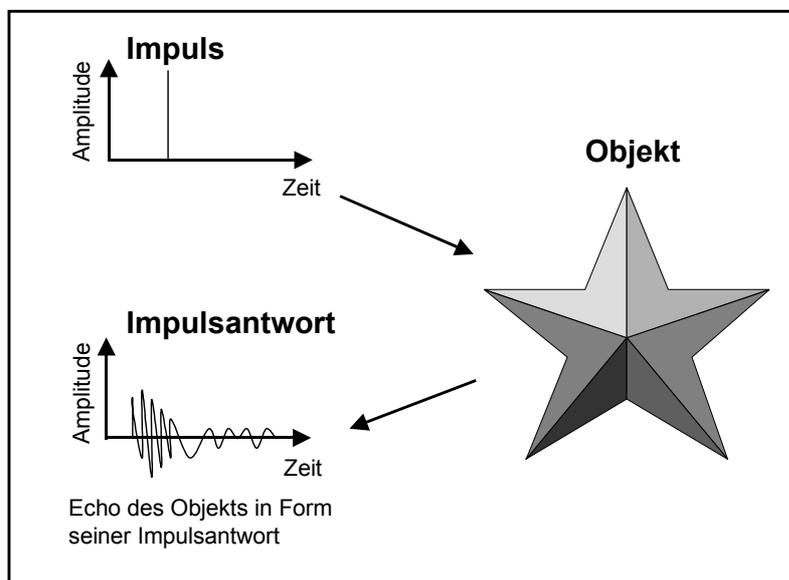


Abbildung 1: Vereinfachte Darstellung der Entstehung einer Impulsantwort (IA). Bei Beschallung eines Objektes mit einem Impuls entsteht durch Reflexion an dessen Oberfläche eine charakteristische IA. Die IA beschreibt die Reflexionseigenschaften des Objektes im Zeitbereich.

Die IA ist in Abhängigkeit vom Medium und vom reflektierenden Material zeitlich in zwei Komponenten gegliedert: So zeigen Echos von im Wasser beschallten Objekten eine frühe Echokomponente, welche die Reflexionseigenschaften des Objektes wiedergibt und eine späte, schwächere Echokomponente, welche die materialspezifische Eigenschwingung des Objektes beschreibt (Hammer und Au 1980). Da der Dichteunterschied von Objekten und umgebendem Medium für das

Medium Luft jedoch enorm groß ist (Senner 1973), spielen Materialeigenschaften für die Objekterkennung durch Echoortung in der Luft, wenn überhaupt, nur eine geringe Rolle.

Die IA ist spektral durch ihr Magnituden- und Phasenspektrum darstellbar. Ein Impuls deckt theoretisch wie weißes Rauschen den gesamten spektralen Bereich gleichmäßig ab, d.h. alle Frequenzen sind mit gleichen Amplituden vertreten. Folglich präsentiert die IA das akustische Abbild eines Objektes mit optimalem Informationsgehalt. Das Magnitudenspektrum der IA eines Objektes weist objektspezifische Interferenzmuster auf. Diese spektrale Zusammensetzung an Frequenzminima und -maxima wird durch die Oberflächenstrukturierung des beschallten Objektes hervorgerufen (Dror et al. 1995; Simmons et al. 1974). Sind die entstehenden Schallreflexionen bedingt durch die Tiefenstruktur des Objektes in Phase so interferieren sie konstruktiv und es entstehen Frequenzmaxima. Andernfalls interferieren die Echos destruktiv und es entstehen Frequenzminima.

Die charakteristischen Interferenzmuster von Objektechos macht man sich beispielsweise bei der Prüfung maschinell erzeugter Nahrungsprodukte auf mögliche Fremdkörper zu Nutze, wobei spektrale Maxima infolge von Ultraschalldurchleuchtung Aufschluß über die Struktur des Fremdkörpers geben (Haeggström und Luukkala 2001). Ebenso können in der medizinischen Früherkennung von Tumoren die spektralen Reflexionseigenschaften des Tumorgewebes über die Struktur und Zusammensetzung und somit über das Tumorstadium informieren (Lizzi et al. 2002; Oelze et al. 2002).

Obwohl die von echoortenden Säugern ausgesandten Echoortungslaute zur Untersuchung von Objektstrukturen in der Regel kurz und spektral breitbandig sind, können sie nicht mit einem Impuls verglichen werden. Ihre meist harmonische Struktur weist spektrale Lücken auf, welche den spektralen Informationsgehalt des Objektechos verringern. Demzufolge bietet das Echo, das die Fledermaus empfängt, nicht die lückenlose Information über das Objekt wie eine IA. Durch einen detaillierten Vergleich des ausgesandten Lautes mit dem empfangenen Echo des Objektes besteht jedoch die Möglichkeit, die IA des Objektes zu extrahieren und rekonstruieren. Diese Rekonstruktion ist mathematisch sowohl in der Zeit- als auch in der Frequenzebene nachvollziehbar: Ersteres durch eine Kreuzkorrelation des Lautes mit dem Echo; zweiteres durch eine Multiplikation des Magnitudenspektrums des Echos mit dem inversen Magnitudenspektrum des Lautes.

Ob echoortende Fledermäuse die IA eines präsentierten Objektes und somit ein bildhaftes Abbild des Objektes rekonstruieren können, oder lediglich die akustische Information der Echos bewerten, konnte bisher noch nicht nachgewiesen werden.

1.1.3 Virtuelle Objekte im Rückspielexperiment

Durch Verrechnung der IA eines Objektes mit einem vom echoortenden Tier ausgesandten Laut, wird dem Laut die Objektinformation aufgeprägt. Diese Verrechnung kann man digital durch Multiplikation im Frequenzbereich oder durch Faltung im Zeitbereich nachvollziehen, und somit das Echo eines virtuellen, d.h. nicht existenten Objektes generieren. Durch Rückspielung des verrechneten Lautes als Objektecho besteht die Möglichkeit, echoortenden Versuchstieren virtuelle Objekte zu präsentieren.

Die Präsentation virtueller Objekte kam bereits in Echoortungsexperimenten mit Meeressäugern (Aubauer et al. 2000) und Fledermäusen (Schmidt 1988b; Schmidt 1992; Surlykke 1992) zum Einsatz und erwies sich hierfür als geeignet. Die Echos virtueller Objekte, auch Phantomechos genannt, stellten im Verhaltensexperiment für den echoortenden Delphin *Tursiops truncatus* einen ebenso adäquaten Reiz wie die Präsentation realer Objekte dar (Aubauer et al. 2000). Zudem ergab die Kreuzkorrelationsanalyse der realen Echos mit den Phantomechos der selben Objekte einen Korrelationskoeffizienten von 0,95-0,99 (Aubauer und Au 1998), woraus die hohe Qualität der Phantomechos ersichtlich wird.

Es bietet sich somit an, die Erkennung und Klassifizierung akustischer Objekte anhand von virtuellen Objekten zu untersuchen, da deren akustische Eigenschaften systematisch manipulierbar sind und ohne Aufwand eine Vielzahl an Objekten präsentiert werden kann.

Da sich die Fledermaus *Megaderma lyra* inzwischen in einigen psychoakustischen Untersuchungen als Versuchsobjekt bewährt hat (Heinze et al. 1996; Krumbholz und Schmidt 1999; Preisler und Schmidt 1998; Schmidt et al. 1983; Schmidt 1988a; Schmidt 1988b; Schmidt 1992; Sedlmeier 1988; Sedlmeier 1992; Siewert 1998; Wiegrebe und Schmidt 1996b; Wiegrebe und Schmidt 1996a; Wiegrebe und Schmidt 1999) und somit zur Etablierung eines Tiermodells beigetragen hat, sollte sie auch in den folgenden Experimenten als Versuchstier herangezogen werden.

1.1.4 Charakterisierung der Fledermaus *Megaderma lyra*

Die Fledermaus *Megaderma lyra* (Geoffroy 1810, *Microchiroptera*, *Megadermatidae*), ist auf dem asiatischen Kontinent beheimatet. Ihre Verbreitung erstreckt sich über den Bereich Ost-Pakistans und Sri Lankas bis Süd-Ost-China und Nord-Malaysia (Lekagul und McNeely 1977). Sie zählt in der Gruppe der *Microchiroptera* (Kleinfledermäuse) zu der Familie der *Megadermatidae*.

M. lyra zeichnet sich durch ihre passive Hörleistung aus, welche neben der aktiv-akustischen Orientierung durch Echoortung zur Detektion und Lokalisation von Beute herangezogen wird. Hierbei spielen beutegenerierte Raschelgeräusche eine wichtige Rolle, anhand derer die Beute erlauscht wird (Fiedler 1979). *M. lyra* ist optimal an die Wahrnehmung derartiger Raschelgeräusche angepaßt, deren Frequenzbereich zwischen 12 und 25 kHz liegt. Das Gehör von *M. lyra* zeigt in diesem Frequenzbereich eine sehr hohe Empfindlichkeit mit Hörschwellen bis zu -27 dB SPL (Neuweiler 1990a). Diese enorme Empfindlichkeit ist ebenso auf der Ebene des Mittelhirns im *Colliculus inferior* nachweisbar. Hier befinden sich einerseits Neurone, welche in ihrem neuronalen Antwortverhalten auf leise Geräusche spezialisiert sind (Neuweiler 1990a); andererseits ist eine starke Überrepräsentation an Neuronen, welche Frequenzen unter 25 kHz kodieren, vorhanden (Rübsamen et al. 1988).

M. lyra erlauscht ihre Beute im Rahmen einer Ansitzjagd und sammelt sie schließlich vom Substrat oder Wasseroberflächen ab (Neuweiler 1984). Fledermäuse welche ihre Nahrung vom Substrat absammeln nennt man *gleaning bats* (ährenlesende Fledermäuse). In der Endphase des Fangfluges, dem sogenannten *hovering* (Schwebflug über der Beute), kommt zur Beuteidentifizierung die Echoortung zum Einsatz (Schmidt et al. 2000). Die Identifizierung der Beute wird hierbei durch Überlappungen der Echos vom Substrat und von der Beute erschwert. *Gleaning bats* senden jedoch im allgemeinen sehr kurze breitbandige Echoortungslaute aus, wodurch die Überlappungen verringert werden (Neuweiler 1990a) und die Echos zeitlich aufgelöst werden können. Im allgemeinen optimiert die Breitbandigkeit der Echoortungslaute den spektralen Informationsgehalt des Beuteechos (Simmons et al. 1979) und ermöglicht eine präzise spektrale Auflösung von Oberflächenstrukturen anhand spektraler Interferenzmuster (Schmidt 1988b; Schmidt 1992; Simmons et al. 1974).

Der sehr kurze (0,4-1,2 ms) und leise (80 dB SPL) Echoortungslaut von *M. lyra* (Abb. 2) ist frequenzabwärts moduliert (FM-Laut) und erstreckt sich über eine

spektrale Bandbreite von 120 bis 18 kHz (Möhres und Neuweiler 1966; Neuweiler 1984). Er kann aus bis zu 6 Harmonischen bestehen, wobei die mittlere Grundfrequenz bei ca. 21 kHz liegt. Der multiharmonische Laut überspannt somit einen Großteil des Hörbereichs von *M. lyra*, welcher sich über einen spektralen Bereich von 1-130 kHz erstreckt (Schmidt et al. 1983).

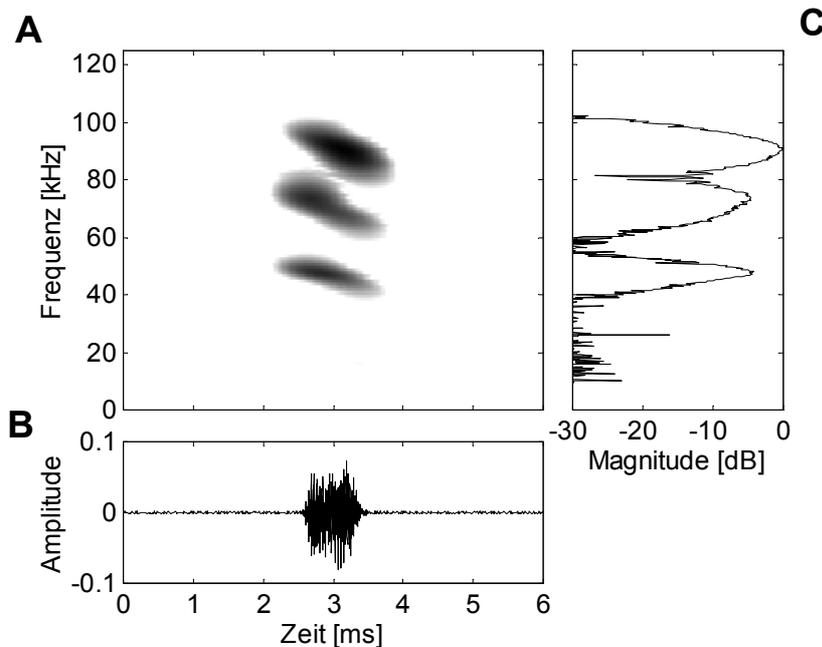


Abbildung 2: Sonogramm (A), Zeitsignal (B) und Magnitudenspektrum (C) eines Echoortungslautes von *M. lyra*, wobei die zweite, dritte und vierte Lautharmonische die dominanten Lautanteile darstellen.

Infolge beutegenerierter Raschelgeräusche konnten bei *M. lyra* beutespezifische Veränderung der spektralen Zusammensetzung des Echoortungslautes registriert werden (Leippert et al. 2002). Sowohl die Grundfrequenz als auch die dominanten Lautanteile im Echoortungslaut variierten je nach Beutearart. Ein Indiz für den Einsatz der Echoortung zur Objektidentifizierung lieferten die Ergebnisse von Schmidt et al. (2000). Demnach kann *M. lyra* völlig stille und bewegungslose Beute wahrnehmen und verändert je nach Beutearart die Echoortungsrate und die Dauer der Laute.

Diese Ergebnisse lassen vermuten, daß *M. lyra* sich in ihrem Echoortungsverhalten an die passiv- und aktiv-akustisch wahrgenommenen Gegebenheiten (Beutearart) anpassen und somit die Objekterkennung beeinflussen kann.

1.1.5 Ziel des folgenden Projektes

In dem folgenden Projekt sollte untersucht werden, welche Strategie *M. lyra* zur Objekterkennung durch Echoortung anwendet. Hierbei stand zur Frage, ob *M. lyra* Objekte anhand ihrer Objektechos klassifiziert, oder ob sie fähig ist, das akustische Objektbild aus dem Objektecho zu extrahieren und dieses zu klassifizieren. Da

eine Vielzahl an unterschiedlichen Objekten herangezogen werden sollte, erwies sich die Präsentation virtueller Objekte im Rahmen eines Rückspielexperiments als geeignet.

Um eine Aussage über die Echoortungsstrategie von *M. lyra* im Klassifizierungsexperiment machen zu können, sollten Modelle basierend auf unterschiedlichen Klassifizierungsstrategien als Vergleich herangezogen werden. Aus dem Vergleich der verhaltensbiologischen Klassifizierung mit der simulierten Klassifizierung eines IA-Modells und eines Echo-Modells ließ sich die Klassifizierungsstrategie von *M. lyra* ableiten. Ein auditorisches Modell der Gehörperipherie sollte zudem einen Einblick in die periphere Kodierung der akustischen Echoinformation geben.

Inwiefern Anpassungsmechanismen im Echoortungsverhalten bei der Klassifizierung der präsentierten virtuellen Objekte eine Rolle spielen, wurde durch eine begleitende Analyse der ausgesandten Echoortungslaute untersucht.

1.2 Material und Methoden

1.2.1 Versuchstiere und deren Haltung

Zur Untersuchung der Objektklassifizierung im Rückspielexperiment wurden vier Tiere der Art *M. lyra* adressiert. Diese vier Versuchstiere, zwei adulte Weibchen und zwei adulte Männchen, wurden als Nachkommen wild gefangener Tiere am Department Biologie II in München geboren. Zur Zeit der Versuchsdurchführung war ein weibliches Tier neun Jahre und die anderen drei Tier fünf Jahre alt und hatten alle bereits Dressurerfahrung aus diversen psychoakustischen Untersuchungen. Die Versuchstiere wurden zusammen mit Artgenossen in gleichgeschlechtlichen Gruppen bei konstanter Lufttemperatur (28°C) und schwacher Dauerbeleuchtung (15 Watt) gehalten. In diesen Räumen hatten die Versuchstiere freien Zugang zu Wasser.

Während der täglichen Dressur wurden die Versuchstiere zur Belohnung mit Mehlwürmern (Larven von *Tenebrio molitor*) gefüttert. Die Dressurphase dauerte generell 12 Tage. Darauf folgte eine zweitägige Dressurpause, in welcher die Versuchstiere zum Ausgleich ihres Nährstoffhaushaltes mit Mäusen gefüttert wurden.

1.2.2 Impulsantwortgenerierung

Die virtuellen Objekte, welche *M. lyra* im Rückspielexperiment präsentiert bekam, wurden durch Faltung des Echoortungslautes mit der jeweiligen IA der Objekte generiert.

Diese IAs waren jeweils 260 μ s lang und besaßen individuell unterschiedliche Übertragungseigenschaften innerhalb einer spektralen Bandbreite von 1.2 Oktaven. Ihre Mittenfrequenz (CF, *center frequency*) lag entweder bei der zweiten (41 kHz) oder vierten Harmonischen (82 kHz) des Echoortungslautes von *M. lyra*. Für beide CFs wurden jeweils fünf individuell unterschiedliche IAs mit den gleichen spektralen Bandpaß-Begrenzungen generiert.

Abb. 3 zeigt die Magnitudenspektren der IAs mit tieffrequenter (IA1-5, **A**) und hochfrequenter CF (IA6-10, **B**), auf welche die Versuchstiere adressiert wurden, d.h. die Trainingsstimuli (bekannte Objekte).

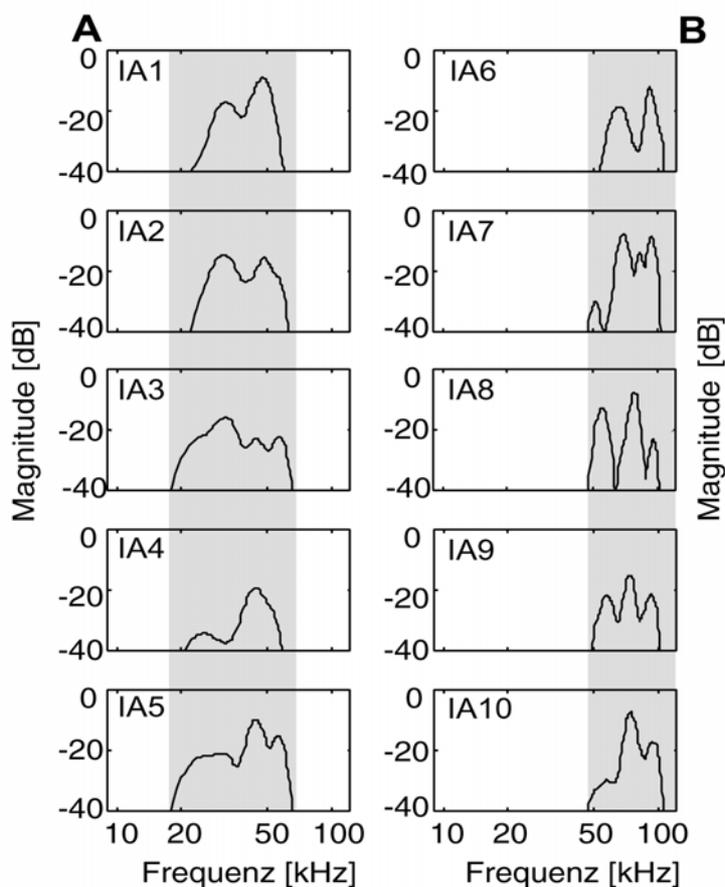


Abbildung 3: Magnitudenspektren der IAs mit tieffrequenter (**A**) und mit hochfrequenter CF (**B**), welche während des Trainings der Versuchstiere präsentiert wurden. Die CF der tieffrequenten IAs (IA1-5) liegt bei 41 kHz; die CF der hochfrequenten IAs (IA6-10) liegt bei 82 kHz. Die fünf tief- und die fünf hochfrequenten IAs liegen jeweils im selben Bandpaß-Bereich (schattierte Balken), sie besitzen jedoch individuell unterschiedliche Übertragungscharakteristika innerhalb des Bandpaß-Bereichs.

Die Teststimuli (IAs unbekannter Objekte) bestanden aus zwei Gruppen an zeitlich manipulierten IAs: Die eine Gruppe wurde generiert aus den Trainingsstimuli (IA1-5 bzw. IA6-10), welche durch eine Verringerung bzw. Erhöhung der Abtastrate (ATR) in

ihrer Zeitstruktur gestaucht bzw. gedehnt wurden. Dies bewirkte wiederum eine spektrale Dehnung bzw. Stauchung des Magnitudenspektrums und eine Verschiebung deren CF nach oben bzw. nach unten. Die ATRs wurden hierbei je um 25 oder 50% verringert bzw. erhöht. Die aus der Manipulation der tieffrequenten und hochfrequenten IAs resultierten CFs und IA-Dauern gehen aus Tabelle 1A bzw. B hervor.

A			B		
ATR ↓	25%	50%	50%	25%	ATR ↑
CF	51kHz	62kHz	55kHz	66kHz	CF
Dauer	195µs	130µs	390µs	325µs	Dauer

C				D			
ATR ↓	0%	25%	50%	50%	25%	0%	ATR ↑
CF	41kHz	51kHz	62kHz	55kHz	66kHz	82kHz	CF
Dauer	260µs	195µs	130µs	390µs	325µs	260µs	Dauer

Tabelle 1: Testbedingungen anhand derer die Klassifizierung virtueller Objekte untersucht wurde. In A und B sind die vier verschiedenen Testbedingungen für IA1-5 bzw. IA6-10 dargestellt und in C und D die sechs Testbedingungen für rIA-tief bzw. rIA-hoch. Im Folgenden werden die Testbedingungen anhand der CFs der IAs angegeben.

In Abb. 4 wird die Manipulation der hochfrequenten IAs anhand von IA7 veranschaulicht. Durch eine Erhöhung der ATR um 25%, verlängert sich das Zeitsignal der IA von 260 µs auf 325 µs und die CF verschiebt sich von 82 kHz auf 66 kHz (Abb. 4, zweite Reihe). Eine Erhöhung der ATR um 50% bewirkt eine Verlängerung des Zeitsignals auf 390µs und eine Verschiebung der CF auf 55 kHz (Abb. 4, dritte Reihe).

Die andere Gruppe an Teststimuli bestand aus stets neu und randomisiert generierten IAs mit tieffrequenter (rIA-tief) oder hochfrequenter CF (rIA-hoch), welche in ihrer spektralen Bandpaß-Charakteristik den Trainingsstimuli (IA1-5 bzw. IA6-10) entsprachen. Die Übertragungseigenschaften dieser Stimuli variierten innerhalb der Paßbänder für jede Stimulusgenerierung zufallsbestimmt. Die Manipulation dieser Teststimuli erfolgte in gleicher Weise wie für die Teststimuli der ersten Gruppe, wobei hier ebenso die Präsentationen mit unveränderter ATR (0% Erhöhung oder Verringerung) in die Untersuchung mit einbezogen wurden. Die aus der Manipulation der tieffrequenten und hochfrequenten rIAs resultierten CFs und IA-Dauern gehen aus Tabelle 1C bzw. D hervor.

Die erste Gruppe beinhaltete somit aufgrund der je zwei Testbedingungen vier Teststimulustypen aus insgesamt 20 Teststimuli (4 x 5 IAs). Die zweite Gruppe setzte sich aus je drei Testbedingungen mit insgesamt 6 Teststimulustypen zusammen, wobei die einzelnen Teststimuli stets neu generiert wurden.

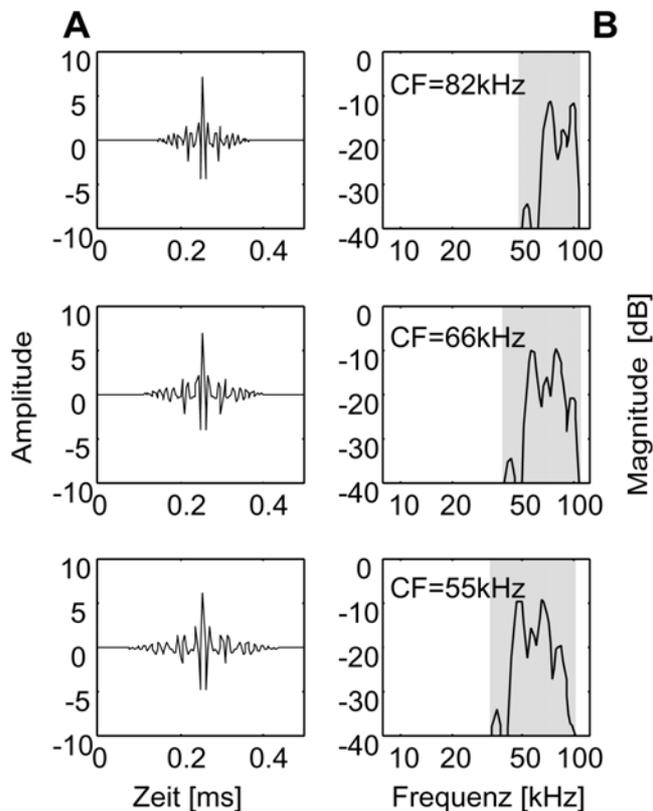


Abbildung 4: Manipulation der IAs dargestellt anhand der zeitlichen Dehnung einer hochfrequenten IA (IA7). **A** zeigt die zeitlichen und **B** die spektralen Eigenschaften der IA infolge zeitlicher Dehnung. In der ersten Reihe ist die Original-IA zu sehen, in der zweiten Reihe die zu 25% abgewandelte und in der dritten Reihe die zu 50% abgewandelte IA. Durch die zeitliche Dehnung der IA um 25% bzw. 50% verschiebt sich die CF der IA von 82 kHz auf 66 kHz bzw. 55 kHz.

1.2.3 Signalgenerierung und Signalgebung

Die Echos, d.h. die akustischen Abbilder der virtuellen Objekte wurden durch digitale Faltung des emittierten Echoortungslautes mit deren IA erzeugt. Hierbei wurden die IAs *sample* für *sample* (digitale Einheit) mit dem ausgesandten Echoortungslaut des Versuchstieres verrechnet und zu einem Endsignal aufaddiert. Das Endsignal entsprach dem Echo eines virtuellen Objektes.

Vor der Faltung wurden die IAs in eine Reihe an digitalen Nullstellen zeitlich zentral eingebettet, so daß die insgesamte Dauer einer jeden IA 516 μ s betrug. Zudem wurde der quadratische Mittelwert (RMS, *root-mean square*) aller IAs und somit deren Amplitude gleichgesetzt. Die ungefalteten IA1-10 wurden auf dem experimentellen PC abgespeichert und standen somit zum Abruf bereit, während die rIAs bei Anforderung stets neu generiert wurden.

Abb. 5 (durchgezogene Linien) zeigt in Form eines Blockschaltbildes die einzelnen Stufen der Signalgenerierung und Signalgebung, d.h. der Generierung und Präsentation der Objektechos. Die Echoortungslaute wurden über ein Mikrofon (*Brüel & Kjaer 4135*, ¼-zoll), gekoppelt an einen Meßverstärker (*Brüel & Kjaer 2610*), aufgenommen. Der Meßverstärker wiederum war mit einem Hochpaßfilter (15kHz, 24 dB/Oktave, *Krohn Hite 3550*) und einem Antialiasing-Filter (100 kHz tiefpaß, >100 dB/Oktave, *Tucker Davis Technologies FT6*) verbunden. Über den Antialiasing-Filter wurde der Laut einer digitalen Verarbeitungseinheit (*DAP 5200a/526*, *Microstar*) die Signale in Echtzeit, d.h. ohne Verzögerung modifizieren kann, übertragen. Hier wurde der Laut bei einer ATR von 250 kHz analog-digital gewandelt, mit einer der abrufbaren oder neu generierten IAs gefaltet und anschließend durch die digitale Verarbeitungseinheit wieder digital-analog zurück gewandelt. Der verarbeitete Echoortungslaut wurde nun wiederum antialiasing-gefiltert (100 kHz, >100 dB/Oktave, *Tucker Davis Technologies FT6*), dann verstärkt (*Yamaha M-35*) und schließlich um -40 dB abgeschwächt (Eigenbau).

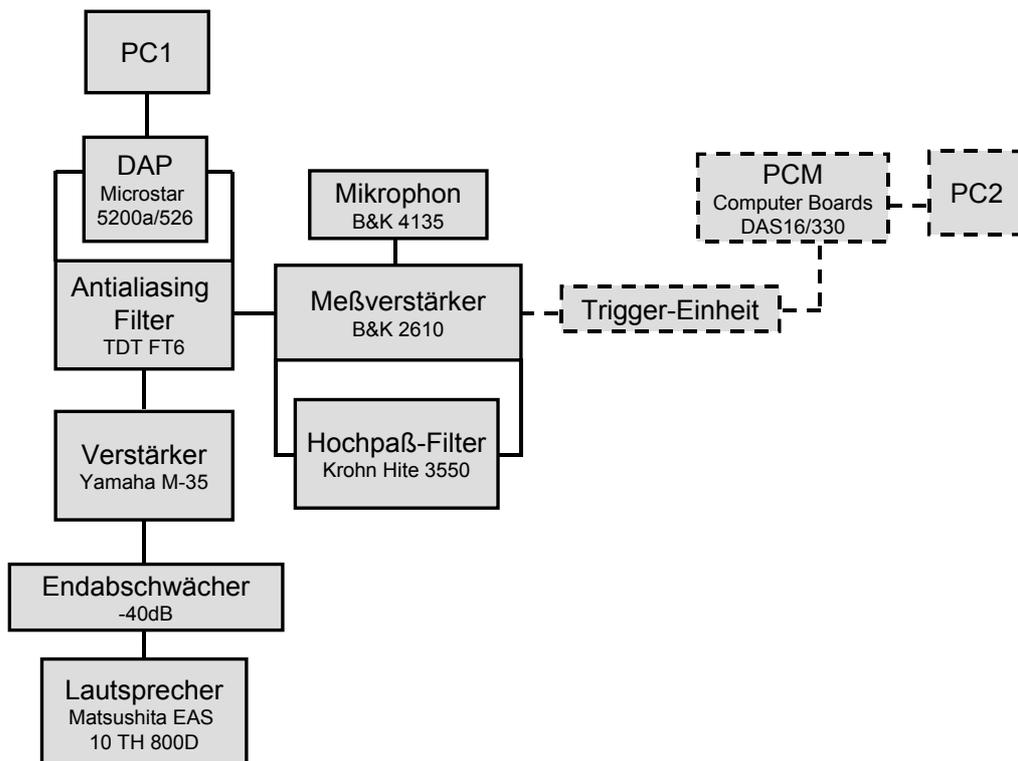


Abbildung 5: Blockschaltbild der digitalen Signalgenerierung und Signalgebung (durchgezogene Linien). Gestrichelte Linien veranschaulichen die zusätzlichen Bestandteile des Lautanalyseaufbaus.

Über einen Ultraschalllautsprecher (*Matsushita EAS 10 TH 800D*) wurden die Echos der virtuellen Objekte mit einer durchschnittlichen Abschwächung von 10 dB dem Versuchstier in Echtzeit zurückgespielt. Die elektronische Verzögerungszeit des Rückspielvorgangs betrug bedingt durch die Länge der IAs 0,516 ms.

Aufgrund des Schallweges vom Versuchstier zum Mikrofon (Echoortungslaut) und vom Lautsprecher zum Versuchstier (Objektecho) betrug die physikalische Verzögerung 5,35 ms.

1.2.4 Kalibration

Die signalgebende Apparatur wurde zu Beginn des Experimentes mit Hilfe eines Meßverstärkers (*Brüel & Kjaer 2610*) und eines Mikrophons (*Brüel & Kjaer 4135*, ¼-zoll) kalibriert und während des Experimentes regelmäßig kontrolliert. Die aufgenommenen Signale wurden mit einem Signalanalysator (*Stanford Research SR 780*) begutachtet. Zudem wurden Echoortungslaute der Versuchstiere aufgenommen und die Verstärkerfunktion des Meßverstärkers der Echoortungslautstärke des jeweiligen Versuchstieres angepaßt.

1.2.5 Versuchsaufbau

Die Untersuchung der Objektklassifizierung im Rückspielexperiment wurde in einer schallisolierten Kabine (2,55 m Länge x 1,6 m Breite x 2,0 m Höhe) unter schwacher Beleuchtung durchgeführt. Abb. 6 zeigt eine schematische Darstellung des Versuchsaufbaus innerhalb der Kabine. Auf einer Kabinenseite befand sich ein an die Decke montierter Hangplatz, an welchem die Versuchstiere zu Beginn jedes Versuchsdurchganges die Signalpräsentation abzuwarten hatten. Vor dem Hangplatz befand sich im Abstand von 0,12 m zum Kopf des Tieres das lautaufnehmende Mikrofon.

In der Mitte der Kabine war in einer Höhe von 0,3 m ein Lautsprecher, mit einem Abstand von 0,74 m zu den Seitenwänden, montiert. Der Abstand des Lautsprechers zum Kopf des Versuchstieres betrug 1,7 m. Zu beiden Seiten des Lautsprechers war jeweils ein Futterautomat angebracht. Auf der dem Hangplatz abgewandten Seite der Kabine konnte der Experimentator über einen Sensorbildschirm (*touchscreen*, WES TS, ELT121C-7-SWA-1) den Versuchsaufbau und die Abspeicherung erhobener Daten kontrollieren. Hierfür sowie für die Signalgenerierung (rIAs) wurden in *Matlab* (Version 5.3, R11, *The Math Works, Inc.*) verfaßte Versuchsprogramme angewandt.

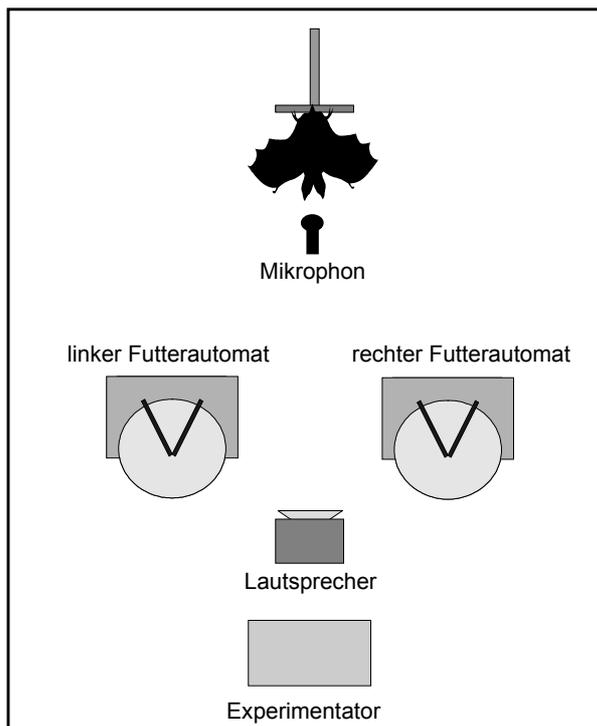


Abbildung 6: Schematische Darstellung des Versuchsaufbaus in der Dressurkabine (nicht maßstabsgetreu). Über ein Mikrophon in Kopfhöhe des Versuchstieres wurden die Echoortungslaute aufgenommen. Die Echos wurden über einen zentrierten Lautsprecher zurück gespielt. Für korrekte Verhaltensantworten wurden die Versuchstiere über die Futterautomaten zu beiden Seiten des Lautsprechers belohnt.

1.2.6 Psychophysische Vorgehensweise

Die Versuchstiere wurden in einer Belohnungsdressur nach dem 2-AFC-Paradigma (*two-alternative forced-choice*), bei welchem das Versuchstier die Möglichkeit hatte sich zwischen zwei Antwortalternativen zu entscheiden, auf die Klassifizierung virtueller Objekte adressiert.

Als Trainingsstimuli wurden hierfür die mit dem Echoortungslaut gefalteten IA1-10 verwendet. Diese sollten nach ihrer Gruppenzugehörigkeit vom Versuchstier als tieffrequent (IA1-5) oder hochfrequent (IA6-10) klassifiziert werden. Bei Präsentation tieffrequenter Trainingsstimuli sollte das Versuchstier zur linken Seite fliegen, wo es für die richtige Verhaltensantwort mit Mehlwürmern belohnt wurde. Bei Präsentation hochfrequenter Trainingsstimuli wurde das Versuchstier hingegen auf der rechten Seite für richtige Verhaltensantworten belohnt. Die Präsentation der Trainingsstimuli erfolgte in randomisierter Reihenfolge und war auf maximal drei Stimuluspräsentationen der gleichen IA-Gruppe (IA1-5 oder IA6-10) begrenzt.

Sobald das Versuchstier die entsprechenden Verhaltensreaktionen erlernt, d.h. innerhalb mehrerer aufeinander folgender Versuchstage auf die Präsentation der Trainingsstimuli zu über 90% korrekt geantwortet hatte, wurde mit der Datenerhebung begonnen. Hierzu wurden während der Präsentation von Trainingsstimuli zu 33% Präsentationen von Teststimuli eingestreut. Die spontane

Klassifizierung der Teststimuli wurde unabhängig von der Art der Verhaltensantwort (Flug zur linken oder rechten Seite) belohnt und registriert. Zu Beginn eines jeden Versuchstages wurde jedes Versuchstier auf seine tagesspezifische Leistung getestet, bevor mit der Präsentation der Teststimuli begonnen wurde. Sofern das Versuchstier in diesem Vortest nicht neun von zehn präsentierten Trainingsstimuli korrekt beantwortet hatte, erfolgte an diesem Tag keine Datenerhebung.

Die letztendlich berechnete Klassifizierungsleistung der Versuchstiere basierte auf je 31 Testdurchgängen für jede IA1-10 bzw. auf je 150 Testdurchgängen für rIA-tief und rIA-hoch, welche im Laufe mehrerer Versuchstage erhoben wurden.

Insgesamt trugen von jedem der vier Versuchstiere 1520 Testdurchgänge aus insgesamt über 4600 Signalpräsentationen (Test- und Trainingsdurchgänge) zum Datensatz bei. Die einzelnen Testbedingungen wurden aufeinander folgend getestet.

1.2.7 Darstellung der Verhaltensdaten

Die Verhaltensantworten auf die Teststimuli wurden für jedes Versuchstier als *Klassifizierung als tieffrequent* in Prozent berechnet, d.h. zu wieviel Prozent das Versuchstier eine IA als tieffrequent eingestuft hatte. Diese Verhaltensantworten wurden über die vier Versuchstiere gemittelt und für jede der getesteten IAs sowie für die rIAs mit den entsprechenden Standardfehlern graphisch dargestellt.

1.2.8 Aufnahme von Echoortungslauten während des Verhaltensexperiments

Zur Überprüfung der Charakteristika der, unter Versuchsbedingungen ausgesandten, Echoortungslaute wurden diese bezüglich Veränderungen in ihrer spektralen Zusammensetzung analysiert.

Der Echoortungslaut von *M. lyra* ist harmonisch strukturiert, wobei sich die Frequenzbereiche der einzelnen Harmonischen nicht vollständig überlappen. Demzufolge weisen die Laute spektrale Lücken auf, d.h. im Laut nicht enthaltene Frequenzbereiche. Da Echos von beschallten Objekten nur die im Echoortungslaut enthaltenen Frequenzen aufweisen können, ist die spektrale Echoinformation ebenso lückenhaft. Um die spektralen Lücken „aufzufüllen“ bzw. in die Lücken „hinein zu hören“, könnte die Fledermaus den Echoortungslaut in seiner spektralen Zusammensetzung variieren. Variationen der Grundfrequenz oder des Frequenzhubs der ersten Harmonischen könnten beispielsweise die harmonische Zusammensetzung des Echoortungslautes verändern und somit dessen spektrale Lücken verschieben.

Basierend auf verhaltensbiologischen Ergebnissen und Computersimulationen des auditorischen Systems beim Delphin vermutet man, daß die Information aufeinanderfolgender Echos einer Lautsequenz integriert werden können (Helweg et al. 1993; Moore et al. 1991; Roitblat et al. 1990; Roitblat et al. 1991). Durch die Integration der spektral variierenden Information der Echos, könnten spektrale Informationslücken des Echoortungslautes kompensiert werden.

In einem weißen Magnitudenspektrum (z.B. Klick) sind alle Frequenzen mit gleichen Amplituden vertreten, d.h. es besitzt einen linearen Frequenzgang. Das über die Laute einer Lautsequenz gemittelte Magnitudenspektrum ist einem weißen Magnitudenspektrum um so ähnlicher, je geringer seine spektralen Lücken ausgeprägt sind. Wären alle Laute einer Lautsequenz spektral identisch, so hätte das gemittelte Magnitudenspektrum der Laute die gleichen spektralen Lücken, wie die Einzellaute. Wären hingegen alle Laute einer Lautsequenz spektral variabel, so hätte das gemittelte Magnitudenspektrum der Laute geringer ausgeprägte, d.h. besten Falls „aufgefüllte“ spektrale Lücken.

Das Hauptaugenmerk bei der Auswertung der aktuellen Lautaufnahmen lag auf der Euklidischen Distanz (ED) des gemittelten Magnitudenspektrums einer Lautsequenz zu einem weißen Magnitudenspektrum.

Abb. 7 zeigt das gemittelte Magnitudenspektrum (schwarze, durchgezogene Linie) einer Lautaufnahmesequenz, basierend auf vier Einzellaute (gepunktete Linien). Die dunkelgrauen Flächen zwischen dem gemittelten Magnitudenspektrum und der Nulllinie verdeutlichen seine Abweichung zu einem weißen Magnitudenspektrum, in welchem alle Frequenzen mit gleicher Amplitude vertreten sind, und verbildlichen somit die Euklidische Distanz der beiden Magnitudenspektren.

Eine geringe ED spricht für die spektrale Variabilität der Echoortungslaute, über welche gemittelt wurde. Eine hohe ED würde hingegen auf eine konstante spektrale Zusammensetzung der Echoortungslaute hindeuten. Ob das Echoortungsverhalten unter den aktuellen Testbedingungen strategisch variiert wurde, sollte anhand der Lautaufnahmen von zwei der vier Versuchstieren untersucht werden. Hierzu wurden sowohl die unter Test- als auch die unter Trainingsbedingungen aufgezeichneten Echoortungslaute analysiert und miteinander verglichen.

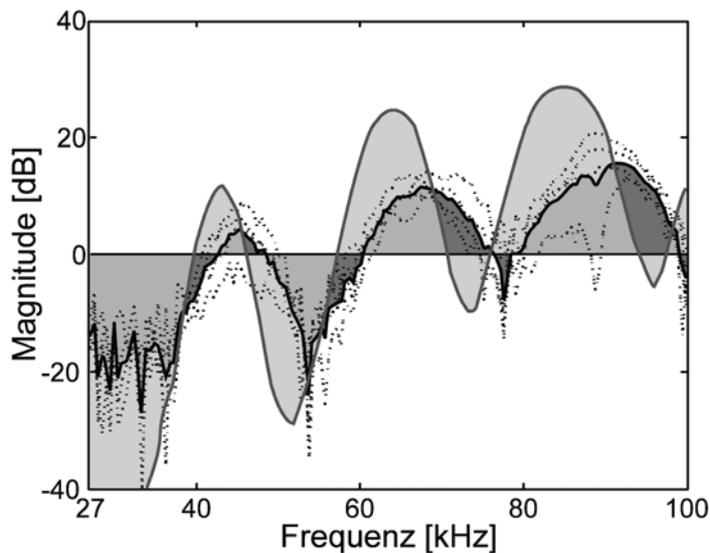


Abbildung 7: Magnitudenspektren von vier einzelnen Echoortungslauten einer Lautaufnahmesequenz (gepunktete Linien) und das über diese vier Echoortungslaute gemittelte Magnitudenspektrum (schwarze durchgezogene Linie). Die graue Linie zeigt den in Modell 2 und 3 verwendeten Standardlaut. Die ausgefüllten Bereiche entsprechen der Euklidischen Distanz (ED) der Magnitudenspektren zum weißen Magnitudenspektrum, wobei die ED

des gemittelten Lautspektrums in dunkelgrau und die ED des Standardlautspektrums in hellgrau aufgetragen ist.

Der Aufbau der Lautanalyseanordnung ist in Abb. 5 (gestrichelte Linien) zu sehen. Hierbei wurden die Laute mit Hilfe einer Lautanalyse-Software (*BatSound Pro - Sound Analysis*, Version 2.1, *Pettersson Elektronik AB*) über einen zusätzlichen PC aufgezeichnet und abgespeichert. Die Lautaufnahme wurde bei Beginn der Signalpräsentation über eine manuell steuerbare Triggereinheit (Eigenbau) vom Experimentator gestartet und bei Abflug des Versuchstieres in Richtung der Futterklappen gestoppt. Nach Aufnahmestopp wurden rückwirkend Lautsequenzen von jeweils 5 s Dauer aufgezeichnet, welche durch eine digitale Verrechnungseinheit (*PCM-DA S16/330, Computer Boards*) bei einer ATR von 250 kHz analog-digital gewandelt wurden. Die Lautsequenzen wurden anschließend mit Hilfe eines in *Matlab* (Version 5.3, R11, *The Math Works, Inc.*) geschriebenen Programms für jede der Testbedingungen ausgewertet. Hierzu wurde für jede Lautsequenz ein gemitteltes Magnitudenspektrum berechnet.

Zur graphischen Darstellung der Ergebnisse wurden die EDs der Testgruppen IA und rIA zusammengefaßt und den EDs unter Trainingsbedingungen (Präsentation von Trainingsstimuli während der einzelnen zugehörigen Testphasen) gegenüber gestellt.

1.3 Ergebnisse

1.3.1 Klassifizierung virtueller Objekte durch Echoortung

Die Ergebnisse dieses Experiments basieren auf insgesamt fast 20000 Testdurchgängen (Präsentation von Trainingsstimuli eingeschlossen), welche von vier Versuchstieren erhoben wurden.

Wie aus Abb. 8 ersichtlich, zeigten die Versuchstiere während des Experiments eine konstante Klassifizierungsleistung bezüglich der Trainings-IAs (IA1-10), wobei die Anzahl der korrekten Antworten nie unter 90% lag. Demnach waren die Versuchstiere in der Lage die IAs mit tieffrequenter CF und hochfrequenter CF voneinander zu unterscheiden.

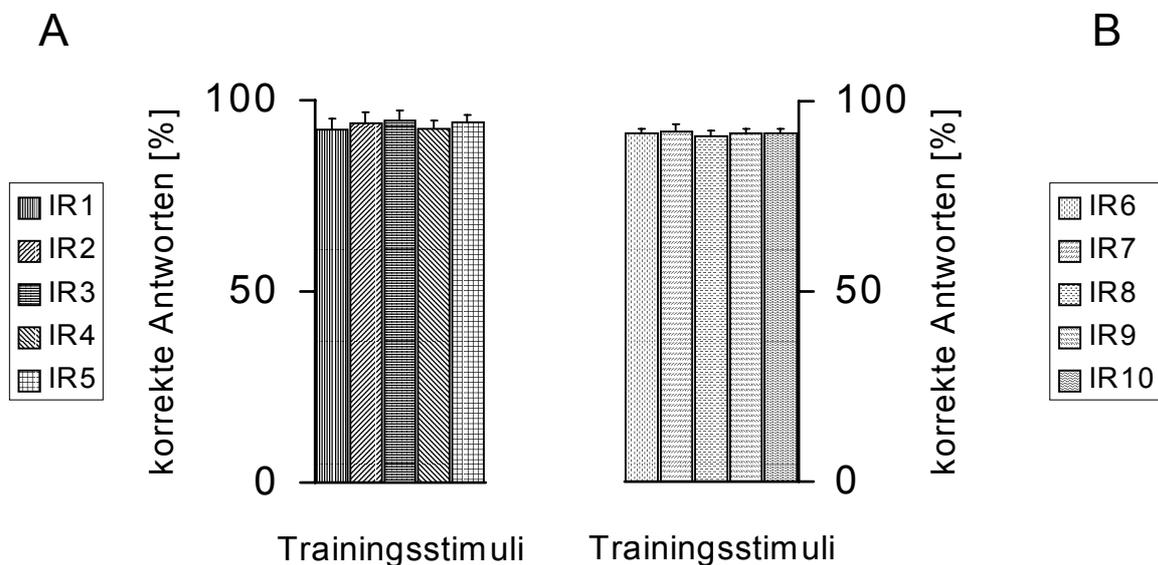


Abbildung 8: Klassifizierung der Trainingsstimuli IA1-5 (A) und IA6-10 (B) während der Datenerhebung. Die prozentual korrekten Antworten wurden über die vier Versuchstiere gemittelt und mit den entsprechenden Standardfehlern aufgetragen. Jede IA ist durch eine Musterung definiert, welche in den folgenden Darstellung beibehalten wird. Pro Versuchstier gingen für jeden Trainingsstimulus über 300 Trainingsdurchgänge in die Berechnung der dargestellten Verhaltensantworten mit ein.

Abb. 9A und B zeigt die spontane Klassifizierung der randomisiert generierten Test-IAs (rIA-tief und rIA-hoch) in Abhängigkeit der Testbedingungen, gemittelt über die vier Versuchstiere. Mit zunehmenden CFs (41 bis 62 kHz) wurden die rIA-tief prozentual abnehmend als tieffrequent klassifiziert (A). Das Gleiche galt für die Klassifizierung der rIA-hoch (B, 55 bis 82 kHz). Demnach nimmt die *Klassifizierung als tieffrequent* mit zunehmender CF, d.h. mit zunehmender Divergenz zur

tieffrequenten CF (41 kHz) ab. Die spontane Klassifizierung aller Test-IAs gemittelt über die vier Versuchstiere ist in Abb. 9C und D aufgetragen. Ebenso wie für die rIAs bestand für IA1-10 eine Abhängigkeit der *Klassifizierung als tieffrequent* von der Höhe der CF, wobei diese ebenso mit zunehmender CF abnahm. Dies galt sowohl für IA1-5 als auch für IA6-10. Es konnte folglich für alle Test-IAs mit zunehmender CF ein monotoner Abfall der *Klassifizierung als tieffrequent* registriert werden. Allerdings ist eine starke Divergenz in der Klassifizierung der einzelnen IAs mit gleicher CF zu erkennen. Diese Unterschiede deuten darauf hin, daß die spektrale IA-Feinstruktur bzw. deren zeitliches Äquivalent innerhalb der jeweiligen Bandpaß-Bereiche die Klassifizierung der IAs stark beeinflusst hat.

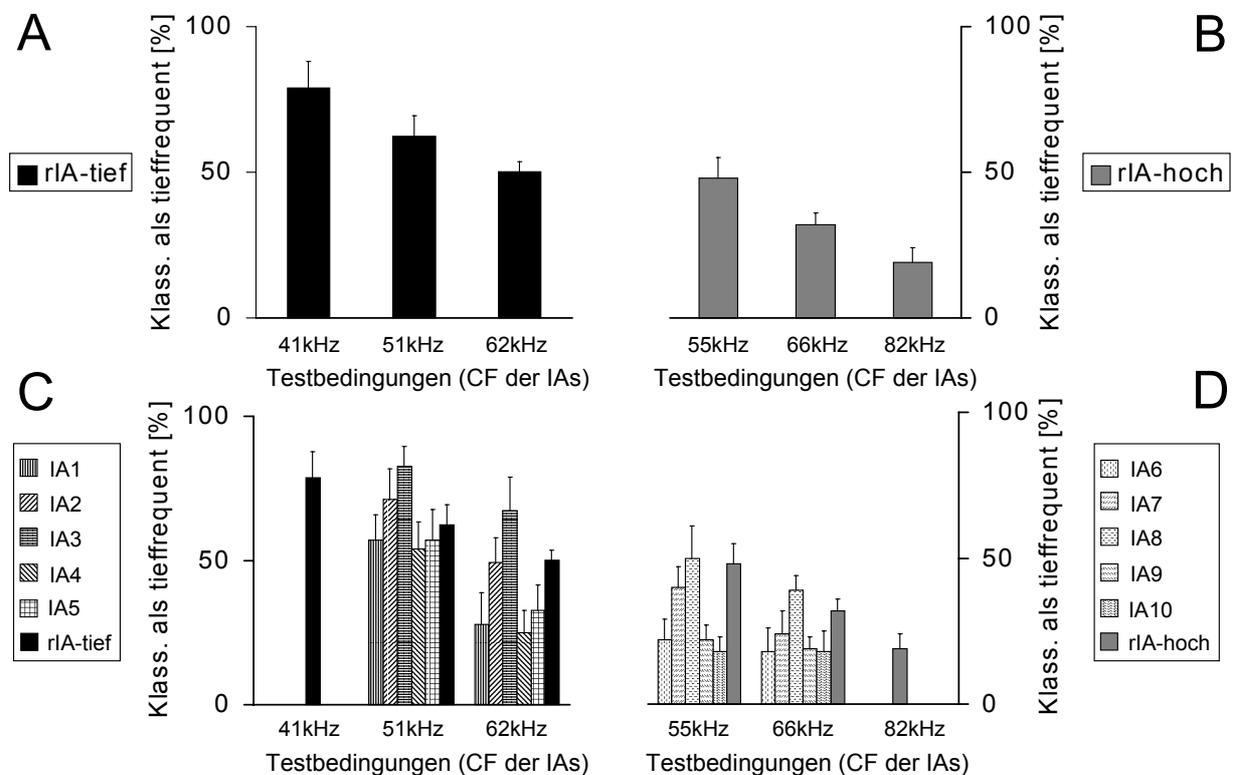


Abbildung 9: Spontane Klassifizierung der rIAs (A und B) und aller Test-IAs, einschließlich der rIAs (C und D). Entlang der Abszisse sind jeweils von außen nach innen die Testbedingungen (CF der IAs) aufgetragen. Auf der Ordinate ist die prozentuale Klassifizierung der IAs als tieffrequente IAs aufgetragen. Dargestellt sind die Mittelwerte der Klassifizierungsleistung von vier Versuchstieren mit den jeweiligen Standardfehlern. Pro Versuchstier gingen für jede der getesteten IA 31 und für die rIAs 150 Testdurchgänge in die Berechnung der dargestellten Verhaltensantworten mit ein.

Da für die jeweiligen Testbedingungen die Standardfehler der einzelnen IA1-10 mit denen der rIAs überlappen, ist kein signifikanter Unterschied zwischen der Klassifizierung abgewandelter IA1-10 und neu generierter rIAs mit gleichen

spektralen Bandpaß-Charakteristika vorhanden. Demnach wurden die abgewandelten IA1-10 ebenfalls als unbekannte Stimuli bewertet. Der Vergleich mit den unter 1.4 beschriebenen Modellen läßt schließlich eine Interpretation dieser Ergebnisse zu.

1.3.2 Echoortungsverhalten während des Verhaltensexperiments

Die Ergebnisse dieser Analyse basieren auf 397 ausgewerteten Lautaufnahmesequenzen mit insgesamt 2067 Echoortungslauten von zwei Versuchstieren. In Abb. 10 sind die Euklidischen Distanzen (EDs) der gemittelten Magnitudenspektren zu einem weißen Magnitudenspektrum für jede Testbedingung sowohl für Versuchstier 1 (A und B) als auch für Versuchstier 2 (C und D) graphisch dargestellt.

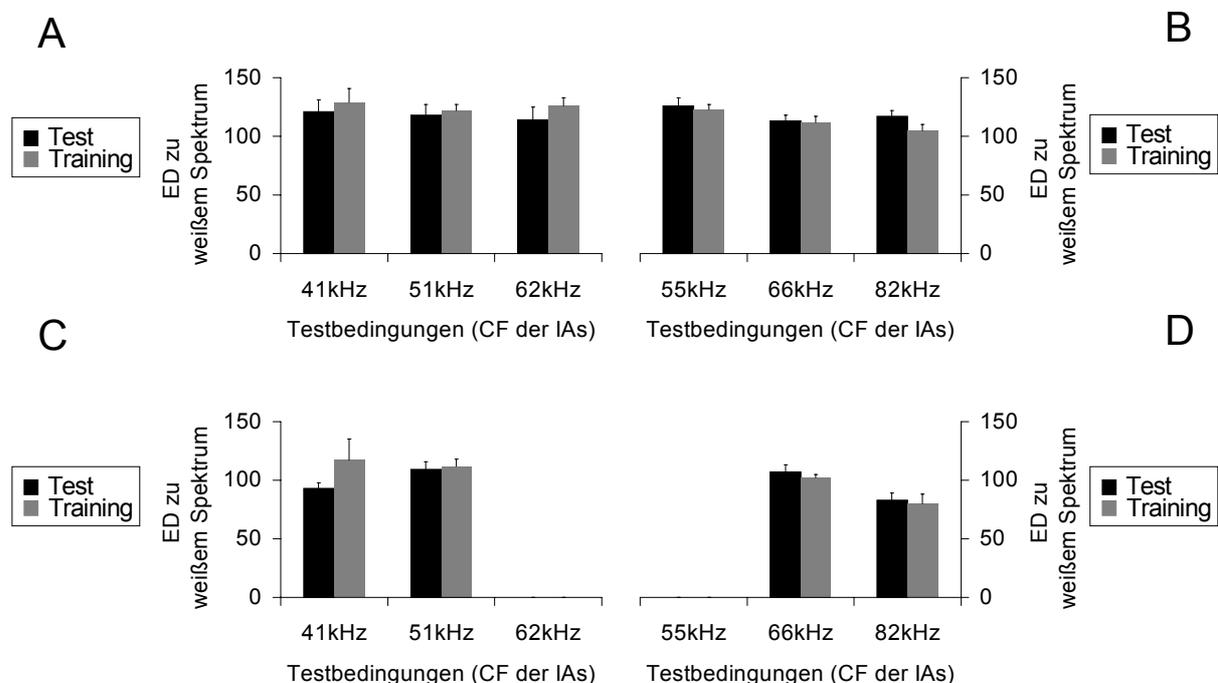


Abbildung 10: Euklidische Distanzen (EDs) der analysierten Echoortungslaut-Magnitudenspektren von Versuchstier 1 (A und B; $9 < n < 17$ für Test, $8 < n < 27$ für Training) und Versuchstier 2 (C und D; $10 < n < 25$ für Test, $11 < n < 40$ für Training) zu einem weißen Magnitudenspektrum, gemittelt über die Lautaufnahmen einer Testbedingung (CF) mit den jeweiligen Standardfehlern. Die EDs während der Präsentation von Teststimuli sind schwarz dargestellt und die EDs während der Präsentation der zugehörigen Trainingsstimuli sind grau dargestellt.

Der Datensatz von Versuchstier 2 ist jedoch unvollständig (CF=62 kHz und CF=55 kHz), da bei Beginn der Lautaufnahmen die Messungen unter den jeweiligen Testbedingungen bei Versuchstier 2 bereits abgeschlossen waren.

Die EDs unter Testbedingungen (schwarz) zeigen zu den EDs unter den zugehörigen Trainingsbedingungen (grau) keinen signifikanten Unterschied (grau, Kruskal-Wallis-Test, $p > 0,05$). Während sich bei Versuchstier 1 die EDs unter Testbedingungen mit zunehmender CF nicht signifikant voneinander unterscheiden (Kruskal-Wallis-Test, $p > 0,05$), sind bei Versuchstier 2 diesbezüglich Unterschiede zu erkennen. Die spektrale Zusammensetzung der gemittelten Magnitudenspektren ist somit bei Versuchstier 1 über die einzelnen Testbedingungen hinweg konstant. Dagegen sind bei Versuchstier 2 je nach Testbedingung Schwankungen in der spektralen Zusammensetzung der gemittelten Magnitudenspektren zu erkennen. Bei der Präsentation von IAs mit CFs von 51 kHz und 66 kHz zeigte Versuchstier 2 höhere EDs als bei der Präsentation von IAs mit CFs von 41 kHz und 82 kHz. Inwiefern dieser Effekt stabil ist, bleibt wegen der Unvollständigkeit des Datensatzes von Versuchstier 2 ungeklärt.

1.4 Modelle zur akustischen Objektklassifizierung

Um eine valide Aussage über die erhobenen Verhaltensdaten bezüglich der Objektklassifizierung machen zu können, muß diese auf unterschiedlichen Verarbeitungsebenen simuliert werden. Hierbei ist vor allem von Interesse, ob die Objekte rein anhand der akustischen Eigenschaften der Objektechos klassifiziert wurden oder ob ihre IAs extrahiert und somit ein detailliertes Abbild des Objektes klassifiziert wurde.

1.4.1 Modell 1: Simulation basierend auf der IA des Objektes

Das erste Modell (Abb. 11, gepunktete Linien) simulierte die Klassifizierung der Testobjekte auf der rein akustischen Ebene der Objekt-IAs.

Das Simulationsparadigma basierte auf der Annahme, daß die echoortenden Fledermäuse während des Trainings je nach IA-Gruppe (IA1-5 bzw. IA6-10) eine interne Repräsentation der Objekte entwickelt haben. Da die Variabilität der IAs einer Gruppe hierbei keine Rolle spielte, ist anzunehmen, daß die IAs einer Gruppe zu einer internen Repräsentation integriert wurden. Folglich wurde im Rahmen der Simulation jeweils über die fünf IAs mit tieffrequenter CF und die fünf IAs mit hochfrequenter CF gemittelt. Die zwei hieraus resultierenden, gemittelten IAs wurden in Relation zu den einzelnen Test-IAs (IA1-5 bzw. IA6-10) gesetzt. Die Euklidische Distanz (ED) der einzelnen IAs zu den beiden gemittelten IAs wurde als ED-tief bzw.

als ED-hoch bezeichnet. Die prozentuale Klassifizierung der einzelnen IAs als tieffrequent wurde durch die Gleichung in Abb. 11 implementiert.

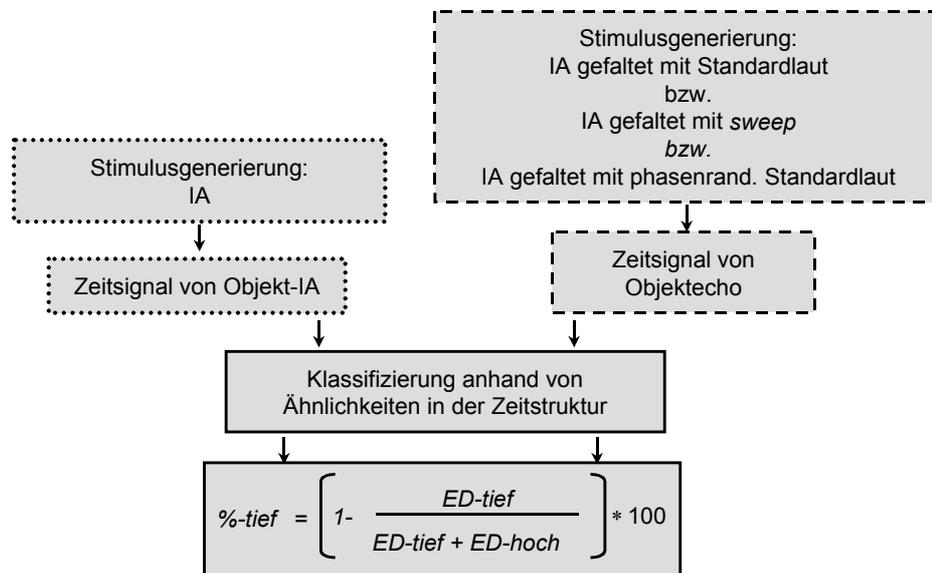


Abbildung 11: Schematische Darstellung von Modell 1 (gepunktete Linien) und Modell 2 (gestrichelte Linien). Beide Modelle beruhen auf dem gleichen Klassifizierungsparadigma (durchgezogene Linien). Das Eingangssignal für Modell 1 ist das Zeitsignal der Objekt-IAs; das Eingangssignal für Modell 2 ist das Zeitsignal der Objektechos. Anhand der EDs der einzelnen zu testenden Eingangssignale (IA1-10 bzw. Echo1-10) zu den gemittelten tieffrequenten (ED-tief) und den gemittelten hochfrequenten Eingangssignalen (ED-hoch) konnte die Klassifizierung des Eingangssignals als tieffrequent (%tief) simuliert werden.

Die Ergebnisse der Klassifizierung der IAs durch das Modell 1 werden in Abb. 12B der Klassifizierung im Verhaltensexperiment (Abb. 12A) gegenüber gestellt.

Die Qualität der Modellvorhersage wurde definiert durch die Anzahl der Test-IAs, bei welchen die Modellvorhersage im Bereich der Standardabweichung der entsprechenden Verhaltensdaten lag. Die korrekten Modellvorhersagen sind für alle Test-IAs anhand der ausgefüllten Felder in der ersten Tabellenreihe der Abb. 13 veranschaulicht. Die Verhaltensdaten wurden durch Modell 1 zu 85% (22 von 26) korrekt vorhergesagt.

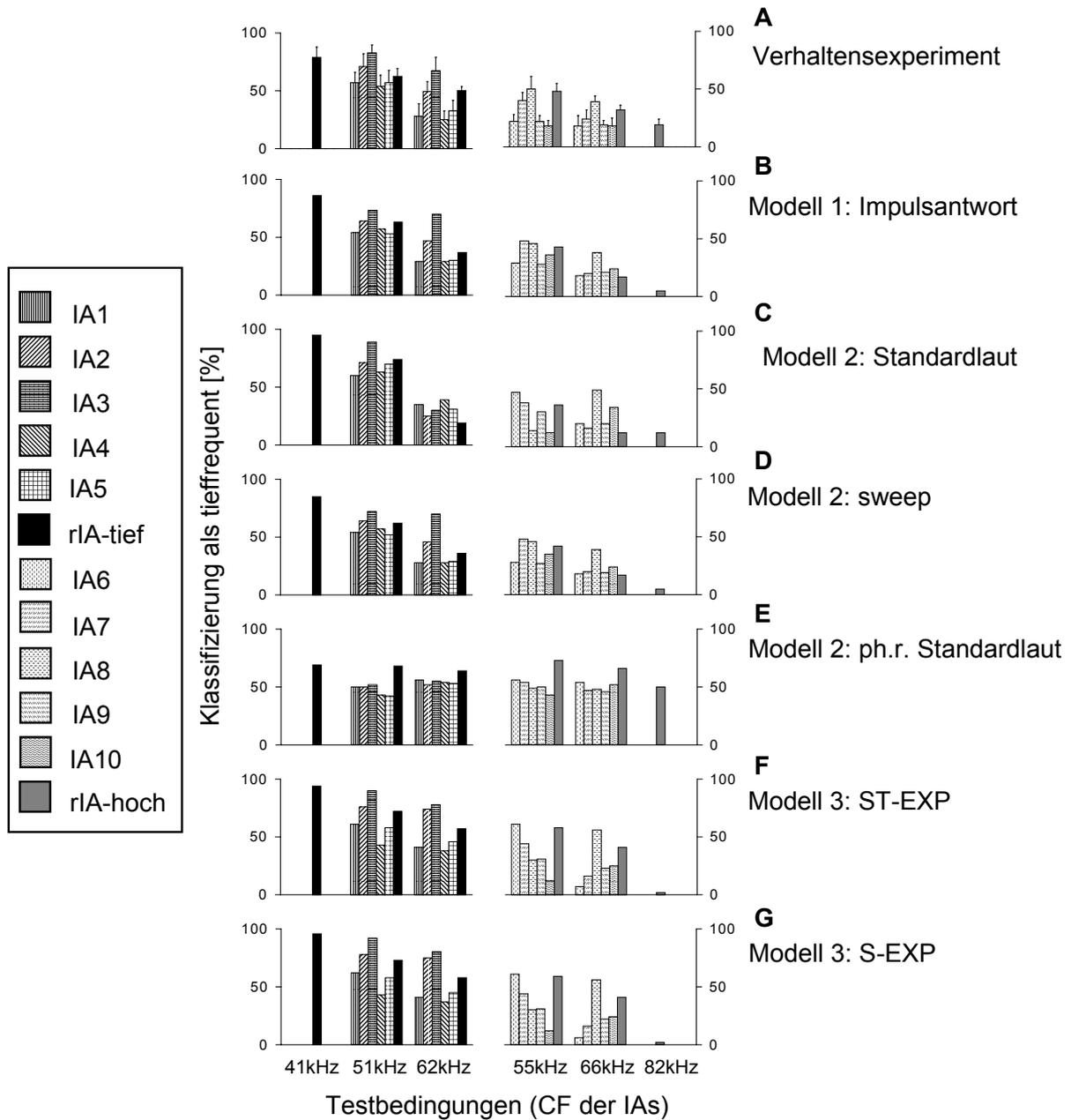


Abbildung 12: Klassifizierung der Teststimuli durch unterschiedliche Modelle (B bis G) im Vergleich zur experimentellen Klassifizierung (A). Entlang der Abszisse sind jeweils von außen nach innen die Testbedingungen (CF der IAs) aufgetragen; auf der Ordinate ist die prozentuale Klassifizierung der IAs als tieffrequente IAs aufgetragen. C zeigt die Klassifizierung von Objekt-IAs (Modell 1). Die Klassifizierung von Objektechos (Modell 2) basierend auf einem Standardlaut ist in C, basierend auf einem spektral weißen sweep in D und basierend auf einem phasenrandomisierten Standardlaut in E dargestellt. F zeigt die Klassifizierung von spektrot temporalen Erregungsmustern auf neuronaler Ebene, G die Klassifizierung der entsprechenden spektralen Erregungsmuster (Modell 3). Auffallend ist die Übereinstimmung der Klassifizierung in B und D, sowie in F und G.

1.4.2 Modell 2: Simulation basierend auf dem Objektecho

Sowohl unter natürlichen Bedingungen als auch unter den gegebenen Versuchsbedingungen hört die echoortende Fledermaus nicht die IA des beschallten Objektes. Das tatsächliche Eingangssignal des auditorischen Systems ist das Echo des beschallten Objektes, d.h. die mit dem Echoortungslaut gefaltete IA des Objektes. Das Modell 2 (Abb. 11, gestrichelte Linien) basierte auf dem gleichen Simulationsparadigma wie Modell 1, simulierte jedoch die Klassifizierung von Objektechos.

1.4.2.1 Objektecho ausgehend vom Echoortungslaut

Die Objekt-IAs wurden mit einem standardisierten Echoortungslaut von *M. lyra* (Standardlaut) gefaltet. Dieser künstlich generierte Laut besaß entsprechend des realen Echoortungslautes von *M. lyra* eine multiharmonische Struktur und war über eine Gesamtlänge von 1 ms linear frequenzabwärts moduliert. Die Grundfrequenz dieses Standardlantes erstreckte sich über einen Frequenzbereich von 23-19 kHz. Insgesamt setzte sich der Standardlaut aus fünf Harmonischen zusammen, deren Amplituden beginnend bei der ersten Harmonischen um 20, 10, 5, 0, 5 dB abgeschwächt waren. Das Magnitudenspektrum des Standardlantes ist in Abb. 7 (graue Linie) zu sehen.

Die Modellergebnisse werden in Abb. 12C der Klassifizierung im Verhaltensexperiment (Abb. 12A) gegenüber gestellt. Zudem sind die Modellvorhersagen aus der zweiten Tabellenreihe der Abb. 13 ersichtlich. Die Verhaltensdaten wurden zu 73% (19 von 26) korrekt durch das Modell vorher gesagt. Diese geringe Vorhersagekraft im Vergleich zu Modell 1 könnte durch die spektralen Lücken des Standardlantes bedingt sein. Unter natürlichen Bedingungen ist es unwahrscheinlich, daß eine Fledermaus stets exakt den gleichen Echoortungslaut mit identischer Magnituden- und Phaseninformation aussendet (siehe 1.4.4). Demnach könnten in der realen Echoortungssituation die spektralen Informationslücken eines Objektechos durch Magnituden- bzw. Phasenvariation der Echoortungslaute innerhalb einer Lautsequenz kompensiert werden.

Ob die geringere Vorhersagekraft des Modell 2 im Vergleich zu Modell 1 auf den spektralen Lücken des Standardlantes beruht sollten die folgenden Kontrollen zeigen.

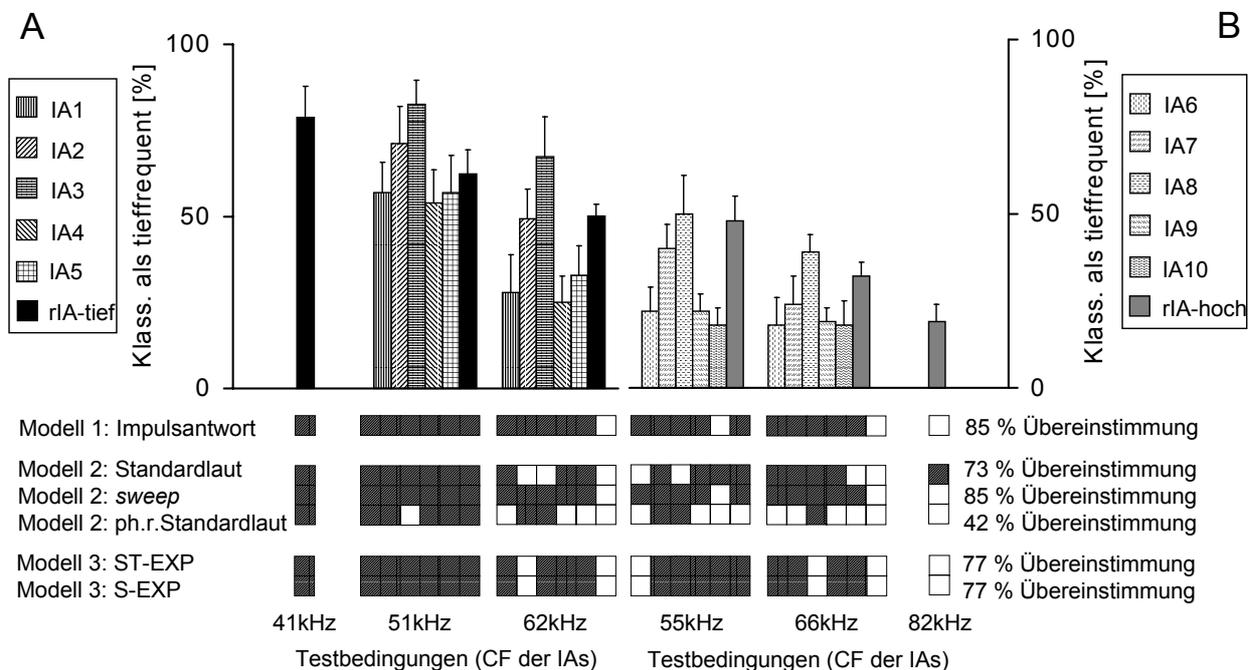


Abbildung 13: Die Darstellung der experimentellen Ergebnisse in **A** sowie **B** ist identisch mit der in Abb. 9C und D. Die Tabelle stellt die Vorhersagen der Modelle für die einzelnen IAs dar. Die ausgefüllten Tabellenfelder veranschaulichen die IAs, welche vom Modell und experimentell übereinstimmend klassifiziert wurden. In der ersten Reihe sind die Vorhersagen von Modell 1, in der zweiten, dritten und vierten Reihe die Vorhersagen von Modell 2, in der fünften und sechsten Reihe die Vorhersagen von Modell 3 aufgetragen. Die einzelnen zugehörigen Modelltypen sind am linken Tabellenrand aufgelistet. Der prozentuale Anteil an Übereinstimmung ist für jeden Modelltyp am rechten Tabellenrand aufgetragen.

1.4.2.2 Objektecho (Kontrolle 1)

Ein sweep (spektral breitbandiger, frequenzabwärtsmodulierter Laut) enthält über einen definierten spektralen Bereich Frequenzen von gleicher Amplitude. Sein somit weißes Magnitudenspektrum enthält im Gegensatz zum Standardlaut im relevanten Frequenzbereich keine spektralen Lücken.

Die IAs wurden mit einem sweep von 1 ms Länge und einem linearen Frequenzabfall zwischen 110 und 10 kHz gefaltet und im Modell bewertet. Die Modellergebnisse werden in Abb. 12D der Klassifizierung im Verhaltensexperiment (Abb. 12A) gegenüber gestellt. Zudem sind die Modellvorhersagen aus der dritten Tabellenreihe

der Abb. 13 ersichtlich. Die Verhaltensdaten wurden zu 85% (22 von 26) korrekt durch das Modell vorher gesagt.

Die Vorhersagen bezüglich der einzelnen IAs stimmen mit den Vorhersagen des Modell 1 überein. Diese hohe Vorhersagekraft des Modells läßt den Schluß zu, daß die Fledermäuse im Verhaltensexperiment eine bessere Repräsentation der Objekt-IAs hatten, als basierend auf der Faltung mit einem Echoortungslaut vorhersagbar. Demnach dürften die spektralen Lücken des Echoortungslautes und somit des Objektechos kein Hindernis bei der Objektklassifizierung dargestellt haben.

Neben einer Veränderung des Echoortungslautes in seiner spektralen Magnitudeninformation, könnten ebenso Veränderungen in der spektralen Phaseninformation dazu beitragen die spektralen Lücken des Echoortungslautes „aufzufüllen“. Durch die Integration phasenverschobener Objektechos könnten die spektralen Informationslücken des einzelnen Objektechos kompensiert und somit die Echoanalyse optimiert werden.

Die hohe Übereinstimmung der Klassifizierung im Verhaltensexperiment mit der in Modell 1 deutet jedoch darauf, daß die Versuchstiere die Objekte anhand ihrer IA bewertet haben. Wie bereits erwähnt, kann die IA eines Objektes durch die Kreuzkorrelation des Echoortungslautes mit dem Objektecho extrahiert werden. Durch die Integration über die einzelnen extrahierten IAs könnten die spektralen Informationslücken der einzelnen IAs kompensiert und somit das akustische Abbild des Objektes rekonstruiert werden.

Die IA-Extraktion durch die Kreuzkorrelation des Echoortungslautes mit dem Objektecho ist allerdings nicht phasensensitiv, d.h. die spektrale Phaseninformation geht verloren. Es stellt sich somit die Frage, inwiefern die Phaseninformation der Objektechos für die Klassifizierung der präsentierten Objekte im aktuellen Experiment von Bedeutung war und welche Klassifizierungsstrategie somit Anwendung fand.

Da für Modell 2 bisher die Phasensensitivität der Objektklassifizierung keine Rolle spielte (stets gleicher Standardlaut bzw. *sweep*), wird nun in einer zweiten Kontrolle die Klassifizierung von Objektechos basierend auf der variablen Phaseninformation eines Echoortungslautes simuliert.

1.4.2.3 Objektecho (Kontrolle 2)

Die IAs wurden mit dem unter 1.4.2.1 beschriebenen Standardlaut gefaltet, wobei vor jeder Faltung die Phase der einzelnen Harmonischen neu definiert, d.h. randomisiert

wurde. Die Modellergebnisse werden in Abb. 12E der Klassifizierung im Verhaltensexperiment (Abb. 12A) gegenüber gestellt. Zudem sind die Modellvorhersagen aus der vierten Tabellenreihe der Abb. 13 ersichtlich. Die Verhaltensdaten wurden zu 42% (11 von 26) korrekt durch das Modell vorher gesagt. Die Klassifizierung der phasenrandomisierten Echoortungslaute durch Modell 2 weicht stark von der Klassifizierung im Verhaltensexperiment ab (Abb. 12), d.h. die Vorhersagekraft des Modells ist stark verringert (Abb. 13). Obwohl eine gewisse Variabilität in der Phaseninformation des Echoortungslautes wahrscheinlich ist, scheint *M. lyra* die Objektechos entgegen des Modell 2 durch eine phasenunabhängige Analyse klassifizieren zu können. Demnach wurden die Objekte nicht wie im Modell durch die Integration der Objektechos analysiert, sondern vermutlich durch die Integration der durch Kreuzkorrelation extrahierten IAs.

Insgesamt deuten die Ergebnisse des Modell 2 darauf hin, daß die Klassifizierung der präsentierten Objekte im Verhaltensexperiment phasenunabhängig und stark an die akustischen Eigenschaften der Objekte gebunden ist. Obwohl die Fledermäuse nicht unmittelbar die IA der Objekte präsentiert bekamen, sondern deren Echos, stimmen die Verhaltensdaten zu einem höheren Prozentsatz mit den Ergebnissen des IA-Modells (Modell 1) überein. Demnach ist davon auszugehen, daß die Fledermäuse die IA der Objekte aus dem Objektecho extrahieren konnten. Allerdings ist zu bemerken, daß die spektralen Eigenschaften des zur IA-Faltung verwendeten Standardlautes Abweichungen zu den tatsächlich im Versuch aufgenommenen Echoortungslauten zeigten (siehe Abb. 7) und diese somit nicht exakt simulierten.

1.4.3 Modell 3: Simulation auf peripher auditorischer Ebene

Die vorangehenden Modelle basierten auf den akustischen Zeitsignalen der Objekt-IAs oder der Objektechos. Echoortende Fledermäuse haben jedoch keinen direkten Zugang zu diesen Zeitsignalen. Bereits auf der Ebene des Außen- und Mittelohrs wird das eintreffende Signal in seinen akustischen Eigenschaften verändert. Die amplitudenverstärkende und spektral filternde Funktion des Außenohrs ist bei Säugern durch die artspezifische Ohrmuschelstruktur festgelegt (Obrist et al. 1993). Im Innenohr wird die akustische Information entlang der Cochlea tonotop durch frequenzselektive auditorische Filter kodiert. Diese cochleären Filter stellen Bandpaß-Filter dar und zeigen stimuluspezifisch ein charakteristisches

mechanisches Antwortverhalten. Diese mechanischen Filterantworten werden auch Filterschwingungen genannt.

Eingebettet in der Basilarmembran des cortischen Organs befinden sich über die Länge der Cochlea die Rezeptorzellen: ca. 25000 äußere und 3500 innere Haarzellen (Moore 1997). Während die äußeren Haarzellen aktiv an der Mechanik der Basilarmembran beteiligt sind, sind die inneren Haarzellen für die Transduktion dieser mechanischen Energie in neuronale Aktivität verantwortlich. Letztere stellen eine Form der sekundären Sinneszellen dar, d.h. sie besitzen keine neuronalen Fortsätze, sondern sind über anbindende Synapsen mit den afferenten Nervenfasern des Hörnervs (*Nervus cochlearis*) verbunden. Durch die mechanische Stimulation der inneren Haarzellen wird die Generierung von Aktionspotentialen in den Nervenfasern des Hörnervs evoziert (Shepherd 1993). Die entstehenden neuronalen Erregungsmuster werden über den Hörnerv dem *Nucleus cochlearis* übermittelt und gelangen daraufhin über die Hörbahn zum auditorischen Kortex.

Die Klassifizierung der Testobjekte durch Modell 3 beruhte auf der auditorischen Repräsentation von Objekten in Form neuronaler Erregungsmuster (EXP, *excitation pattern*). Zur Simulation der neuronalen EXPs muß jedoch die auditorische Verarbeitung der akustischen Information auf der peripheren Ebene des Außen-, Mittel- und Innenohrs nachvollziehbar sein. Die Übertragungsfunktion des Außen- und Mittelohrs kann man in Form eines Bandpaß-Bereichs, entsprechend des jeweiligen Säugeraudiogramms implementieren. Die auditorischen Filter im Innenohr von Säugern müssen hingegen entsprechend ihrer Frequenzselektivität durch frequenzspezifische Filter simuliert werden. In der Humanpsychoakustik hat sich der Gammatonfilter als Annäherung für die spektralen und zeitlichen Antwortigenschaften auditorischer Filter etabliert (Patterson 1994). Um die cochleären Antwortigenschaften in Modell 3 zu simulieren, wurden deshalb mehrere Gammatonfilter in Form einer Gammatonfilterbank implementiert. Die physikalischen Eigenschaften der auditorischen Filter im Innenohr von *M. lyra* sowie deren Untersuchung werden im Kapitel 2 detailliert beschrieben.

Abb. 14 veranschaulicht den Aufbau des Modell 3. Es dienten wiederum Objektechos als Modellstimuli (IAs gefaltet mit Standardlaut, siehe Modell 2). Die Übertragungsfunktion von Außen- und Mittelohr konnte man durch eine Bandpaß-Filterung des Objektechos im Bereich von 10-105 kHz entsprechend den verhaltensbiologisch und neurophysiologisch gemessenen Hörschwellen bei *M. lyra*

(Kössl 1992; Schmidt et al. 1983) nachvollziehen. Das Innenohr wurde in Form einer 60-kanäligen Gammatonfilterbank implementiert, deren Filterbandbreiten entsprechend der vermessenen Filtereigenschaften von *M. lyra* (Weißebacher et al. 2002) festgelegt wurden (siehe Kapitel 2). Der mechano-neuronale Transduktionsprozeß im Innenohr konnte durch Halbwellengleichrichtung, Kompression mit einem Exponenten von 0,5 (Oxenham und Moore 1994) und Tiefpaß-Filterung bei 1200 Hz, entsprechend des Verlusts an *phase locking* (Phasenkoppelung von Stimulation und neuronaler Antwort) im auditorischen Nerv (Palmer und Russell 1986), implementiert werden. Das Ausgangssignal des Modells war dementsprechend ein neuronales EXP auf der Ebene des auditorischen Nervs als Funktion der Zeit und der Frequenz des Teststimulus.

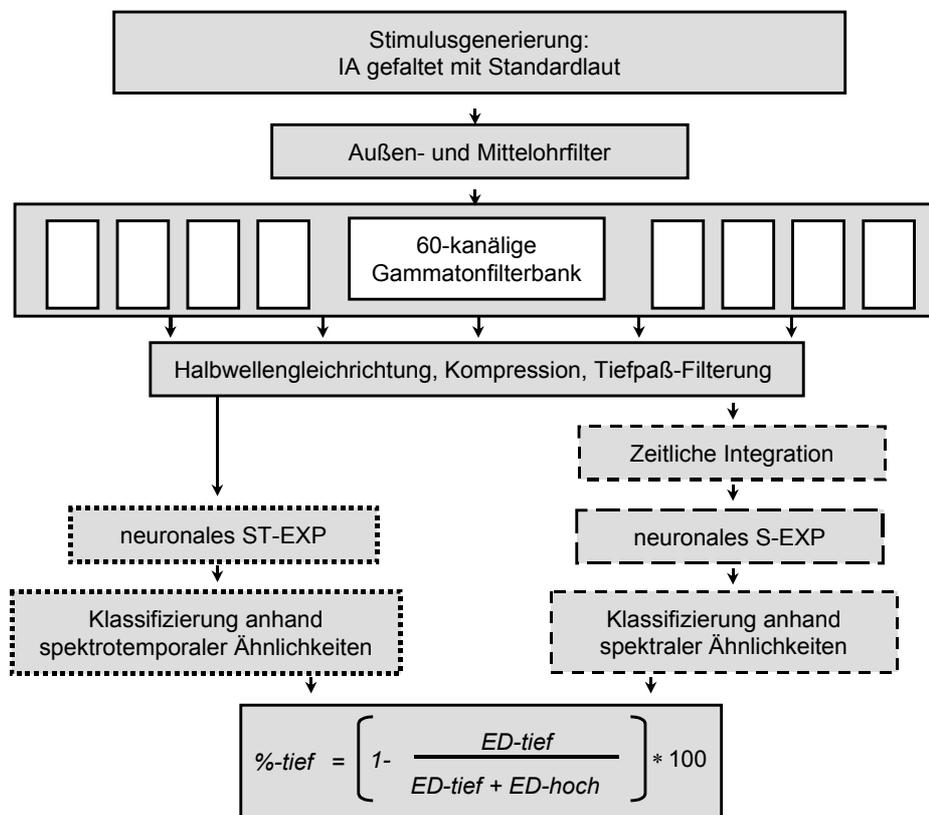


Abbildung 14: Schematische Darstellung von Modell 3. Das Eingangssignal ist das Objektecho basierend auf einem Standardlaut. Die Übertragungsfunktion des Außen- und Mittelohrs wird durch einen entsprechenden Filter auf das Eingangssignal übertragen. Die Eigenschaften der auditorischen Filter im Innenohr wurde anhand einer mehrkanäligen Gammatonfilterbank implementiert. Durch Halbwellengleichrichtung, Kompression und Tiefpaß-Filterung wurden die cochleären Filterantworten in spektrotemporale neuronale Erregungsmuster (ST-EXPs) übertragen (gepunktete Linien). Durch zeitliche Integration wurden zudem spektrale Erregungsmuster (S-EXPs) produziert (gestrichelte Linien). Die Klassifizierung der ST-EXPs und S-EXPs der einzelnen Eingangssignale wird wie in Modell 1 und 2 anhand der EDs berechnet.

Die Modellparameter stammten allesamt aus vorhergehenden physiologischen Untersuchungen (Kössl 1992; Weißenbacher et al. 2002) und wurden unverändert in die Modelle implementiert, d.h. das auditorische Modell hatte keine variablen Parameter anhand welcher die Modellvorhersagen hätten verbessert werden können. Die resultierenden spektrotemporalen EXPs (ST-EXPs) der Teststimuli wurden anhand ihrer Ähnlichkeit mit dem gemittelten ST-EXPs der Trainingsstimuli klassifiziert (Abb. 14, gepunktete Linien).

Wie in Modell 1 und 2 basierte das Simulationsparadigma auf dem Vergleich der EDs, diesmal jedoch der EDs der neuronalen EXPs.

Die Modellergebnisse werden in Abb. 12F der Klassifizierung im Verhaltensexperiment (Abb. 12A) gegenüber gestellt. Zudem sind die Modellvorhersagen aus der fünften Tabellenreihe der Abb. 13 ersichtlich.

Die Verhaltensdaten wurden zu 77% (20 von 26) korrekt durch dieses Modell vorher gesagt.

Um zu untersuchen, ob in der auditorischen Peripherie die EXPs der Teststimuli entlang einer Zeit- oder entlang einer Frequenzachse kodiert werden, wurde das Modell 3 etwas abgewandelt (Abb. 14, gestrichelte Linien). Durch Integration, d.h. Mittelung über die Zeitinformation des ST-EXP kann man ein rein spektrales EXP (S-EXP) erzeugen (Moore 1997). Dieses S-EXP wurde nun ebenso anhand seiner EDs bewertet.

Die Modellergebnisse werden in Abb. 12G der Klassifizierung im Verhaltensexperiment (Abb. 12A) gegenüber gestellt. Zudem sind diese Modellvorhersagen aus der sechsten Tabellenreihe der Abb. 13 ersichtlich.

Die Verhaltensdaten wurden wiederum zu 77% (20 von 26) korrekt durch das Modell vorhergesagt, wobei die korrekten Vorhersagen mit denen des spektrotemporalen auditorischen Modells für jedes Testobjekt übereinstimmten.

Diese Ergebnisse deuten darauf hin, daß die akustische Objektinformation auf der Ebene des auditorischen Nervs ausschließlich entlang einer Frequenzachse kodiert wird.

1.5 Diskussion

1.5.1 Die interne Repräsentation akustischer Information

Die Ergebnisse des aktuellen Echoortungsexperiments zeigen, daß die Abwandlungen der virtuellen Trainingsobjekte (IA1-10) ebenso wie die neu generierten virtuellen Objekte (rIAs) in Abhängigkeit ihrer spektralen IA-Eigenschaften klassifiziert wurden. Demnach wurden alle Testobjekte als unbekannt eingestuft und konnten somit nur spontan klassifiziert werden. Die Ergebnisse zeigen zudem, daß die einzelnen Testobjekte, mit jeweils charakteristischer IA, sehr unterschiedlich klassifiziert wurden. Die auf der reinen Objekt-IA basierende Simulation (Modell 1) stimmte trotzdem in 85% der getesteten Objekte mit der Klassifizierung im Verhaltensexperiment überein. Diese Übereinstimmung von Modell- und Verhaltensdaten konnten die restlichen Modelle nicht vorweisen. Die IA eines Objektes ist jedoch für die echoortende Fledermaus nicht direkt zugänglich. Nur der analytische Vergleich des ausgesandten Echoortungslautes mit dem Objektecho im Zeitbereich (Kreuzkorrelation) oder im Frequenzbereich (Multiplikation des Echomagnitudenspektrums mit dem inversen Lautmagnitudenspektrum) ermöglicht die Extraktion der Objekt-IA.

Einen Hinweis auf die Fähigkeit Objekt-IAs zu extrahieren und intern abzubilden zeigen Ergebnisse verhaltensbiologischer Untersuchungen bei Delphinen. Sie besitzen die Fähigkeit, auditorisch erworbene Abbilder von Objekten, visuell abzurufen und ebenso umgekehrt (Harley et al. 1996). Sie können somit sensorische Modalitäten kreuzen und integrieren (Herman et al. 1998; Pack und Herman 1995). Derartige Kreuzungen von sensorischen Modalitäten konnten beim Menschen im Rahmen visueller und haptischer Objekterkennung festgestellt werden. Hierbei zeigte sich, daß haptische Vorerfahrung die mentale Präsentation von Objekten stärker begünstigt als umgekehrt (Jüttner et al. 2000). Einen physiologischen Nachweis für diese Modalitätenkreuzung lieferten Zangaladze et al. (1999). Diese konnten mit Hilfe von *PET-(positron-emission tomography)* Messungen eine Aktivierung von visuellen Kortexarealen infolge haptischer Stimulation nachweisen. Das Zusammenspiel des haptischen mit dem akustischen Sinn wird derzeit unter Prof. Blauert an der Universität Bochum in humanakustischen Experimenten untersucht.

Inwiefern echoortende Fledermäuse ebenso wie Delphine und Menschen fähig sind Modalitäten zu kreuzen und somit auditorische Abbilder visuell wiederzuerkennen

und umgekehrt, soll in nächster Zukunft in unseren Labors experimentell erfaßt werden.

1.5.2 Die Kodierung akustischer Information im auditorischen System

Die akustische Information eines Schalls wird in den einzelnen Kerngebieten der aufsteigenden Säugerhörbahn sowohl entlang einer Frequenzachse als auch entlang einer Zeitachse kodiert. Auf allen Ebenen der Hörbahn werden die spektralen Schalleigenschaften tonotop abgebildet und somit spektral kodiert (Neuweiler 1993; Pollak und Casseday 1989; Radtke-Schuller und Schuller 1995; Rübsamen et al. 1988). Andererseits wird sowohl peripher als auch im Mittelhirn und auf Kortexebene Schallperiodizität entlang einer Zeitachse kodiert (Langner 1992). Zudem kodieren sogenannte *latency constant neurons* des *Colliculus inferior* die Laufzeit und *range finding neurons* im medialen *Corpus geniculatum* sowie im primären auditorischen Kortex die optimale Zeitverzögerung des Schalls (Neuweiler 1993). Des Weiteren befinden sich in der medialen *Olivia superior* Zeit kodierende Neurone, welche interaurale Zeitdifferenzen abbilden (Grothe und Neuweiler 2000).

Im peripheren auditorischen System von Säugern werden akustische Reize entlang einer zeitlichen und entlang einer Frequenzachse kodiert. Die Kodierung entlang einer Frequenzachse im Innenohr ist durch den artspezifischen, spektralen Hörbereich limitiert, welcher durch die Frequenz-Orts-Beziehung im Säugerinnenohr die auditorischen Filter entlang der Cochlea abdeckt (Fletcher 1940; Moore 1986).

Die Simulation der untersuchten Objektklassifizierung anhand von Modell 3 ermöglichte eine Aussage über die Kodierung akustischer Information im peripheren auditorischen System der echoortenden Fledermaus *M. lyra*. Da die neuronalen EXPs der Objektechos auf spektrottemporaler und spektraler Ebene identisch bewertet wurden, ist anzunehmen, daß die zeitliche Information auf dieser peripher neuronalen Ebene nicht von Bedeutung ist. Demnach werden die Echoeigenschaften von Objekten mit maximalen IA-Längen von 390 µs bei *M. lyra* peripher spektral kodiert. Da die Länge einer Objekt-IA zur Größe des Objektes proportional ist (Blauert 1997), trifft diese periphere Kodierung für Objektgrößen bis 6,6 cm zu.

IAs großer dreidimensionaler Objekte, wie beispielsweise von Bäumen oder Büschen können bis zu mehrere ms dauern. Sie weisen aufgrund starker Oberflächenvariabilität eine randomisierte Zusammensetzung an Einzel-IAs auf und besitzen somit keine spezifischen spektralen Interferenzmuster (Müller und Kuc 2000). Die akustische Klassifizierung derartiger Objekte ist theoretisch nur anhand

statistischer Analysen der IAs unter Berücksichtigung der Oberflächenvariabilität möglich. Demnach kann die spektrale Echoanalyse nur begrenzt zur Objekterkennung beitragen.

Mit Hilfe passiv-akustischer Signalpräsentation untersuchten Krumbholz und Schmidt (1999) bei *M. lyra* die Klassifizierung harmonisch strukturierter Töne. Hierbei war von Interesse, ob Ähnlichkeiten in der Tonhöhe oder Ähnlichkeiten im spektralen EXP für die Klassifizierung ausschlaggebend sind. Die Ergebnisse zeigten, daß die Töne anhand der Ähnlichkeiten ihrer spektralen EXPs klassifiziert wurden. Da Krumbholz und Schmidt ein passiv-akustisches Paradigma benutzt hatten, stand die Klassifizierung der Töne in keinem Zusammenhang zum Echoortungsverhalten. Die Autoren vermuteten jedoch, daß die Klassifizierung akustischer Information ebenso im Echoortungskontext anhand spektraler Ähnlichkeiten vonstatten geht.

Dem gegenüber steht das SCAT-Modell (*spectrogram correlation and transformation receiver*, Saillant et al. 1993), welches auf einem zeitlichen Ansatz aufbaut. Demnach wird die, im peripheren auditorischen System spektral kodierte, Information auf höherer Ebene entlang einer Zeitachse umkodiert. Eine neuere Ausarbeitung dieses Modells (Peremans und Hallam 1998) zeigte jedoch, daß das SCAT-Modell nur begrenzt akkurate Vorhersagen leisten kann. Demzufolge darf ein Objekt nicht mehr als zwei Echos produzieren, deren Abstand nicht weniger als 20 μ s betragen darf und deren Amplituden identisch sein müssen. IAs realer dreidimensionaler Objekte bestehen jedoch nicht nur aus zwei begrenzten Echoereignissen. Dreidimensionale Objekte können akustisch nur in Form ihrer ganzheitlichen IA, bestehend aus Reflexionen erster und höherer Ordnung, von sämtlichen reflektierenden Oberflächen beschrieben werden. Da zudem die Eingangssignale des SCAT-Modells stets nur Kopien eines Echoortungslautes der Fledermaus *Eptesicus fuscus* waren, ist zu bezweifeln, ob die mit komplexen IAs gefilterten Echoortungslaute des aktuellen Experiments hierdurch erfaßt werden könnten.

1.5.3 Objekterkennung und adaptives Echoortungsverhalten

Die Vermutung, daß Delphine die Information einzelner Echos einer Lautsequenz integrieren können (Moore et al. 1991; Roitblat et al. 1990 und 1991), wurde von Helweg et al. (1996a und 1996b) im Rahmen eines Klassifizierungsexperiments bestätigt. Es konnte gezeigt werden, daß Delphine dreidimensionale Objekte aus unterschiedlichen Perspektiven durch Integration der Echoinformation einer Lautsequenz wiedererkennen können.

Da *M. lyra* die spektrale Zusammensetzung ihrer Echoortungslaute variieren kann (Leippert et al. 2002), bietet die Integration der Objektechos einer Lautsequenz die Möglichkeit die spektralen Informationslücken der Einzelechos zu kompensieren.

Die begleitenden Lautanalysen im aktuellen Echoortungsexperiment ergaben, daß *M. lyra* die spektrale Gesamtinformation einer Lautsequenz bei der Präsentation von unbekanntem Objekten im Vergleich zu bekannten Objekten nicht verändert hat. D.h. sowohl zur Klassifizierung bekannter als auch unbekannter Objekte wurden die Laute einer Lautsequenz im gleichen Maße spektral variiert. Demnach scheint zur Abbildung und spontanen Klassifizierung der unbekanntem Objekte keine Veränderung im Echoortungsverhalten zur Optimierung der spektralen Echoinformation nötig gewesen zu sein.

Um die spektralen Lücken eines Objektechos vollständig „aufzufüllen“, müßte die spektrale Modulationstiefe, d.h. der Frequenzhub der ersten Harmonischen eines Echoortungslautes von *M. lyra* innerhalb einer Lautsequenz stark an Steilheit zunehmen oder sich die Grundfrequenz des Lautes um die Hälfte (10,5 kHz) erhöhen. Derart adaptive Prozesse im Echoortungsverhalten konnten Leippert et al. (2002, Anhebung der Grundfrequenz um 2 kHz) jedoch nicht nachweisen. Dies läßt vermuten, daß der Vergleich von Objektechos nicht ausreicht, um Objekte zu identifizieren.

Die Modellvorhersagen im aktuellen Experiment deuten darauf hin, daß *M. lyra* das akustische Abbild eines Objektes extrahieren kann. Demnach werden nicht die Echos einer Lautsequenz miteinander verglichen sondern die einzelnen extrahierten IAs. Die Kontrollergebnisse des Modell 2 zeigen zudem deutlich, daß die spektrale Magnitudeninformation eines Objektechos für die Klassifizierung des Objektes eine wichtige Rolle spielt, wohingegen die spektrale Phaseninformation vernachlässigbar ist. Durch den phasenunabhängigen Vorgang der Kreuzkorrelation können IAs mit unterschiedlichem spektralen Informationsgehalt extrahiert werden. Durch die Integration der einzelnen extrahierten IAs einer Lautsequenz kann der spektrale Informationsgehalt der Objekt-IA erhöht und somit ein akustisches Abbild des Objektes rekonstruiert werden. Die Ergebnisse der Lautanalyse deuten darauf hin, daß *M. lyra* bekannte und unbekanntem Objekte durch gleiche Verarbeitungsmechanismen rekonstruiert.

1.5.4 Schlußfolgerung

M. lyra besitzt die Fähigkeit die akustische Information virtueller Objekte intern abzubilden und sie hierdurch zu klassifizieren. Diese internen Repräsentationen resultieren aus dem Vergleich des ausgesandten Echoortungslautes mit dem Objektecho, und nicht aus einem Vergleich der Objektechos einer Lautsequenz.

Akustische Information kann in der Gehörperipherie sowohl zeitlich als auch spektral kodiert werden. Die Erkennung und Klassifizierung von kleinen Objekten (< 6,6 cm) anhand interner Repräsentationen wird durch spektrale Kodierung der Echoeigenschaften in der Gehörperipherie ermöglicht. Da sich das Beutespektrum von *M. lyra* über größere Arthropoden und kleine Vertebraten (Advani 1981; Habersetzer 1983) erstreckt, scheinen die spektralen Echointerferenzmuster bei der Beuteidentifikation von essentieller Bedeutung zu sein. Für die Identifizierung großer komplexer Objekte reicht die Analyse spektraler Echointerferenzmuster jedoch nicht aus (Müller und Kuc 2000). Demnach kann speziell bei der Wahrnehmung von Umgebungsstrukturen, wie z.B. Bäumen und Sträuchern eine ausschließlich spektrale Kodierung der Reflexionseigenschaften in der Gehörperipherie nicht zur Identifizierung dieser Strukturen beitragen.

Die periphere Kodierung der akustischen Information wird durch die physikalischen Eigenschaften der auditorischen Filter im Innenohr festgelegt. Sowohl deren spektrale als auch deren zeitliche Eigenschaften tragen zur Generierung des neuronalen Antwortmusters im Hörnerv bei. Wie bereits Messungen zur zeitlichen Integration zeigten, spielt die zeitliche Kodierung akustischer Information bei *M. lyra* eine sehr wichtige Rolle (Heinze et al. 1996; Wiegrebe und Schmidt 1996a; Wiegrebe und Schmidt 1996b). Inwiefern die physikalischen Eigenschaften der auditorischen Filter im Innenohr von *M. lyra* zu dem Integrationsprozeß beitragen ist noch unbekannt.

In einem weiteren psychoakustischen Experiment soll nun die zeitliche Integration akustischer Information bei *M. lyra* sowohl im Rahmen einer passiven Hörsituation als auch im Echoortungskontext untersucht werden. Um die periphere Kodierung akustischer Information nachvollziehen zu können, werden im nächsten Kapitel zudem die spektralen und zeitlichen Eigenschaften der cochleären Filter von *M. lyra* untersucht. Hierdurch sollte letztendlich eine Aussage über die zeitliche Verarbeitung akustischer Information im Echoortungskontext und die Beteiligung der cochleären Filter an der Objekterkennung möglich sein.

2 Zeitliche Integration im Rahmen der Echoortung

2.1 Einleitung

2.1.1 Der Einfluß zeitlicher Integration auf die auditorische Wahrnehmung

Die zeitliche Integration akustischer Information ist ein essentieller Bestandteil des Säugergehörs. Durch Integration von Schallintensitäten innerhalb eines bestimmten Zeitfensters nimmt die Reizintensität zu und erhöht somit die Lautstärkeempfindung. Das Zeitfenster, innerhalb dessen Integration stattfindet, nennt man Integrationszeit. Ein klassisches Paradigma zur Quantifizierung der Integrationszeit beruht auf der Detektion von Langzeitsignalen in Abhängigkeit ihrer Dauer (Feldtkeller und Oetinger 1956; Plomp und Bouman 1959). Bereits im neunzehnten Jahrhundert konnte Exner (1876) zeigen, daß eine Verlängerung akustischer Signale innerhalb eines gewissen Zeitraumes zur Verbesserung ihrer Detektion beitragen kann.

Eine anderes Paradigma, dessen Grundprinzip in Abb. 15 veranschaulicht ist, wurde von Zwislocki (1960) eingeführt. Hierbei wurde die Wahrnehmungsschwelle (RHS, Ruhehörschwelle) für kurze Signalpaare (Klickpaare) in Abhängigkeit des zeitlichen Abstandes der Einzelsignale bestimmt.

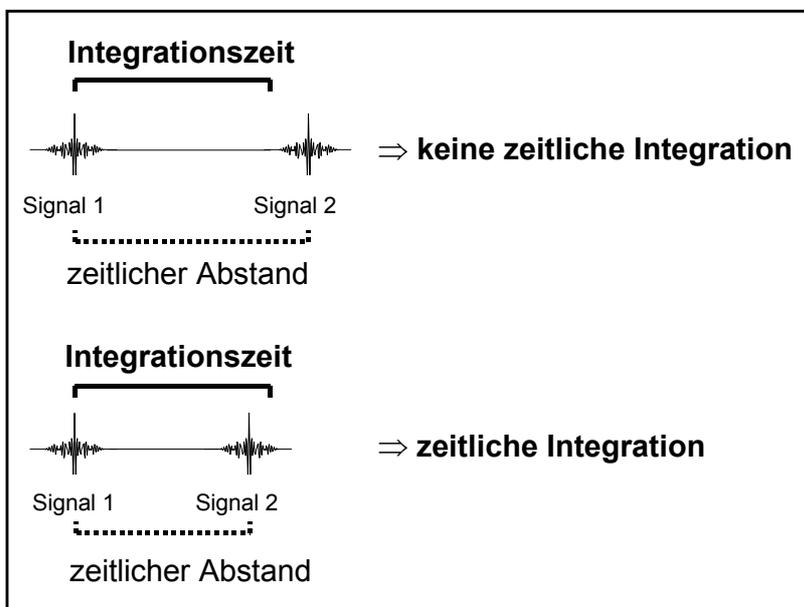


Abbildung 15: Vereinfachte Darstellung der zeitlichen Integration zweier Signale in Abhängigkeit von deren zeitlichem Abstand. Ist der zeitliche Abstand von Signal 1 zu Signal 2 länger als die Integrationszeit, findet keine zeitliche Integration statt. Ist der zeitliche Abstand der Signale kürzer als die Integrationszeit, werden die Signale integriert.

Für zeitliche Abstände kürzer als die Integrationszeit verbessert sich, im Vergleich zu einem Einzelsignal, die RHS um 3 dB, bedingt durch die Integration der akustischen Intensitäten. Wenn der zeitliche Abstand der Einzelsignale die Integrationszeit

übersteigt, werden die Intensitäten nicht integriert und die RHS für das Signalpaar entspricht der eines Einzelsignals.

Dieses Meßparadigma führt jedoch zu sehr viel kürzeren Integrationszeiten, als Messungen in Abhängigkeit der Länge eines Signals. Während *M. lyra* in Abhängigkeit der Signallänge eine Integrationszeit von 55 ms (Heinze et al. 1996) zeigte, ergaben Messungen in Abhängigkeit des zeitlichen Abstandes kurzer Signale eine Integrationszeit von 200 μ s (Wiegrebe und Schmidt 1996b). Untersuchungen bei *T. truncatus* (50 ms vs. 264 μ s; Johnson 1968 vs. Au et al. 1988) und beim Menschen (200 ms vs. 3-5 ms; Plomp und Bouman 1959 vs. Viemeister und Wakefield 1991) führten ebenso in Abhängigkeit des Meßparadigmas zu unterschiedlichen Integrationszeiten. Viemeister und Wakefield (1991) entwarfen ein Modell (*multiple-looks model*), das diese Problematik basierend auf unterschiedlichen Verarbeitungsmechanismen erklärt. Demnach ist einerseits ein Integrationsprozeß mit einem kurzen Zeitfenster für die Integration kurzer Signale verantwortlich; andererseits können diese integrierten Signale (*looks*) zudem durch einen zentralen Integrationsmechanismus mit einem längeren Zeitfenster integriert werden.

Untersuchungen von Krumbholz und Wiegrebe (1998) kamen zu dem Ergebnis, daß die Integration kurzer Signale beim Menschen durch mechanische Vorgänge im Innenohr erklärt werden kann. Durch akustische Stimulation werden im Innenohr aufgrund der Frequenz-Orts-Beziehung frequenzspezifisch bestimmte Areale entlang der Cochlea (cochleäre Filter) zu Schwingungen angeregt (von Békésy 1960). Bereits 1965 stellten Kiang et al. anhand von neuronalen Antwortmustern (*Post-Stimulus-Time-Histogrammen*) fest, daß die zeitliche Einhüllende der neuronalen Erregung im Hörnerv länger andauert als der stimulierende Schall. Dies ist darauf zurückzuführen, daß die cochleären Schwingungen länger andauern als der akustische Reiz, d.h. die cochleären Filter nachschwingen. Bei der Präsentation zweier identischer Signale führt das Nachschwingen der cochleären Filter mit Abnahme des zeitlichen Abstandes der Signale zur Überlappung und somit Integration der Filterantworten (Krumbholz und Wiegrebe 1998).

Experimentell erhobene Daten zur zeitlichen Integration beim Menschen ergaben eine hohe Übereinstimmung mit der anhand von Filterschwingungen simulierten zeitlichen Integration von Signalpaaren (Krumbholz und Wiegrebe 1998). Dies legt die Vermutung nahe, daß beim Menschen bereits auf präneuraler Ebene, d.h. noch vor der mechano-neuronalen Transduktion im Innenohr ein Prozeß zeitlicher

Integration stattfindet. Folglich wird bereits im Innenohr durch das Antwortverhalten der auditorischen Filter die zeitliche Auflösung akustischer Information limitiert. Cochleäre zeitliche Integration verbessert somit nicht nur die Detektion einzelner Schallereignisse sondern limitiert auch das zeitliche Auflösungsvermögen des auditorischen Systems.

Das zeitliche Auflösungsvermögen des auditorischen Systems spielt bei der Objekterkennung durch Echoortung eine sehr wichtige Rolle. Durch die Beschallung strukturierter Oberflächen entstehen komplexe Echos, welche von verschiedenen Tiefenebenen reflektiert werden (Neuweiler 1990a) und wie die Signale eines Signalpaares in einem zeitlichen Verhältnis zueinander stehen. Inwiefern Überlappungen der Filterantworten im Innenohr auch bei echoortenden Säugern die zeitliche Verarbeitung und somit die Objekterkennung beeinflussen ist noch unbekannt.

In Kapitel 1 konnte gezeigt werden, daß das Gehör von *M. lyra* kleine Objekte mit IAs kürzer als 390 μ s peripher spektral kodiert. Ob der Grund für diese spektrale Kodierung der Echoinformation bei auditorischen Integrationsmechanismen und somit mangelndem zeitlichen Auflösungsvermögen liegt, könnte die Messung der Integrationszeit im Echoortungskontext zeigen. Die zeitliche Integration von Signalpaaren wurde bei *M. lyra* bisher nur anhand eines passiv-akustischen Meßverfahrens quantifiziert (Wiegrebe und Schmidt 1996b). Die zeitliche Integration unter passiv-akustischen Bedingungen läßt jedoch nicht unmittelbar einen Rückschluß auf die zeitliche Integration im Echoortungskontext zu.

In welchem Ausmaß die Integrationszeit bei Verwendung des gleichen Meßparadigmas bei echoortenden und nicht echoortenden Säugern variieren kann, zeigen die folgenden Ergebnisse vorhergehender Studien.

2.1.2 Vergleich der zeitlichen Integration kurzer Signalpaare bei Säugern

Die zeitliche Integration von Signalpaaren ist ein, für das jeweilige Säugergehör, artspezifischer Verarbeitungsprozeß, welcher sich demnach in variablen Integrationszeiten äußert. Erste psychoakustische Untersuchungen in Abhängigkeit des zeitlichen Abstandes zweier Signale am Menschen ergaben eine Integrationszeit von 200 ms (Zwislocki 1960). Neuere Untersuchungen konnten durch Wiederholung dieses Experiments (Viemeister und Wakefield 1991) jedoch eine sehr viel kürzere Integrationszeit von nur 5 ms nachweisen. Ähnlich kurze Integrationszeiten (ca. 1-7 ms) wurden in weiteren humanpsychoakustischen Experimenten ermittelt, wobei

eine Abhängigkeit der zeitlichen Integration von der Trägerfrequenz und der Signalphase deutlich wurde (Krumbholz und Wiegrebe 1998).

Die zeitliche Integration wurde ebenso bei echootenden Säugern anhand des Signalpaar-Paradigmas untersucht. Psychoakustische Experimente am echootenden Delphin, *T. truncatus* ergaben hierbei eine Integrationszeit von nur 264 μ s (Au et al. 1988). Diese kurze Integrationszeit ist um eine Größenordnung geringer als die beim Menschen gemessene Integrationszeit. Au et al. (1988) vermuteten daß sich mit zunehmender Bandbreite des Testsignals die Integrationszeit verkürzt und dies somit die kurze Integrationszeit bei *T. truncatus* in ihrem Experiment (Präsentation von breitbandigen Klicks) erklären würde.

Das Signalpaar-Paradigma fand ebenso zur psychoakustischen Quantifizierung der zeitlichen Integration bei echootenden Fledermäusen Anwendung. Demnach verfügt beispielsweise *E. fuscus* über eine Integrationszeit von 2.4 ms (Surlykke und Bojesen 1996), welche in ihrer Größenordnung wiederum der humanpsychoakustisch gemessenen Integrationszeit (Krumbholz und Wiegrebe 1998; Viemeister und Wakefield 1991) entspricht. Surlykke und Bojesen (1996) führten diese vergleichbar lange Integrationszeit auf eine Anpassung an den Echoortungslaut von *E. fuscus* zurück, dessen Länge unter Laborbedingungen 2-3 ms beträgt.

Bisherige Untersuchungen an *M. lyra* ergaben wiederum eine sehr kurze Integrationszeit von ca. 200 μ s (Wiegrebe und Schmidt 1996b). Diese entspricht in ihrer Größenordnung zwar der gemessenen Integrationszeit bei *T. truncatus*, ist jedoch um eine Größenordnung kürzer als die bei *E. fuscus* gemessene Integrationszeit. Während die Untersuchungen an *T. truncatus* und *E. fuscus* mit Hilfe aktiv-akustischer, d.h. durch Echoortung getriggerte Signalpräsentation durchgeführt wurden, waren die Messungen bei *M. lyra* passiv-akustisch erfolgt.

Dubrovskiy (1990) hatte bereits im Vorfeld auf die mögliche Existenz zweier unterschiedlicher Systeme auditorischer Verarbeitung bei echootenden Säugern hingewiesen. Demnach gäbe es ein System für auditorische Verarbeitung sonarer Information mit kurzen Integrationszeiten und ein System für auditorische Verarbeitung passiv erhaltener Information mit langen Integrationszeiten. Ausgehend von Dubrovskiys Annahme, wäre im Rahmen einer aktiv-akustischen Messung bei *M. lyra* eine kürzere Integrationszeit zu erwarten, als bei den bereits durchgeführten passiv-akustischen Messungen (200 μ s, Wiegrebe und Schmidt 1996).

2.1.3 Ziel des folgenden Projektes

Das Ziel des folgenden Projekts war es, die zeitliche Kodierung akustischer Information in der auditorischen Peripherie zu untersuchen und daraus resultierende Einflüsse auf die Echoabbildung darzulegen. Da die Integrationszeit des auditorischen Systems für die Objekterkennung durch Echoortung von ausschlaggebender Bedeutung ist, sollte die Wechselwirkung zwischen zeitlicher Integration und Echoortung untersucht werden. Hierzu wurde bei identischen Versuchstieren der Art *Megaderma lyra* die zeitliche Integration akustischer Signalpaare sowohl anhand eines aktiven, d.h. eines Echoortungsparadigmas, als auch anhand eines passiven Versuchsparadigmas untersucht, und die Ergebnisse einander gegenübergestellt. Somit sollte einerseits eine valide Aussage über den Einfluß des Echoortungsverhaltens auf die zeitliche Integration möglich sein; andererseits sollte die Quantifizierung der zeitlichen Integration im Echoortungskontext die Beteiligung zeitlicher Verarbeitungsmechanismen an der Objekterkennung durch Echoortung darlegen.

Des Weiteren war von Interesse, ob die zeitliche Integration bei *M. lyra* anhand mechanischer Prozesse im Innenohr erklärt werden kann, und somit einen limitierenden Faktor für die zeitliche Kodierung im auditorischen System darstellt. Um diese Frage zu klären, wurde gemäß dem humanakustischen Modell von Krumbholz und Wiegrebe (1998) ein Modell der Gehörperipherie von *M. lyra* entworfen. Die zeitliche Integration der cochleären Filterantworten im Modell wurden schließlich mit den verhaltensbiologisch gewonnenen Daten verglichen. Dieser Vergleich sollte letztendlich klären, ob durch die zeitlichen Antworteigenschaften der cochleären Filter die zeitliche Verarbeitung akustischer Information limitiert wird und wie sich dies auf die Objekterkennung durch Echoortung auswirkt.

2.2 Material und Methoden

2.2.1 Versuchstiere und deren Haltung

Zur Untersuchung der zeitlichen Integration wurden vier Tiere der Art *M. lyra* adressiert, wobei aufgrund von Andressurproblemen nur zwei dieser Tiere zur Datenerhebung herangezogen werden konnten. Diese zwei Versuchstiere, ein adultes Weibchen und ein adultes Männchen, wurden als Nachkommen wild gefangener Tiere am Department Biologie II in München geboren. Zur Zeit der

Versuchsdurchführung war das weibliche Tier acht Jahre und das männliche Tier vier Jahre alt und beide hatten bereits Dressurerfahrung aus diversen psychoakustischen Untersuchungen. Die Haltung und Versorgung der Versuchstiere entsprach den bereits in Kapitel 1 gemachten Angaben.

2.2.2 Signalgebung

Die zeitliche Integration bei *M. lyra* wurde mittels digitaler Signalgenerierung untersucht. Abb. 16 zeigt in Form eines Blockschaltbildes die einzelnen Stufen der Signalgenerierung und Signalgebung.

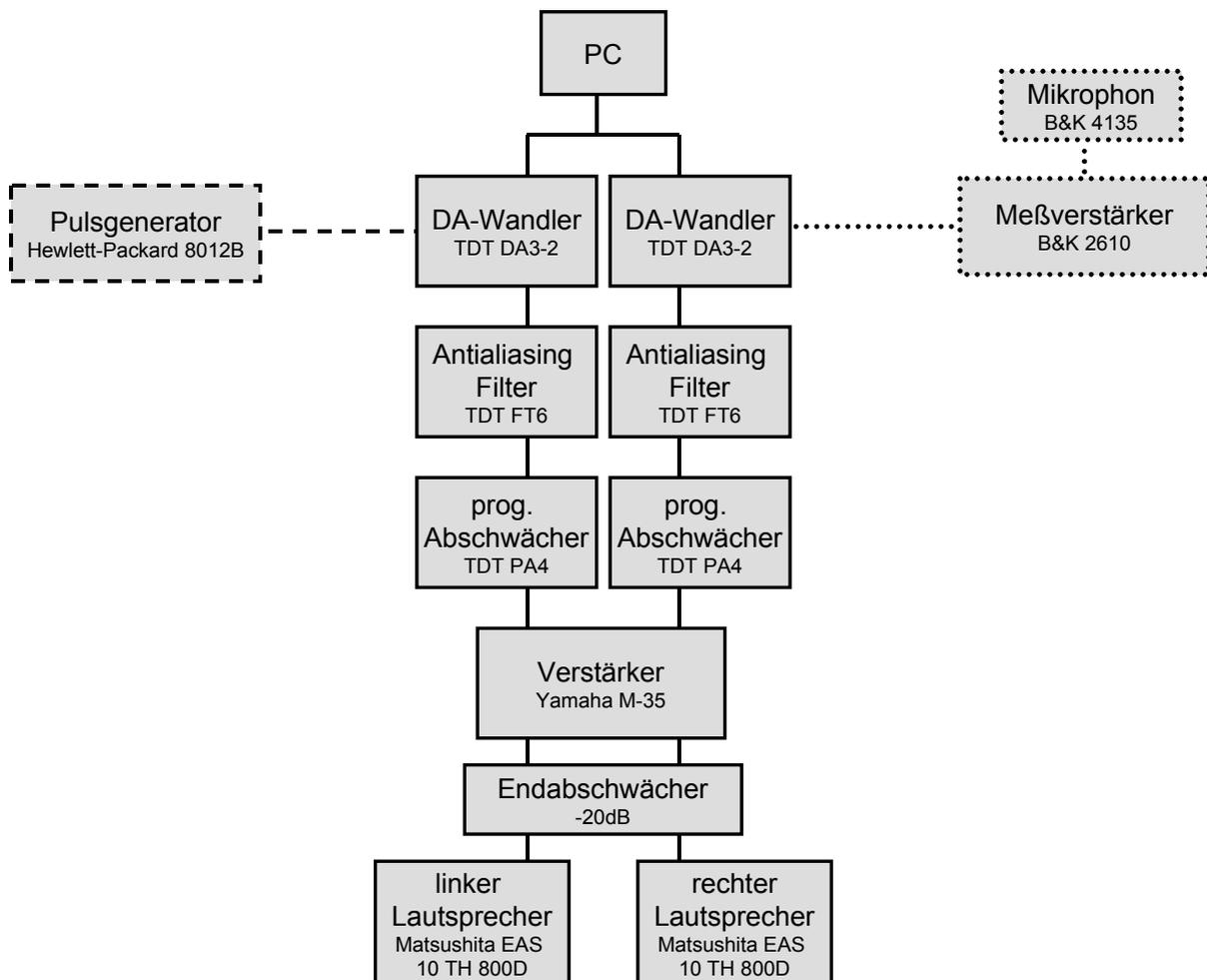


Abbildung 16: Blockschaltbild der digitalen Signalgenerierung und Signalgebung für die passiv-akustische (gestrichelte Linien) und aktiv-akustische Untersuchung der Integrationszeit (gepunktete Linien). Durchgezogene Linien zeigen die für beide Untersuchungen identischen Signalgebungskomponenten.

Die Signale bestanden aus transienten klickähnlichen (spektral breitbandigen) Tonpulsen mit einer Dauer von 50 μ s und einer Trägerfrequenz von 40 kHz. Sie

wurden mit Hilfe des versuchssteuernden PCs digital generiert und auf einem digitalen Prozessor (AP2, *Tucker Davis Technologies*) abgespeichert.

Die zeitlichen und spektralen Eigenschaften des digitalen Signals sind in Abb. 17 A und B veranschaulicht.

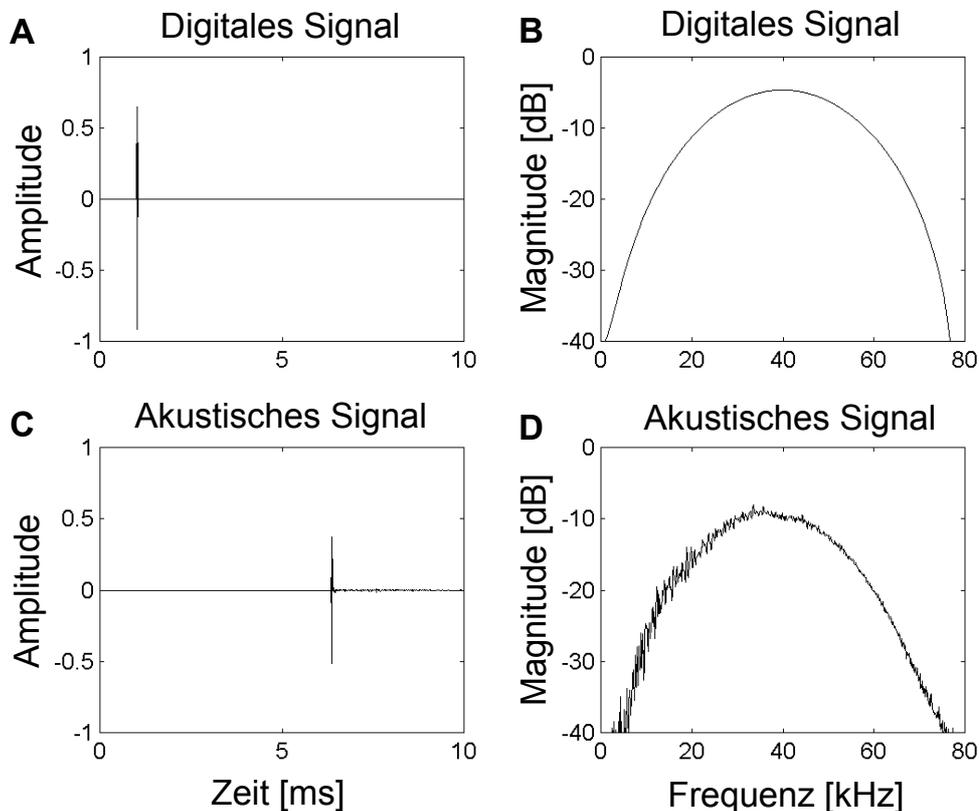


Abbildung 17: Die zeitlichen (A und C) und spektralen (B und D) Eigenschaften der präsentierten Tonpulse. A und B zeigen die Eigenschaften des digitalen Signals; C und D zeigen die Eigenschaften des akustischen Signals. Zu beachten ist die Verzögerung des akustischen Signals im Vergleich zum digitalen Signal, bedingt durch den räumlichen Abstand des Lautsprechers zum Hangplatz, wo sich das Mikrophon befand.

Die Tonpulse wurden paarweise präsentiert, wobei der zeitliche Abstand der Einzeltonpulse stets ein ganzzahliges Vielfaches der Trägerperiode ($1/40 \text{ kHz} = 25 \mu\text{s}$) betrug, um destruktive Interferenzen der Tonpulse bei der Trägerfrequenz auszuschließen. Die Länge des zeitlichen Abstandes variierte zwischen 0, 0,05, 0,1, 0,15, 0,2, 0,25, 0,45 und 0,5 ms.

Im Rahmen von Experiment 1 (passiv-akustische Messung) wurde die Signalpräsentation über einen Pulsgenerator (*Hewlett-Packard 8012B*) zwei mal pro Sekunde initiiert (Abb. 16, gestrichelt). Die Präsentation des Testsignals in

Experiment 2 wurde hingegen aktiv vom Tier durch dessen Echoortung initiiert, d.h. sie war abhängig vom Echoortungsverhalten des Versuchstieres. Hierbei wurde der Echoortungslaut über ein, mit einem Meßverstärker (*Brüel & Kjaer 2610*) verbundenes, Mikrofon (*Brüel & Kjaer 4135*, ¼-zoll) aufgenommen und als Triggersignal eingesetzt (Abb. 16, gepunktet).

Bei Initiierung durch den Pulsgenerator (Experiment 1) oder durch den ausgesandten Echoortungslaut (Experiment 2) wurde das abgespeicherte digitale Signal abgerufen, worauf über einen Digital-Analog-Wandler (DA3-2, *Tucker Davis Technologies*) bei einer Abtastrate von 200 kHz eine Wandlung des digitalen Signals zu einem analogen Signal stattfand. Das analoge Signal wurde dann durch einen Antialiasing-Filter (FT6, *Tucker Davis Technologies*) bei 100 kHz tiefpaß gefiltert und über einen programmierbaren Abschwächer (PA4, *Tucker Davis Technologies*) in seiner Intensität reduziert. Anschließend wurde das Testsignal verstärkt (*Yamaha M-35*) und über einen Ultraschalllautsprecher (*Matsushita EAS 10 TH 800D*), welchem ein manuell einstellbarer Endabschwächer (Eigenbau, -20 dB) vorgeschaltet war, ausgegeben. Die Signalgebung erfolgte ohne elektronische Verzögerung unmittelbar nach der Initiierung. Aufgrund des Schallweges vom Versuchstier zum Mikrofon (Echoortungslaut) und vom Lautsprecher zum Versuchstier (Signal) betrug die physikalische Verzögerung des Testsignals in Experiment 2 5,35 ms.

2.2.3 Kalibration

Die signalgebende Apparatur wurde zu Beginn des Experimentes mit Hilfe eines Meßverstärkers (*Brüel & Kjaer 2610*) und eines Mikrophons (*Brüel & Kjaer 4135*, ¼-zoll) kalibriert und während des Experimentes regelmäßig kontrolliert. Hierzu wurde das Mikrofon in der Höhe des Versuchstierkopfes angebracht und die aufgenommenen Signale mit einem Signalanalysator (*Stanford Research SR 780*) begutachtet. Die zeitlichen und spektralen Eigenschaften des aufgenommenen Testsignals sind aus Abb. 17 C und D ersichtlich.

2.2.4 Versuchsaufbau

Die Messungen zu Experiment 1 und 2 wurden in der, unter 1.2.5 beschriebenen, schallisolierten Kabine durchgeführt, wobei diesmal zwei Lautsprecher angebracht waren (Abb. 18). Diese befanden sich in einer Höhe von 0,7 m mit einem Abstand von je 0,25 m zu den Seitenwänden. Der Abstand beider Lautsprecher zum Kopf des Versuchstieres betrug 1,7 m. Unterhalb jedes Lautsprechers war jeweils ein

Futterautomat angebracht. Auf der dem Hangplatz abgewandten Seite der Kabine konnte der Experimentator über einen Sensorbildschirm (*touchscreen*, WES TS, ELT121C-7-SWA-1) den Versuchsablauf und die Abspeicherung erhobener Daten kontrollieren. Für die Datenerhebung und Signalgenerierung wurden in *Matlab* (Version 5.3, R11, *The Math Works, Inc.*) verfaßte Versuchsprogramme angewandt. Für Experiment 2 wurde vor dem Hangplatz, im Abstand von 0,12 m zum Kopf des Versuchstieres, zusätzlich ein Mikrophon (*Brüel & Kjaer* 4135, ¼-zoll) angebracht.

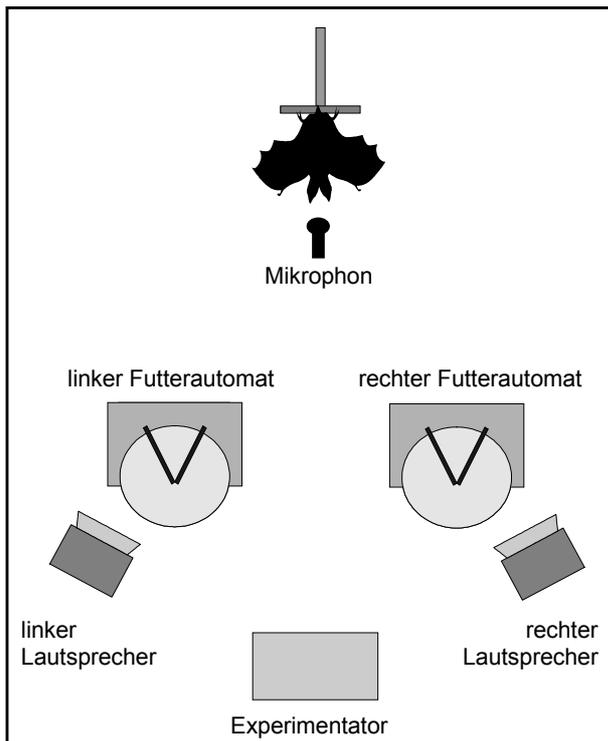


Abbildung 18: Schematische Darstellung des Versuchsaufbaus in der Dressurkabine (nicht maßstabsgetreu), wobei das Mikrophon erst für die aktiv-akustischen Messungen angebracht wurde. Über einen linken und einen rechten Lautsprecher wurden die Testsignale präsentiert. Für korrekte Verhaltensantworten wurden die Versuchstiere über einen linken und einen rechten Futterautomaten belohnt.

2.2.5 Psychophysische Vorgehensweise

Die Versuchstiere wurden in einer Belohnungsdressur nach dem 2-AFC-Paradigma auf die Testsignale adressiert. Zur Adressur fanden ausschließlich elektronisch gesteuerte Signalpräsentationen statt, wobei der zeitliche Abstand der Tonpulse innerhalb eines Signalpaares 0 ms betrug, d.h. die beiden Tonpulse wurden gleichzeitig präsentiert. Wurde das Testsignal aus dem linken Lautsprecher ausgesandt, sollte das Versuchstier zur linken Seite fliegen; wurde das Testsignal hingegen vom rechten Lautsprecher ausgesandt, sollte es zur rechten Seite fliegen. Richtige Verhaltensantworten wurden mit Mehlwürmern belohnt. Aus welchem der beiden Lautsprecher das Testsignal präsentiert wurde, unterlag einer vom Versuchsprogramm gesteuerten Zufallswahl. Diese Zufallswahl war auf maximal drei aufeinanderfolgende Signalpräsentationen von der gleichen Seite begrenzt.

Sobald das Versuchstier innerhalb mehrerer aufeinander folgender Versuchstage mindestens 90% der Signalpräsentationen korrekt beantwortet hatte (Flug zur richtigen Seite), konnte mit der Datenerhebung begonnen werden.

Das Zeitfenster, innerhalb dessen das Gehör von *M. lyra* die präsentierten Signalaare integriert, wurde durch die Erfassung von RHS in Abhängigkeit des zeitlichen Abstandes der Einzelsignale bestimmt. Hierzu wurde ein nicht-adaptives Verfahren herangezogen, bei welchem der Lautstärkepegel der Signale sukzessiv in 2 dB-Schritten abgestuft wurde. Für jeden der Testpegel wurden 31-36 Testdurchgänge erhoben und anhand der acht um die RHS liegenden Testpegel für jeden zeitlichen Abstand eine psychometrische Funktion erstellt (Abb. 19). Hierbei ist die Leistung des Versuchstieres in Form der prozentual korrekten Verhaltensantworten, d.h. ob das Versuchstier die präsentierten Signale wahrnehmen und somit richtig beantworten konnte, in Abhängigkeit des Testpegels aufgetragen. Je geringer der Testpegel des präsentierten Signals war, desto schwieriger wurde es für das Versuchstier, die Signalpräsentation korrekt zu beantworten. Die Auswertung der erhobenen Datensätze anhand der einzelnen psychometrischen Funktionen wird unter 2.2.6 im Detail beschrieben.

Nachdem im Rahmen der passiv-akustischen Signalpräsentation (Experiment 1) für jeden zeitlichen Abstand eine psychometrische Funktion erhoben worden war, wurden die Versuchstiere für das folgende aktiv-akustische Experiment (Experiment 2) umdressiert. Die Versuchstiere mußten erlernen aktiv, d.h. durch Echoortung, die Signalpräsentation zu initiieren, während bei Experiment 1 die passive Signalpräsentation nur das Erlauschen des Testsignals erfordert hatte. Die psychophysische Vorgehensweise in Experiment 1 und 2 war jedoch identisch.

Zu Beginn eines jeden Versuchstages wurde jedes Versuchstier auf seine tagesspezifische Leistung in einem Vortest geprüft. Sofern nicht neun von zehn Signalpräsentationen korrekt beantwortet wurden, fand an diesem Tag keine Datenerhebung statt.

2.2.6 Auswertung und Darstellung der Verhaltensdaten

An jede psychometrische Funktion wurde eine sigmoide Funktion angepaßt, welche den kontinuierlichen Verlauf des Leistungsabfalls bei abnehmendem Testpegel darstellte (Abb. 19, durchgezogene Linie).

Die Gleichung der sigmoiden Funktion F in Abhängigkeit des Pegels p lautet folgendermaßen:

$$F(p) = b / (\exp^{-\lambda * (p-a)} + 1) + c \quad (\text{Gleichung 1})$$

a entspricht dem Erwartungswert bei $F = 75$;

b stellt die Bandbreite der Funktion F dar;

c charakterisiert den Anfangspunkt der Funktion F ;

λ definiert die Steigung der Funktion F .

Eine 50%-ige Leistung entspricht in einem 2-AFC-Verfahren einer Zufallswahl, d.h. daß bei abnehmendem Lautstärkepegel das Testsignal möglicherweise nicht mehr wahrgenommen werden konnte. Die RHS entspricht in einem 2-AFC-Verfahren der 75%-igen Leistung, da bei mehr als 30 Testdurchgängen diese 75%-ige von der 50%-igen Leistung (Zufallswahl) signifikant unterschiedlich ist (Koller 1967). Anhand dieser 75%-Marke kann der sigmoiden Funktion die RHS entnommen werden.

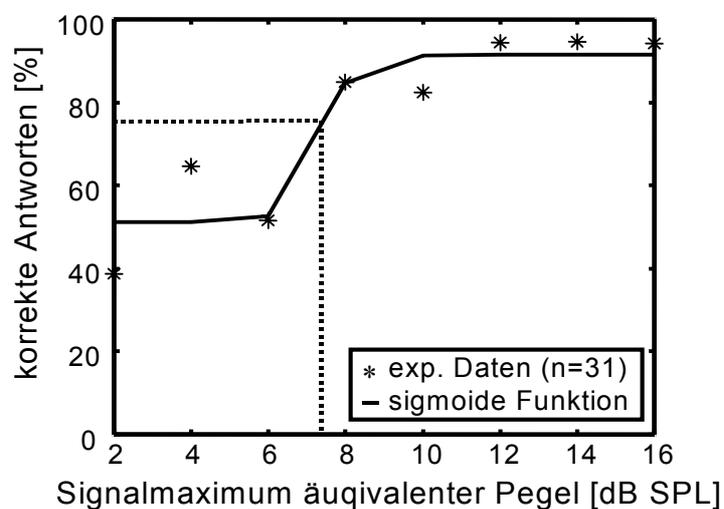


Abbildung 19: Beispiel einer sigmoiden Funktion (durchgezogene Linie), die den experimentellen Daten (Sternsymbole) angepaßt wurde (psychometrische Funktion). Auf der Abszisse ist der Signalpegel definiert durch die Maximalamplitude des Signals in dB SPL aufgetragen; auf der Ordinate sind die korrekten Antworten (in %) des Versuchstieres in Abhängigkeit des Signalpegels veranschaulicht. Die sigmoide

Funktion wurde durch die Parameter $a=7,4$, $b=40$, $c=51$ und $\lambda=2,5$ bestimmt. Die RHS ist anhand der gepunkteten Linien abmeßbar und beträgt in diesem Fall 7,5 dB SPL.

Die RHS für ein Einzelsignal (keine zeitliche Integration), wurde als Referenzpegel auf 0 dB festgelegt und die RHS für die restlichen zeitlichen Abstände hierzu in Relation gesetzt. Für jede einzelne RHS wurde das 95%-ige Konfidenzintervall

basierend auf insgesamt je 248-288 Datenpunkten, und der Berechnung von d' (Miller 1996) dargestellt.

2.3 Ergebnisse

2.3.1 Experiment 1: Passiv-akustische Messung der zeitlichen Integration

Die absolute RHS für einzelne passiv-akustisch dargebotene Tonpulse betrug bei Versuchstier 1 11 dB SPL und bei Versuchstier 2 22 dB SPL (dB SPL-Angabe bezieht sich auf das Pegelmaximum des Testsignals). Die Ergebnisse der passiv-akustischen Messung sind in Abb. 20A für Versuchstier 1 (gepunktete Linie) und Versuchstier 2 (gestrichelte Linie) dargestellt.

Für zeitliche Abstände im Bereich von 0,5-0,2 ms lagen die RHS innerhalb (Versuchstier 1) oder oberhalb des Konfidenzintervalls (Versuchstier 2) der RHS eines einzelnen Tonpulses. Dies bedeutet, daß Tonpulse mit einem größeren zeitlichen Abstand als 0,2 ms nicht integriert wurden. Versuchstier 1 zeigte nur für den kürzesten zeitlichen Abstand (0,05 ms) eine deutliche Verbesserung der RHS, wobei Versuchstier 2 bereits für zeitliche Abstände kleiner als 0,2 ms eine deutliche Verbesserung der RHS vorwies. Zudem zeigten die Ergebnisse von Versuchstier 2 für einen zeitlichen Abstand der Tonpulse von 0,25 ms einen starken Anstieg der RHS (*overshoot*; Verschlechterung der RHS) über das 95%-Konfidenzintervall bei 0 ms hinaus.

2.3.2 Experiment 2: Aktiv-akustische Messung der zeitlichen Integration

Die absolute RHS für einzelne aktiv-akustisch dargebotene Tonpulse betrug bei Versuchstier 1 15 dB SPL und bei Versuchstier 2 28 dB SPL (dB SPL Angabe bezieht sich wiederum auf das Pegelmaximum des Testsignals). Demzufolge bewirkte die Echoortungssituation einen Anstieg der RHS um 4 bzw. 6 dB. Die Ergebnisse der aktiv-akustischen Messung sind in Abb. 20B für Versuchstier 1 (gepunktete Linie) und Versuchstier 2 (gestrichelte Linie) dargestellt.

Wie bei den passiv-akustischen Messung konnte bei Versuchstier 1 nur für den kleinsten untersuchten zeitlichen Abstand eine Verbesserung der RHS und somit zeitliche Integration der Tonpulse verzeichnet werden. Versuchstier 2 zeigte wiederum für einen zeitlichen Abstand von 0,25 ms einen starken *overshoot* der Integrationskurve. Zeitliche Abstände von weniger als 0,2 ms bewirkten bei

Versuchstier 2 ebenso wie in der passiv-akustischen Messung eine RHS-Verbesserung.

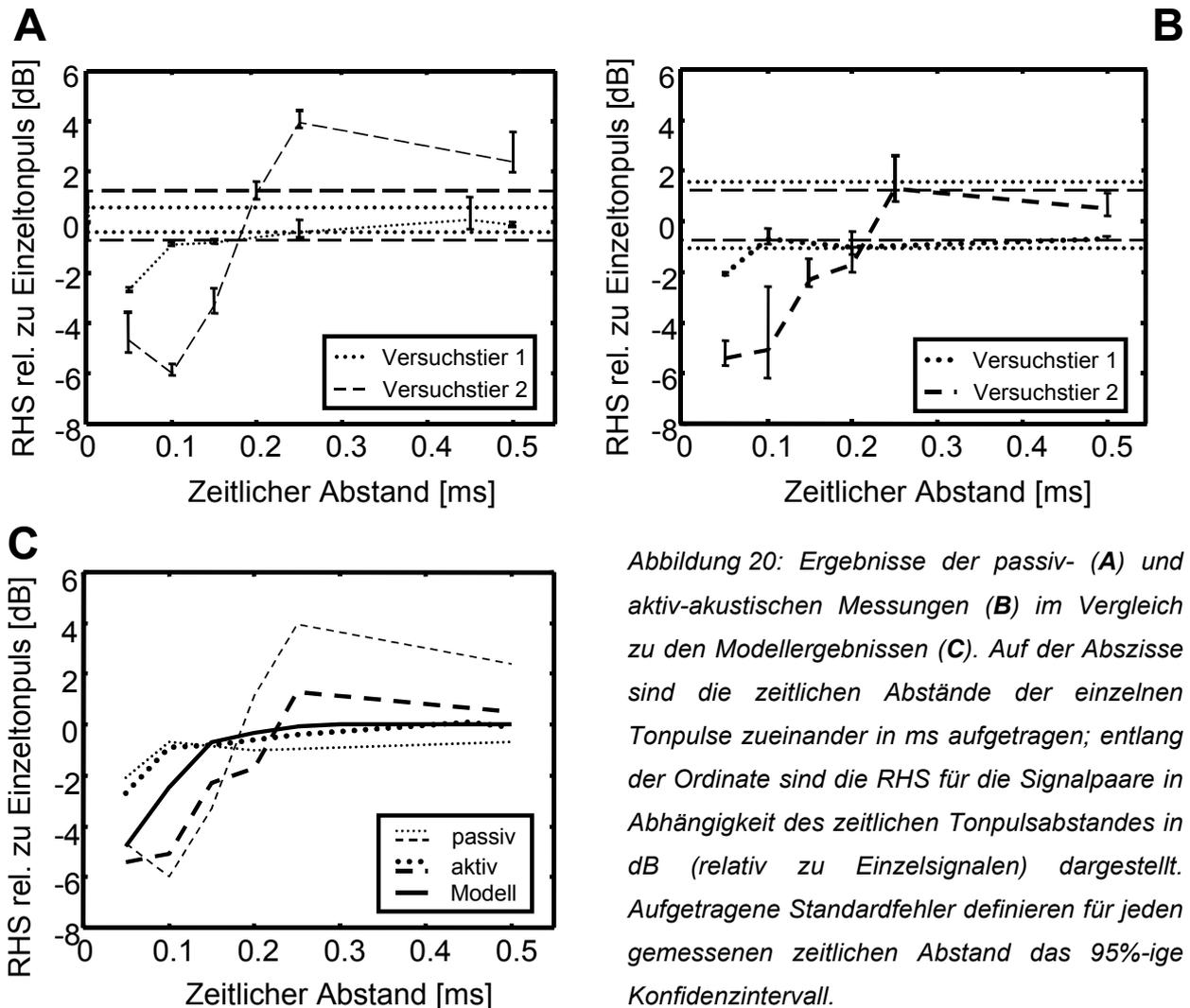


Abbildung 20: Ergebnisse der passiv- (A) und aktiv-akustischen Messungen (B) im Vergleich zu den Modellergebnissen (C). Auf der Abszisse sind die zeitlichen Abstände der einzelnen Tonpulse zueinander in ms aufgetragen; entlang der Ordinate sind die RHS für die Signalkaare in Abhängigkeit des zeitlichen Tonpulsabstandes in dB (relativ zu Einzelsignalen) dargestellt. Aufgetragene Standardfehler definieren für jeden gemessenen zeitlichen Abstand das 95%-ige Konfidenzintervall.

Das 95%-ige Konfidenzintervall für die RHS

eines Einzelsignals ist für jedes Versuchstier anhand horizontaler Linien dargestellt. Die gepunkteten Linien veranschaulichen die Ergebnisse von Versuchstier 1 und die gestrichelten Linien die Ergebnisse von Versuchstier 2. In C sind die passiv-akustischen Ergebnisse anhand dünner Linien, die aktiv-akustischen Ergebnisse anhand dicker Linien und die Modellergebnisse anhand einer durchgezogenen Linie dargestellt. Die Integrationskurven des Modells sowie der einzelnen Tiere unter passiv- und aktiv-akustischen Bedingungen liegen im gleichen Größenbereich. Die Integrationskurve des auditorischen Modells zeigt in ihrem Verlauf hohe Übereinstimmungen mit den experimentell erfaßten Integrationskurven.

Obwohl die experimentellen Ergebnisse zur Messung der zeitlichen Integration individuellen Schwankungen unterlagen, ist bei Betrachtung der einzelnen Individuen eine hohe Übereinstimmung der passiv- und aktiv-akustischen Daten zu erkennen (Abb. 20C). Diese Übereinstimmungen lassen den Schluß zu, daß das

Echoortungsverhalten keinen Einfluß auf die zeitliche Integration transienter Signale hat.

2.4 Simulation der zeitlichen Integration bei *Megaderma lyra*

Zur Untersuchung der grundlegenden Mechanismen des Integrationsprozesses, bietet es sich an die zeitliche Integration von Signalpaaren auditorisch zu simulieren und mit den psychoakustisch erfaßten Daten zu vergleichen.

Der Mechanismus zeitlicher Integration kurzer Signalpaare kann beim Menschen durch das Antwortverhalten der auditorischen Filter in der Gehörperipherie erklärt werden (Krumbholz und Wiegrebe 1998). Die mit Schwingungen antwortenden cochleären Filter stellen frequenzspezifische Bandpaß-Bereiche dar. Die Bandbreite der cochleären Filter nimmt bei der Mehrzahl der Säuger proportional zu deren Mittenfrequenz zu. Eine diesbezügliche Ausnahme stellen jedoch auditorisch auf bestimmte Frequenzbereiche spezialisierte Arten dar. Hierzu zählen beispielsweise Fledermäuse der Familie der Rhinolophiden (Hufeisennasen-Fledermäuse), deren Cochlea durch eine sogenannte akustische Fovea, d.h. eine starke tonotope Überrepräsentation einer bestimmten Frequenz im Innenohr ausgezeichnet ist (Bruns 1979). Im Falle einer akustischen Fovea trifft das oben erwähnte Verhältnis von Filterbandbreite und Mittenfrequenz nicht zu. Der Verlauf des Audiogramms von *M. lyra* (Neuweiler 1990b; Schmidt et al. 1983) deutet hingegen auf keine derartigen Spezialisierungen hin. Wie die auditorischen Filter im Innenohr von Säugern frequenzspezifisch charakterisiert sind, kann durch die im Folgenden beschriebenen Messungen erfaßt werden.

2.4.1 Untersuchung auditorischer Filter anhand von DPOAEs

Einen Einblick in die cochleären Filtereigenschaften ermöglicht die Messung von Verzerrungsprodukt-otoakustischen-Emissionen (*DPOAEs*, *distortion-product otoacoustic-emissions*). Diese entstehen durch die cochleäre Filterantwort auf frequenzspezifische Stimulation und können im Gehörgang des Säugers gemessen werden.

Um DPOAEs zu evozieren, werden zwei Töne mit den Frequenzen f_1 und f_2 ($f_2 > f_1$) im Gehörgang präsentiert, wodurch im Innenohr kubische Verzerrungstöne (Verzerrungsprodukte) entstehen. Diese cochleären Verzerrungsprodukte werden vermutlich durch die mechanisch verstärkende Funktion der äußeren Haarzellen im

cortischen Organ erzeugt. Das prominenteste Verzerrungsprodukt hat die Frequenz $2f_1-f_2$, und wird dementsprechend $2f_1-f_2$ DPOAE genannt. $2f_1-f_2$ DPOAEs werden im cochleären Überlappungsbereich der f_1 - und f_2 -Wanderwellen, nahe f_2 generiert (Brown und Kemp 1984; Foeller und Kössl 2000; Kummer et al. 1995).

Zur Messung der DPOAEs wird f_1 so festgelegt, daß sie 10 dB über f_2 liegt, und zum anderen ein optimaler Frequenzabstand f_2/f_1 maximale DPOAE-Pegel produziert (Foeller und Kössl 2000). Um die Filtercharakteristik am f_2 -Ort festzustellen, wird ein dritter Ton f_3 hinzu gegeben, welcher das Verzerrungsprodukt unterdrücken soll. Durch Variation von f_3 und seines Schallpegels, erhält man die entsprechende Suppressionsabstimmkurve (STC, *suppression tuning curve*), deren Minimum bei Säugern generell bei f_2 liegt. Die STCs des Säugergehörs entsprechen in inverser Darstellungsweise den Magnitudenspektren der IA auditorischer Filter im Innenohr und veranschaulichen deren Bandpaß-Charakteristika (Kummer et al. 1995).

Messungen der $2f_1-f_2$ DPOAEs bei *M. lyra* (Weißbacher et al. 2002) ergaben in einem Bereich von 9,5 bis 95 kHz die in Abb. 21 invers dargestellten STCs.

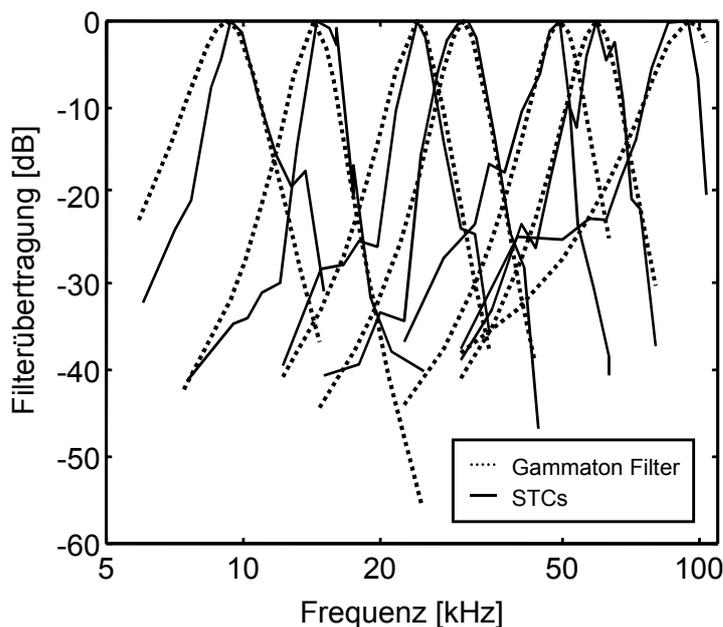


Abbildung 21: Die STCs (durchgezogene Linien) der auditorischen Filter im Innenohr von *M. lyra* (inverse Darstellung) und die Magnitudenspektren der bestpassenden Gammatonfilter (gepunktete Linien) für f_2 im Bereich von 9,5 kHz und 95 kHz. Mit Ausnahme der an den Hörbereich-Grenzen liegenden STCs (für $f_2=9,5$ kHz und $f_2=95$ kHz) betrug die Bandbreite 15 bzw. 16% der Filter-CF.

(entnommen aus Weißbacher et al. 2002)

Das Antwortverhalten eines auditorischen Filters kann laut Patterson (1994) durch die IA eines Gammatonfilters simuliert werden. Die spektralen Eigenschaften des Gammatonfilters müssen jedoch denen des realen auditorischen Filters angepaßt werden.

2.4.2 Der Gammatonfilter als Äquivalent zum auditorischen Filter

Anhand der STCs kann das spektrale Antwortverhalten einzelner auditorischer Filter rekonstruiert und in Form von Gammatonfiltern simuliert werden. Die Gleichung der IA, d.h. des Zeitsignals eines Gammatonfilters gt in Abhängigkeit der Zeit t lautet folgendermaßen:

$$gt(t) = at^{(n-1)} * \exp(-2 \pi b t) * \cos(2 \pi CFt + \emptyset); (t > 0) \quad (\text{Gleichung 2})$$

a entspricht dem Skalierungsfaktor der Filter-IA;

n definiert die Filterordnung (für Säugercochleae $n = 4$);

CF gibt die Mittenfrequenz des Filters an;

π entspricht der Phase von CF ;

b stellt den Bandbreitenfaktor dar, da es die IA-Dauer und somit die IA-Bandbreite beeinflusst.

Um das IA-Magnitudenspektrum des Gammatonfilters der entsprechenden STC anzupassen, wurde der Bandbreitenfaktor, welcher beim Menschen bei 11% der CF liegt, zwischen 10 und 30% der CF variiert. Durch Berechnung der mittleren quadratischen Abweichung (*msd*, *mean square deviation*) der generierten Filter-IA mit den zuvor vermessenen STCs (Weißbacher et al. 2002) konnten anhand des *msd*-Minimalwertes die optimalen Gammatonfilter erschlossen werden.

Abb. 21 zeigt neben den gemessenen STCs (durchgezogene Linien) die IA-Magnitudenspektren der angepaßten Gammatonfilter (gepunktete Linien) für CF s im Bereich von 9,5 bis 95 kHz. Abgesehen von sehr hohen oder sehr tiefen CF s (9,5 und 95kHz), betrug b stets 15 bzw. 16% der CF . Somit ist die, für die meisten Säugercochleae gültige, Gesetzmäßigkeit der Proportionalität von Bandbreite und CF auditorischer Filter für die Gammatonfilter erfüllt. Dies läßt die Simulierung der cochleären Filter von *M. lyra* durch die entsprechenden Gammatonfilter in einem auditorischen Modell zu.

2.4.3 Das auditorische Modell

Für das Modell dienten wie für das psychakustische Experiment Tonpulse mit einer Trägerfrequenz von 40 kHz als Stimulus. Entsprechend wurde das Antwortverhalten des hierdurch stimulierten cochleären Filters durch das Antwortverhalten eines

40 kHz-Gammatonfilters modelliert. Abb. 22 zeigt das zeitliche (A) und das spektrale Antwortverhalten (B) eines 40 kHz-Gammatonfilters.

Regen zwei identische Schallereignisse mit kurzer zeitlicher Verzögerung die Cochlea zur Schwingung an, entstehen zwei identische Filterantworten, welche sich überlappen können. Ob diese Überlappung der Filterschwingungen destruktiv oder konstruktiv ist, d.h. eine Verringerung oder Verstärkung der Filtergesamtantwort bewirkt, hängt wiederum von der Phase der stimulierenden Schallereignisse ab. Schallereignisse, deren Schallwellen zueinander in Gegenphase stehen, eliminieren sich, während Schallereignisse, deren Schallwellen zueinander in Phase stehen, sich verstärken (Krumbholz und Wiegrebe 1998).

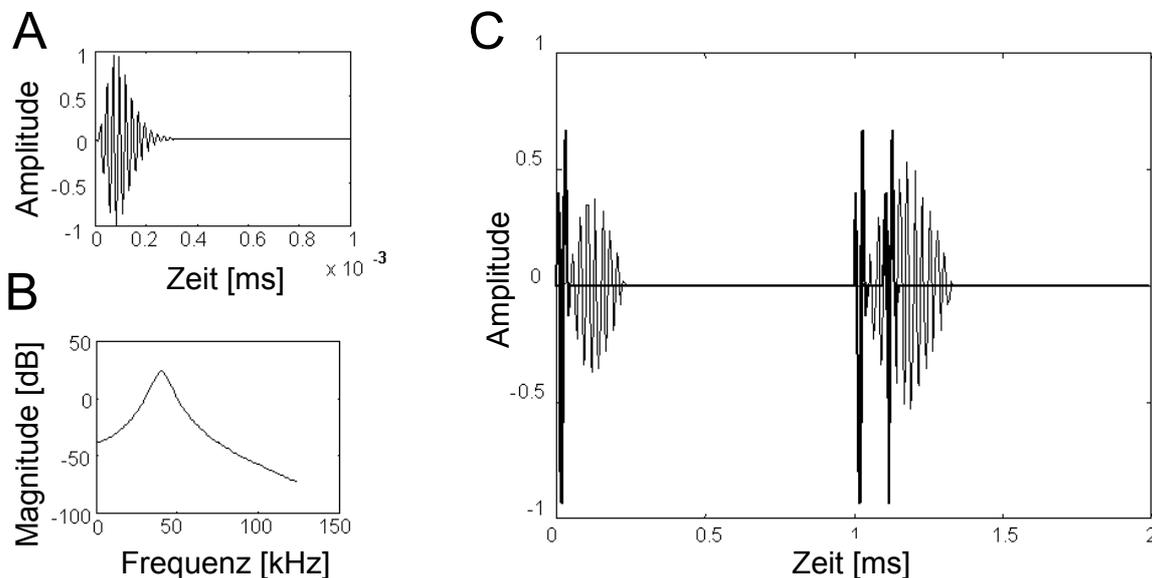


Abbildung 22: Impulsantwort eines Gammatonfilters (Filterantwort, A). Magnitudenspektrum der Filterantwort (B). Antwort des Gammatonfilters (dünne Linie, C) auf einen einzelnen 40 kHz-Tonpuls mit der Dauer von 50 μ s (dicke Linie, C) und auf ein 40 kHz-Tonpulspaar mit einem zeitlichen Abstand von 100 μ s (dicke Linie, C). Durch die zeitliche Integration der Tonpulse erhöht sich die Amplitude der Filterantwort.

Wird der 40 kHz-Gammatonfilter nun durch einen 40 kHz-Tonpuls erregt, so beginnt der Filter mit seiner Bestfrequenz (40 kHz) zu schwingen. Das zeitliche Antwortverhalten des Filters bei einer Präsentation von zwei aufeinander folgenden Tonpulsen ist abhängig von deren zeitlichem Abstand zueinander. In Experiment 1 und 2 wurden zeitliche Abstände im Bereich von 0 bis 0,5 ms untersucht, welche stets einem ganzzahligen Vielfachen der Trägerperiode des Testsignals (25 μ s) entsprachen. Demzufolge erregte der zweite Tonpuls den auditorischen Filter des

Versuchstieres immer in Phase zum ersten Tonpuls, wodurch zeitlich überlappende Filterschwingungen ausschließlich konstruktiv miteinander interferierten und somit die Antwortamplitude des auditorischen Filters mit abnehmender zeitlicher Verzögerung der Tonpulse verstärkten. Die zeitliche Integration der Tonpulse führt demnach zu einer Verbesserung der Signalwahrnehmung, geht jedoch mit einem Verlust an zeitlicher Auflösung einher: Obwohl das System mit zwei zeitlich separierten Tonpulsen stimuliert wurde, entspricht die Filterantwort am Filterausgang der eines einzelnen auditorischen Ereignisses. In Abb. 22 C wird die Antwort eines Modellfilters auf einen 40 kHz-Einzeltonpuls und ein 40 kHz-Tonpulspaar mit einem zeitlichen Abstand von 100 μ s veranschaulicht.

Abb. 23 zeigt den Grundaufbau des getesteten Modells. Die Modellstimuli waren die im Verhaltensexperiment verwendeten 40 kHz-Tonpulse, welche wiederum paarweise mit variierenden zeitlichen Abständen präsentiert wurden. Die Stimuli wurden durch Bandpaß-Filterung der Übertragungsfunktion des Außen- und Mittelohrs von *M. lyra* angepaßt (entsprechend 1.4.3) und schließlich zur Stimulation des 40 kHz-Gammatonfilters verwendet.

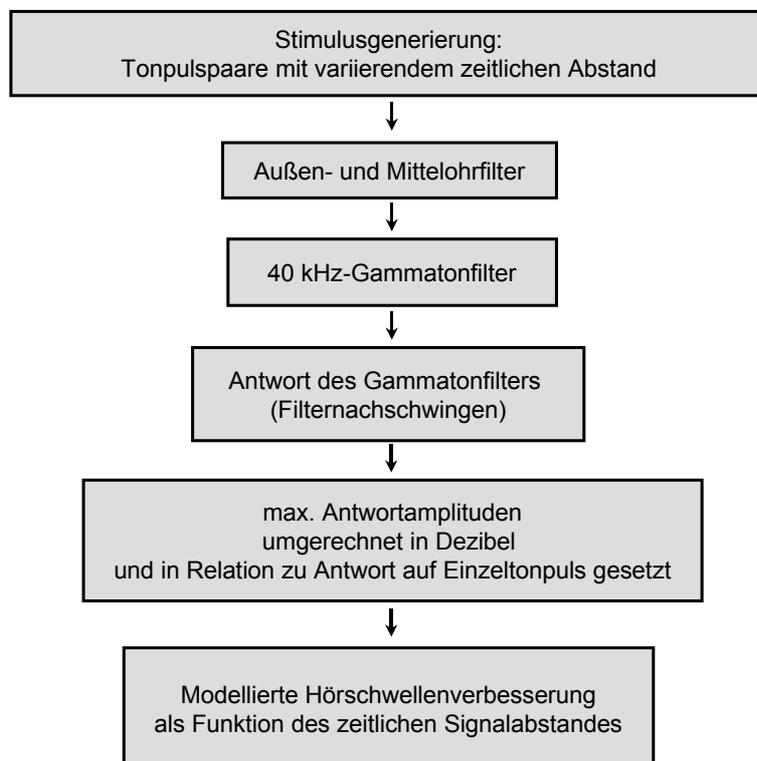


Abbildung 23: Schematische Darstellung des auditorischen Modells. Die Eingangssignale sind die experimentell verwendeten Tonpulspaare mit variierendem zeitlichen Abstand. Die Übertragungsfunktion des Außen- und Mittelohrs wird durch einen entsprechenden Filter auf das Eingangssignal übertragen. Die Eigenschaften des cochleären Filters, welcher von den Tonpulspaaren am stärksten angeregt wird, wurde anhand eines 40 kHz-Gammatonfilters implementiert. Die maximalen Antwortamplituden des Gammatonfilters wurden in dB

umgerechnet und zur Amplitude des Einzeltonpulses in Relation gesetzt.

Die maximalen Amplituden der Filterantworten wurden in dB umgerechnet und zu der Filterantwort bei Stimulation mit einem Einzeltonpuls in Relation gesetzt. Die somit simulierten RHS wurden schließlich zu einer Integrationskurve zusammengefaßt und in Abb. 20C (schwarze Linie) den experimentell erfaßten Integrationskurven gegenübergestellt. Die Ergebnisse des auditorischen Modells ergaben eine hohe Übereinstimmung mit den experimentell erfaßten Integrationskurven. Diese Übereinstimmung zeigt, daß das Nachschwingen cochleärer Filter den Prozeß zeitlicher Integration bei *M. lyra* ebenso wie beim Menschen (Krumbholz und Wiegrebe 1998) erklären kann.

2.5 Diskussion

2.5.1 Der Einfluß der Echoortung

Frühere experimentelle Ergebnisse zur zeitlichen Integration bei echoortenden Säugern (Au et al. 1988; Surlykke und Bojesen 1996; Wiegrebe und Schmidt 1996b) basierten stets entweder auf einem passiven oder einem aktiven Meßparadigma. Entsprechend war bisher noch keine eindeutige Aussage über den tatsächlichen Einfluß des Echoortungsverhaltens auf zeitliche Integrationsmechanismen möglich.

In dieser Arbeit wurde erstmals die zeitliche Integration an gleichen Individuen und anhand des gleichen Meßparadigmas sowohl passiv- als auch aktiv-akustisch untersucht. Diese vergleichende Studie ergab, daß *M. lyra* kurze Signalaare sowohl passiv- als auch aktiv-akustisch über einen gleichermaßen kurzen Zeitraum von 100-200 μ s integriert. Im Rahmen der Echoortung ist demnach keine Veränderung der zeitlichen Integration von Signalaaren nachweisbar. Bisher wurde jedoch die Existenz zweier verschiedener Systeme auditorischer Verarbeitung angenommen (Dubrovskiy 1990). Demnach gäbe es ein System für die passive Wahrnehmung akustischer Stimuli mit langen Integrationszeiten und ein System für aktive Wahrnehmung im Rahmen der Echoortung mit kurzen Integrationszeiten. Die aktiv-akustischen Messungen an *M. lyra* wurden zwar mit künstlich generierten Signalaaren, und nicht mit artspezifischen Echoortungslauten durchgeführt, aber die Art der Signalgebung entsprach weitestgehend der realen Echoortungssituation: Die Präsentation der Teststimuli im aktiv-akustischen Experiment fand ohne elektronische Verzögerung und somit im zeitlichen Rahmen der realen Echolaufzeiten statt (Echo nach 5,35 ms von Tier empfangen, entspricht

Objektstand von 91 cm); zudem stellten die Stimuli (Signalpaare) ein adäquates Korrelat zum Echo einer strukturierten Oberfläche dar.

Die in Abb. 24 dargestellte Objektoberfläche besitzt zwei Tiefenebenen (Zwei-Fronten-Ziel) von denen der eintreffende Schall zu unterschiedlichen Zeitpunkten reflektiert wird. Um auf die Ebene 2 (durchgezogene Pfeile) und zurück (gepunktete Pfeile) zu gelangen benötigt der eintreffende Schall, aufgrund der Tiefenstruktur von 3 cm, 190 μ s länger als für den Schallweg zu Ebene 1 und zurück. Die von Ebene 1 und 2 reflektierten Echos stehen somit in einem zeitlichen Verhältnis zueinander und können nur dann zeitlich aufgelöst werden, wenn ihr zeitlicher Abstand länger ist als die Integrationszeit des jeweiligen auditorischen Systems.

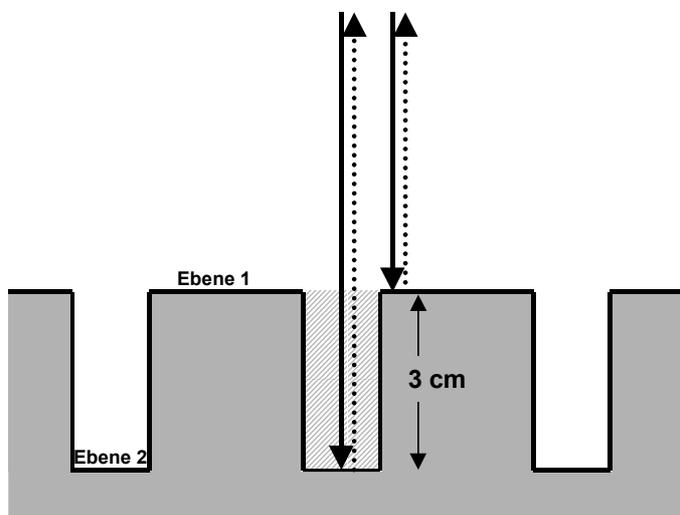


Abbildung 24: Vereinfachte Darstellung eines Zwei-Fronten-Ziels bestehend aus Ebene 1 und Ebene 2 mit einer Tiefenstruktur von 3 cm. Der eintreffende Schall (durchgezogene Pfeile) benötigt mehr Zeit zu Ebene 2 zu gelangen und wieder die Tiefenstruktur zu verlassen (schraffierte Fläche). Demnach wird der eintreffende Schall in Form von zwei Echos (gepunktete Pfeile) mit einem definierten zeitlichen Abstand von dem Zwei-Fronten-Ziel reflektiert.

Ist die zeitliche Verzögerung der beiden Echos geringer als die Integrationszeit des auditorischen Systems, so kann das echoortende Tier die beiden Echos und somit die Oberflächenstruktur des Objektes nicht zeitlich auflösen. Ist die zeitliche Verzögerung der beiden Echos hingegen länger als die Integrationszeit, so kann die Oberflächenstruktur zeitlich aufgelöst und somit die Echoinformation zeitlich kodiert werden. Die aktuellen Ergebnisse zeigen, daß *M. lyra* im Echoortungskontext Schallereignisse mit zeitlichen Abständen von weniger als 200 μ s integriert und Schallereignisse mit zeitlichen Abständen von mehr als 200 μ s zeitlich auflösen kann. Demnach kann *M. lyra* Objektstrukturen kleiner als 3,4 cm nicht zeitlich sondern nur anhand spektraler Interferenzmuster bewerten.

Entgegen der Annahme von Dubrovskiy (1990) konnten bei *M. lyra* im Echoortungskontext keine kürzeren Integrationszeiten erfaßt werden als im passiv-akustischen Kontext. Die Existenz der beiden vorgeschlagenen Subsysteme auditorischer Verarbeitung konnte somit für die Fledermaus *M. lyra* nicht nachgewiesen werden. Neurophysiologische Untersuchungen der Fledermaus *Antrozous pallidus* (Razak et al. 1999) widerlegten ebenso die Existenz dieser Subsysteme. Hierbei konnte nachgewiesen werden, daß tieffrequente sowie hochfrequente Schalle, entsprechend der passiven und aktiven Hörsituation, kortikal von identischen Neuronen verarbeitet werden. Die neuronalen Antworteigenschaften dieser Neurone verändern sich in Abhängigkeit der Schallfrequenz. Razak et al. vermuteten demzufolge, daß auf kortikaler Ebene keine unterschiedlichen Regionen auditorischer Verarbeitung für passiv- und aktiv-akustische Hörleistung existieren, sondern einheitliche Regionen, deren Aktivitäten sich der akustischen Situation anpassen.

Andererseits vermuteten Surlykke und Bojesen (1996), die Integrationszeit könnte in ihrer Länge eine Anpassung an den artspezifischen Echoortungslaut sein. Die Ergebnisse der aktiv-akustischen Messung bei *M. lyra* zeigten jedoch eine Integrationszeit von weniger als 200 μ s, während die Länge des Echoortungslautes gewöhnlich im Bereich von 0,4-1,2 ms liegt, also mehr als das Doppelte beträgt.

Gegen einen Adaptationsprozeß sprechen zudem die aktiv-akustischen Meßergebnisse bei *T. truncatus*, dessen Echoortungslautlänge (50 μ s) entgegen der gemessene Integrationszeit (264 μ s, Au et al. 1988) deutlich kürzer ist. Demzufolge scheint die Länge der Integrationszeit keine zwangsläufige Adaptation an den artspezifischen Echoortungslaut darzustellen. Inwiefern jedoch das Echoortungsverhalten bei *E. fuscus* und *T. truncatus* einen Einfluß auf die zeitliche Integration von Signalpaaren hat, bleibt noch zu klären, da für diese Arten der direkte Vergleich von passiv- und aktiv-akustisch erhobenen Daten bisher fehlt.

Die Ursache für die unterschiedlichen Integrationszeiten von *E. fuscus* und *M. lyra* könnte auch in den unterschiedlichen Jagdstrategien liegen. Während *E. fuscus* größtenteils im substratnahen Luftraum jagt (Kurta und Baker 1990), sammelt *M. lyra* ihre Beute direkt vom Substrat, also von reflexionsreichen Oberflächen ab (Neuweiler 1984). Folglich spielt bei *M. lyra* das zeitliche Auflösungsvermögen zur akustischen Trennung des Objektes vom Hintergrund eine größere Rolle als bei *E. fuscus*.

2.5.2 Vergleich mit anderen Säugern und mögliche Gründe für Unterschiede

Ein Grund für unterschiedliche Ergebnisse bei der Messung von Integrationszeiten ist, wie bereits erwähnt, die Verwendung unterschiedlicher Meßparadigmen. Gleiche Arten zeigen je nach Meßparadigma Unterschiede in der Länge der Integrationszeit.

M. lyra zeigt im Vergleich zu anderen Säugern eine sehr kurze Integrationszeit für die Integration von Signalpaaren. Die Integrationszeit von *T. truncatus* (264 μ s, Au et al. 1988) ähnelt der bei *M. lyra* gemessenen Integrationszeit von 200 μ s (Wiegrebe und Schmidt 1996b). Simmons et al. (1989) fand bei *E. fuscus* eine ähnliche Integrationszeit von 200-400 μ s. Allerdings kann das von Simmons et al. angewandte Meßverfahren, welches auf der Interferenz von Hintergrundechos beruhte, nicht mit dem Signalpaar-Paradigma verglichen werden. Untersuchungen basierend auf dem Signalpaar-Paradigma ergaben hingegen, daß *E. fuscus* über eine weitaus längere Integrationszeit von 2,4 ms verfügt (Surlykke und Bojesen 1996). Diese Messungen erfolgten ähnlich wie bei den Messungen an *M. lyra* und *T. truncatus* mit sehr kurzen breitbandigen Signalen und widerlegen somit die Vermutung von Au et al. (1988), wonach die Länge der Integrationszeit mit zunehmender Stimulusbandbreite abnehmen sollte. Demnach stellt die Bandbreite eines stimulierenden Schalls keinen unbedingten Grund für unterschiedliche Meßergebnisse dar.

Ein wichtiger Faktor, der bei Betrachtung aktiv-akustischer Untersuchungen nicht außer Acht gelassen werden darf, ist die experimentelle Anordnung von schallreflektierenden Oberflächen, wie z.B. Mikrofonen und Lautsprechern, deren Echos (*clutter echoes*) die Signalpräsentation verdecken (maskieren) können. Bei der Untersuchung der zeitlichen Integration an *E. fuscus* (Surlykke und Bojesen 1996) wurden das aufnehmende Mikrophon und der signalpräsentierende Lautsprecher in gleichem Abstand zum Versuchstier plziert. Dadurch war die Laufzeit des ausgesandten Schalls zum Mikrophon identisch mit der Laufzeit des über den Lautsprecher präsentierten Signals zum Versuchstier. Aufgrund einer elektronischen Verzögerung von 3 bzw. 5 ms traf das Signal nach den *clutter echoes* ein, wodurch das Signal nachverdeckt wurde (im Englischen *forward masking*). Dieser akustischen Störquelle waren sich Surlykke und Bojesen bewußt (Abb. 2 in Surlykke und Bojesen 1996), allerdings wurde sie in ihrer Wirkung möglicherweise unterschätzt. *Forward masking* bewirkt selbst bei kurzen Signalen in Verbindung mit kurzen Störschallen eine signifikante Beeinträchtigung der Signalwahrnehmung (Wiegrebe und Krumbholz 1999), d.h. eine Erhöhung der Hörschwelle, was sich bei

der Messung zeitlicher Integration folglich bemerkbar machen dürfte. Der Effekt des *forward masking* auf die Wahrnehmung von Signalpaaren als Funktion der zeitlichen Verzögerung des zweiten Signals wird in Abb. 25 veranschaulicht.

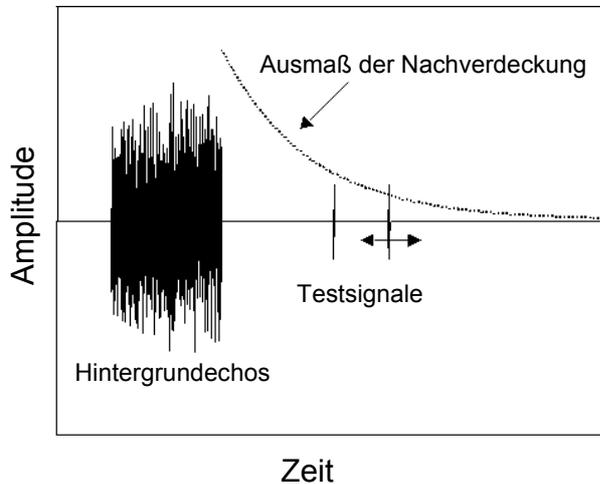


Abbildung 25: Veranschaulichung des Effekts der Nachverdeckung auf die zeitliche Integration von Signalpaaren. Je kürzer der zeitliche Abstand des ersten und zweiten Signals ist, desto mehr kommt das zweite Signal ebenso wie das erste in den Nachverdeckungsbereich des Hintergrundechos und die Nachverdeckung nimmt zu (Anstieg der gepunkteten Linie). Das Ausmaß der Nachverdeckung wirkt somit dem Effekt der zeitlichen Integration entgegen.

Aus der Darstellung in Abb. 25 wird ersichtlich, daß die Signaldetektion durch zwei gegenläufige Faktoren beeinflusst wird: Zum einen bewirkt die zeitliche Integration mit Verringerung des zeitlichen Signalabstandes eine Wahrnehmungsverbesserung bis zur vollständigen Integration der Signale. Andererseits wird bei Verringerung des zeitlichen Abstandes nicht nur das erste, sondern auch das zweite Signal maskiert, was sich in einer Verschlechterung der Wahrnehmung äußert. Diese Verschlechterung nimmt jedoch mit zunehmendem zeitlichen Abstand wieder ab, da sich dadurch das zweite Signal vom Maskierungsbereich entfernt. Es liegen folglich zwei akustische Effekte vor, welche die Messung der Integrationszeit gegenläufig beeinflussen und somit die Interpretation der Meßergebnisse von Surlykke und Bojesen (1996) erschweren.

Die experimentelle Anordnung der aktuellen Untersuchungen ließ hingegen kein *forward masking* der Teststimuli zu, da zum einen der hauptsächlich schallreflektierende Lautsprecher in einer Entfernung von 1,7 m zum Versuchstier, d.h. 1,58 m weiter entfernt als das Mikrophon, platziert wurde und zum anderen keine elektronische Verzögerung bestand. Demzufolge empfing das Versuchstier das Testsignal vor dem *clutter echo* des Lautsprechers, wodurch das Testsignal vorverdeckt wurde (*backward masking*). *Backward masking* akustischer Signale wirkt sich jedoch kaum auf die Wahrnehmung von Schallereignissen aus (Moore 1997;

Wiegrebe und Krumbholz 1999) und dürfte demnach die aktuellen Messungen nicht beeinflusst haben. Der Effekt des *forward masking* könnte hingegen zu dem Unterschied der aktiv-akustisch erfaßten Integrationszeiten bei *E. fuscus* im Vergleich zu *M. lyra* und *T. truncatus* beigetragen haben.

Bei Betrachtung des Verlaufs der Integrationskurven von *T. truncatus* (Au et al. 1988) und *E. fuscus* (Surlykke und Bojesen 1996) kann man am Ende des Integrationsfensters einen Anstieg der Kurve über 0 dB (*overshoot*) erkennen. Ein *overshoot* besagt, daß bei der entsprechenden zeitlichen Verzögerung die RHS für das Signalarpaar höher ist, als für ein einzelnes der beiden Signale. Wiegrebe und Schmidt (1996) konnten bei der passiv-akustischen Erfassung der Integrationszeit bei *M. lyra* keinen derartigen Effekt feststellen und gingen deshalb davon aus, daß der *overshoot* ein echoortungsspezifisches Phänomen darstellt. Die aktuellen Messungen an *M. lyra* zeigten jedoch bei einem der beiden Versuchstiere (Versuchstier 2) sowohl bei der passiv- als auch bei der aktiv-akustisch erfaßten Integrationskurve einen *overshoot*. Der *overshoot* betrug bei den passiv-akustischen Ergebnissen 4 dB und bei den aktiv-akustischen 1 dB.

Da dieses Phänomen hierbei nicht an die aktiv-akustischen Versuchsbedingungen gebunden, sondern unter passiv-akustischen Versuchsbedingungen sogar stärker ausgeprägt war, ist die Vermutung von Wiegrebe und Schmidt (1996) nicht zutreffend.

Die tatsächliche Ursache für dieses individuell auftretende Meßphänomen ist jedoch noch nicht geklärt.

2.5.3 Hinweise auf den Entstehungsort zeitlicher Integration

Die physiologischen Grundlagen der zeitlichen Integration wurden bereits auf unterschiedlichen Ebenen der Hörbahn, wie z.B. *Nervus cochlearis* (Viemeister et al. 1992, Clock et al. 1998), *Nucleus cochlearis* (Clock et al. 1993), *Lemniscus lateralis* (Covey und Casseday 1991) und *Colliculus inferior* (Casseday et al. 1994) untersucht. Die Interpretation der neurophysiologischen Ergebnisse stellt allerdings ein Problem dar, da durch Ableitungen in nur einzelnen Schaltstellen der Hörbahn eine eindeutige Aussage über den Vorgang des Integrationsprozesses nicht möglich ist. Nur ein Vergleich der neuronalen Entladungsmuster auf unterschiedlichen Ebenen der Hörbahn anhand statistischer Analysen bei gleichem Meßparadigma und identischen Individuen könnte eine eindeutige Aussage über den Gesamtmechanismus der zeitlichen Integration zulassen.

Vergleichende physiologische und psychoakustische Untersuchungen an der selben Tierart ermöglichen einen Einblick in den Integrationsstatus auf der physiologisch untersuchten Hörbahnebene. Clock et al. (1993) konnten z.B. beim Chinchilla, sowohl anhand neurophysiologischer Einzelzelleitungen im anteroventralen *Nucleus cochlearis* als auch anhand psychoakustischer Untersuchungen, gleiche RHS-Verbesserungen und gleiche Integrationszeiten messen. Um diese Datenübereinstimmung statistisch analysieren und interpretieren zu können, müßten jedoch weitere Ableiterngebnisse zu anderen Regionen des *N. cochlearis* und zu höheren Kerngebieten der Hörbahn vorliegen.

Ausgehend von zwei differenzierbaren Integrationsprozessen kamen Supin und Popov (1995) zu dem Schluß, daß zeitliche Integration bereits im Innenohr stattfindet, wobei Filterschwingungen integriert werden. Zudem vermuteten sie einen zentralen Integrationsmechanismus auf höherer Ebene des auditorischen Systems.

Die Darstellung neuronaler Aktivitäten auf der höchsten Ebene der Hörbahn, dem Kortex, ermöglicht einen Einblick in das neuronale Endprodukt der zeitlichen Integration akustischer Information. So konnten in Abhängigkeit der Schalldauer im auditorischen Kortex der Fledermaus *Myotis lucifugus* sowohl Neurone mit Langzeit- als auch Neurone mit Kurzzeitantworten identifiziert werden, welche Schalldauern von 1-400 ms kodieren (Galazyuk und Feng 1997). Der kortikale Effekt der zeitlichen Integration von Signalpaaren konnte hingegen beim Menschen mit Hilfe der Magnetenzephalographie anhand der N100m-Komponente (die prominenteste Komponente der auditorisch evozierten Antwort) nachgewiesen werden (Loveless et al. 1996; McEvoy et al. 1997; Sussman et al. 1999).

Die aktuellen Untersuchungen zur zeitlichen Integration von Signalpaaren wurden durch ein auditorisches Modell der Gehörperipherie von *M. lyra* simuliert, und die verhaltensbiologischen Daten mit den Modelldaten verglichen. Das Modell basierte auf den mechanischen Eigenschaften der auditorischer Filter im Innenohr. Ein entsprechendes humanauditorisches Modell (Krumbholz und Wiegrebe 1998) hatte gezeigt, daß zeitliche Integration kurzer Signalpaare beim Menschen durch auditorisches Filternachschiwingen simuliert werden kann. Die aktuellen Daten bei *M. lyra* ergaben ebenso eine starke Übereinstimmung der verhaltensbiologischen Daten mit den Modelldaten. Demzufolge kann zeitliche Integration kurzer Signalpaare bei *M. lyra*, wie beim Menschen, durch auditorisches Filternachschiwingen erklärt werden. Zudem ist aus den Integrationskurven von

Versuchstier 2 eine RHS-Verbesserung um 5-6 dB abzulesen. Eine RHS-Verbesserung von 6 dB entspricht einer Verdoppelung der cochleären Filterantwort infolge zeitlicher Integration basierend auf mechanischen Schwingungsvorgängen (Krumbholz und Wiegrebe 1998). Diese Ergebnisse lassen den Ursprung des Integrationsmechanismus bei *M. lyra* somit peripher, d.h. noch vor der mechano-neuronalen Transduktion im Innenohr vermuten. Ob, wie von Supin und Popov (1995) vorgeschlagen, weitere Integrationsmechanismen auf höherer Ebene des auditorischen Systems zu dem gesamten Integrationsprozeß bei *M. lyra* beitragen, bleibt allerdings unklar.

Während zeitliche Integration in Abhängigkeit der Dauer von Schallereignissen auf der Ebene der inneren Haarzellen nicht nachgewiesen werden konnte (Cody und Russell 1987; Russell und Sellick 1978), müßte die zeitliche Integration von Signalpaaren im Rezeptorpotential der inneren Haarzellen nachweisbar sein. Derartige Untersuchungen wurden allerdings bei Säugern noch nicht durchgeführt. Rezeptorpotentiale auditorischer Sinneszellen bei Insekten zeigten jedoch, daß auf zellulärer Ebene die Integration von Signalpaaren bereits vollzogen ist (Tougaard 1996). Aufgrund einer gemessenen Integrationszeit von 4 ms vermutete Tougaard eine Verwandtschaft des Integrationsmechanismus bei Insekten und Vertebraten, basierend auf passiv-elektrischen Eigenschaften der Rezeptorzellmembran. Allerdings erwies sich der cochleäre Integrationsmechanismus im humanakustischen Modell als phasensensitiv und ist somit bei Säugern nicht rein durch Membranpotentiale der Rezeptorzelle erklärbar.

2.5.4 Schlußfolgerung

Da unter passiv- und aktiv-akustischen Bedingungen die Integrationszeit bei *M. lyra* gleichermaßen kurz ist, hat das Echoortungsverhalten keinen Einfluß auf die zeitliche Integration von Signalpaaren in Abhängigkeit des zeitlichen Abstandes. Demnach läßt die gemessene Integrationszeit eine Aussage über die zeitliche Verarbeitung bei der Objekterkennung durch Echoortung zu.

Die zeitliche Auflösung von Schallereignissen und somit auch von Objektechos wird bei *M. lyra* bereits peripher auf der Ebene der Cochlea durch mechanische Integrationsmechanismen limitiert. Durch die Überlappung der cochleären Filterantworten können Schallereignisse mit einem zeitlichen Abstand von weniger als 200 µs im peripheren auditorischen System von *M. lyra* zeitlich nicht aufgelöst werden. Folglich können Objekte von weniger als 3,4 cm Größe nur anhand ihrer

spektralen Reflexionseigenschaften bewertet werden. Diese Ergebnisse lassen vorerst vermuten, daß zeitliche Integrationsmechanismen für die spektrale Kodierung der Echoeigenschaften kleiner Objekte in der auditorischen Peripherie (siehe Kapitel 1) verantwortlich sind. Allerdings zeigen die Ergebnisse in Kapitel 1, daß Objekte größer als 3,4 cm (< 6,6 cm) peripher ebenso spektral kodiert werden, obwohl die zeitliche Echoinformation zur Verfügung steht. Folglich dürfte für die Identifizierung von Beuteobjekten eine spektrale Kodierung der Echoeigenschaften verantwortlich sein.

Die Ergebnisse dieser Arbeit lassen letztendlich den Schluß zu, daß die zeitlichen Eigenschaften der auditorischen Filter im Innenohr von *M. lyra* zwar die zeitliche Auflösung akustischer Information limitieren, aber nicht die Ursache für die periphere Kodierung der akustischen Objektinformation in der Echoabbildung darstellen.

3 Abkürzungen

2-AFC	<i>2-alternativ forced-choice</i>
ATR	Abtastrate
CF	<i>center frequency</i> , Mittenfrequenz
DPOAE	<i>distortion-product otoacoustic-emission</i> , Verzerrungsprodukt-otoakustische-Emission
ED	Euklidische Distanz
EXP	<i>excitation pattern</i> , Erregungsmuster
f	Frequenz
FM	frequenzmoduliert
IA	Impulsantwort
msd	<i>mean square deviation</i>
n	Anzahl
RHS	Ruhehörschwelle
riA	randomisiert generierte Impulsantwort
S-EXP	spektrales Erregungsmuster
ST-EXP	spektrotemporales Erregungsmuster
STC	<i>suppression tuning curve</i> , Suppressionsabstimmkurve

4 Abbildungs- und Tabellenverzeichnis

Abb. 1	9
Abb. 2	13
Abb. 3	15
Abb. 4	17
Abb. 5	18
Abb. 6	20
Abb. 7	23
Abb. 8	24
Abb. 9	25
Abb. 10	26
Abb. 11	28
Abb. 12	29
Abb. 13	31
Abb. 14	35
Abb. 15	42
Abb. 16	47
Abb. 17	48
Abb. 18	50
Abb. 19	52
Abb. 20	54
Abb. 21	56
Abb. 22	58
Abb. 23	59
Abb. 24	61
Abb. 25	64
Tab. 1	16

5 Literaturverzeichnis

- Advani R (1981) Seasonal fluctuations in the feeding ecology of the Indian False Vampire, *Megaderma lyra*. *Zeitschrift für Säugetierkunde*. 46: 90-93
- Au WWL und Martin DW (1989) Insights into dolphin sonar discrimination capabilities from human listening experiments. *Journal of the Acoustical Society of America*. 86: 1662-1670
- Au WWL, Moore PWD und Pawloski DA (1988) Detection of complex echoes in noise by an echolocating dolphin. *Journal of the Acoustical Society of America*. 83: 662-668
- Au WWL und Pawloski DA (1992) Cylinder wall thickness differences discrimination by an echolocating Atlantic bottlenose dolphin. *Journal of Comparative Physiology [A]*. 170: 41-47
- Au WWL, Schusterman RJ und Kersing DA (1980) Sphere-cylinder discrimination via echolocation by *Tursiops truncatus*, in *Animal Sonar Systems*. New York. Plenum
- Au WWL und Turl CW (1991) Material composition discrimination of cylinders at different aspect angles by an echolocating dolphin. *Journal of the Acoustical Society of America*. 89: 2448-2451
- Aubauer R und Au WW (1998) Phantom echo generation: a new technique for investigating dolphin echolocation. *Journal of the Acoustical Society of America*. 104: 1165-1170
- Aubauer R, Au WW, Nachtigall PE, Pawloski DA und DeLong CM (2000) Classification of electronically generated phantom targets by an Atlantic bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). *Journal of the Acoustical Society of America*. 107: 2750-2754
- Blauert J (1997) *Spatial Hearing - The Psychophysics of Human Sound Localization*. Cambridge, Massachusetts, London. MIT Press
- Bradbury JW (1970) Target discrimination by the echolocating bat, *Vampyrum spectrum*. *Journal of Experimental Zoology*. 173: 23-46
- Brill RL, Pawloski JL, Helweg DA, Au WW und Moore PW (1992) Target detection, shape discrimination, and signal characteristics of an echolocating false killer whale (*Pseudorca crassidens*). *Journal of the Acoustical Society of America*. 92: 1324-1330
- Brown AM und Kemp DT (1984) Suppressibility of the 2f1-f2 stimulated acoustic emission in gerbil and man. *Hearing Research*. 13: 29-37
- Bruns V (1979) An acoustic fovea in the cochlea of the horseshoe bat. *Society of Neuroscience - Abstracts*. 5: 17-17

- Casseday JH, Ehrlich D und Covey E (1994) Neural tuning for sound duration: role of inhibitory mechanisms in the inferior colliculus. *Science*. 264: 847-850
- Clock AE, Salvi RJ, Saunders SS und Powers NL (1993) Neural correlates of temporal integration in the cochlear nucleus of the chinchilla. *Hearing Research*. 71: 37-50
- Clock AE, Salvi RJ, Wang J und Powers NL (1998) Threshold-duration functions of chinchilla auditory nerve fibers. *Hearing Research*. 119: 135-141
- Cody AR und Russell IJ (1987) The response of hair cells in the basal turn of the guinea-pig cochlea to tones. *Journal of Physiology*. 383: 551-569
- Covey E und Casseday JH (1991) The monaural nuclei of the lateral lemniscus in an echolocating bat: parallel pathways for analyzing temporal features of sound. *Journal of Neuroscience*. 11: 3456-3470
- Dijkgraaf S (1946) Die Sinneswelt der Fledermäuse. *Experientia II*. 438-448
- Dror IE, Zagaeski M und Moss CF (1995) Three-Dimensional Target Recognition via Sonar: A Neural Network Model. *Neural Networks*. 8: 149-160
- Dubrovskiy NA (1990) On the two auditory subsystems in dolphins, in *Sensory abilities of cetaceans*. New York, London. Plenum Press
- Evans WE und Powell BA (1967) Discrimination of different metallic plates by an echolocating delphinid, in *Animal Sonar Systems: Biology and Bionics*. France. Laboratoire de Physiologie, Jouy-en-Josas 78
- Exner S (1876) Zur Lehre von den Gehörempfindungen. *Pflügers Archiv*. 13: 228-253
- Feldtkeller R und Oetinger R (1956) Die Hörbarkeitsgrenzen von Impulsen verschiedener Dauer. *Acustica*. 6: 489-494
- Fiedler J (1979) Prey Catching with and without Echolocation in the Indian False Vampire (*Megaderma lyra*). *Behavior, Ecology and Sociobiology*. 6: 155-160
- Fish JF, Johnson CS und Ljungblad DK (1976) Sonar target discrimination by instrumented human divers. *Journal of the Acoustical Society of America*. 59: 602-606
- Fleissner N (1974) Intensitätsunterscheidung bei Hufeisennasen (*Rhinolophus ferrumequinum*). Dissertation an der Biologischen Fakultät der Universität Frankfurt.
- Fletcher H (1940) Auditory patterns. *Reviews of Modern Physics*. 12: 47-65
- Foeller E und Kössl M (2000) Mechanical adaptations for echolocation in the cochlea of the bat *Hipposideros lankadiva*. *Journal of Comparative Physiology [A]*. 186: 859-870

- Galazyuk AV und Feng AS (1997) Encoding of sound duration by neurons in the auditory cortex of the little brown bat, *Myotis lucifugus*. *Journal of Comparative Physiology [A]*. 180: 301-311
- Griffin DR, Friend JH und Webster FA (1965) Target discrimination by the echolocation of bats. *Journal of Experimental Zoology*. 158: 155-168
- Grothe B und Neuweiler G (2000) The function of the medial superior olive in small mammals: temporal receptive fields in auditory analysis. *Journal of Comparative Physiology [A]*. 186: 413-423
- Habersetzer J (1983) Ethoökologische Untersuchungen an echoortenden Fledermäusen Südindiens. Dissertation an der Biologische Fakultät der Universität Frankfurt.
- Habersetzer J und Vogler B (1983) Discrimination of surface-structured targets by the echolocating bat *Myotis myotis* during flight. *Journal of Comparative Physiology [A]*. 152: 275-282
- Haeggström E und Luukkala M (2001) Ultrasound detection and identification of foreign bodies in food products. *Food Control*. 12: 37-45
- Hammer CEj und Au WWL (1980) Porpoise echo-recognition: An analysis of controlling target characteristics. *Journal of the Acoustical Society of America*. 68: 1285-1293
- Harley HE, Roitblat HL und Nachtigall PE (1996) Object representation in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*): integration of visual and echoic information. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*. 22: 164-174
- Heinze M, Schmidt S und Wiegrebe L (1996) Auditory Temporal Summation in the bat, *Megaderma lyra*, in *Proceedings of the 24th Goettingen Neurobiology Conference, Thieme, Stuttgart New York*. Göttingen.
- Helweg DA, Au WW, Roitblat HL und Nachtigall PE (1996a) Acoustic basis for recognition of aspect-dependent three-dimensional targets by an echolocating bottlenose dolphin. *Journal of the Acoustical Society of America*. 99: 2409-2420
- Helweg DA, Roitblat HL und Nachtigall PE (1993) Using a neural network to model dolphin echolocation, in *Artificial Neural Networks and Expert Systems*. Los Alamitos, CA. IEEE Computer Society Press
- Helweg DA, Roitblat HL, Nachtigall PE und Hautus MJ (1996b) Recognition of aspect-dependent three-dimensional objects by an echolocating Atlantic bottlenose dolphin. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*. 22: 19-31
- Herman LM, Pack AA und Hoffmann-Kuhnt M (1998) Seeing through sound: dolphins (*Tursiops truncatus*) perceive the spatial structure of objects through echolocation. *Journal of Comparative Physiology [A]*. 112: 292-305

- Johnson CS (1968) Relation between Absolute Threshold and Duration-of-Tone Pulse in the Bottlenosed Porpoise. *Journal of the Acoustical Society of America*. 43: 757-763
- Jüttner M, Osman E und Rentschler I (2000) Visuelles Lernen in virtuellen Realitäten. *Einsichten - Forschung an der Ludwig-Maximilians-Universität München*. Heft-Nr. 18: 22-25
- Kiang NYS, Watanabe T, Thomas EC und Clark LF (1965) Discharge Patterns of Single Fibres in the Cat's Auditory Nerve, in *Research Monograph 35*. Cambridge. MIT Press
- Koller S (1967) Graphische Tafeln zur Beurteilung statistischer Zahlen. *Steinkopff, Darmstadt*.
- Kössl M (1992) High frequency distortion products from the ears of two bat species, *Megaderma lyra* and *Carollia perspicillata*. *Hearing Research*. 60: 156-164
- Krumbholz K und Schmidt S (1999) Perception of complex tones and its analogy to echo spectral analysis in the bat, *Megaderma lyra*. *Journal of the Acoustical Society of America*. 105: 898-911
- Krumbholz K und Wiegrebe L (1998) Detection thresholds for brief sounds: Are they a measure of auditory intensity integration? *Hearing Research*. 124: 155-169
- Kummer P, Jannsen T und Arnold W (1995) Suppression tuning characteristics of the 2f1-f2 distortion-product otoacoustic emission in humans. *Journal of the Acoustical Society of America*. 98: 197-210
- Kurta A und Baker RH (1990) *Eptesicus fuscus*. *Mammalian Species*. 356: 1-10
- Langner G (1992) Periodicity coding in the auditory system. *Hearing Research*. 60: 115-142
- Leippert D, Frank E, Gabriel P, Kutter S, Scheidmann KD, Stillfried von N und Weller F (2002) Prey-Related Spectral Changes in Echolocation Sounds of the Indian False Vampire, *Megaderma lyra*. *Ethology*. 108: 139-156
- Lekagul B und McNeely JA (1977) *Mammals of Thailand*. Bangkok. Sahakarnbhat
- Lizzi FL, Feleppa EJ, Alam SK und Deng CX (2002) Ultrasonic spectrum analysis for tissue evaluation. *Pattern Recognition Letters*. 24: 637-658
- Loveless N, Levanen S, Jousmaki V, Sams M und Hari R (1996) Temporal integration in auditory sensory memory: neuromagnetic evidence. *Evoked Potentials-Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*. 100: 220-228
- McEvoy L, Levanen S und Loveless N (1997) Temporal characteristics of auditory sensory memory: neuromagnetic evidence. *Psychophysiology*. 34: 308-316
- Miller J (1996) The sampling distribution of d'. *Perception and Psychophysics*. 58: 65-72

- Moore BCJ (1986) Parallels between frequency selectivity measured psychophysically and in cochlear mechanics. *Scandinavian Audiological Supplements*. 25: 139-152
- Moore BCJ (1997) *An Introduction to the Psychology of Hearing*. San Diego, London, Boston, New York, Sydney, Tokyo, Toronto. Academic Press
- Moore PWB, Roitblat HL, Penner RH und Nachtigall PE (1991) Recognizing Successive Dolphin Echoes with an Integrator Gateway Network. *Journal of Neural Networks*. 4: 701-709
- Möhres FP und Neuweiler G (1966) Die Ultraschallorientierung der Großblatt-Fledermaus (Chiroptera-Megadermatidae). *Zeitschrift der Vergleichenden Physiologie*. 53: 195-227
- Müller R und Kuc R (2000) Foliage echoes: a probe into the ecological acoustics of bat echolocation. *Journal of the Acoustical Society of America*. 108: 836-845
- Nachtigall PE, Murchison AE und Au WWL (1980) Cylinder and cube shape discrimination by an echolocating blindfolded bottlenose dolphin, in *Animal Sonar Systems*. New York. Plenum
- Neuweiler G (1984) Foraging, echolocation, and audition in bats. *Naturwissenschaften*. 71: 446-455
- Neuweiler G (1990b) Auditory adaptations for prey capture in echolocating bats. *Physiological Reviews*. 70: 615-641
- Neuweiler G (1990a) Echoortende Fledermäuse. *Biologie in unserer Zeit*. 3: 169-176
- Neuweiler G (1993) *Biologie der Fledermäuse*. Stuttgart; New York. Georg Thieme Verlag
- Obrist MK, Fenton MB, Eger JL und Schlegel PA (1993) What ears do for bats: a comparative study of pinna sound pressure transformation in chiroptera. *Journal of Experimental Biology*. 180: 119-152
- Oelze ML, Zachary JF und O'Brien WD, Jr. (2002) Characterization of tissue microstructure using ultrasonic backscatter: theory and technique for optimization using a Gaussian form factor. *Journal of the Acoustical Society of America*. 112: 1202-1211
- Oxenham AJ und Moore BC (1994) Modeling the additivity of nonsimultaneous masking. *Hearing Research*. 80: 105-118
- Pack AA und Herman LM (1995) Sensory integration in the bottlenosed dolphin: immediate recognition of complex shapes across the senses of echolocation and vision. *Journal of the Acoustical Society of America*. 98: 722-733
- Palmer AR und Russell IJ (1986) Phase-locking in the cochlear nerve of the guinea-pig and its relation to the receptor potential of inner hair-cells. *Hearing Research*. 24: 1-15

- Patterson RD (1994) The sound of a sinusoid: Spectral models. *Journal of the Acoustical Society of America*. 96: 1409-1418
- Peremans H und Hallam J (1998) The spectrogram correlation and transformation receiver, revisited. *Journal of the Acoustical Society of America*. 104: 1101-1110
- Plomp R und Bouman MA (1959) Relation between hearing threshold and duration for tone pulses. *Journal of the Acoustical Society of America*. 31: 749-758
- Pollak GD und Casseday JH (1989) *The neural basis of echolocation in bats*. Heidelberg. Springer Verlag
- Preisler A und Schmidt S (1998) Spontaneous classification of complex tones at high and ultrasonic frequencies in the bat, *Megaderma lyra*. *Journal of the Acoustical Society of America* . 103: 2595-2607
- Radtke-Schuller S und Schuller G (1995) Auditory cortex of the rufous horseshoe bat: 1. Physiological response properties to acoustic stimuli and vocalizations and the topographical distribution of neurons. *European Journal of Neuroscience*. 7: 570-591
- Razak KA, Fuzessery ZM und Lohuis TD (1999) Single Cortical Neurons Serve Both Echolocation and Passive Sound Localization. *Journal of Neurophysiology*. 81: 1438-1442
- Roitblat HL, Moore PWB, Nachtigall PE und Penner RH (1991) Natural dolphin echo recognition using an Integrator Gateway Network, in *Advances in Neural Information Processing Systems 3*. San Mateo, CA. Morgan Kaufmann
- Roitblat HL, Penner RH und Nachtigall PE (1990) Matching-to-sample by an echolocating dolphin (*Tursiops truncatus*). *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*. 16: 85-95
- Russell IJ und Sellick PM (1978) Intracellular studies of hair cells in the mammalian cochlea. *Journal of Physiology*. 284: 261-290
- Rübsamen R, Neuweiler G und Sripathi K (1988) Comparative collicular tonotopy in two bat species adapted to movement detection, *Hipposideros speoris* and *Megaderma lyra*. *Journal of Comparative Physiology [A]*. 163: 271-285
- Saillant PA, Simmons JA, Dear SP und McMullen TA (1993) A computational model of echo processing and acoustic imaging in frequency-modulated echolocating bats: the spectrogram correlation and transformation receiver. *Journal of the Acoustical Society of America*. 94: 2691-2712
- Sanderson MI und Simmons JA (2000) Neural Responses to Overlapping FM Sounds in the Inferior Colliculus of Echolocating Bats. *Journal of Neurophysiology*. 83: 1840-1855
- Schmidt S (1988a) Discrimination of target surface structure in the echolocating bat, *Megaderma lyra*, in *Animal Sonar Systems*. New York. Plenum

- Schmidt S (1988b) Evidence for a spectral basis of texture perception in bat sonar. *Nature*. 331: 617-619
- Schmidt S (1992) Perception of structured phantom targets in the echolocating bat, *Megaderma lyra*. *Journal of the Acoustical Society of America*. 91: 2203-2223
- Schmidt S, Hanke S und Pillat J (2000) The role of echolocation in the hunting of terrestrial prey - New evidence for an underestimated strategy in the gleaning bat, *Megaderma lyra*. *Journal of Comparative Physiology [A]*. 186: 975-988
- Schmidt S, Türke B und Vogler B (1983) Behavioural audiogram from the bat, *Megaderma lyra* (Geoffroy, 1810; Microchiroptera). *Myotis*. 21-22: 62-66
- Schuller G (1984) Natural ultrasonic echoes from wing beating insects are encoded by collicular neurons in the CF-FM bat, *Rhinolophus ferrumequinum*. *Journal of Comparative Physiology [A]*. 155: 121-128
- Sedlmeier H (1988) Critical ratio Bandweiten beim Falschen Vampir *Megaderma lyra* (Microchiroptera). Diplomarbeit an der Biologischen Fakultät der LMU München.
- Sedlmeier H (1992) Tonhöhenwahrnehmung beim Falschen Vampir *Megaderma lyra*. Dissertation an der Biologische Fakultät der LMU München.
- Senner A (1973) *Tabellenbuch Elektrotechnik*. Wuppertal. Verlag Europa-Lehrmittel
- Shepherd GM (1993) *Neurobiologie*. Berlin Heidelberg. Springer Verlag
- Siewert I (1998) Nachhörschwellen für ortungslautähnliche Signale bei der Fledermaus, *Megaderma lyra* (Indischer Falscher Vampir). Biologische Fakultät der LMU München.
- Simmons JA, Fenton MB und O'Farrell MJ (1979) Echolocation and pursuit of prey by bats. *Science*. 203: 16-21
- Simmons JA, Freedman EG, Stevenson SB, Ghen L und Wohlgenant TJ (1989) Clutter interference and the integration time of echoes in the echolocating bat, *Eptesicus fuscus*. *Journal of the Acoustical Society of America*. 86: 1318-1332
- Simmons JA, Lavender WA, Lavender BA, Doroshov CA, Kiefer SW, Livingston R, Scallet AC und Crowley DE (1974) Target structure and echo spectral discrimination by echolocating bats. *Science*. 186: 1130-1132
- Simmons JA und Vernon JA (1971) Echolocation: Discrimination of targets by the bat, *Eptesicus fuscus*. *Journal of Experimental Zoology*. 176: 315-328
- Suga N und Schlegel P (1973) Coding and processing in the auditory systems of FM-signal-producing bats. *Journal of the Acoustical Society of America*. 54: 174-190
- Supin AY und Popov VV (1995) Temporal resolution in the dolphin's auditory system revealed by double-click evoked potential study. *Journal of the Acoustical Society of America* 97.(4.): 2586.2593. 97: 2586-2593

- Surlykke A (1992) Target ranging and the role of time-frequency structure of synthetic echoes in big brown bats, *Eptesicus fuscus*. *Journal of Comparative Physiology [A]*. 170: 83-92
- Surlykke A und Bojesen O (1996) Integration time for short broad band clicks in echolocating FM-bats (*Eptesicus fuscus*). *Journal of Comparative Physiology [A]*. 178: 235-241
- Sussman E, Winkler I, Ritter W, Alho K und Naatanen R (1999) Temporal integration of auditory stimulus deviance as reflected by the mismatch negativity. *Neuroscience Letters*. 264: 161-164
- Tougaard J (1996) Energy detection and temporal integration in the noctuid A1 auditory receptor. *Journal of Comparative Physiology [A] Sensory, Neural and Behavioral Physiology*. 178: 669-677
- Viemeister NF, Shivapuja BG und Recio A (1992) Physiological Correlates of Temporal Integration. *Advances in the Biosciences*. 83: 323-330
- Viemeister NF und Wakefield GH (1991) Temporal integration and multiple looks. *Journal of the Acoustical Society of America*. 90: 858-865
- von Békésy G (1960) *Experiments in Hearing*. New York. McGraw-Hill
- Webster FA und Durlach NJ (1963) *Echolocation systems of the bat*. MA. Lexington
- Weißbacher P, Wiegrebe L und Kössl M (2002) The effect of preceding sonar emission on temporal integration in the bat, *Megaderma lyra*. *Journal of Comparative Physiology [A]*. 188: 147-155
- Wiegrebe L und Krumbholz K (1999) Temporal resolution and temporal masking properties of transient stimuli: Data and an auditory model. *Journal of the Acoustical Society of America*. 105: 2746-2756
- Wiegrebe L und Schmidt S (1996a) Integration of pulse trains in the bat, *Megaderma lyra*, in *Proceedings of the 24th Goettingen Neurobiology Conference, Thieme, Stuttgart New York*. Göttingen.
- Wiegrebe L und Schmidt S (1996b) Temporal integration in the echolocating bat, *Megaderma lyra*. *Hearing Research*. 102: 35-42
- Wiegrebe L und Schmidt S (1999) Spectral integration in the echolocating bat *Megaderma lyra* and its relation to temporal integration of transient stimuli, in *Proceedings of the 27th Goettingen Neurobiology Conference, Thieme, Stuttgart New York*. Göttingen.
- Zangaladze A, Epstein CM, Grafton ST und Sathian K (1999) Involvement of visual cortex in tactile discrimination of orientation. *Nature*. 401: 587-590
- Zwislocki J (1960) Theory of Temporal Auditory Summation. *Journal of the Acoustical Society of America*. 32: 1046-1060

6 Lebenslauf

Petra Weißenbacher

Bingener Str. 22

80993 München

Tel: +49-89-95457626

email: weissenbacher@zi.biologie.uni-muenchen.de

Geboren am:	11.08.1973
In:	München
Staatsangehörigkeit:	deutsch
Familienstand:	ledig
Schulbildung:	1980-1984 <i>Grundschule in München</i> 1984-1993 <i>Lion-Feuchtwanger-Gymnasium in München</i> <i>Abschluß mit allg. Hochschulreife</i>
Studium:	1993-1999 <i>Biologie an der LMU München</i> <i>Hauptfach: Anthropologie</i> <i>Nebenfächer: med. Physiologie, Psychologie Neurobiologie</i>
Diplomarbeit:	1998-1999 <i>„Neurobiologische Charakterisierung von Angstzucht-Ratten“ in der Arbeitsgruppe von Prof. R Landgraf am MPI für Psychiatrie in München</i>
Promotion:	1999-2003 <i>„Objekterkennung durch Echoortung und der Einfluß zeitlicher Integrationsmechanismen bei der Fledermaus <i>Megaderma lyra</i>“ In der Arbeitsgruppe von Prof. G. Neuweiler am Department Biologie II der LMU München</i>

7 Publikationen

Markus S.H. Henniger, Frauke Ohl, Sabine M. Hölter, Petra Weißenbacher, Nicola Toschi, Patrick Lörcher, Alexandra Wigger, Rainer Spanagel und Rainer Landgraf. Unconditional anxiety and social behaviour in two rat lines selectively bred for high and low anxiety-related behaviour. *Behavioural Brain Research* 111, 153-163 (2000)

Alexandra Wigger, Patrick Loerscher, Petra Weißenbacher, Florian Holsboer und Rainer Landgraf. Cross-fostering and Cross-breeding of HAB and LAB Rats: A Genetic Rat Model of Anxiety. *Behavior Genetics* 31, 371-382 (2001)

Petra Weißenbacher, Lutz Wiegrebe und Manfred Kössl. The effect of preceding sonar emission on temporal integration in the bat, *Megaderma lyra*. *Journal of Comparative Physiology A* 188, 147-155 (2002)

Petra Weißenbacher und Lutz Wiegrebe. Classification of virtual objects in the echolocating bat, *Megaderma lyra*. submitted to *Behavioral Neuroscience* (Dezember 2002, accepted Februar 2003)

8 Danksagung

Während der Zeit meiner Dissertation am Department Biologie II der Ludwig-Maximilians-Universität erhielt ich von vielen Seiten Unterstützung.

Mein besonderer Dank gilt Herrn Dr. Wiegrebe für die Betreuung dieser Arbeit und seine Hilfestellung in allen fachlichen und experimentellen Belangen. Durch sein Engagement und die Fähigkeit seine Begeisterung weiter zu vermitteln wurde mir die Arbeit erleichtert.

Vielmals danken möchte ich Herrn Prof. Neuweiler und Herrn Prof. Schuller, welche mir die Arbeit in der Abteilung Neurobiologie und die Mitgliedschaft im Graduiertenkolleg „Sensorische Interaktionen in biologischen und technischen Systemen“ (GRK 267) ermöglicht haben und sich zur Begutachtung dieser Arbeit bereit erklärt haben. Herrn Prof. Neuweiler möchte ich zudem für seine Bereitschaft, die offizielle Betreuung dieser Arbeit zu übernehmen, danken.

Dem Vorstand des Graduiertenkollegs GRK 267 und Frau Dr. v. Bülow danke ich für die finanzielle Unterstützung dieser Arbeit und die weitgefächerten Fortbildungsmöglichkeiten während dieser Zeit.

Bei Herrn Dr. Schweizer und Herrn König möchte ich mich für die stete Hilfsbereitschaft bei der Bewältigung auftretender Probleme im Bereich der Datenverarbeitung bedanken.

Herrn Prof. Schlegel danke ich für so manchen fachlichen Rat und die abwechslungsreichen Gespräche am Mittagstisch.

Frau Young möchte ich für ihre Hilfsbereitschaft in allen organisatorischen Belangen danken.

Mein Dank gilt ebenso Ilonka Siewert, welche an der ursprünglichen Andressur der Versuchstiere und der Planung und Vorbereitung eines der Experimente beteiligt war.

Herrn Zschka sowie seinen Mitarbeitern danke ich für die Herstellung so mancher Bestandteile meines Dressuraufbaus und das schnelle Zuhilfekommen im Fall von Reparaturbedarf.

Sabine Peisker möchte ich für ihre Hilfe bei der Bearbeitung graphischer Probleme danken.

Dieter Leippert, Maike Schuchmann, Mathias Hübner, Margherita Heinze sowie Herrn Dr. v. Stebut danke ich für ihre Hilfe und den Erfahrungsaustausch bezüglich Tierhaltung und Dressur.

Ganz besonders danken möchte ich Jan Grunwald für seine unermüdliche Hilfsbereitschaft in allen technischen und fachlichen Belangen, und die schöne Zeit unserer Schreibtischnachbarschaft.

Bedanken möchte ich mich auch bei Herrn Dr. Firzlaff und Alexandra Stein für ihre Diskussionsfreudigkeit und Hilfsbereitschaft in allen Belangen.

Tom Fenzl, Rudi Marsch, Jan Grunwald, Andi Nixdorf, Markus Drexl, Michael Sala, Claudia Schulte, Kathrin Schmidt und Elisabeth Foeller danke ich für die moralische Unterstützung und ihre Freundschaft, welche mich auch schwierige Zeiten durchhalten ließ - und für die wunderschöne Doktorfeier sei Euch allen gedankt.

Zu guter letzt möchte ich meinen Eltern danken, ohne deren liebevolle Unterstützung und Vertrauen diese Arbeit nicht möglich gewesen wäre - vielen lieben Dank.

Die Arbeit wurde von mir selbständig und unter Verwendung der angegebenen Hilfsmittel durchgeführt.