

**Ortsgedächtnis für Blütenpositionen
bei der Blütenfledermaus
*Glossophaga soricina***

Dissertation

der Fakultät für Biologie

der Ludwig-Maximilians-Universität München

vorgelegt von

Kai Petra Stich



München, März 2004

durchgeführt an der Max-Planck-Forschungsstelle für Ornithologie
in Seewiesen

1. Gutachter: PD Dr. York Winter

2. Gutachter: Prof. Dr. Gerhard Neuweiler

Tag der mündlichen Prüfung: 19. April 2004

Inhaltsverzeichnis

Inhaltsverzeichnis	1
Zusammenfassung	4
Kapitel 1: Nahrungssuche in einer komplexen naturalistischen Umgebung: Ein computergesteuertes Versuchssystem zur automatisierten Durchführung sequenzieller Verhaltensexperimente mit mehreren Tieren	7
<i>Einleitung</i>	7
<i>Das System im Überblick</i>	7
<i>Automatische Hardware</i>	8
Blütenfeld.....	8
Käfige	9
Kunstblüten	10
Schlauchsystem	12
Stromversorgung	14
Computer und Datenleitungen	15
<i>Software</i>	16
Versuchsprogrammteil.....	16
Spülprogrammteil	17
Datenspeicherung	17
<i>Wartung</i>	18
<i>Versuchsablauf</i>	18
<i>Diskussion</i>	20
<i>Schlussfolgerung</i>	22
<i>Literatur</i>	22
Kapitel 2: Nahrungssuche innerhalb kleinräumiger Blütenansammlungen I: Langzeit-Ortsgedächtnisfähigkeiten der Blütenfledermaus <i>Glossophaga soricina</i>	23
<i>Einleitung</i>	23
<i>Tiere, Material und Methoden</i>	25
Versuchstiere und Haltung.....	25
Versuchsaufbau	26
Versuchsdurchführung.....	26
Definitionen und Berechnungen.....	28
Datenanalyse	30
<i>Ergebnisse</i>	31
Entwicklung des Korrektwahlenanteils im Verlauf des Versuchs	34
Einfluss der Verteilungsinvertierung	35
Kapazität des Ortsgedächtnisses	37
Anteil Korrektwahlen innerhalb eines Versuchsdurchlaufs	37
Anflüge an nicht belohnende Blüten	38
Zusammengefasste Ergebnisse.....	39

<i>Diskussion</i>	40
Ortsgedächtnis statt Bewegungsregeln	40
Lerngeschwindigkeit	41
„Chunking“?.....	42
Kapazität des Ortsgedächtnisses	42
Flexibilität des Ortsgedächtnisses	43
Vergessen oder Sammeln von Informationen?	44
Leistung innerhalb eines Versuchsdurchlaufs.....	45
Anflüge an nicht belohnenden Blüten	45
Schlussfolgerungen.....	46
<i>Literatur</i>	46
Kapitel 3: Nahrungssuche innerhalb kleinräumiger Blütenansammlungen II: Bewegungsregeln oder räumliches Arbeitsgedächtnis?	51
<i>Einleitung</i>	51
<i>Tiere, Material und Methoden</i>	52
Versuchstiere und Haltung.....	52
Versuchsaufbau	53
Versuchsdurchführung.....	54
Definitionen und Berechnungen.....	55
Datenanalyse	57
<i>Ergebnisse</i>	57
Vermeidung von Wiederbesuchen	57
Zeitintervall zwischen zwei Anflügen.....	58
Flugrichtungen	61
Entfernung.....	61
Verteilung der Belohnungen in Einzelanflügen und Anflugsequenzen	62
„Recency“	65
Systematische Ausbeutung des Blütenfeldes ohne Arbeitsgedächtnis?.....	65
Lernphasen.....	66
<i>Diskussion</i>	68
Vermeidung von Wiederbesuchen	68
Verhalten der Tiere am Feld	68
Räumliches Arbeitsgedächtnis	69
Systematische Ausbeutung des Blütenfeldes ohne räumliches Arbeitsgedächtnis?	71
Warum keine systematische Ausbeutung der Blüten in der Verteilung "geklumpt"?.....	72
Schlussfolgerungen.....	72
Ausblick: Mögliche Simulation zur Verwendung des Arbeitsgedächtnisses	73
<i>Literatur</i>	73
Kapitel 4: Keine Generalisierung in Zweifachwahl-Experimenten bei der Blütenfledermaus <i>Glossophaga soricina</i>?.....	76
<i>Einleitung</i>	76
<i>Tiere, Material und Methoden</i>	76
Versuchstiere und Haltung.....	76
Versuchsaufbau	77
Versuchsdurchführung.....	78
Definitionen	79

Datenanalyse	79
<i>Ergebnisse</i>	80
Generalisierung?.....	80
Einfluss der Vorerfahrung auf die Akquisition der Diskriminationsaufgabe	81
<i>Diskussion</i>	83
Keine Generalisierung	83
Einfluss der Vorerfahrung auf die Akquisition der Diskriminationsaufgabe	84
Schlussfolgerungen.....	84
<i>Literatur</i>	85
Kapitel 5: Einfluss von Stimuli verschiedener Sinnesmodalitäten auf das Ortsgedächtnis der Blütenfledermaus <i>Glossophaga soricina</i>.....	86
<i>Einleitung</i>	86
<i>Tiere, Material und Methoden</i>	88
Versuchstiere und Haltung.....	88
Versuchsaufbau	88
Versuchsdurchführung.....	89
Definitionen und Erläuterungen	91
Datenanalyse	92
<i>Ergebnisse</i>	92
Stimuli – temporäre oder permanente Orientierungshilfe?.....	93
Stimuli – Einfluss auf das Arbeitsgedächtnis?.....	97
Einfluss von Licht?.....	98
<i>Diskussion</i>	99
Stimuli – Permanente Orientierungshilfen.....	99
Stimuli – Kein Einfluss auf das Arbeitsgedächtnis	101
Einfluss von Licht.....	101
Schlussfolgerungen.....	102
<i>Literatur</i>	102
Danksagung	105

Zusammenfassung

Die Nahrungssuche ist für Tiere kein triviales Verhaltensproblem. Nahrung ist im Habitat eines Tieres selten homogen verteilt, wobei räumliche Heterogenität unter anderem durch das zeitliche Muster der Ressourcenerneuerung und durch die Nahrungssuche der Tiere selbst verursacht wird. Besonders bei sich rasch erneuernden Nahrungsquellen wie z.B. Blütennektar ist es für viele Tiere von Vorteil, sich einerseits den Ort dieser Quellen zu merken, um wieder dorthin zurückzukehren, andererseits jedoch eine Rückkehr vor einer rentablen Ressourcenerneuerung zu vermeiden. Blüten sind ortskonstant und produzieren Nektar über einige Zeit hinweg. Ein gutes Ortsgedächtnis sowie die Fähigkeit, vorzeitige Wiederbesuche einer Blüte zu meiden, können somit die Effizienz der Nahrungssuche beträchtlich steigern. Viele der neotropischen Blütenfledermausarten (Phyllostomidae, Glossophaginae) ernähren sich hauptsächlich von Nektar. Sie ermöglichen daher die Untersuchung eines spezialisierten Ortsgedächtnisses bei einem Säugetier.

Die vorliegende Doktorarbeit hatte zwei Ziele: 1. Die Entwicklung eines neuartigen, computergesteuerten Versuchssystems zur automatisierten Durchführung sequenzieller Verhaltensexperimente mit mehreren Individuen (Kapitel 1). 2. Die Untersuchung des Ortsgedächtnisses von Blütenfledermäusen für kleinräumige Blütenansammlungen unter Verwendung dieses Systems (Kapitel 2 bis 5).

Das Versuchssystem (Kapitel 1) umfasst ein computergesteuertes künstliches Blütenfeld mit 64 Kunstblüten sowie 6 ebenfalls computergesteuerte Käfige. Das Blütenfeld stellt eine Nahrungsareal dar, dessen einzelne Futterquellen eine rechnergesteuerte Ergiebigkeit haben und deren wahrnehmbare Erscheinung für drei Sinnesmodalitäten (Geruch, visuell, echoakustisch) variiert werden kann. Die Käfige sind mit je zwei Kunstblüten zur Einzeldressur, einem computerüberwachten Hangplatz, einem Kameraüberwachungssystem und computergesteuerten Türen ausgestattet. Blütenbesuche und andere versuchsrelevante Parameter werden vom Computer mit Zeitangabe gespeichert. Dieses System ermöglicht sowohl die Datenaufnahme als auch den Austausch von Versuchstieren computergesteuert und ohne Störung der Tiere. Eine Anpassung des Systems an andere Tierarten lässt sich problemlos vornehmen. Für die Experimente wurden Blütenfledermäuse der Art *Glossophaga soricina* darauf trainiert, am beschriebenen Blütenfeld Nektar zu suchen.

Kapitel 2 befasst sich mit folgenden Fragen: 1. Ist das Ortsgedächtnis von Blütenfledermäusen so hoch auflösend, dass sie sich auch in einer kleinräumigen Ansammlung von Blüten wie einer Baumkrone Ort und Qualität einzelner Blüten merken können? 2. Wenn ja, vermindern sie nach Möglichkeit die Anforderungen an das Ortsgedächtnis durch kognitive Gruppierung räumlich nahe benachbarter belohnender Blüten? 3. Wie hoch sind Kapazität und Flexibilität des Ortsgedächtnisses innerhalb eines solchen Areals? Die Fledermäuse hatten in diesem Experiment die Aufgabe, am Blütenfeld die Nektar gebenden Blüten zu finden und deren Positionen zu lernen. 32 der 64 Blüten gaben pro Versuchsdurchlauf einmal Nektar, wobei belohnende Blüten entweder geklumpt oder zufällig angeordnet waren. Das Ortsgedächtnis der Fledermäuse erwies sich als so hoch auflösend, dass sich die Tiere auch in dieser kleinräumigen Blütenansammlung einzelne Blütenpositionen merken konnten. Zwar erreichten die Tiere bei der geklumpten Verteilung ein höheres Korrektwahlenniveaus als in der zufälligen, doch eine Simulation ergab, dass dieser unterschiedliche Korrektwahlenteil nicht nur auf kognitiver Gruppierung räumlich benachbarter Blüten beruhen könnte, sondern auch auf örtlichen Positionsfehlern. Es bleibt somit ungeklärt, ob die Tiere in der gegebenen Situation Blüten kognitiv gruppieren, oder bisweilen versehentlich eine Nachbarblüte der

eigentlich anvisierten Blüte besuchten. Das Ortsgedächtnis der Fledermäuse erwies sich als äußerst flexibel. Die Tiere stellten sich schnell und ohne Anzeichen von proaktiver Interferenz (ohne Beeinträchtigung der Lernleistung durch zuvor gelernte Information) auf Veränderungen der Nahrungsverfügbarkeit ein. Sie lernten in beiden Blütenverteilungen die Positionen von mindestens 27 Blüten.

In Kapitel 3 wurde der Frage nachgegangen, ob die Fledermäuse im oben beschriebenen Versuch unmittelbare (und damit unprofitable) Wiederbesuche vermieden und – falls ja – ob sie dazu ihr räumliches Arbeitsgedächtnis (entspricht dem Kurzzeitgedächtnis), Bewegungsregeln oder andere Strategien anwenden würden. Die Tiere vermieden Wiederbesuche. Da sich kein systematisches Ausbeuteverhalten nachweisen ließ, das rein auf Bewegungsregeln beruhte und ohne Arbeitsgedächtnis realisierbar gewesen wäre, ist zu vermuten, dass die Tiere Wiederbesuche hauptsächlich mit Hilfe ihres Arbeitsgedächtnisses vermieden. Ist dies der Fall, so konnten sie sich einzelne Blütenbesuche über mindestens 62 Besuchereignisse merken (dies zeigte eine Analyse des „Recency“-Effekts).

Jedem Lernen der Ortsposition einer Blüte muss ein Erkennen der Blüte als Futterquelle vorangehen. Da Blütenfledermäuse in der Regel viele Blüten derselben Pflanzenart an verschiedenen Standorten besuchen, ist anzunehmen, dass sie die Fähigkeit besitzen, Blüten als „Typ“ zu erkennen. In dem in Kapitel 4 beschriebenen Experiment wurde die Fähigkeit untersucht, in einer Zweifachwahl-Diskriminationsaufgabe echoakustisch spezifisch markierte Kunstblüten an neuen Standorten wiederzuerkennen. Dies führte zu dem überraschenden Befund, dass die Tiere die an einem Ort erlernte Unterscheidung an einem anderen Ort neu lernten und damit keine Generalisierung zeigten. Möglicherweise ist das Lösen von Zweifachwahl-Aufgaben für Blütenfledermäuse schwierig, weil solche Aufgaben der starken Ortspräferenz der Tiere zuwiderlaufen.

Eine Blüte ist für eine Fledermaus ein multimodaler Stimulus, der echoakustisch, olfaktorisch und gegebenenfalls auch optisch wahrgenommen werden kann. Mit dem in Kapitel 5 beschriebenen Experiment wurde untersucht, ob Sinnesinformation verschiedener Modalitäten in unterschiedlicher Weise zum Aufbau des Ortsgedächtnisses einer Blütenposition beiträgt. Wie im ersten Versuch hatten die Tiere die Aufgabe, am Blütenfeld die Nektar gebenden Blüten zu finden und deren Positionen zu lernen. 32 der 64 Blüten gaben pro Versuchsdurchlauf einmal Nektar, wobei belohnende Blüten zufällig verteilt waren. Belohnende und unbelohnende Blüten waren durch verschiedene echoakustische oder visuelle Stimuli oder gar nicht (Kontrolle) gekennzeichnet. Im Verlauf des Experiments wurden die Stimuli zweimal vorübergehend entfernt. Die Fledermäuse erreichten mit Stimuli beider Modalitäten einen höheren Korrektwahlenanteil als ohne. Die Entfernung der Stimuli hatte zur Folge, dass sich der Korrektwahlenanteil zwischen den Versuchsbedingungen nicht mehr signifikant unterschied. Die Tiere nutzten also neben ihrem Ortsgedächtnis sowohl echoakustische als auch visuelle Information zur Lokalisation Nektar gebender Blüten am Feld. Während echoakustische Stimuli nur als Orientierungshilfe dienten, verbesserten visuelle Stimuli anscheinend zusätzlich das Ortslernen, denn nach Entfernung der echoakustischen Stimuli fiel der Korrektwahlenanteil drastisch, nach Entfernung der visuellen Stimuli nicht.

Das im Rahmen dieser Doktorarbeit entwickelte Versuchssystem erwies sich als ein zuverlässiges Mittel zur Durchführung voll automatisierter Versuche mit mehreren Tieren. Die durchgeführten Lernexperimente zeigten, dass Blütenfledermäuse ein hoch auflösendes, flexibles Langzeit-Ortsgedächtnis besitzen. Sie können unprofitable Wiederbesuche bereits geleerter Blüten wahrscheinlich mit Hilfe des Arbeitsgedächtnisses über mehr als 62

Blütenanflüge meiden. Es war keine Generalisierung echoakustischer Stimuli in Zweifachwahl-Diskriminationsaufgaben zwischen einem Dressurort und einem Testort nachzuweisen. Dieses überraschende Phänomen könnte aufgrund des Versuchsparadigmas durch eine Interferenz zwischen Ortslernen und Objektlernen verursacht worden sein. Die Tiere nutzten echoakustische und visuelle Stimuli als Orientierungshilfe, wobei die Präsenz visueller Stimuli zusätzlich das Ortslernen verbesserte.

Kapitel 1:

Nahrungssuche in einer komplexen naturalistischen Umgebung:

Ein computergesteuertes Versuchssystem zur automatisierten Durchführung sequenzieller Verhaltensexperimente mit mehreren Tieren

Einleitung

Grundlegende Voraussetzungen für die wissenschaftliche Datenaufnahme sind Objektivität, Fehlerminimierung bei Datenaufnahme und -verarbeitung sowie möglichst geringe Beeinflussung der Versuchstiere beispielsweise durch Handhabung oder Anwesenheit von Versuchsleitern. Der beträchtliche technische Fortschritt der letzten Jahrzehnte hat die Entwicklung der verschiedensten automatisierten Methoden zur verhaltensbiologischen Datenerfassung ermöglicht, die das Erfüllen dieser Voraussetzungen erleichtern. Dazu gehören Systeme, die eine direkte Datenerfassung durch Computer mit Hilfe von Mikroschaltern, Lichtschranken (z.B. Mauck und Dehnhardt 1997), Kameras (z.B. Fry et al. 2000), Touchpanels (Kao et al. 1995), elektrischen Feldern (Gerhardt et al. 1998), akustischen Sensoren (Tsibulsky und O’Gower 2002) etc. erlauben. Die Komplexität solcher Systeme reicht vom einfachen Registrieren von Tastendruck oder Sensor-Signalen bis hin zu voll automatisierter Datenaufnahme, die die Anwesenheit eines Versuchsleiters während eines Versuches unnötig macht.

Viele der genannten Methoden gestatten zwar eine automatisierte Datenaufnahme, erfordern jedoch für jeden Tausch von Versuchstieren ein Transferieren der Tiere von ihrem üblichen Aufenthaltsort in einen Versuchsraum. Das bedeutet im Allgemeinen ein Handhaben oder zumindest eine Störung der Versuchstiere durch den Versuchsleiter. Ich stelle hier eine vollständig automatisierte Methode vor, die sowohl die Datenaufnahme als auch den Austausch von Versuchstieren in beliebigen Zeitintervallen völlig computergesteuert und damit ohne Störung der Tiere ermöglicht.

Das System im Überblick

Die hier beschriebene Methode wurde zur Untersuchung des Ortsgedächtnisses von nektartrinkenden Blütenfledermäusen (Phyllostomidae, Glossophaginae) entwickelt. Sie besteht aus zwei eigenständigen Einheiten, a) einem Blütenfeld aus 64 künstlichen Blüten als Futterquellen und b) 6 vollständig computergesteuerten Einzelkäfigen.

Das Blütenfeld stellt eine Nahrungsressource dar, deren einzelne Futterquellen unterschiedliche Eigenschaften aufweisen können, sowohl bezogen auf den Belohnungszustand als auch auf die physische Erscheinung. Es ist möglich, belohnte Blüten einfach oder mehrfach zu belohnen, beliebige Blüten als belohnt oder unbelohnt auszuwählen, und an diesen nach Wunsch verschiedene Signalgeber, wie z.B. weiße Scheiben oder LED-Licht als optische, Lochbälle als echoakustische Signale zu präsentieren. Die Nahrungssuchumgebung der Tiere lässt sich damit unterschiedlich komplex gestalten, was die Beurteilung von Nahrungssuchverhalten und Gedächtnisfunktionen erlaubt.

Die Käfige sind mit je zwei Kunstblüten zur Futtersversorgung und einem Hangplatz ausgestattet und so groß, dass die Tiere darin gut fliegen können. Ein Überwachungssystem und computergesteuerte Türen ermöglichen es, ein Tier automatisch aus seinem Käfig frei zu lassen, damit es im Rahmen eines Versuchs am Blütenfeld Nektar suchen kann, danach

wieder einzusperren und dann das nächste Tier frei zu lassen. Mit diesem System können bis zu 6 Tiere beliebig oft und in beliebigen Zeitintervallen abwechselnd am Blütenfeld fliegen, ohne dass ein Versuchsleiter anwesend sein muss. Die verschiedenen Tiere können dabei mit verschiedenen Aufgaben konfrontiert werden.

Beide Systeme (Käfige und Blütenfeld) werden gemeinsam von einem Computer gesteuert, der auch die verschiedenen Ereignisse (z.B. Blütenanflüge, Tür öffnen) mit Zeitangabe und weiteren Eigenschaften speichert. Außerdem steuert der Rechner ein semiautomatisches Spülprogramm für das Schlauchsystem, welches zur Nektarversorgung der Blüten notwendig ist.

Die Tiere können in diesem System ohne gesundheitliche Beeinträchtigung wochen- oder monatelang Versuche machen, ohne dass ihre Handhabung während dieser Zeit notwendig ist.

Eine Anpassung des hier beschriebenen Systems an andere Tierarten lässt sich problemlos vornehmen, indem man die hier verwendeten Futterspender und Käfige entsprechend den Anforderungen der verwendeten Art gestaltet, ohne jedoch das Prinzip des Systems zu ändern.

Automatische Hardware

Blütenfeld

Das Blütenfeld (Abb. 1) besteht aus 64 identischen Kunstblüten (s.u.), vertikal angeordnet in 8 Reihen mit je 8 Blüten. Jede Blüte ist 25 cm (Mitte-Mitte) von ihren nächsten Nachbarn (vertikal und horizontal) entfernt. Die Blüten sind an einem Gestell aus Aluminiumprofilen (Item, Profil 6, 30 x 30 leicht) mit grauer PVC-Blende als Sichtschutz angebracht. Die Verwendung von Aluminiumprofilen ermöglicht eine stufenlose Anpassung der Abstände der Blüten zueinander. Seitlich und rückwärtig ist das Blütenfeld mit schwarzem Stoff verkleidet, um Verschmutzung und Beschädigung durch die Tiere zu verhindern. Das Blütenfeld ist geringfügig nach vorn geneigt (ca. 15°), so dass beim Spülen des Schlauchsystems (s.u.) keine Flüssigkeit aus den oberen Blüten auf die unteren tropfen kann.



Abb. 1: Foto des einsatzbereiten Blütenfeldes.

Zwei abgeschirmte Energiesparlampen (10W, 75mA) beleuchten das Feld bei Versuchen mit visuellen Stimuli aus zwei Richtungen mit einer Lichtstärke von 0,20 bis 0,35 Lux (Lunasix 3, Gossen, gemessen am Feld). Sie sind symmetrisch in einer Höhe von etwa 3,5m in einem Abstand von 3,0m zueinander und einer Entfernung von 3,7m zum Feld angebracht.

Käfige

Jedes Tier wird während der Experimente in einem eigenen Käfig gehalten (Abb. 2). Ein ist mit 2 Kunstblüten als Nahrungsquellen und zum Training auf Stimuli, einem Hangplatz an einer Waage zur Gewichtsüberwachung und Anwesenheitskontrolle, einer Videokamera zur Anwesenheitskontrolle und direkten Beobachtung sowie einer normalen und einer computergesteuerten Tür ausgestattet. Je zwei Käfige werden zur Videoüberwachung mit einem Infrarotscheinwerfer (860nm) beleuchtet. Auf dem Plexiglasdach jedes Käfigs ist mittig oberhalb der Türen eine Weißlicht-LED (5600mcd, 5mm-Typ, wasserklar, mit 330Ohm-Vorwiderstand an 5V) mit Fassung (Conrad, SML 08, LED-Fassung mit Spiegelreflektor und geschliffener Optik angebracht, um bei Bedarf visuelle Stimuli über den Käfigblüten beleuchten zu können.

Käfigaufbau

Die Käfige (Abb. 2) aus Aluminiumprofilen (Item, Profil 5, 20 x 20 leicht) messen 1,53m x 0,69m x 2,24m (Länge x Breite x Höhe) und haben 0,2m hohe Füße. Die Seitenwände bestehen aus grauem PVC, Decke und Rückwand aus transparentem Plexiglas. So können die Tiere das Blütenfeld aus dem Käfig heraus nicht sehen, Außenlicht jedoch in den Käfig gelangen. Der Boden besteht aus einem Edelstahlgitter mit 10mm Aussparungsquadraten und 5mm Stegen, das mit Drahtgitter mit einer Maschenweite von 5mm abgedeckt ist.

Türen

Jeder Käfig ist von vorn durch eine Plexiglas-Tür (Abb. 2) zugänglich. Eine darunter befindliche Schiebetür aus grauem PVC (Abb. 2) dient als Flugluke und kann mit Hilfe eines Getriebemotors per Computer geöffnet (nach oben gezogen) und geschlossen werden.

Hangplatz an Waage

Mit Ausnahme der Blüten können die Tiere nur ein Stück Kork als Hangplatz nutzen, das über einen Draht an einer Waage (Scout SR2020) in der Mitte des Käfigdaches befestigt ist. Über die Waage kann das Gewicht (auf 1mg genau) und die Anwesenheit eines Tieres durch den Computer registriert werden. Über dem Hangplatz befindet sich ein kleines Dach zur Abschirmung des Tieres von Tageslicht.

Käfigüberwachungssystem

Jeder Käfig ist mit einer CCD-Kamera (AL-240 1/3 Zoll) ausgestattet. Über einen Kamera-Umschalter (PIH 200-8, CS Lilin, modifiziert für Computerbetrieb) kann der Computer eine Kamera auswählen, die damit automatisch mit einem Bewegungsmelder (PIH 6004, CS Lilin, modifiziert für Computerbetrieb) gekoppelt ist (s.a. Abb. 7 B).

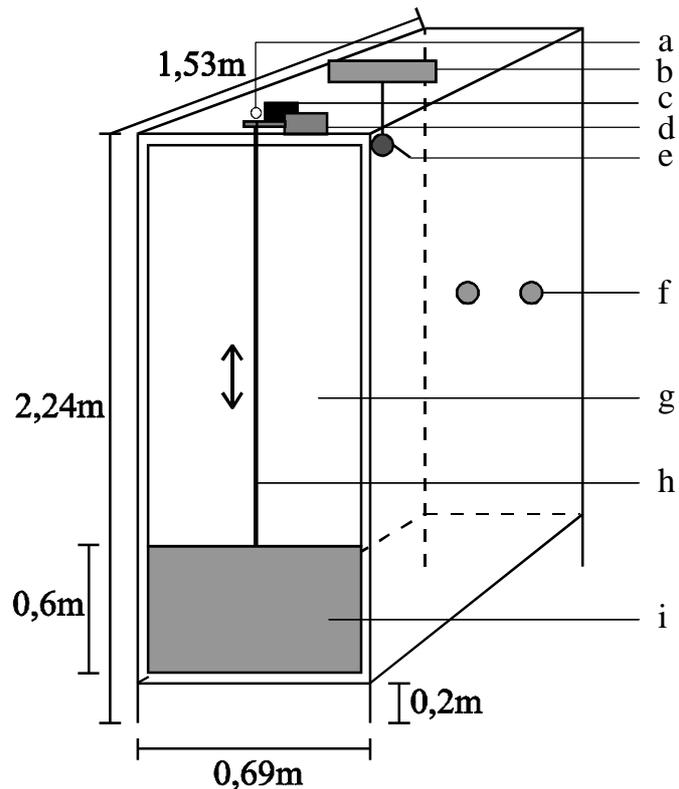


Abb. 2: Schematische Darstellung eines Versuchskäfigs. a: Weißlicht-LED, b: Waage, c: Kamera, d: Türmotor, e: Hangplatz an Waage, f: Kunstblüte, g: Tür, h: Seil für Schiebetür, i: computergesteuerte Schiebetür.

Dieses System ermöglicht ein automatisches Aus- und Einsperren der Tiere. Hat ein Tier einen Versuchsdurchlauf beendet, verbindet der Computer die entsprechende Käfigkamera mit dem Bewegungsmelder, öffnet die Käfigtür und wartet auf ein Signal aus dem Käfig, d.h., auf einen Anflug an einer Käfigblüte, eine Registrierung an der Waage oder ein Signal des Bewegungsmelders. Auf ein solches Signal hin schließt er die Tür und erwartet ein erneutes Signal aus dem Käfig, um die Anwesenheit des Tieres nach Schließen der Tür sicherzustellen, bevor er die Tür des nächsten Versuchstieres öffnet.

Kunstblüten

Die Tiere bekommen ihre Nahrung (18%iges Zuckerwasser als Nektarersatz) während der Versuche aus künstlichen Blüten. Diese Kunstblüten (Abb. 3) bestehen aus

- einem Blütenkopf mit
 - o Lichtschranke
 - o grüner LED als potentiellstem Stimulus
 - o Duftaustrittsloch für olfaktorische Stimuli
- PVC- und Silikonschlauch als Nektarzulauf
- einer Schlauchhalterung
- einem Schlauchquetschventil zur Nektarzulaufregulation
- einem Schlauchquetschventil zur Duftregulation
- einem Getriebemotor mit 180°-Schwenkarm zur fakultativen Präsentation optischer oder ecoreflektierender Stimuli
- einer Gabellichtschranke zur korrekten Ausrichtung des Schwenkarmes und
- einer Busplatine zum Anschluss von Stromversorgung und Signalleitungen zu einem Computer.

Diese Bauteile sind auf einem Aluminiumträger montiert.

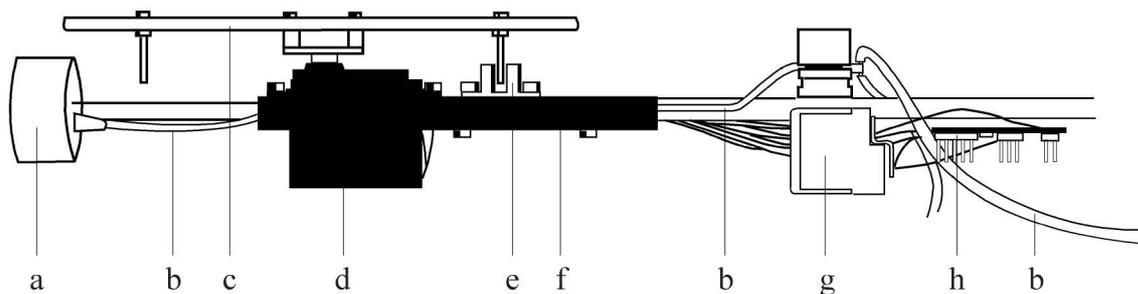


Abb. 3: Kunstblüte in Seitenansicht. a: Blütenkopf, b: Nektarschlauch, c: Schwenkarm, d: Motor, e: Gabellichtschranke, f: Schlauchhalterung und Kabelführung, g: Schlauchquetschventil, h: Busplatine.

Blütenköpfe

Die Blütenköpfe bestehen aus grauen PVC-Zylindern mit einem zentralen Loch (Abb. 4). Lichtschrankenempfänger (Sharp, IS 471 F) und – sender (Sharp, GL 480, Abb. 5 A) zur Detektion von Besuchereignissen per Computer sind in Aussparungen oben bzw. unten angebracht. Ein nach Montage der Lichtschranken aufgesteckter PVC-Ring verleiht den Blütenköpfen visuell wie echoakustisch ein identisches Erscheinungsbild. In den Blütenkopf ist links neben dem zentralen Loch eine computergesteuerte grüne LED (Telefunken, TLLG 4400, Abb. 5 B) als potentieller visueller Stimulus eingesetzt, rechts dient ein 1mm-Loch zur potentiellen Präsentation von Duftreizen. Inklusive Ring ist ein Blütenkopf 17mm tief und 32mm im Durchmesser.

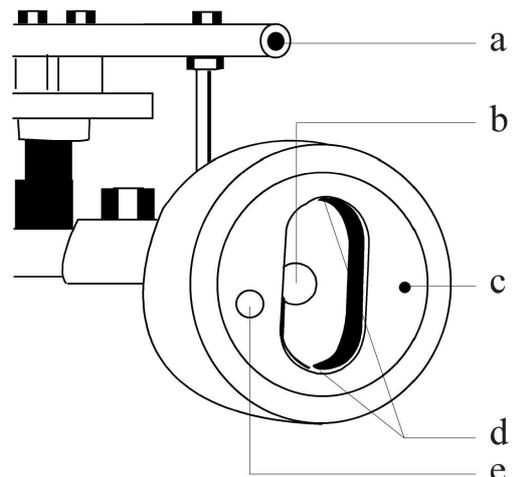


Abb. 4: Blütenkopf einer Kunstblüte. a: Schwenkarm, b: Loch für Nektarzuleitung, c: Duftaustrittsloch, d: Lichtschranke, e: grüne LED.

Schlauch

Als Nektarzuführung zum zentralen Loch im Blütenkopf dient ein lebensmittelechter, transparenter PVC-Schlauch (Nalgene 380, Innendurchmesser: 1,6mm; Außendurchmesser: 3,2mm), der mittels Spritzenkanüle (20G x 1,5 Zoll, Nadel abgefräst) und LuerLock-Anschluss rückwärtig im Blütenkopf befestigt ist.

Ventile

Der Nektarzufluss wird über ein Schlauchquetschventil (ASCO, W295A112-12VDC) gesteuert. Die Computeransteuerung des Ventils erfolgt über eine Transistor-Elektronik (Abb. 5 C). Im Ventil befindet sich ein kurzer, quetschelastischer Silikonschlauch (Shore-Härte 55), der über den PVC-Schlauch geschoben wird.

Ein typgleiches Ventil ist für die Steuerung des Duftstromes zur Präsentation olfaktorischer Stimuli vorgesehen.

Getriebemotor mit Schwenkarm und Motorlichtschranke

Visuelle oder echoreflektierende Stimuli können mit Hilfe eines 180°-Schwenkarms präsentiert werden. Der Schwenkarm aus Aluminium (Länge: 160mm; Durchmesser: 4mm) ist so auf einem Getriebemotor montiert, dass ein aufgeschraubter Stimulus sich für die Präsentation direkt über dem Blütenkopf befindet. Die Computeransteuerung des Getriebemotors erfolgt über ein Motorsteuerungs-IC (Rohm, BA6208, SOP8-Gehäuse, Abb. 5 D) für Rechtslauf, Linkslauf, Stop.

Zur korrekten Ausrichtung des Schwenkarmes befindet sich hinter dem Getriebemotor eine computerüberwachte Gabellichtschranke (Osram, SFH 9302, Abb. 5 E), die durch vom Schwenkarm nach unten ragende Schrauben unterbrochen werden kann.

Busplatine

Der Anschluss von Stromversorgung (5V, 12V) und Datenleitungen erfolgt mit Flachbandkabeln über eine dafür entwickelte Busplatine mit Steckern.

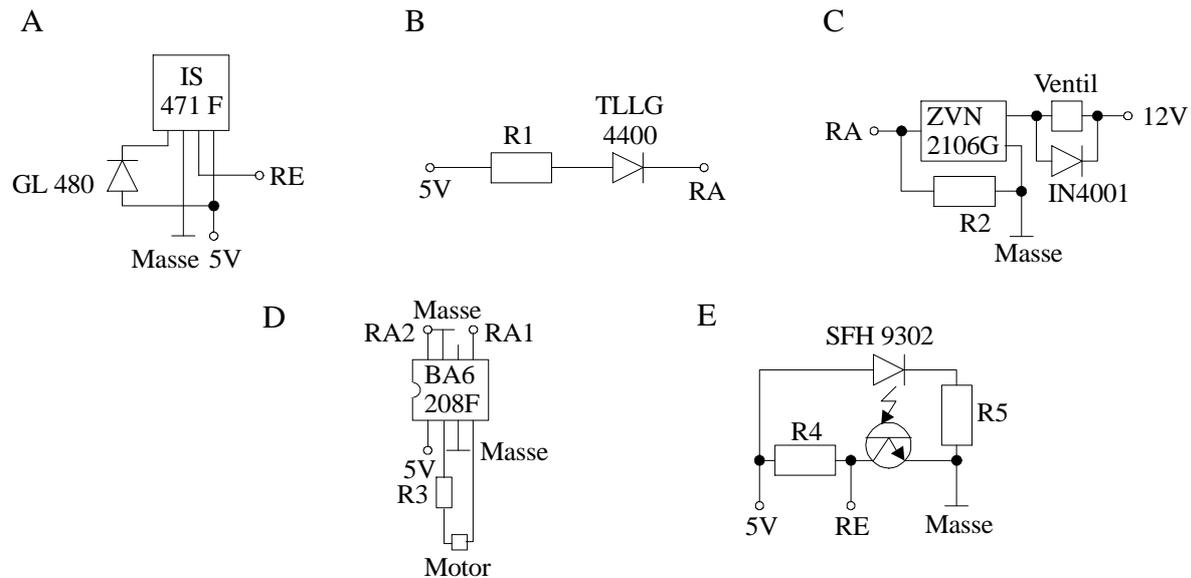


Abb. 5: Schaltpläne der Blütenbauteile. A: Lichtschranke, B: grüne LED, C: Schlauchquetschventil, D: Motorsteuerung, E: Gabellichtschranke. Widerstände: $R_1=3,9\text{k}\Omega$, $R_2=18\text{k}\Omega$, $R_3=39\Omega$, $R_4=3,3\text{k}\Omega$, $R_5=330\Omega$.

Aluminiumträger

Alle Blütenbauteile sind auf einem Aluminiumträger angebracht. Dieser wird so montiert, dass der vordere Teil sichtbar und der hintere Teil hinter einer Blende verborgen ist. Der Blütenkopf ist mit einer 5cm langen Gewindestange vorn am Träger befestigt, der Getriebemotor und die Gabellichtschranke im vorderen Teil des Trägers eingelassen, die Ventile und die Busplatine im hinteren Teil seitlich bzw. unten am Träger befestigt. Auf der Seite des Nektarventils ist am vorderen Teil des Trägers ein Kunststoffwinkel angebracht, der sowohl die Kabel verdeckt, als auch den Schlauch führt. So ist ein identisches Erscheinungsbild des wahrnehmbaren Teils jeder Kunstblüte gewährleistet. Die Maße einer Kunstblüte betragen 330mm x 35mm x 53mm (Länge x Breite x Höhe, ohne Stimuli), wobei der wahrnehmbare Teil ca. 200mm aus dem Blütenfeld bzw. der Käfigrückwand herausragt. Dadurch haben auch große Blumenfledermausarten genügend Platz für einen Schwirrfly vor den Kunstblüten.

Funktionsweise

Um Nektar zu erhalten, muss eine Fledermaus ihre Schnauze wie bei einer natürlichen Blüte in die Öffnung des Blütenkopfes stecken. Damit unterbricht sie die Lichtschranke, was der Computer registriert. Wenn die Blüte belohnt werden soll, öffnet der Computer das Nektarventil, aktiviert vorübergehend die elektronische Nektarpumpe (s.u.) und schließt das Ventil wieder. So wird eine definierte Menge Nektar in den Blütenkopf gepumpt und kann von der Fledermaus getrunken werden.

Schlauchsystem

Käfige und Blütenfeld haben je ein eigenständiges Schlauchsystem (Abb. 6) mit Pumpe, gekühltem Nektarreservoir, beheiztem Wasserbehälter sowie Alkohol- und Schmutzwasserbehälter zum automatischen Spülen.

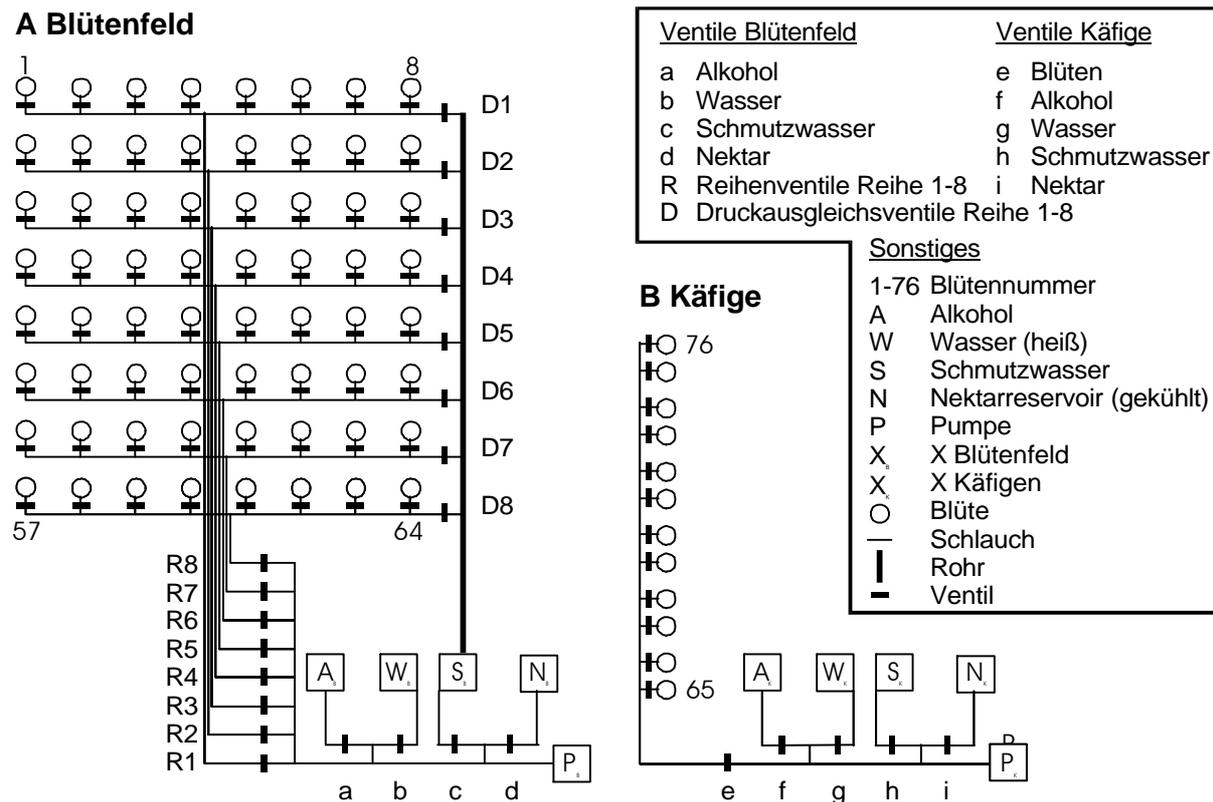


Abb. 6: Schematische Übersicht des Schlauchsystems. A: Blütenfeld, B: Käfige. Sonstiges s. Legende.

Schläuche und Verbinder

Das gesamte Schlauchsystem besteht aus transparentem, lebensmittelechtem PVC-Schlauch (Nalgene 380, Innendurchmesser: 1,6mm; Außendurchmesser: 3,2mm), in den Schlauchquetschventilen aus Silikonschlauch (s. Ventile). Die Verbindung zwischen den Schläuchen erfolgt bei Verbindung zweier Schläuche durch Aufstecken des Silikonschlauches auf den PVC-Schlauch oder durch gerade Polypropylen-Verbinder (NeoLab, Verbindungstück gerade, für Schlauchinnendurchmesser 1,0 bis 2,0mm, alle druckfesten Verbindungen). Die Verbindung dreier Schläuche erfolgt mit Polypropylen-T-Verbindern (NeoLab, Miniatur-T-Stück, für Schlauchinnendurchmesser 1,0-2,0mm).

Pumpen

Eine Pumpe besteht aus einem computergesteuerten Schrittmotor, der über eine Gewindestange einen Schlitten bewegen kann, der wiederum den Kolben einer gasdichten 25ml-Hamiltonspritze (1025TLL) bewegt. Mit diesem System werden pro Pumpenschritt (=Winkelschritt des Schrittmotors) 3,22µl Flüssigkeit gefördert.

Handsteuerung

Eine tragbare Handsteuerung mit 7 Computersignalleitungen ermöglicht den Handbetrieb der Nektarversorgung. Damit lässt sich das Blütenfeld- oder das Käfignektarsystem auswählen, einzelne Nektarventile öffnen und schließen, Laufrichtung und Geschwindigkeit der Pumpe einstellen, und die Pumpe für die gewünschte Dauer in Betrieb setzen.

Druckausgleichssystem am Blütenfeld

Die Nektarmengen (Belohnungsmengen), die bei einem belohnten Anflug am Feld gegeben werden, sind an allen Blüten identisch. Um diese Förderkonstanz zu erreichen, ist ein

Druckausgleichssystem notwendig, da sich die Blüten am vertikalen Blütenfeld auf verschiedenen Höhen befinden und das Schlauchsystem elastisch ist.

Im Ruhezustand herrscht für den Großteil der Blüten ein leichter Überdruck auf dem Schlauchsystem. Vor einer Belohnung wird der hydrostatische Druck im Schlauchsystem auf Höhe der angeflogenen Blüte auf den Wert Null gebracht. Dies geschieht durch kurzfristiges Öffnen eines Überlaufventils auf Höhe der angeflogenen Blüte zum Ausgleich hydrostatischen Überdrucks. Wenn jetzt das Blütenventil der belohnten Blüte geöffnet wird, führt allein die Aktion der Schrittmotorpumpe zu einem Nektarfluss.

Nach Abschluss eines Anflugs wird mittels Schrittmotorpumpe Nektar in das Schlauchsystem gepumpt und mit Hilfe eines Überlaufventils in der obersten Reihe des Blütenfeldes auf Gleichgewichtsdruck für diese oberste Reihe gebracht. Dies ist die Voraussetzung dafür, dass für jeden Folgeanflug an eine beliebige Blütenreihe der Druck mit Hilfe des jeweiligen Reihenüberlaufventils vor Förderung der Nektarbelohnung auf Gleichgewichtsdruck für diese jeweilige Reihe gebracht werden kann.

Zusatzventile

Zusätzlich zu den Druckausgleichsventilen gibt es sowohl für das Blütenfeld als auch für das Käfigsystem Ventile, mit deren Hilfe der Computer steuert, welche Flüssigkeit (Nektar, Wasser, Alkohol) er in das System saugen bzw. ob er Flüssigkeit in den Abfallbehälter pumpen lässt (Abb. 6). Am Blütenfeld gibt es für jede Blütenreihe ein Ventil, das den Flüssigkeitsaustausch zwischen den horizontalen Blütenreihen (ausgelöst durch statischen Druck) sowie beim Ansaugen oder Abpumpen von Flüssigkeiten vermeidet. Im Käfigsystem gibt es ein entsprechendes Ventil.

Flüssigkeitsbehälter

Die Nektarreservoirs sind 0,5Liter-Polypropylen-Flaschen in einem 12V-Kühlschrank (Conrad, Kühl- und Warmhaltebox, 4l Inhalt), versehen mit einem elektronischen Temperaturregler (Conrad, Relaischaltstufe und Temperatur-Zeit-Modul, eingestellt auf 7° Celsius). Damit kann der Nektar für mehrere Tage bereit gestellt werden, ohne zu verderben. Bei den Wasserbehältern handelt es sich um Wasserbäder, die die eingestellte Wassertemperatur von 60° Celsius konstant halten. Die Wasserbäder werden über eine Zeitschaltuhr gesteuert, da sie lediglich nach Abschluss einer Versuchsnacht benötigt werden (s. automatisierte Spülung). Der Alkohol befindet sich in verschließbaren Glasflaschen mit einer Öffnung für den Zuleitungsschlauch. Als Schmutzwasserbehälter dienen 5Liter-Eimer.

Überwachungsraum

Die Bedienung des Computers erfolgt durch eine Tastatur und einen Monitor in einem Überwachungsraum außerhalb des Versuchsraumes. Dort befinden sich auch ein Videomonitor, der das Blütenfeld zeigt, und einer, der den Käfig des jeweils im Versuch befindlichen Tieres zeigt. Dies ermöglicht eine visuelle Kontrolle des Versuchsablaufes von außen und ein schnelles Eingreifen im Falle von Problemen.

Stromversorgung

Mit Ausnahme von Kamera-Umschalter, Bewegungsmelder und beheizten Wasserbehältern werden alle Geräte mit 5V bzw. 12V aus 4 Computernetzteilen (Pollin, AE400; 12V 13A, 5V 45A) versorgt, die in einem angrenzenden Raum untergebracht sind. Diese räumliche Trennung verhindert, dass die akustische Hochfrequenz emittierenden Netzteile die Fledermäuse stören. Lediglich die serielle Schnittstellenkarte (zum Anschluss der Waagen)

benötigt zusätzlich -12V , die sie aus denselben Netzteilen erhält. Das Netzteil für den Computer wird zur Vermeidung von Betriebsausfällen aufgrund von Stromschwankungen über ein Back-UPS (UPS= „uninterruptable power supply“, Pufferakkumulator, APC, Back-UPS CS 350) betrieben.

Computer und Datenleitungen

Computer

Der Computer (Jumpteck, Cool Monster, Pentium, 266MHz, 32MB RAM) für die Steuerung des Systems läuft ohne Lüfter und mit geräuschloser Chipdisk (Jumpteck, chipDISK/ 16-DIE, 16MB). Die Stromversorgung (5V) erfolgt über ein Netzteil außerhalb des Versuchsraumes (s. Stromversorgung). Damit erzeugt der rückwärtig am Blütenfeld befestigte Computer während der Versuche keinerlei Geräusche, die möglicherweise als Orientierungsreize dienen könnten.

Der Anschluß der 650 5-Volt Datenleitungen erfolgt über 4 I/O-Schnittstellenkarten mit je 192 TTL Ein-/Ausgängen (Jumpteck, 8255/8254 48-192 x I/O) bzw. eine 8-fach serielle Schnittstellen-Karte (decision-computer, 8-Port RS-232, Anschluss der Waagen). Betriebssystem: DOS 6.2.

Datenleitungssystem

Abbildung 7 A gibt einen Überblick über das Datenleitungs- und Stromversorgungssystem einer Kunstblüte. Jede Blüte besitzt 2 Datenleitungen zu Computereingängen (Blütenlichtschranke und Motorlichtschranke) und 6 Datenleitungen zu Rechnerausgängen (grüne LED, 2x Motor, Ventil Nektar, Ventil Duft¹, Ton²).

Abbildung 7 B zeigt einen Überblick über das gesamte Datenleitungssystem. Der Computer verwaltet insgesamt 650 Datenleitungen. Die 170 Eingänge werden belegt durch die Waagen, den Bewegungsmelder, die Pumpen, die Handsteuerung sowie Blüten- und Motorlichtschranken der Kunstblüten. Über die Ausgänge werden Ventile, die Pumpen, der

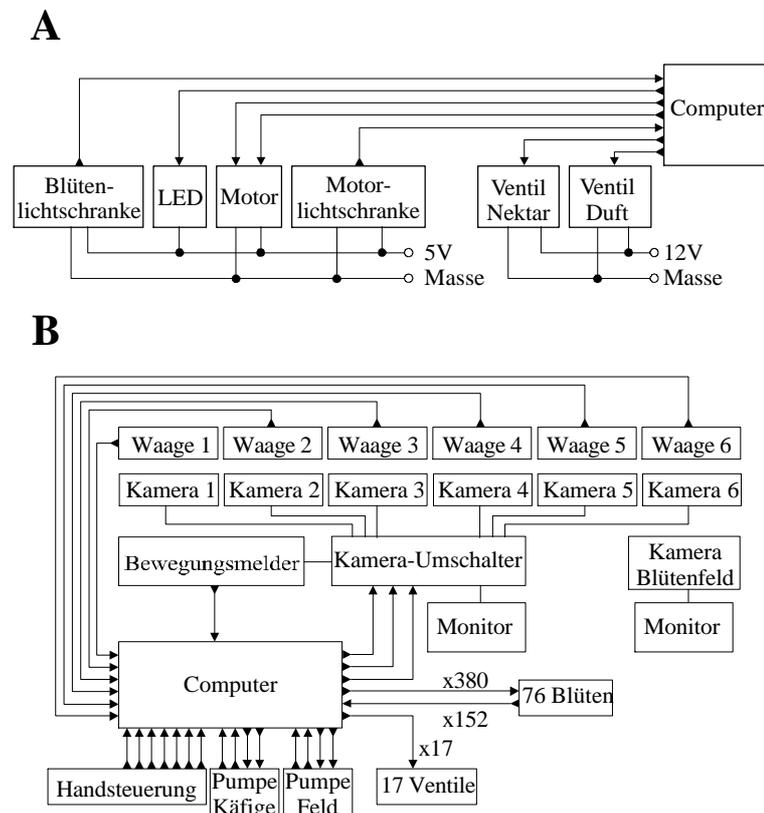


Abb. 7: Übersicht des Datenleitungssystems. A: Kunstblüte, B: Komplettes Datenleitungssystem. Pfeile zeigen die Richtung des Datentransfers an. Linien ohne Pfeile sind Stromversorgung (A) bzw. Video-Verbindungen (B). Die im Text erwähnte ungenutzte Datenleitung für Ton ist nicht eingezeichnet.

¹ Die Duft-Ventile zur Darbietung olfaktorischer Stimuli wurden bisher nicht benötigt, so dass sie hier teilweise als Druckausgleichsventile genutzt werden.

² Die Datenleitung „Ton“ ist zum Betrieb eines Lautsprechers vorgesehen, der als passiv akustischer Stimulus dienen soll. Da die Lautsprecher bisher nicht installiert sind, werden die Datenleitungen hier in einigen Fällen zur Steuerung der Türmotoren genutzt.

Kamera-Umschalter sowie der Schwenkarmmotor und die grüne LED der Kunstblüten (+ Türmotoren auf der Tonleitung) gesteuert.

Software

Das Steuerungsprogramm „Versuch“ wurde von York Winter in Pascal programmiert. Es ermöglicht die Durchführung verschiedener Versuche mit der beschriebenen Anlage sowie deren automatische Pflege.

Versuchsprogrammteil

Das Versuchsprogramm gestattet mit dem beschriebenen Aufbau vollautomatische Versuche mit 1 bis 6 Tieren. Die Tiere können in beliebiger Reihenfolge abwechselnd frei am Blütenfeld fliegen.

Blütenfeld

Zwei Versuchsmodi lassen entweder die belohnten Blüten einzeln nacheinander oder alle gleichzeitig „aufblühen“ (die Nektargabe belohnter Blüten wird in einem Versuchsdurchlauf entweder sukzessive nacheinander aktiviert oder simultan von Beginn an). Es kann eingestellt werden, ob und welche Stimuli (s. u.) verwendet und wie oft dieselbe Feldblüte hintereinander belohnt werden soll. Das Programm ermöglicht die Angabe von bis zu 10 verschiedenen Blütenverteilungen (Verteilung belohnter und unbelohnter Blüten) mit beliebig vielen belohnten Blüten. Diese Verteilungen können nach Belieben für verschiedene Tiere oder für jedes einzelne Tier in beliebiger Reihenfolge ausgewählt werden. Alternativ gibt es statt vorgegebener Blütenverteilungen echte Zufallsverteilungen, wobei die maximale Anzahl der belohnten Blüten frei gewählt werden kann. Statt der Zufallsverteilung ist auch die Auswahl eines Tagessatzes möglich, der abhängig vom Tag des Monats eine bestimmte Zufallsverteilung wählt. Die Zeit, die den Tieren pro Versuchsdurchlauf (eine Freiflugphase am Feld) zur Verfügung steht, kann beliebig gewählt werden (minutengenau, für jedes Tier einzeln). Auch eine Begrenzung der Anzahl von Anflügen am Blütenfeld ist möglich (für alle Tiere gleich). Soll nur ein Tier am Feld fliegen, kann es entweder zwischen zwei Versuchsdurchläufen eingesperrt werden oder die ganze Zeit außerhalb des Käfigs verbringen.

Käfige

Die Belohnungsmenge in den Käfigen ist für jedes Tier einzeln einstellbar. Während der Versuche sollen die Tiere möglichst am Feld Futter suchen. Jedoch ist zumindest eine geringe Belohnung in den Käfigen notwendig, damit die Tiere freiwillig dorthin zurückkehren. Daher gibt es die Möglichkeit einer zeitlichen oder einer mengenbasierten Belohnungsreduktion. Die zeitliche Belohnungsreduktion gibt für eine sekundengenau einstellbare Zeit nach Einsperren eines Tieres bei jedem Anflug eine Belohnung. Nach Ablauf dieser Zeit wird eine Belohnung nur nach Ablauf einer sekundengenau einstellbaren minimalen Wartezeit seit dem letzten Anflug an dieser Blüte gegeben. Bei der mengenreduzierten Belohnung wird jeder Anflug belohnt, wobei für eine sekundengenau einstellbare Zeit eine große Menge Nektar gegeben wird (Einstellung in Pumpenschritten, 1 Schritt = 3,22ul), danach eine kleine Menge. Mit Ausnahme der Art der Belohnungsreduktion können diese Parameter für jedes Tier einzeln eingestellt werden. Des Weiteren lässt sich einstellen, wie lange ein Tier mindestens in seinem Käfig verbleiben soll, bevor es wieder am Feld fliegen darf (minutengenau).

Sonstiges

Eine zusätzliche Parameterdatei gestattet das automatische Ein- und Ausschalten der Blütenbelohnung (die Tiere sollten in der Lichtphase keine Belohnung erhalten), den automatischen Start und die Beendigung eines Versuches sowie den Beginn des

automatischen Spülens zu bestimmten Zeitpunkten (s.u.). Sowohl in dieser Datei als auch anderweitig lassen sich diverse weitere Einstellungen vornehmen, deren detaillierte Aufstellung hier zu weit führen würde.

Spülprogrammteil

Automatisches Füllen und Leeren des Schlauchsystems

Die unumgänglichen Silikonschläuche in den Schlauchquetschventilen sind luftdurchlässig, weshalb nach mehr als 14 Stunden Betriebsdauer kleine Luftblasen im Schlauchsystem auftauchen. Daher wird das Blütenfeld zu Beginn eines Versuchstages geleert und erneut mit Nektar gefüllt, um Unregelmäßigkeiten der Belohnungen auszuschließen. Das Programm erlaubt die Automatisierung dieses Vorganges. Beide Schlauchsysteme können einzeln oder zusammen mit Nektar, Wasser oder Alkohol gefüllt werden. Je nach Einstellung wird das System vollständig oder mit dem Flüssigkeitspegel im Schlauch bis kurz vor die Blüten gefüllt. Letzteres gestattet das saubere Füllen der Feldblüten ohne Nektarreste im Blütenkopf mit der Handsteuerung (s.o.) direkt vor einem Versuch. Dieses Vorgehen stellt sicher, dass bereits beim ersten Versuchsdurchlauf belohnte Blüten tatsächlich belohnt, unbelohnte tatsächlich unbelohnt sind. Zur Verminderung systembedingter Flüssigkeitsreste in den Schläuchen kann das automatische Leeren automatisch mehrfach hintereinander erfolgen.

Automatisierte Spülung

Der Zuckergehalt in der verwendeten 18%igen Zuckerlösung ist nicht hoch genug, um Pilzwachstum zu hemmen. Daher wird die Anlage alle 3 bis 4 Tage automatisch mit Wasser und Alkohol gespült. Nach einer Versuchsnacht lässt der Computer zunächst die Pumpen den Nektar aus den Schlauchsystemen saugen und in die Schmutzwassergefäße pumpen. Danach füllt er beide Schlauchsysteme mit Wasser (6malige Wiederholung, einstellbar) aus dem beheizten Wasserbehälter (60°C), leert die Schlauchsysteme erneut und füllt sie mit 70%igem Alkohol aus dem Alkoholbehälter. Nach 60min Wartezeit werden die Schlauchsysteme erneut geleert und wieder mit heißem Wasser (6malige Wiederholung, einstellbar) gespült. Am folgenden Morgen entfernt der Versuchsleiter die Nektarreservoirs und lässt die Nektarzuleitungsschläuche auf die gleiche Weise spülen. Wenn die Anlage wieder verwendet wird, werden die Schlauchsysteme nochmals mit Wasser gefüllt (ein- bis 2fache Menge, einstellbar), geleert und dann mit Nektar gefüllt.

Datenspeicherung

Das Programm legt eine Ereignisdatei und eine Protokolldatei an. Bei beiden handelt es sich um Textdateien, die direkt in diverse Programme wie z.B. Excel eingelesen werden können.

Ereignisdatei

In der Ereignisdatei wird jedes Ereignis eines Versuches mit Datum und Uhrzeit auf 1msec genau gespeichert. Als Ereignisse zählen Blütenanflüge, An- und Abflüge an Waagen, Gewichtsmessungen, Signale des Bewegungsmelders, Öffnen und Schließen einer Käfigtür sowie Beginn und Ende eines Versuchsdurchganges. Jedes Ereignis kann durch entsprechende Zahlencodes eindeutig identifiziert werden. Blütenanflüge werden inklusive Anflugdauer, Tiernummer, Käfignummer, Versuchsdurchlaufnummer (bei Blütenfeldanflügen) und Status (belohnt/ unbelohnt; prinzipiell belohnt/ unbelohnt; wie oft in diesem Versuchsdurchlauf angefliegen) gespeichert. Um Datenverluste durch Systemabstürze (z.B. bei

Stromschwankungen) zu vermindern, wird diese Datei automatisch alle halbe Stunde auf der Festplatte gesichert.

Protokolldatei

Die Protokolldatei enthält Datum und Uhrzeit des Beginns eines jeden Versuchsdurchlaufes (auf 1msec genau), die Anzahl der belohnten Blüten sowie eine Liste der belohnten Blüten in diesem Versuchsdurchlauf.

Wartung

Neben dem Spülen des Schlauchsystems alle 3 bis 4 Tage (bei einer Umgebungstemperatur bis 25Grad Celsius), müssen regelmäßig die Ventile, die Pumpen und die Blütenlichtschranken auf Funktionsfähigkeit geprüft werden. Eine Kontrolle der Ventile und Pumpen ist durch das tägliche Auffüllen der Schlauchsysteme mit der Handsteuerung automatisch gegeben. Die Ventile verkleben manchmal, wenn Zuckerwasser aus einem undichten Schlauch austritt und schalten dann nicht mehr. Durch einfaches Spülen der Ventilkolben mit lauwarmem Wasser sowie dem Ersetzen des undichten Schlauches ist dieses Problem schnell behoben. Wegen des hohen statischen Drucks der Flüssigkeitssäule am vertikalen Blütenfeld läuft eine geringe Menge Flüssigkeit aus den Spritzen der Pumpen, die man beim Spülen des Schlauchsystems beseitigen kann. Da die Tiere während der Versuche längere Zeit in der Versuchsanlage verbringen, bekommen sie neben dem Zuckerwasser Zusatznahrung, die zum Teil aus Pollen besteht. Dadurch kommt es bei einzelnen Fledermäusen ab und zu zur Dauerunterbrechung der Käfigblütenlichtschranken durch auf dem Lichtschrankensender abgelagerten Pollen. Der Pollen lässt sich problemlos mit einem Wattestäbchen oder einem kleinen Schraubendreher entfernen.

Versuchsablauf

Die Funktionsweise der Anlage sei hier an einem Beispiel verdeutlicht. Stellen wir uns z.B. die Frage, ob Blütenfledermäuse eine komplexe Blütenverteilung an unserem kleinräumig verteilten Blütenfeld lernen können, wenn die belohnten Blüten mit einem Lochball gekennzeichnet sind, die unbelohnten mit einem Tripelspiegel. (Lochball und Tripelspiegel sind echoakustisch sehr verschieden und für die Fledermäuse leicht zu unterscheiden). Nach einer Eingewöhnungsphase in den Käfigen zum Kennenlernen der Kunstblüten und der neuen Umgebung, präsentieren wir den Tieren dafür am Blütenfeld eine zufällige Verteilung von 32 belohnten, mit einem Lochball assoziierten Kunstblüten und 32 unbelohnten, mit einem Tripelspiegel assoziierten Blüten in völliger Dunkelheit. Jede belohnte Blüte gibt pro Versuchsdurchlauf (=Freiflugphase am Feld) nur einmal Nektar, damit die Tiere möglichst viele Blüten besuchen. Drei Tiere fliegen abwechselnd und können in jeweils 20 Versuchsdurchläufen am Blütenfeld Nektar trinken. Ein Versuchsdurchlauf dauert 5 Minuten oder bis die Tiere 64 Anflüge gemacht haben oder bis sie alle Nektar gebenden Blüten geleert haben.

Abbildung 8 zeigt schematisch den Ablauf einer Versuchsnacht für 3 Tiere. Zu Beginn der Nacht haben die Tiere eine halbe Stunde Zeit, um im Käfig unbegrenzt Nektar aus den Blüten zu trinken (sie „arbeiten“ besser, wenn sie sich vor Beginn des Versuchs rehydrieren konnten). Dann dreht der Computer am Blütenfeld die Schwenkarme der 32 belohnten Blüten so, dass die Lochbälle sich über den Blüten befinden. Die Schwenkarme der unbelohnten Blüten bleiben mit den Tripelspiegeln über der Blüte stehen. Der Computer öffnet die Tür des ersten Käfigs und belohnt Blütenanflüge in diesem Käfig nicht mehr. Die entsprechende Fledermaus verlässt den Käfig und fliegt außerhalb des Käfigs eine Kunstblüte am Blütenfeld

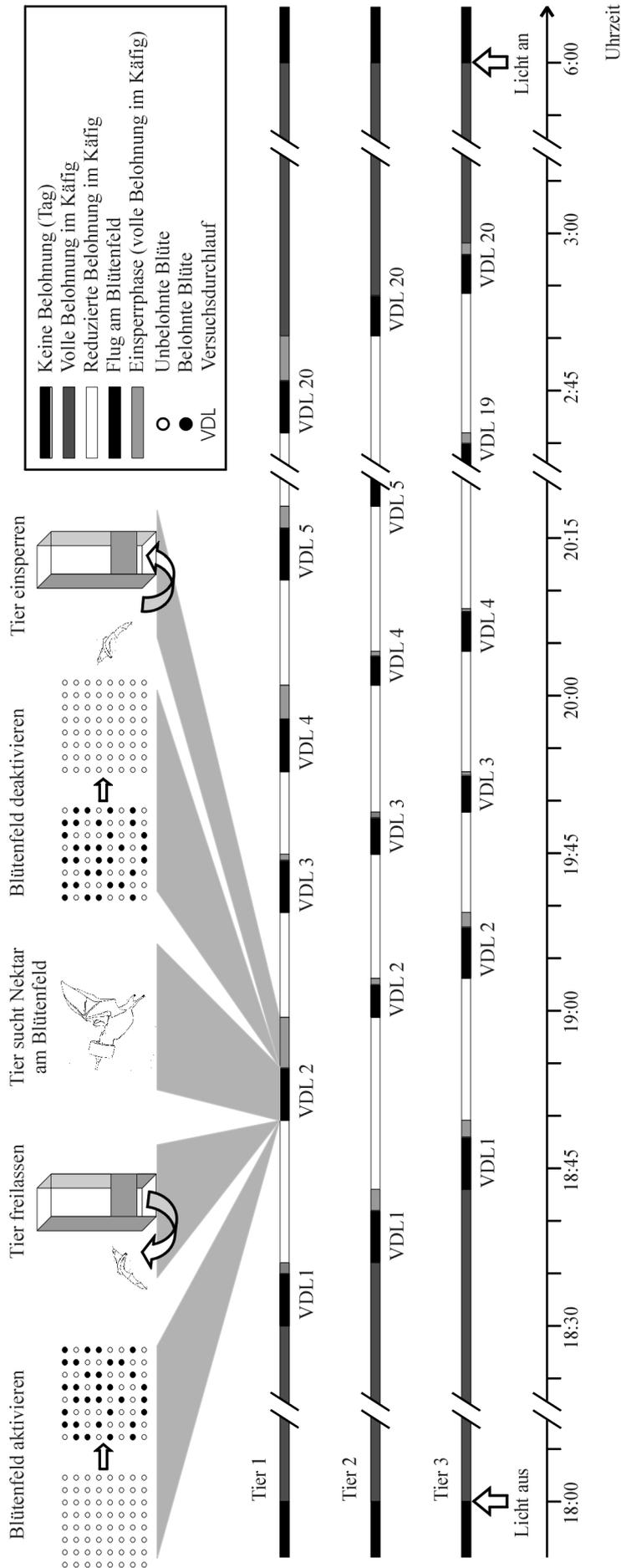


Abb. 8: Schematische Darstellung eines typischen Versuchsablaufs. Details s. Legende.

an. Der Computer registriert den Anflug über die Unterbrechung der Blütenlichtschranke, belohnt die Fledermaus, wenn es sich bei der angeflogenen Blüte um eine belohnte Blüte handelt, und schließt die Tür des Käfigs. Nun erwartet er das nächste Ereignis. Sollte die Fledermaus vor dem Schließen der Tür wieder in den Käfig geflogen sein, so registriert der Computer dies über ein entsprechendes Signal von der Waage, dem Bewegungsmelder oder durch einen Blütenanflug (= Lichtschrankenunterbrechung) an einer der beiden Käfigblüten und öffnet die Tür erneut. Das geht so lange, bis das Tier endgültig ausgesperrt ist (normalerweise kehren die Tiere nicht sofort in den Käfig zurück). Das Tier kann nun für die eingestellten 5min am Blütenfeld Nahrung suchen. Nach Ablauf dieser Zeit (oder nach 64 Anflügen oder wenn alle Blüten leergetrunken sind) öffnet der Computer die Käfigtür wieder und schaltet die Belohnung der Feldblüten aus und die der Käfigblüten dieses Käfigs wieder ein. Sobald er die Fledermaus über Waage, Bewegungsmelder oder Käfigblütenanflug registriert, schließt er die Tür. Ist das nächste diese Fledermaus betreffende Ereignis nach Schließen der Tür ein Käfigblütenanflug oder ein Anwesenheitssignal der Waage, öffnet der Rechner die Tür des nächsten Käfigs, und die nächste Fledermaus kann am Blütenfeld Nektar suchen. Registriert der Rechner jedoch einen Feldblütenanflug, öffnet er die Tür wieder usw.

Die Tiere in den anderen Käfigen werden an den Käfigblüten weiter belohnt, je nach Einstellung der Parameter mit voller oder reduzierter Belohnung. Damit bekommen sie auch dann genügend Nektar, wenn ein Tier lange Zeit nicht in seinen Käfig zurückkehrt. Ohne die Käfigbelohnung würden die Tiere außerdem nur selten freiwillig in den Käfig zurückkehren. Nach Beendigung des letzten Versuchsdurchlaufs bekommen die Tiere im Käfig wieder unbegrenzt Nektar, bis das Licht angeht.

Diskussion

Das hier vorgestellte System ist seit einem Jahr im Einsatz (s. Kapitel 2 bis 5). Es erweist sich als zuverlässig bei der Registrierung der Versuchsdaten und bei dem Ablauf der Versuche sowie bei der automatischen Selbstreinigung. Es ermöglicht eine verlässliche Datenaufnahme über die gesamte Aktivitätszeit der Tiere (12h pro Tag) mit etwa 3000 Blütenbesuchen pro Nacht und Tier, was bei diesen nachtaktiven und extrem schnellen Tieren (Dauer eines Blütenbesuches ca. 200 bis 1200msec) per Direktbeobachtung oder Videoauswertung nicht möglich wäre. Die Tiere müssen lediglich zu Beginn und am Ende einer Versuchsreihe gefangen werden. Eine Anwesenheit des Versuchsleiters während der Versuche ist selten notwendig. Die aufgenommenen Daten lassen sich direkt in gängigen Programmen weiterverarbeiten. Der tägliche Arbeitsaufwand zur Inbetriebnahme beträgt nur etwa 2 Stunden, an Spültagen ca. 4 Stunden. Dazu kommen gelegentliche Kontrollen während der Versuche und eventuelle versuchsbedingte Aktionen wie beispielsweise ein Abmontieren der Stimuli über den Blüten.

Das System ermöglicht also nicht nur eine zuverlässige Datenaufnahme, minimale Störungen für die Tiere und einen weitestgehend automatisierten Versuchsablauf, sondern bringt auch eine erhebliche Zeitersparnis. Dies bezieht sich nicht nur darauf, dass der Versuchsleiter während der Versuche nicht anwesend sein muss, sondern auch auf die Versuche selbst. Blütenfledermäuse wechseln natürlicherweise zwischen Aktivitätsphasen, in denen sie Nektar suchen, und Ruhephasen. Aktivität und Ruhe stehen etwa im Verhältnis 1:2 (Winter und von Helversen 2001). Durch Koordination der Aktivitätsphasen mit den Freiflugphasen am Blütenfeld und der Ruhephasen mit der Zeit im Käfig können Versuche durch das automatische Wechseln der Tiere am Blütenfeld in einem Drittel der Zeit durchgeführt werden.

Der reibungslose Ablauf der Versuche in dieser Anlage ist nicht nur von der Technik, sondern auch von den Tieren und deren Mitarbeit abhängig. Ein einzelnes Individuum, das nach Freiflugphasen erst nach einer halben Stunde oder länger in seinen Käfig zurückkehrt, verzögert automatisch den Versuch für alle anderen Tiere. Während manche Gruppen von Versuchstieren ihre Versuche jede Nacht innerhalb von etwa 7 Stunden beenden, brauchen andere Gruppen unter gleichen Bedingungen 12 Stunden, weil einzelne Tiere oft erst sehr spät zurückkehren. Man muss die Tiere vor Beginn der eigentlichen Versuche gut auf den Ablauf trainieren und vor allem die Belohnungsmengen im Käfig und am Blütenfeld sehr genau aufeinander abstimmen, um einen reibungslosen Ablauf zu ermöglichen. Eine große Menge Nektar am Feld gegen wenig Nektar im Käfig erhöht die Wahrscheinlichkeit, dass die Tiere nicht so schnell in den Käfig zurückkehren und umgekehrt.

Wenn ein Tier sich bei der Rückkehr in den Käfig sofort an seinen Hangplatz hängt und zunächst eine Ruhepause einlegt, wird es nach dem Schließen der Tür nicht erneut registriert. Der Versuch geht dann erst weiter, wenn das Tier einen weiteren Blütenanflug macht, oder herumfliegt und sich wieder an die Waage hängt. Dieses Problem wird derzeit durch eine Programmänderung behoben.

Die Türen schließen relativ langsam, um Verletzungen der Tiere zu vermeiden. Dies hat den Nachteil, dass diese wendigen Flieger sich beim Einsperren eine Belohnung an einer Käfigblüte holen und den Käfig durch den noch verbleibenden Schlitz wieder verlassen können, bevor die Tür geschlossen ist. Bei den meisten Tieren, die eine solche Taktik entwickeln, hilft eine Barriere im Käfig, die die Tiere umfliegen müssen, um den Käfig zu verlassen.

Bisher ist ungeklärt, warum der Computer die Gewichtsmessung über die Waagen nicht die ganze Nacht über durchführt, sondern nur über einige Stunden. Diese Tatsache beeinträchtigt jedoch weder den Versuchsablauf noch die Datenaufnahme und ist daher nur von geringer Bedeutung.

Aus Kostengründen sind die verwendeten PVC-Schläuche und Verbinder empfehlenswert. Verglichen mit Teflonschläuchen haben sie jedoch den Nachteil, dass sie leicht elastisch sind und sich Pilze und andere Keime leichter an der Innenwand der Schläuche festsetzen. Die Elastizität ist nur von Bedeutung, wenn ein Schlauchsystem verschiedene Höhen (hier: Blütenreihen) miteinander verbindet, die Keimanfälligkeit bei verdünnten Zuckerlösungen dagegen immer.

Das System lässt sich problemlos erweitern, umstrukturieren und an andere Tierarten anpassen. Sollen z.B. zur Beurteilung von Nahrungskonkurrenz mehrere Tiere gleichzeitig am Blütenfeld fliegen, für den Computer jedoch trotzdem individuell erkennbar bleiben, lässt sich dies durch Erweiterung der Blüten mit Transponderlesegeräten erreichen (Thiele und Winter, unveröffentlichte Daten). Statt des kompakten Aufbaus des Blütenfeldes können Kunstblüten auch einzeln im Raum verteilt werden, ohne dass eine prinzipielle Änderung des Systems notwendig ist (Winter und Tafur, unveröffentlichte Daten). Eine Anpassung an andere Tierarten lässt sich vornehmen, indem die Kunstblüten als Wassertränken verwendet oder durch geeignete andere Futterspender ersetzt und die Käfige an die Bedürfnisse der jeweiligen Tierart angepasst werden, ebenfalls ohne prinzipielle Systemänderungen. Für Nektarvögel müsste beispielsweise lediglich der Hangplatz durch eine Sitzstange ersetzt werden.

Schlussfolgerung

Das hier vorgestellte System erweist sich als ein zuverlässiges Mittel zur voll automatisierten Datenaufnahme inklusive des Wechsels von Versuchstieren. In der beschriebenen Form verbessert es die Möglichkeiten zur Untersuchung des Ortsgedächtnisses und Nahrungssuch-

verhaltens bei Blütenfledermäusen erheblich und kann, dank des universellen Prinzips, vielseitig eingesetzt werden – nicht nur für Fledermäuse.

Literatur

- Fry, S. N., M. Bichsel, P. Muller, and D. Robert. 2000. Tracking of flying insects using pan-tilt cameras. *Journal of Neuroscience Methods* **101**:59-67.
- Gerhardt, A., A. Carlsson, C. Ressemann, and K. P. Stich. 1998. New online biomonitoring system for *Gammarus pulex* (L.) (Crustacea): In situ test below a copper effluent in south Sweden. *Environmental Science & Technology* **32**:150-156.
- Kao, S. D., F. Z. Shaw, M. S. Young, and G. J. Jan. 1995. A new automated method for detection and recording of animal moving path. *Journal of Neuroscience Methods* **63**:205-209.
- Mauck, B., and G. Dehnhardt. 1997. Mental rotation in a California sea lion (*Zalophus californianus*). *Journal of Experimental Biology* **200**:1309-1316.
- Tsibulsky V.L. and A. O'gower. 2002. An automated method for measuring the cocaine priming threshold. *Drug and alcohol Dependence* **66**, 202.
- Winter, Y. and O. von Helversen 2001. Bats as pollinators: foraging energetics and floral adaptations. In: Chittka, L. und Thomson, J.(eds.), *Cognitive Ecology of Pollination*. Oxford University Press, 148-170.

Kapitel 2:

Nahrungssuche innerhalb kleinräumiger Blütenansammlungen I:

Langzeit-Ortsgedächtnisfähigkeiten der Blütenfledermaus *Glossophaga soricina*

Einleitung

Die Verteilung von Nahrung im Habitat eines Tieres ist selten homogen. Bereiche mit einer erhöhten Dichte von Nahrungsressourcen können mit Bereichen mit wenigen oder gar keinen Nahrungsressourcen abwechseln, oder einzelne Nahrungsquellen können weit verstreut liegen. Räumliche Heterogenität in der Nahrungsverfügbarkeit wird zum Teil durch das zeitliche Muster der Ressourcenerneuerung verursacht. Besonders bei sich erneuernden Futterquellen ist es für viele Tiere von Vorteil, sich den Ort dieser Quellen zu merken, um nach gegebener Zeit wieder dorthin zurückzukehren. Gleiches gilt für Futter versteckende Tiere. Tatsächlich gibt es inzwischen zahllose Beispiele von Tieren, die genau das tun. Schafe, Rinder und Schwarzwedelhirsche beispielsweise erinnern sich an Orte, an denen bevorzugtes Futter zu finden ist (Bailey und Sims 1998, Dumont und Petit 1998, Edwards et al. 1996, Gillingham und Bunnell 1987). Kapuzineraffen, Totenkopffaffen, Ratten, Dachse, Stichlinge, Tauben und viele andere merken sich Orte, an denen sie Futter gefunden haben (Janson 1998, Ludvig et al. 2003, Olton 1979, Mellgren und Roper 1986, Milinski 1994, Willson und Wilkie 1993). Futter versteckende Tiere wie Eichhörnchen, Kängururatten und diverse Vogelarten erinnern sich an die Orte, an denen sie Futter versteckt haben (z.B. Balda und Kamil 1985, 1992, Clayton und Dickinson 1999, Hitchcock und Sherry 1990, Jacobs und Liman 1991, Jacobs 1992, MacDonald 1997, Sherry 1982, 1984, Shettleworth und Krebs 1982, Tomback 1980, Vander Wall 1982), und Buschhäher wissen sogar, wo sie was wann versteckt haben (Clayton und Dickinson 1998, 1999). Kolibris finden Nektar gebende Blüten mit Hilfe ihres Ortsgedächtnisses wieder (Hurly 1996, McIntyre 1995, Sutherland und Gass 1995) und erinnern sich, wo sie am meisten Nektar bekommen haben (Gass und Sutherland 1985).

Viele der neotropischen Blütenfledermäuse (Phyllostomidae, Glossophaginae) ernähren sich von Nektar und nutzen damit eine nahrungsökologische Nische mit rasch erneuerbaren und ortskonstanten Nahrungsquellen. Diese Artengruppe bietet somit die Möglichkeit, ein spezialisiertes Ortsgedächtnis bei einem Säugetier zu untersuchen.

Die räumlichen Dimensionen, in denen Nahrung für einzelne Individuen dieser Artengruppe zu finden ist, schwanken erheblich, da die Verteilung von Fledermausblüten je nach Pflanzenart stark variiert. Einige Pflanzen wie z.B. *Vriesea gladioliflora* (Bromeliaceae) öffnen pro Nacht in der Regel nur eine Blüte, und treten sowohl geklumpt als auch vereinzelt auf (Tschapka 1993, 1999). Bäume wie beispielsweise *Matisia cordata* oder Arten der Gattungen *Bombacopsis* und *Pseudobombax* (Bombacaceae) bieten den Tieren gleichzeitig sehr viele Nektar gebende Blüten auf kleinem Raum (von Helversen und Winter 2003). Wie hoch auflösend sollte das Ortsgedächtnis eines Tieres sein, wenn Nahrung in solch kleinräumigen Ansammlungen angeordnet ist? Obwohl man sich über die „Kosten“ eines spezialisierten Gedächtnisses noch nicht im Klaren ist, spricht die Tatsache, dass sich die Ortsgedächtnisfähigkeiten verschiedener Tierarten stark unterscheiden, für erhebliche „Kosten“ (Dukas 1999). Diese können sowohl unmittelbar metabolisch verursacht werden (Laughlin 2001), oder auch im Sinne eines Trade-offs zu einer benachteiligten Ausbildung anderer Gehirnleistungen führen. Lohnt es sich also für eine Blütenfledermaus, sich Ort und

Qualität jeder einzelnen Blüte innerhalb einer kleinräumigen Blütenansammlung wie einer Baumkrone zu merken (Abb. 1 A)? Das Ortsgedächtnis müsste dafür hochauflösend sein, und es müsste eine beträchtliche Menge an Informationen gespeichert werden. Alternativ könnte sich das Tier den Standort des Baumes als solchen merken, ohne zwischen den Positionen der einzelnen Blüten zu diskriminieren (Abb. 1 B). Das würde zwar die Anforderungen an das Ortsgedächtnis senken, die Effizienz der Nahrungssuche jedoch ebenfalls.

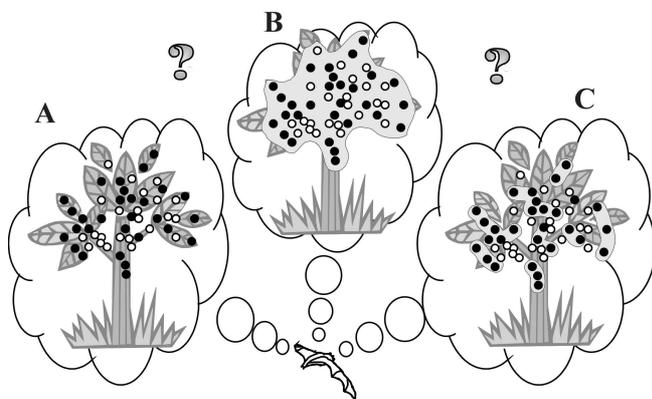


Abb. 1: Erinnern sich die Fledermäuse an die Position jeder einzelnen Blüten in einem kleinräumigen Areal wie einer Baumkrone (A), erinnern sie lediglich das Areal als solches (B) oder fassen sie mehrere Nektar gebende Blüten zu einer größeren räumlichen Struktur zusammen (C)? Schwarze Kreise: Nektar gebende Blüten, weiße: nicht Nektar gebende Blüten.

Eine weitere Alternative wäre, sich Gruppen von Nektar gebenden Blüten zu merken (Abb. 1 C). Die zu erinnernde Informationsmenge würde damit gesenkt, die Effizienz der Nahrungssuche aber nicht beeinträchtigt. Ein Gruppieren mehrerer zu erinnernder Einheiten in eine übergeordnete Einheit ist im Zusammenhang mit dem Arbeitsgedächtnis¹ als „Chunking“ bekannt (z.B. Dallal und Meck 1990, Simon 1974, für eine ausführlichere Beschreibung siehe Kapitel 3). Ratten zum Beispiel vermeiden Wiederbesuche von Armen eines „radial maze“ effizienter, wenn sie verschiedene Arten von Futter immer in der gleichen räumlichen Anordnung vorfinden, als wenn die Belohnungskonfiguration wechselt (Dallal und Meck 1990). Diese verbesserte Vermeidung von Wiederbesuchen wird dem „Chunking“ zugeschrieben. In den Versuchen von Dallal und Meck (1990) ist die Bildung räumlicher „Chunks“ (Gruppierungen) auf Basis der Belohnungen jedoch nur möglich, wenn die räumlichen Beziehungen bereits bekannt, d.h., im Langzeitgedächtnis abgelegt sind. Dabei könnte die Gruppierung in „Chunks“ entweder auf selektivem Aufrufen von im Langzeitgedächtnis gespeicherter Information beruhen oder eine direkte Darstellung der im Langzeitgedächtnis repräsentierten Information sein (Dallal und Meck 1990). Unabhängig davon, welche dieser Möglichkeiten zutrifft, stehen diese räumlichen „Chunks“ also über lange Zeit zur Verfügung. Eine Blütenfledermaus könnte sich somit die Positionen einzelner Blüten innerhalb eines kleinräumigen Bereiches wie einer Baumkrone merken und die Gedächtnisanforderungen senken, indem sie jeweils mehrere Nektar gebende Blüten zu einer größeren räumlichen Struktur wie einem „Chunk“ zusammenfasst.

Verfügen Blütenfledermäuse über ein so hoch auflösendes Ortsgedächtnis, dass sie sich in einem kleinräumigen Areal wie einer Baumkrone an Ort und Qualität einzelner Blütenpositionen erinnern können? Wenn ja, gruppieren sie mehrere belohnende Blüten zu einer größeren räumlichen Struktur wie einem „Chunk“ oder verwenden sie Bewegungsregeln oder andere Strategien? Wenn die Tiere sich einzelne Blütenpositionen merken, wie hoch sind dann Kapazität und Flexibilität des Ortsgedächtnisses innerhalb eines solchen Areals? Wie viele Blüten können sich die Tiere merken? Können sie sich effizient an die ständig

¹ Arbeitsgedächtnis, auch Kurzzeitgedächtnis, aktives Gedächtnis oder unmittelbares Gedächtnis mit begrenzter Speicherkapazität (Birbaumer und Schmid 1991). Information wird im Arbeitsgedächtnis nur für kurze Zeit gespeichert und geht dann entweder ins Langzeitgedächtnis über oder wird vergessen (Birbaumer und Schmid 1991, Olton 1979).

wechselnden Bedingungen der Nahrungsverfügbarkeit anpassen? (Fragen zum Arbeitsgedächtnis der Tiere werden in Kapitel 3 behandelt.)

Zur Beantwortung dieser Fragen wurden Blütenfledermäuse, in Anlehnung an einen analogen methodischen Ansatz von Sutherland und Gass (1995) für Kolibris, darauf trainiert, an einem Feld aus 64 künstlichen Blüten Nektar zu suchen. Sie hatten die Aufgabe, die Nektar gebenden Blüten zu finden und deren Positionen zu lernen. Belohnende Blüten waren entweder geklumpt oder zufällig angeordnet (Abb. 2). Würden sich die Tiere keine einzelnen Blütenpositionen merken, sollten sie – unabhängig von der Verteilung belohnender Blüten – wahllos Nektar gebende und nicht Nektar gebende Blüten anfliegen. Lerneten sie jedoch die Positionen einzelner belohnender Blüten, sollte die Anordnung der Nektar gebenden Blüten innerhalb des Kunstblütenfeldes darüber Auskunft geben, ob die Tiere die Positionen mehrerer belohnender Blüten zu übergeordneten räumlichen Einheiten zusammenfassen. In diesem Fall sollten sie sich in der geklumpten Anordnung schneller mehr Blütenpositionen merken können als bei zufällig verteilten Blüten, da „Chunking“ im Allgemeinen zu einem schnelleren und besseren Erinnern von Information führt (Simon 1974).

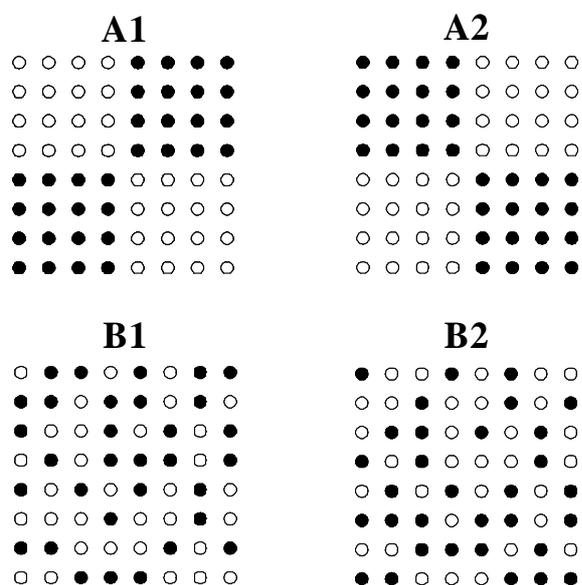


Abb. 2: Verteilung belohnender und nicht belohnender Kunstblüten im Blütenfeld: A1: Verteilungen „geklumpt“, B1: Verteilung „zufällig“, A2 und B2: Invertierung von A1 bzw. B1. Schwarze Kreise: Belohnende Blüten, weiße Kreise: nicht belohnende Blüten. Im Experiment waren die Blüten äußerlich nicht voneinander zu unterscheiden.

Insbesondere bei einer geometrisch regelmäßigen Anordnung kann statt der Verwendung des Ortsgedächtnisses auch das Erlernen einer geeigneten Suchstrategie zu hoher Sucheffizienz führen. Die Reaktion eines Tieres auf eine Invertierung der Blütenverteilung (bisher belohnende Blüten geben keinen Nektar mehr und umgekehrt), nachdem es gelernt hat, bevorzugt belohnende Blüten anzufliegen, ermöglicht eine Unterscheidung dieser beiden Möglichkeiten. Fliegen die Tiere nach der Invertierung hauptsächlich nicht mehr belohnende Blüten an, zeigt dies, dass sie eine spezifische Erwartung über den Belohnungs-zustand einzelner Blütenpositionen haben und damit tatsächlich ihr Ortsgedächtnis zum Wiederfinden belohnender Blüten nutzen. Ist eine derartige Erwartung nachzuweisen, gibt in einem solchen Experiment die Geschwindigkeit, mit der die Tiere lernen belohnende Blüten in einer neuen Verteilung anzufliegen, Aufschluss darüber wie flexibel ihr Ortsgedächtnis ist.

Tiere, Material und Methoden

Versuchstiere und Haltung

Am hier beschriebenen Versuch nahmen 6 adulte *Glossophaga soricina* teil. Die Tiere stammten aus der Zucht der Universität Erlangen und befanden sich zu Beginn der Versuche seit mindestens 2 Monaten in Seewiesen, wo sie mit weiteren Tieren derselben Art gemeinschaftlich gehalten wurden.

In der Haltung erhielten die Tiere 17%iges Honigwasser (Masse/Masse) pur sowie 17%iges Honigwasser mit Zusatz von Nektar Plus² bzw. Nutricomp®³, gemahlenen Blütenpollen und Banane, alles ad libitum. Etwa einmal pro Monat bekamen sie zusätzlich lebende Fliegen (*Musca domestica* L.).

Während der Verhaltensexperimente erhielten die Tiere an den Kunstblüten eine Lösung von Fruktose, Glukose und Saccharose zu gleichen Teilen in Leitungswasser (im Folgenden Nektar genannt). Der Zuckergehalt wurde per Refraktometer (Krüss Optronic HR 92) auf 18 Prozent eingestellt. Das Hexose/Saccharose-Verhältnis und die Konzentration der Lösung sind typisch für Fledermausblüten (von Helversen 1993). Die Nektarmenge einer einzelnen Belohnung betrug 9,6µl. Zu Beginn einer Versuchsnacht bekamen die Tiere zusätzlich je 1ml Wasser mit 200mg Nektar Plus und 300mg Nutricomp® sowie gemahlenem Blütenpollen in Schälchen.

Die Tiere wurden in einem zeitversetzten Licht-Dunkel-Wechsel von 12h:12h gehalten. Das Licht erlosch um 14:00 Uhr MEZ.

Versuchsaufbau

Die Versuche wurden mit einem senkrechten Feld aus 64 Kunstblüten durchgeführt. Die Kunstblüten waren in 8 Reihen mit je 8 Blüten in einem Abstand von 25 cm angeordnet (Abb. 2). Die Blütenköpfe bestanden aus PVC-Zylindern (Durchmesser: 32mm, Tiefe: 17mm) mit einem zentralen Loch für die Nektarzuleitung. Letztere erfolgte über ein Schlauchsystem mittels computergesteuerter Pumpe. Zur Registrierung eines besuchenden Versuchstieres verfügten die Blütenköpfe über Lichtschranken. Die Kunstblüten ragten etwa 20cm aus dem ansonsten mit glattem PVC verblendeten Blütenfeld heraus.

Während der Versuche wurden die Tiere in computergesteuerten Einzelkäfigen gehalten. Diese Käfige (1,53m x 0,69m x 2,24m, Länge x Breite x Höhe) waren mit je 2 Kunstblüten, einem Hangplatz an einer Waage, Überwachungskameras und automatischen Türen ausgestattet. Jedes einzelne Tier konnte automatisiert aus seinem Käfig herausgelassen werden, am Blütenfeld Nektar suchen und nach Beendigung eines Versuchsdurchlaufs (siehe Definitionen) wieder in den Käfig gesperrt werden.

Eine ausführliche Beschreibung der Methode findet sich in Kapitel 1.

Blütenfeld und Käfige befanden sich in einem Versuchsraum mit einer Grundfläche von etwa 40m² (5,3m x 8,7m – 3,0m x 3,0m) und einer Höhe von etwa 4m.

Versuchsdurchführung

Experiment

Die Tiere hatten die Aufgabe, einzeln am Blütenfeld Nektar zu suchen. Ein Tier konnte pro Versuchsdurchlauf (siehe Definitionen) an 32 der 64 Blüten je einmal eine Belohnung erhalten. Jedes Tier bekam zunächst entweder die Verteilung „geklumpt“ oder die Verteilung

² Nektar Plus: ca. ¼ Kaffeelöffel auf 40ml; Alleinfutter für Nektar trinkende Vögel, Nekton®, Günter Enderle, 75177 Pforzheim, Germany, www.nekton.de. Inhaltsstoffe: Kohlenhydrate, Eiweiße, Fette, Vitamine, Mineralstoffe.

³ ca. ¼ Kaffeelöffel auf 40ml; Pulver zur Herstellung von Trink- und Sondennahrung für Menschen, B. Braun Petzold GmbH, 34212 Melsungen, Germany, nicht mehr lieferbar. Inhaltsstoffe: Eiweiße, Kohlenhydrate, Fette, Ballaststoffe, Natrium, Spurenelemente, Vitamine.

„zufällig“ (Abb. 2 A1 und B1) in 4 aufeinander folgenden Nächten mit je 20 Versuchsdurchläufen präsentiert. Am 5. Tag wurde die jeweilige Blütenverteilung nach dem 10. Versuchsdurchlauf invertiert, d.h., vormals belohnende Blüten gaben jetzt keinen Nektar mehr und umgekehrt (Abb. 2 A2 und B2). Danach folgten 4 Tage mit der invertierten Verteilung. Am 10. Tag begann die gleiche Prozedur mit der jeweils anderen Blütenverteilung („geklumpt“ oder „zufällig“). Die Versuche wurden mit 2 Gruppen von je 3 Tieren durchgeführt. Je drei Tiere bekamen zunächst die Verteilung „geklumpt“ präsentiert, die anderen drei die Verteilung „zufällig“, wobei Tiere einer Gruppe mit verschiedenen Blütenverteilungen begannen (Tab. 1). Jede Nacht begann ein anderes Tier der Gruppe mit den Versuchen. Die Versuche begannen eine halbe Stunde nach Erlöschen des Lichts (14:30 MEZ).

Tab. 1: Reihenfolge der präsentierten Blütenverteilungen für die 6 Versuchstiere der beiden Gruppen

Gruppe	Tier	1. Verteilung	2. Verteilung
1	1	„geklumpt“	„zufällig“
1	2	„zufällig“	„geklumpt“
1	3	„zufällig“	„geklumpt“
2	4	„geklumpt“	„zufällig“
2	5	„geklumpt“	„zufällig“
2	6	„zufällig“	„geklumpt“

Käfige

Zwischen den Versuchsdurchläufen kehrten die Fledermäuse freiwillig in ihre Käfige zurück. Dort war die Futtergabe limitiert, indem an jeder Kunstblüte aufeinanderfolgende Futterrationen (9,6ul) frühestens nach einer Wartezeit von 90sec gegeben wurde. Die Tiere mussten mindestens 10min in ihrem Käfig verbringen, bevor sie für den nächsten Versuchsdurchlauf wieder freigelassen wurden. Dies sollte eine hohe Motivation der Tiere bei der Nahrungssuche am Blütenfeld gewährleisten. Vor und nach dem Versuch gab es keine Beschränkung der Belohnungen, tagsüber keine Belohnungen. Die Käfigblüten wurden streng alternierend belohnt.

Training

Dem eigentlichen Versuch gingen mehrere Trainingsphasen voraus:

1. Gewöhnung an den Käfig (ein bis zwei Nächte)

Jedes Tier verbrachte mindestens eine Nacht im eigenen Käfig, bis es sich dort gut zurecht fand und die Kunstblüten problemlos als Futterquelle annahm. Die Blüten waren zunächst voll gefüllt mit Zuckerwasser und mit Honig geruchlich markiert, um das Auffinden und Erkennen als Futterquelle zu erleichtern.

2. Raumerkundung (eine Nacht)

In der Nacht nach der Gewöhnung an die Käfige wurden nach etwa 2 Stunden, wenn alle Tiere deutlich mehr als 100 Anflüge an ihren Käfigblüten gemacht hatten, alle Käfigtüren geöffnet, so dass die Tiere gemeinsam den Versuchsraum erkunden konnten. Das Blütenfeld war mit Plastikfolie abgedeckt.

3. Flug am Blütenfeld I (eine Nacht)

Die Tiere konnten das Blütenfeld abwechselnd einzeln ausbeuten. Ein Tier konnte pro Versuchsdurchlauf aus jeder der 64 Blüten einmal Nektar erhalten. Die Tiere sollten lernen, dass sie am Blütenfeld Nektar bekommen konnten, dies aber nur einmal pro Blüte und Versuchsdurchlauf. Die einmalige Belohnung pro Versuchsdurchlauf sollte die Tiere dazu veranlassen, möglichst viele verschiedene Blüten anzufliegen, anstatt sich auf wenige zu beschränken.

4. Flug am Blütenfeld II (eine Nacht)

Die Tiere konnten das Blütenfeld abwechselnd einzeln ausbeuten. Ein Tier konnte pro Versuchsdurchlauf aus 32 der 64 Blüten einmal Nektar erhalten. Die Blütenverteilung war pseudozufällig (siehe Definitionen). Die Tiere sollten lernen, dass nur die Hälfte der Blüten ergiebig waren, diese jedoch ortsfest waren und pro Versuchsdurchlauf nur einmal Nektar gaben.

Definitionen und Berechnungen

Versuchsdurchlauf

Ein Versuchsdurchlauf begann mit dem ersten Blütenanflug am Feld und endete, sobald ein Tier entweder 64 beliebige Anflüge am Blütenfeld gemacht oder alle belohnenden Blüten mindestens einmal besucht hatte oder 5min seit Beginn des Versuchsdurchlaufs vergangen waren. Während eines Versuches absolvierte ein Tier 180 Versuchsdurchläufe (20 Versuchsdurchläufe pro Nacht an 9 aufeinanderfolgenden Nächten).

Tagesdurchlauf

Nummer eines Versuchsdurchlaufs während einer einzelnen Nacht (von 1 bis 20). Mit diesem Parameter wurde in der Datenanalyse die Verhaltensabhängigkeit der Tiere von der Nachtzeit modelliert.

Pseudozufällige Blütenverteilung

Pseudozufällige Blütenverteilungen (vgl. Abb. 2) wurden unter folgenden Einschränkungen per Zufallsgenerator ausgewählt:

- a) In einer vertikalen oder horizontalen Reihe maximal 3 direkt aufeinander folgende belohnende oder nicht belohnende Blüten.
- b) In einer Diagonalen maximal 4 direkt aufeinander folgende belohnende oder nicht belohnende Blüten.
- c) In einem Quadrat aus 4 direkt benachbarten Blüten maximal 3 belohnende oder nicht belohnende Blüten.

Mit diesen Regeln wurden räumliche Häufungen von belohnenden oder nicht belohnenden Blüten in der Blütenverteilung vermieden, und so der Unterschied zwischen der Verteilung „geklumpt“ und der Verteilung „zufällig“ möglichst groß gehalten.

Langzeitgedächtnis:

In der vorliegenden Arbeit wurde davon ausgegangen, dass die Ortspositionen belohnender Blüten über verschiedene Versuchsdurchläufe hinweg gelernt und damit im Langzeitgedächtnis gespeichert wurden.

Arbeitsgedächtnis:

Der Begriff „Arbeitsgedächtnis“ ist ein anderes Wort für Kurzzeitgedächtnis (Birbaumer und Schmid 1991). Information wird im Arbeitsgedächtnis nur für kurze Zeit gespeichert und geht dann entweder ins Langzeitgedächtnis über oder wird vergessen (Birbaumer und Schmid 1991, Olton 1979). Die Fledermäuse konnten sich theoretisch merken, welche Blüten sie am Feld bereits geleert hatten und diese Information im Arbeitsgedächtnis speichern.

Anteil Korrektwahlen

Der Anteil Korrektwahlen ist der Anteil belohnte Anflüge von 32 Erstanflügen. Ein nur auf Erstanflügen beruhendes Maß erlaubt die Beurteilung des Langzeitgedächtnisses unbeeinflusst durch das Arbeitsgedächtnis. Es wurden nur die ersten 32 Erstanflüge betrachtet, da ein Tier bis zum 32. Erstanflug theoretisch alle 32 belohnenden Blüten hätte

leer trinken können. Danach hätte sich der Anteil Korrektwahlen nur noch verschlechtern können, egal wie gut das Langzeitgedächtnis der Fledermaus ist.

Lern- und Plateauphasen

Der Anteil Korrektwahlen stieg während der ersten Versuchsdurchläufe steil an, flachte jedoch nach etwa 10 Versuchsdurchläufen deutlich ab. Daher war es für die Analyse des Lernverhaltens sinnvoll, die Lernkurven in 2 Phasen einzuteilen; eine Lernphase und eine Plateauphase.

Lernphase: Die Lernphase wurde als diejenige Anzahl von Versuchsdurchläufen definiert, bis alle Tiere in zwei aufeinander folgenden Versuchsdurchläufen im Mittel 95% des Anteils belohnter Anflüge erreichten, den sie in den Versuchsdurchläufen 21 bis 80 (Plateauphase, s. u.) zeigten. Bei beiden Blütenverteilungen erreichten die Tiere das Kriterium durchschnittlich innerhalb von 10 Versuchsdurchläufen (Abb. 12). Somit werden im Folgenden die Versuchsdurchläufe 1 bis 10 für den anfänglichen Versuchsabschnitt und die Versuchsdurchläufe 91 bis 100 für den Versuchsabschnitt nach der Verteilungsinvertierung als Lernphase bezeichnet (Tab. 2).

Plateauphase: Die der Lernphase folgende Phase wird als Plateauphase bezeichnet, wenn auch der Anteil Korrektwahlen sich hier noch leicht veränderte. Da sich der Versuch über mehrere Nächte erstreckte und der Anteil belohnter Anflüge von der Nachtzeit abhing (siehe Ergebnisse), zählen die letzten drei vollständigen Nächte eines Versuchsabschnitts als Plateauphase (Versuchsdurchlauf 21 bis 80 und 121 bis 180, Tab. 2).

Tab. 2: Aufteilung der Versuchsdurchläufe in Lern- und Plateauphasen. VDL: Versuchsdurchlauf	
Phase	VDL
Lernphase vor Verteilungsinvertierung	1 bis 10
Plateauphase vor Verteilungsinvertierung	21 bis 80
Lernphase nach Verteilungsinvertierung	91 bis 100
Plateauphase nach Verteilungsinvertierung	121 bis 180

Anzahl gelernter Blütenpositionen

Zur Bestimmung der Anzahl gelernter Blütenpositionen wurde davon ausgegangen, dass die 60 Versuchsdurchläufe während der Plateauphase (Versuchsdurchlauf 21 bis 80) wiederholte Messungen der gleichen Leistung eines einzelnen Tieres darstellten. Mit diesem Datensatz wurde für jedes Tier das Verhalten *innerhalb* eines Versuchsdurchlaufes analysiert. Ein Tier stand vor der Aufgabe Belohnungen zu ernten. Beim ersten Anflug innerhalb eines Versuchsdurchlaufes betrug die Zufallschance eine Belohnung zu finden 50% (32 von 64 Blüten waren belohnend). Mit zunehmender Zahl bereits geernteter Belohnungen sank die Chance, bei einem weiteren Erstanflug eine Belohnung zu finden, entsprechend dem noch verbleibenden Verhältnis von noch nicht besuchten belohnenden zu nicht belohnenden Blüten. Aus dem Datensatz der 60 Versuchsdurchläufe wurde jetzt sukzessive für die aufeinanderfolgenden Erstanflüge ermittelt, welcher Anteil zu einer Belohnung geführt hatte. Dieser aus dem Tierverhalten berechnete Wert wurde verglichen mit der jeweiligen Erwartung bei zufälliger Wahl. Bei Zufallswahl unterscheidet sich die Häufigkeit gefundener Belohnungen nicht von der Häufigkeit, mit der belohnende Blüten innerhalb der Menge noch nicht besuchter Blüten vorhanden sind.

Die „Anzahl gelernte Blüten“ war damit die Anzahl angeflogener belohnender Blüten, die noch signifikant über dem jeweiligen Zufallswert lag (Chi-Quadrat-Test, $p < 0,05$).

Berechnung des Näheindex

Die Ergebnisse ließen vermuten, dass der Besuch nicht belohnender Blüten durch die Nachbarschaft zu belohnenden Blüten beeinflusst wurde. Zur Überprüfung dieser Hypothese, wurde ein Index berechnet, der angab, in welchem Ausmaß eine Blüte von belohnenden

Blüten umgeben war. Dieser Näheindex berücksichtigt Anzahl und Entfernung belohnender Blüten um eine nicht belohnende Blüte und berechnete sich wie folgt:

$$\text{Näheindex} = \sum_{i=1}^3 (N_i * g_i), \quad \text{wobei} \quad g_i = \frac{\text{Abstand}_i \text{ in cm}}{25\text{cm}}$$

Dabei ist N_i die Anzahl von Blüten der i -ten Abstandskategorie und g_i die Gewichtung dieser Abstandskategorie. Der Abstand zwischen zwei direkt benachbarten Blüten betrug 25cm (Abstandskategorie 1), womit $g_1=1,00$, $g_2=0,71$ und $g_3=0,50$. Abb. 3 zeigt ein Beispiel für die Berechnung des Näheindexes für eine nicht belohnende Blüte.

Datenanalyse

Die statistische Analyse des Korrektwahlanteils und der Korrelation von Anfluganzahl an nicht belohnende Blüten mit der Anzahl und Entfernung belohnender Blüten wurde mit Hilfe allgemeiner linearer Modelle (GLM, Procedure Genmod) durchgeführt. Für die Analyse des Korrektwahlanteils wurden Modelle für die Lernphasen und die Plateauphasen (siehe Definitionen) erstellt. Da der Korrektwahlanteil mit Hilfe binomialer Daten ermittelt wurde (korrekt oder falsch), erfolgte die Anpassung der Modelle mit Binomialverteilung und logit-Linkfunktion. Als abhängige Variable wurde in allen Modellen zum Korrektwahlanteil der explizit angegebene Quotient „belohnte Anflüge bis zum 32. Erstanflug/Anzahl insgesamt durchgeführte Erstanflüge bis zum 32. Erstanflug“ verwendet. Für die Analyse der Korrelation zwischen Anfluganzahl und Näheindex wurde die Verteilung „poisson“ und die Linkfunktion „identity“ angegeben, da keine Transformation der Daten notwendig war. Die Tiere wurden als „repeated subject“ behandelt, die Korrelationsstruktur als Autoregression (AR(1)) angegeben. Es wurde die dscale-Option verwendet, um eine Überdispersion zu korrigieren, wenn die Devianz von 1 abwich. Die im Folgenden gezeigten Ergebnisse entsprechen dem minimal adäquaten Modell. Letzteres wurde bestimmt durch systematische rückwärtsgerichtete Eliminierung der in der Typ 3-Analyse nicht signifikanten Faktoren aus dem Modell (GLM, Chi-Quadrat, $p>0,05$), d.h., es wurde mit dem höchsten Interaktionsterm mit dem höchsten p-Wert begonnen und rückwärts bis zu den Haupteffekten alle nicht signifikanten Faktoren einzeln aus dem Modell entfernt. Die in den Ergebnissen angegebenen nicht signifikanten p- und Chi-Quadrat-Werte wurden durch einzelnes Wiedereinfügen des entsprechenden Faktors in das minimale Modell ermittelt, da die in der rückwärtsgerichteten Eliminierung erhaltenen Werte in den meisten Fällen von Modellen ausgehen, die nicht dem minimalen Modell entsprechen. Dabei wurden für Interaktionsterme die zugehörigen Haupt- und Interaktionseffekte niedrigerer Ordnung mit berücksichtigt.

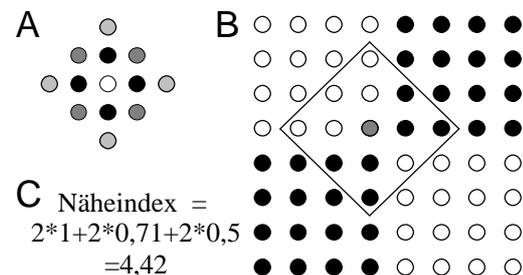


Abb. 3: Berechnung des Näheindex: A: Schematische Darstellung einer Feldblüte (Mitte, weiß) mit Nachbarn im Abstand von 25cm (schwarz), 35cm (dunkelgrau) und 50cm (hellgrau). B: Schematische Darstellung des Blütenfeldes mit der Verteilung „geklumpt“ mit belohnenden (schwarz) und nicht belohnenden Blüten (weiß). Das Quadrat schließt alle Blüten ein, die in die Näheindexberechnung für die dunkelgrau markierte Blüte eingehen. C: Näheindexberechnung für die in B dunkelgrau markierte Blüte.

Der Anteil Korrektwahlen für die Versuchsdurchläufe 90 (vor der Verteilungsinvertierung) und 91 (danach) waren normalverteilt (Shapiro Wilk Test, $DF= 6$, $p>0,05$, Tab. 3), so dass T-Tests mit untransformierten Daten durchgeführt werden konnten.

Für die generalisierten linearen Modelle wurde das Programm „The SAS System for Windows“, Release 8.02, TS Level 02M0, verwendet. T-Tests wurden mit SPSS für Windows, Standard Version 11.5.1 durchgeführt. Die Berechnung von Vorzeichen- und Chi-Quadrat-Tests erfolgte per Hand.

Tab. 3: Ergebnisse des Tests auf Normalverteilung des Korrektwahlanteils nach Shapiro-Wilk für die Versuchsdurchläufe 90 (vor der Verteilungsinvertierung) und 91 (nach der Verteilungsinvertierung).

Verteilung	Versuchsdurchlauf	Statistik	DF	p
„geklumpt“	90	0,899	6	0,367
	90	0,962	6	0,836
„zufällig“	90	0,864	6	0,203
	90	0,958	6	0,801

Ergebnisse

Die Tiere beendeten 36% der Versuchsdurchläufe mit dem 64. Anflug, 6% mit dem Besuch der 32. belohnten Blüte und den Rest mit dem Ablauf der 5 min. Dabei beendete ein Tier auffällig häufig einen Versuchsdurchlauf mit dem 64. Anflug (88% aller Versuchsdurchläufe), fand jedoch nie alle belohnenden Blüten. Ohne dieses Tier wurden durchschnittlich ein Viertel der Versuchsdurchläufe mit dem 64. Anflug beendet. Bei „geklumpt“ fanden 4 der 6 Tiere mindestens einmal alle belohnenden Blüten (maximal: 48 Mal), bei „zufällig“ lediglich eines (34 Mal). Der letzte Anflug eines Versuchsdurchlaufs erfolgte durchschnittlich nach etwa 3,5min.

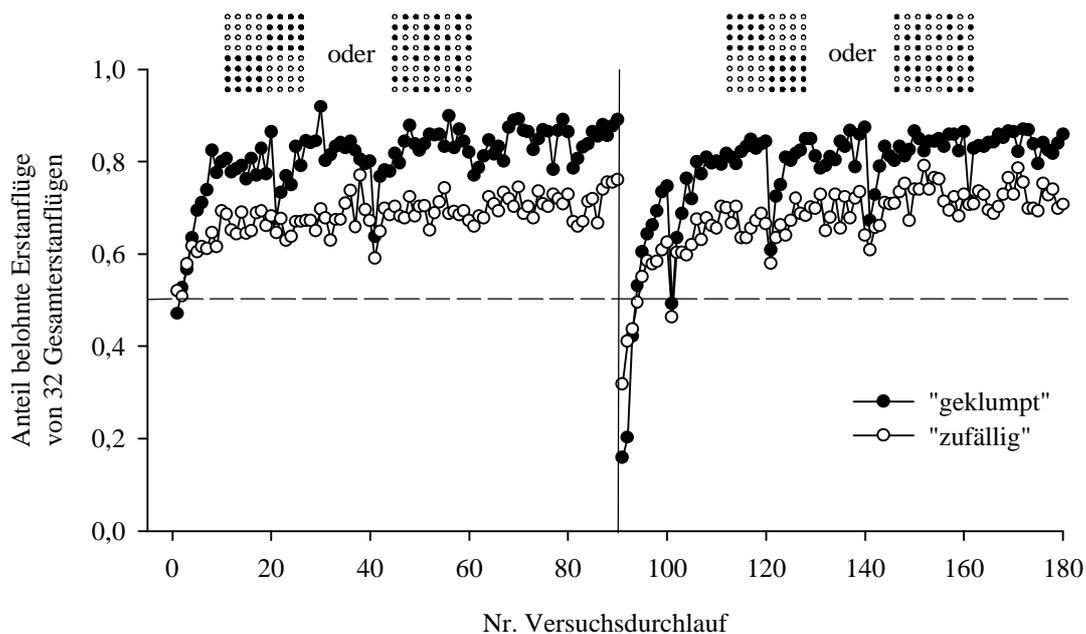


Abb. 4: Lernkurve. Anteil Korrektwahlen von n=6 Tieren gemessen als Anteil belohnte Erstanflüge von allen Erstanflügen bis zum 32. Erstanflug. Schwarze Kreise: Verteilung „geklumpt“, weiße Kreise: Verteilung „zufällig“ (weiße Kreise). Die 180 Versuchsdurchläufe liefen über 9 Nächte mit je 20 Versuchsdurchläufen. Die lokalen Leistungsminima traten zu Beginn jeder nächtlichen Versuchsphase auf. Nach Versuchsdurchlauf 90 (Mitte der 5. Nacht, senkrechte Linie) wurde die Blütenverteilung invertiert, d.h., vormals belohnende Blüten gaben keinen Nektar mehr und umgekehrt. Die gestrichelte horizontale Linie bei 0,5 zeigt Zufallswahl. Die Abbildung umfasst 65882 Blütenbesuche (Erstanflüge), davon 32717 für Verteilung „geklumpt“ und 33165 für Verteilung „zufällig“. Die minimale Anzahl Anflüge pro Versuchsdurchlauf und Tier betrug 4, die maximale 64. Lediglich Tier 11 flog pro Versuchsdurchlauf ab und zu weniger als 10 Mal an Blüten an, bei der Verteilung „geklumpt“ 5 Mal, bei der Verteilung „zufällig“ 4 Mal. Der Median der Anzahl Anflüge pro Versuchsdurchlauf lag mit einer Ausnahme (Tier 11, Verteilung „geklumpt“, Median = 25) immer bei 32, der Mittelwert in 8 Fällen ebenfalls, ansonsten bei 31, 30, 29 bzw. 25.

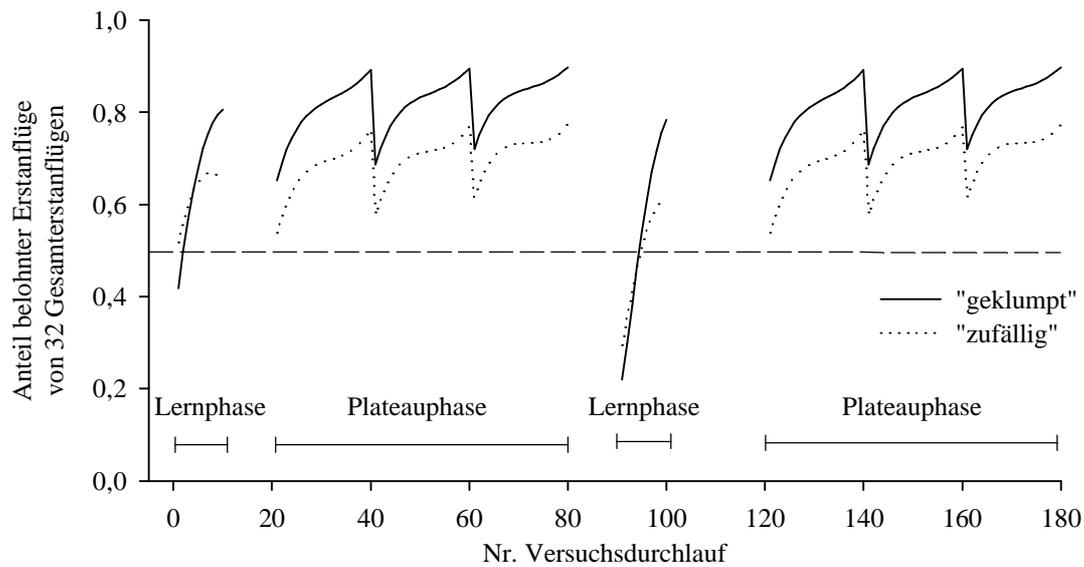


Abb. 5: Graphische Darstellung der berechneten generalisierten linearen Modelle für die Lern- und Plateauphasen (Versuchsdurchlauf 1-10, 21-80, 91-100 und 121-180) auf Grundlage der Daten in Abb. 4. Für Einzelheiten siehe Tab. 4, Tab. 5, Tab. 6, Tab. 7 sowie Abb. 7 und Abb. 9 B. Die lokalen Leistungsminima traten zu Beginn jeder nächtlichen Versuchsphase auf, der Einbruch des Korrektwahlenanteils bei Versuchsdurchlauf 91 nach der Verteilungsinvertierung. Die gestrichelte horizontale Linie bei 0,5 zeigt Zufallswahl.

Gleichung für die Lernphasen: $y = -0,0152 * \text{Versuchsdurchlauf} * \text{Versuchsdurchlauf} + 0,3163 * \text{Versuchsdurchlauf} - 0,0889 * \text{Versuchsdurchlauf} * \text{Verteilungsinvertierung} + 0,1346 * \text{Versuchsdurchlauf} * \text{Verteilung} + 1,0292 * \text{Verteilungsinvertierung} - 0,5302 * \text{Verteilung} - 1,1746$
 In den Modellen für die Lernphasen werden auch die Versuchsdurchläufe 91-100 (nach der Verteilungsinvertierung) als 1-10 nummeriert.

Gleichung für die Plateauphasen: $y = 0,0004 * \text{Tagesdurchlauf} * \text{Tagesdurchlauf} * \text{Tagesdurchlauf} - 0,0143 * \text{Tagesdurchlauf} * \text{Tagesdurchlauf} + 0,0242 * \text{Tagesdurchlauf} * \text{Verteilung} - 0,0067 * \text{Tagesdurchlauf} * \text{Tag} + 0,1922 * \text{Tagesdurchlauf} + 0,4504 * \text{Verteilung} + 0,1665 * \text{Tag} - 0,1874$

Ein Tagesdurchlauf ist die Nummer eines Versuchsdurchlaufes während einer einzelnen Nacht und hat damit die Werte von 1 bis 20.

Tab. 4: Korrektwahlenanteil: Ergebnisse der Signifikanztests der in den berechneten generalisierten linearen Modellen enthaltenen Parameter für die Lernphasen. VDL: Versuchsdurchlauf, *: signifikantes Ergebnis. Schätzwerte der Parameter s. Tab. 5.			
Source	DF	Chi-Quadrat	p
VDL	1	5,84	0,0157 *
Verteilung	1	5,09	0,0240 *
Verteilungsinvertierung	1	5,20	0,0225 *
VDL * VDL	1	5,75	0,0165 *
VDL * Verteilung	1	5,47	0,0194 *
VDL * Verteilungsinvertierung	1	4,76	0,0291 *
VDL * VDL * VDL	1	2,35	0,1253
Verteilung*Verteilungsinvertierung	1	3,75	0,0529
VDL * Verteilung* Verteilungsinvertierung	1	1,02	0,3121

Tab. 5: Korrektwahlenanteil: Ergebnisse der Post hoc-Tests für die Lernphasen. VDL: Versuchsdurchlauf, VI: Verteilungsinvertierung, SF: Standardfehler

Parameter	Wert	SF	95%		Z	p
			Konfidenzintervall			
y-Achsenabschnitt	-1,1746	0,1045	-1,3794	-0,9697	-11,24	<0,0001
VDL	0,3163	0,0275	0,2623	0,3702	11,48	<0,0001
Verteilung „geklumpt“ getestet gegen „zufällig“	-0,5302	0,0993	-0,7248	-0,3357	-5,34	<0,0001
Vor VI getestet gegen nach VI	1,0292	0,1573	0,7209	1,3376	6,54	<0,0001
VDL*VDL	-0,0152	0,0015	-0,0181	-0,0123	-10,36	<0,0001
VDL*Verteilung „geklumpt“ getestet gegen VDL*Verteilung „zufällig“	0,1346	0,0206	0,0943	0,1749	6,55	<0,0001
VDL*Vor VI getestet gegen VDL*Nach VI	-0,0889	0,0202	-0,1284	-0,0494	-4,41	<0,0001

Tab. 6: Korrektwahlenanteil: Ergebnisse der Signifikanztests der in den berechneten generalisierten linearen Modellen enthaltenen Parameter für die Plateauphasen. TDL: Tagesdurchlauf, *: signifikantes Ergebnis. Schätzwerte der Parameter s. Tab. 7.

Source	DF	Chi-Quadrat	p
TDL	1	5,56	0,0184 *
Nacht	1	5,84	0,0157 *
Verteilungsinvertierung	1	0,11	0,7400
Verteilung	1	5,36	0,0206 *
TDL*TDL	1	5,23	0,0222 *
TDL*Nacht	1	4,13	0,0421 *
Nacht*Verteilungsinvertierung	1	0,17	0,6815
TDL*Verteilung	1	3,88	0,0488 *
TDL*Verteilungsinvertierung	1	0,33	0,5673
Nacht*Verteilung	1	1,63	0,2016
Verteilungsinvertierung*Verteilung	1	3,84	0,0502
TDL*TDL*TDL	1	5,03	0,0249 *
TDL*Nacht*Verteilung	1	0,00	0,9449
TDL*Verteilungsinvertierung*Verteilung	1	0,22	0,6359
Nacht*Verteilungsinvertierung*Verteilung	1	0,25	0,6183
TDL*Nacht*Verteilung*Verteilungsinvertierung	2	4,57	0,1019

Tab. 7: Korrektwahlenanteil: Ergebnisse der Post hoc-Tests für die Plateauphasen. TDL: Tagesdurchlauf, SF: Standardfehler.

Parameter	Wert	SF	95% Konfidenzintervall		Z	p
y-Achsenabschnitt	-0,1874	0,0616	-0,3080	-0,0667	-3,04	0,0023
TDL	0,1922	0,0235	0,1462	0,2382	8,19	<0,0001
Tag	0,1665	0,0170	0,1332	0,1998	9,80	<0,0001
Verteilung „geklumpt“ getestet gegen „zufällig“	0,4504	0,0577	0,3373	0,5634	7,81	<0,0001
TDL*Tag	-0,0067	0,0020	-0,0106	-0,0028	-3,39	0,0007
TDL*TDL	-0,0143	0,0024	-0,0190	-0,0096	-5,98	<0,0001
TDL*Verteilung „geklumpt“ getestet gegen TDL*Verteilung „zufällig“	0,0242	0,0073	0,0099	0,0385	3,31	0,0009
TDL*TDL*TDL	0,0004	0,0001	0,0002	0,0005	5,24	<0,0001

Entwicklung des Korrektwahlenanteils im Verlauf des Versuchs

Die Fledermäuse wählten zu Beginn eines Versuches, also nach erstmaliger Konfrontation mit der Verteilung „geklumpt“ oder der Verteilung „zufällig“ (Abb. 2), zufällig belohnende und nicht belohnende Blüten (Abb. 4). Der Anteil Korrektwahlen lag demnach für beide Verteilungen im Versuchsdurchlauf 1 bei etwa 50%. Die Tiere steigerten dann den Anteil ihrer Korrektwahlen innerhalb der Lernphase signifikant (GLM, Versuchsdurchlauf (VDL) und $VDL*VDL$, Chi-Quadrat = 5,84 und 5,75, $DF=1$, $p<0,05$, Tab. 4). Diese Steigerung war bei der Verteilung „geklumpt“ signifikant stärker als bei der Verteilung „zufällig“ (GLM, $VDL*Verteilung$, $Z=6,55$, $p<0,0001$, Tab. 5, Abb. 6).

In der folgenden Plateauphase (Versuchsdurchlauf 21-80) zeigte sich, dass das Verhalten der Fledermäuse von der Nachtzeit abhing. Die Tiere begannen eine Nacht mit einem relativ niedrigen Anteil Korrektwahlen, den sie zunächst stark und später nur noch wenig steigerten (GLM, TDL , $TDL*TDL*TDL$, Chi-Quadrat = 5,56, 5,23 und 5,03, $DF=1$, $p<0,05$, Tab. 6, Abb. 7). Außerdem traten zu Beginn jeder nächtlichen Versuchsphase lokale Leistungsminima auf; der Anteil Korrektwahlen zu Beginn einer Nacht lag also deutlich niedriger als gegen Ende der Vornacht. Diese Leistungsminima lagen allerdings mit jeder weiteren Nacht etwas höher als in der Vornacht, wobei der Anteil Korrektwahlen gegen Ende jeder Nacht der Plateauphase relativ gleich war. Dies äußerte sich in einer signifikanten Abnahme des nächtlichen Anstiegs des Korrektwahlenanteils mit den Nächten (GLM, $TDL*Tag$, $Z= -3,39$, $p<0,001$, Tab. 7, Abb. 7). Der Anstieg des Korrektwahlenanteils innerhalb einer Nacht war bei der Verteilung „geklumpt“ signifikant steiler als bei der Verteilung „zufällig“ ($Z=3,31$, $p<0,001$, Abb. 8 A). Des Weiteren war der Anteil Korrektwahlen bei der Verteilung „geklumpt“

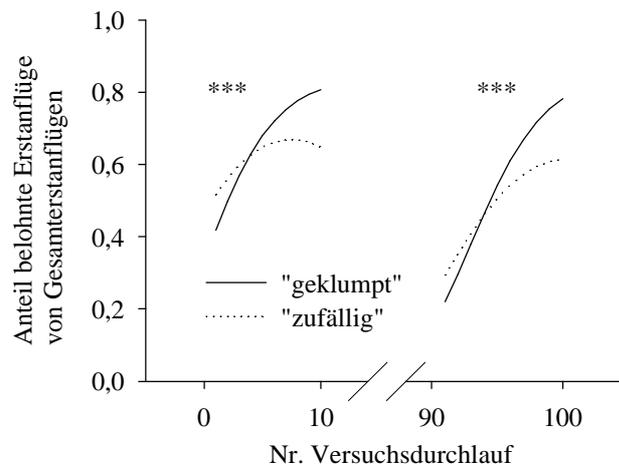


Abb. 6: Graphische Darstellung der generalisierten linearen Modelle für die Lernphasen (Versuchsdurchlauf 1-10 und 91-100). Durchgezogene Linie: Verteilung „geklumpt“, gepunktete Linie: Verteilung „zufällig“. Die Signifikanzangaben beziehen sich auf den Interaktionseffekt Versuchsdurchlauf * Verteilung im Post hoc-Test (***: $p<0,0001$). Für die Kurvengleichung siehe Legende der Abb. 5.

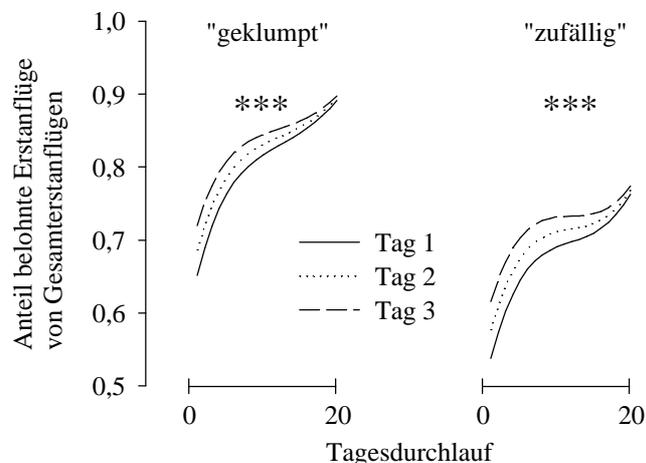


Abb. 7: Graphische Darstellung der generalisierten linearen Modelle für die Plateauphasen (Versuchsdurchlauf 21-80 und 121-180) für die Verteilungen „geklumpt“ und „zufällig“. Zur besseren Vergleichbarkeit wurden die Kurven für die Beurteilung des Interaktionseffekts Tagesdurchlauf*Tag über den Tagesdurchlauf aufgetragen. Die Signifikanzangaben beziehen sich auf den Interaktionseffekt Tagesdurchlauf * Tag im Post hoc-Test (***: $p<0,001$). TDL: Tagesdurchlauf. Kurvengleichung siehe Legende der Abb. 5.

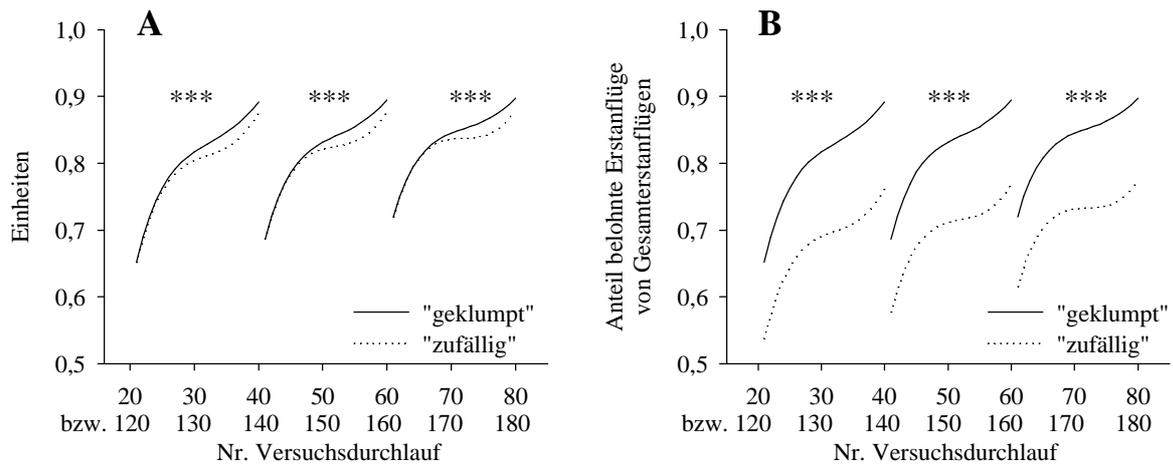


Abb. 8: Graphische Darstellung der generalisierten linearen Modelle für die Plateauphasen (Versuchsdurchlauf 21-80 und 121-180). A: Die Werte wurden hier auf den ersten Versuchsdurchlauf eines jeden Tages normiert, d.h., der Korrektwahlanteil in der Verteilung „zufällig“ wurde auf das Anfangsniveau der Verteilung „geklumpt“ angehoben, um eine bessere Vergleichbarkeit zu gewährleisten. B: Original-Modell. Die Signifikanzangaben beziehen sich auf den Interaktionseffekt Tagesdurchlauf*Verteilung im Post hoc-Test (***: $p < 0,001$). Für die Kurvengleichung siehe Legende der Abb. 5.

insgesamt signifikant höher als bei der Verteilung „zufällig“ (GLM, $Z=7,81$, $p < 0,0001$, Abb. 8 B).

Einfluss der Verteilungsinvertierung

Der Anteil Korrektwahlen fiel nach der Verteilungsinvertierung (=Invertierung der Blütenverteilung) von signifikant über 50% (Zufallswahl) in Versuchsdurchlauf 90 auf signifikant unter 50% in Versuchsdurchlauf 91 (zweiseitiger T-Test, $DF=5$, $T=12,3$ bzw. $T=13,1$, $p < 0,001$, Abb. 9, Tab. 8). Dabei lag der Anteil Korrektwahlen bei der Verteilung „geklumpt“ vor der Verteilungsinvertierung signifikant höher als bei der Verteilung „zufällig“

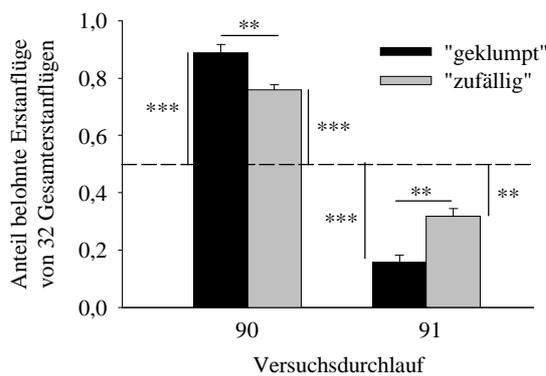


Abb. 9: Anteil Korrektwahlen der Tiere im Versuchsdurchlauf vor und nach der Verteilungsinvertierung (Versuchsdurchlauf 90 und 91). Schwarz: Verteilung „geklumpt“, grau: Verteilung „zufällig“. **: $p < 0,010$, ***: $p < 0,001$ (T-Test). Gestrichelte horizontale Linie bei 0,5: Zufallswahl, Fehlerbalken: Standardfehler.

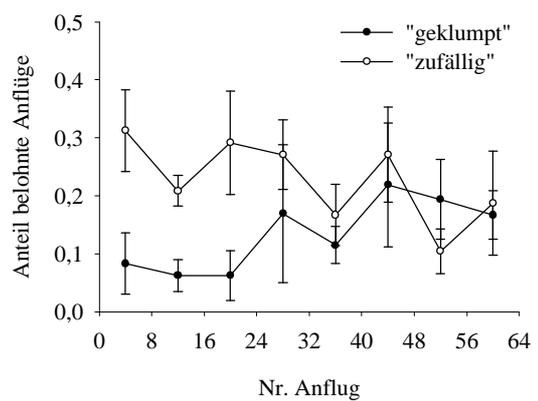


Abb. 10: Anteil belohnte Anflüge von allen Anflügen im Versuchsdurchlauf 91 für die Verteilung „geklumpt“ (schwarze Kreise) und die Verteilung „zufällig“ (weiße Kreise). Datenpunkte sind Mittelwerte über je 8 aufeinanderfolgende Anflüge und über alle 6 Tiere (Verteilung „geklumpt“: bis Anflug Nr. 31 6 Tiere, bis Anflug 37 5, bis Anflug 53 4, danach 3 Tiere; Verteilung „zufällig“: immer 6 Tiere).

(89% bzw. 76%, zweiseitiger T-Test, $T=5,4$, $DF=5$, $p<0,01$), danach signifikant niedriger (16% bzw. 32%, zweiseitiger T-Test, $T=-4,0$, $DF=5$, $p=0,01$, Abb. 9, Tab. 9). Innerhalb des Versuchsdurchlaufs 91 stieg der Anteil Korrektwahlen bei der Verteilung „geklumpt“, während er bei der Verteilung „zufällig“ sank (Abb. 10). (Während der Plateauphase nahm der Anteil Korrektwahlen innerhalb eines Versuchsdurchlaufs dagegen in beiden Verteilungen ab (Abb. 14).)

In der Lernphase nach der Verteilungsinvertierung steigerten die Tiere den Anteil Korrektwahlen schneller als in der ersten Lernphase (GLM, VDL^* Verteilungsinvertierung, $Z=-4,41$, $p<0,0001$, Tab. 5, Abb. 11), wobei die Steigerung bei der Verteilung „geklumpt“ in beiden Lernphasen höher war als bei der Verteilung „zufällig“ (GLM, VDL^* Verteilung, $Z=6,55$, $p<0,001$, Tab. 5, Abb. 6). Während die Tiere vor der Verteilungsinvertierung 10 Versuchsdurchläufe brauchten, um in 2 aufeinander folgenden Versuchsdurchläufen mindestens 95% ihrer durchschnittlichen Leistung während der Plateauphase zu erreichen, benötigten sie nach der Verteilungsinvertierung 17 Versuchsdurchläufe (Abb. 12). Es ergab sich hier kein signifikanter Unterschied zwischen den Verteilungen „geklumpt“ und „zufällig“ (zweiseitiger Vorzeichentest, $N=6$, $x=3$, $p>0,05$).

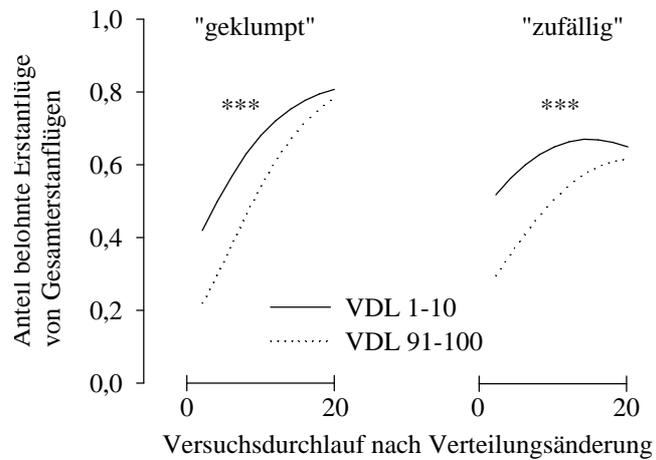


Abb. 11: Graphische Darstellung der generalisierten linearen Modelle für die Lernphasen (Versuchsdurchlauf 1-10 und 91-100). Durchgezogene Linie: Verteilung „geklumpt“, gepunktete Linie: Verteilung „zufällig“. VDL: Versuchsdurchlauf. Zur besseren Vergleichbarkeit wurden die Kurven für die Beurteilung des Interaktionseffekts VDL^* Verteilungsinvertierung über „Versuchsdurchlauf nach Verteilungsinvertierung“ aufgetragen. Die Signifikanzangaben beziehen sich auf den Parameter VDL^* Verteilungsinvertierung im Post hoc-Test (***: $p<0,0001$, Tab. 4). Kurvengleichung siehe Legende der Abb. 5.

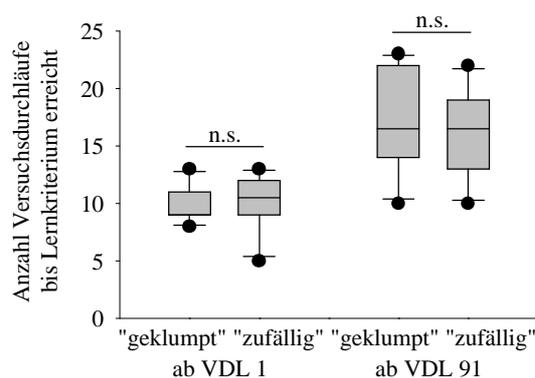


Abb. 12: Anzahl Versuchsdurchläufe bis die Tiere in 2 aufeinanderfolgenden Versuchsdurchläufen 95% des mittleren Korrektwahlenanteils (minimal 57%, maximal 83%) erreichten, den sie in den Plateauphasen (Versuchsdurchlauf 21-80 bzw. 121-180) zeigten. VDL: Versuchsdurchlauf, n.s.: nicht signifikant (zweiseitiger Vorzeichentest, $N=6$, $x=3$, $p=1,312$).

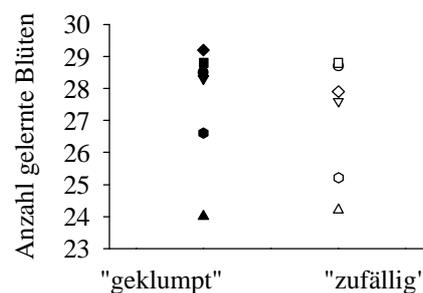


Abb. 13: Anzahl gelernter Blüten für die Verteilungen „geklumpt“ (schwarze Symbole) und „zufällig“ (weiße Symbole). Zur Definition der Anzahl gelernter Blüten s. Text. Gleiche Symbole entsprechen dem gleichen Tier, unabhängig von der Farbe.

Die Verteilungsinvertierung hatte keinen Einfluss auf den Anteil Korrektwahlen in den Plateauphasen (GLM, Verteilungsinvertierung, Chi-Quadrat=0,11, DF=1, $p>0,05$, Tab. 6). Alle für die Plateauphase vor der Verteilungsinvertierung getroffenen Aussagen gelten somit für beide Plateauphasen.

Kapazität des Ortsgedächtnisses

Im Mittel merkten sich die Tiere mindestens 27,6 Blüten in der Verteilung „geklumpt“ und 27,0 Blüten in der Verteilung „zufällig“ (Abb. 13). Diese Werte sind nicht nur deshalb Mindestwerte, weil die Tiere in diesem Versuch nicht gezwungen waren, maximale Leistung zu zeigen, sondern auch weil die ermittelten Zahlen nur in 3 von 12 Fällen aufgrund der absinkenden Leistung der Tiere zustande kam (Anzahl gelernte Blüten unter 26). Alle anderen Fälle waren eine Grenze des statistischen Tests.

Anteil Korrektwahlen innerhalb eines Versuchsdurchlaufs

Der Anteil Korrektwahlen der Tiere lag innerhalb eines Versuchsdurchlaufs während der Plateauphasen immer oberhalb der Zufallserwartung (Abb. 14). Allerdings war dieser Unterschied im Mittel nur bis Erstanflug Nr. 37 (Verteilung „geklumpt“) bzw. 43 (Verteilung „zufällig“) statistisch abzusichern (Chi-Quadrat-Tests, $p<0,05$). Die nicht statistisch absicherbaren letzten 5 Anflüge eines Versuchsdurchlaufs (Abb. 14 A, graue Symbole) lagen jedoch soviel höher als die Erwartung, dass ein weiterführender Unterschied zu vermuten ist.

Tab. 8: Ergebnisse der zweiseitigen T-Tests auf Unterschiede des Korrektwahlenanteils von 50% für Versuchsdurchlauf 90 (vor der Verteilungsinvertierung) und 91 (nach der Verteilungsinvertierung).

Verteilung	VDL	DF	T	p
„geklumpt“	90	5	12,3	0,000
„geklumpt“	91	5	-12,3	0,000
„zufällig“	90	5	13,1	0,000
„zufällig“	91	5	-6,0	0,002

Tab. 9: Ergebnisse der zweiseitigen T-Tests auf Unterschiede im Korrektwahlenanteil zwischen den Verteilungen vor und nach der Verteilungsinvertierung (Versuchsdurchlauf 90 bzw. 91, Abb. 9). VDL: Versuchsdurchlauf

VDL	DF	T	p (zweiseitig)
90	5	5,4	0,003
91	5	-4,0	0,010

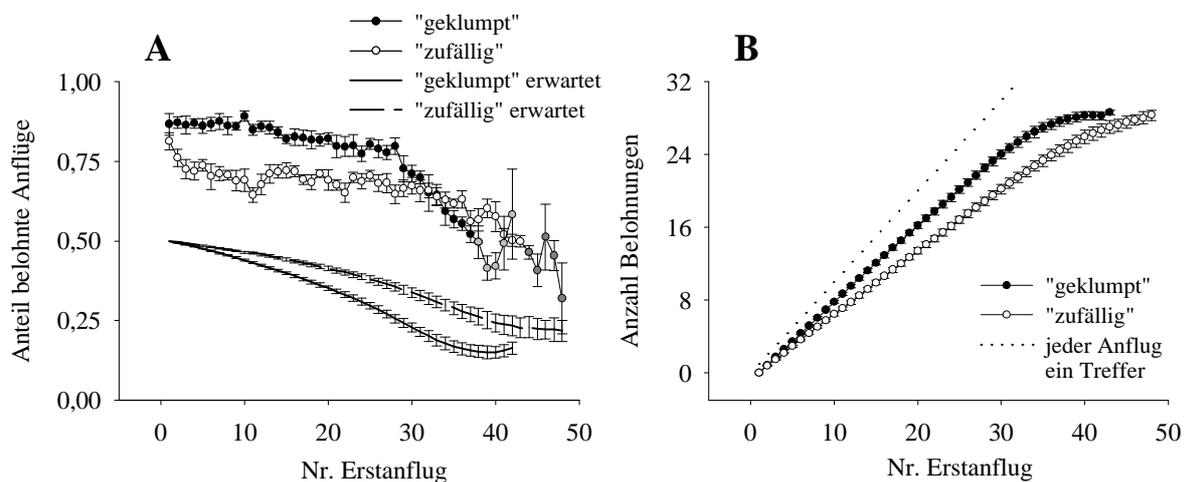


Abb. 14: Anteil belohnte Anflüge von allen Erstanflügen (A) und kumulative Anzahl Belohnungen im Verlaufe eines Versuchsdurchlaufs (B). Daten sind Mittelwerte für alle 6 Tiere während der Plateauphasen (Versuchsdurchlauf 21 bis 80 und 121 bis 180). Schwarze Kreise: gemessene Werte der Verteilung „geklumpt“, weiße Kreise: gemessene Werte der Verteilung „zufällig“, Fehlerbalken: Standardfehler. A: Linien: Theoretisch erwarteter Anteil belohnter Anflüge, wenn die Tiere völlig zufällig ans Blütenfeld angefliegen wären. Durchgezogene Linie: Verteilung „geklumpt“, gestrichelte Linie: Verteilung „zufällig“. Graue Kreise: Gemessene Werte für Verteilung „geklumpt“ (hellgrau) und „zufällig“ (dunkelgrau), die aufgrund der geringen Erwartung mit dem Chi-Quadrat-Test nicht mehr auf Unterschiede zur theoretischen Erwartung getestet werden konnten. Bis auf wenige Ausnahmen lag die Leistung in allen messbaren Fällen für jeden Anflug signifikant über den theoretisch für Zufallswahl erwarteten Werten (Chi-Quadrat-Test, $p<0,05$, A). Nicht signifikant von der Zufallserwartung verschiedene Erstanflüge (A): Verteilung „geklumpt“: Ein Tier Erstanflug Nr. 32, Verteilung „zufällig“: Ein Tier Erstanflug Nr. 6, 10 und 44, ein Tier Erstanflug Nr. 38, 40, 41 und 43. B: Gepunktete Linie: theoretische Summe der Belohnungen bei ausschließlich korrekten Anflügen.

Es gab einzelne Anflüge, die sich nicht signifikant von der Zufallserwartung unterschieden. Bei der Verteilung „geklumpt“ war dies ein einziger Erstanflug (Nr. 32) bei einem Tier, bei der Verteilung „zufällig“ waren es bei einem Tier 3 weit auseinanderliegende Erstanflüge (Nr. 6, 10 und 44), bei einem weiteren 4 (Nr. 38, 40, 41 und 43). Da es sich hier lediglich um einzelne, innerhalb des Versuchsdurchlaufs zumeist weit verstreute Anflüge handelt, ändert dies nichts am Gesamtbefund.

Die Tiere flogen also – soweit messbar – bis zum Ende eines Versuchsdurchlaufs gezielt belohnende Blüten an.

Abb. 14 B zeigt die kumulative Anzahl Belohnungen, die die Tiere im Verlaufe eines Versuchsdurchlaufs erhielten. Hier zeigt sich noch einmal anschaulich, dass die Tiere bei der Verteilung „geklumpt“ weniger Erstanflüge benötigten, um eine bestimmte Anzahl Belohnungen zu bekommen, als bei „zufällig“. Die endgültige Anzahl erhaltener Belohnungen war jedoch bei insgesamt 64 Anflügen (nicht Erstanflügen!) in beiden Verteilungen annähernd gleich. Die Tiere fanden allerdings innerhalb dieser 64 Anflüge im Mittel nicht alle, sondern nur ca. 28 der 32 belohnenden Blüten. Diese Zahl stimmt wiederum mit der oben ermittelten Anzahl gelernter Blüten gut überein.

Anflüge an nicht belohnende Blüten

Die Tiere flogen bei beiden Verteilungen auch während der Plateauphase immer wieder nicht belohnende Blüten an. Die Verteilung der Anflüge an nicht belohnende Blüten (siehe Abb. 15 für eine exemplarische Darstellung) war von der Nähe und Anzahl umgebender belohnender Blüten abhängig. Die Anflughäufigkeit an nicht belohnende Blüten nahm bei beiden Verteilungen mit Nähe und Anzahl belohnender Blüten zu (Tab. 10, Abb. 15, GLM, Näheindex, Chi-Quadrat=5,80, DF=1, p=0,0160 („geklumpt“) bzw. Chi-Quadrat=5,67, DF=1, p=0,0172 („zufällig“)).

Tab. 10: Ergebnisse der Signifikanztests der im berechneten generalisierten linearen Modell enthaltenen Parameter für die Anzahl Anflüge an nicht belohnende Blüten in Abhängigkeit von Anzahl und Nähe umgebender belohnender Blüten (Näheindex). Datengrundlage sind die Plateauphasen (Versuchsdurchlauf 21 bis 80 und 121 bis 180) für beide Verteilungen und alle 6 Tiere. *: signifikantes Ergebnis, Schätzwerte der Parameter s. Legende der Abb. 16.

Verteilung	Parameter	DF	Chi-Quadrat	p
„geklumpt“	Näheindex	1	5,80	0,0160 *
„zufällig“	Näheindex	1	5,67	0,0172 *

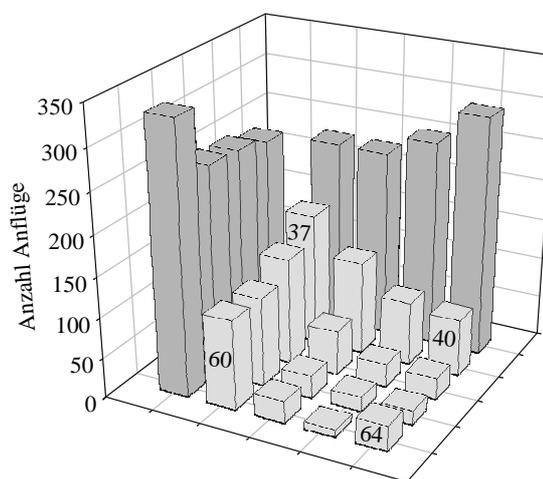


Abb. 15: Exemplarische Darstellung der Anzahl Anflüge aller 6 Tiere an das rechte untere Viertel (und daran angrenzende Blüten) des Blütenfeldes. Hellgraue Balken: Nicht belohnende Blüten, dunkelgraue Balken: Belohnende Blüten. Daten beruhen auf den Versuchsdurchläufen 21 bis 80 der Verteilung „geklumpt“. Die Nummern auf den Balken sind Blütennummern.

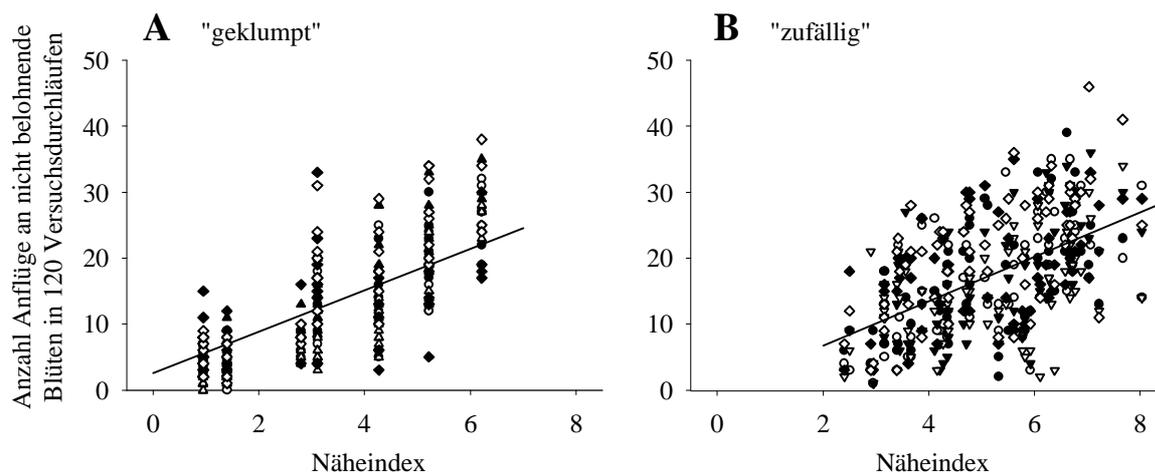


Abb. 16: Korrelation zwischen der Anzahl Anflüge an nicht belohnende Blüten und Anzahl und Nähe umgebender belohnender Blüten (gemessen anhand des „Näheindex“). A: Verteilung „geklumpt“, B: Verteilung „zufällig“. Dargestellt sind die gemessenen Daten für alle 6 Tiere sowie die generalisierten linearen Modelle. Ein Datenpunkt ist die Anzahl der Anflüge an eine bestimmte nicht belohnende Blüte von einem Tier in den 120 Versuchsdurchläufen der Plateauphasen (Versuchsdurchläufe 21 bis 80 und 121 bis 180). Die unterschiedlichen Symbole stehen für die verschiedenen Tiere. Der „Näheindex“ hat in beiden Fällen einen signifikanten Einfluss auf die Anzahl der Anflüge (GLM, Chi-Quadrat=5,80 bzw. 5,67, DF=1, $p < 0,05$). Anflüge sind Erstanflüge bis zum 32. Erstanflug eines Versuchsdurchlaufs. Gradengleichung Verteilung „geklumpt“: $y = 4,8505 * \text{Näheindex} + 2,6956$. Gradengleichung Verteilung „zufällig“: $y = 3,3323 * \text{Näheindex} + 3,3855$.

Bei der Betrachtung der Abb. 15 fällt neben dieser Korrelation auf, dass die nicht belohnende Blüte Nr. 64 trotz ihrer großen Entfernung zu belohnenden Blüten häufiger angefliegen wurde als die sie umgebenden Blüten, die sich näher an belohnenden Blüten befanden. Dieser Trend galt für alle 4 Eckblüten. Trotz der Tatsache, dass nur 8 der insgesamt 32 belohnenden Blüten in dieser Abbildung dargestellt sind, ist außerdem ersichtlich, dass belohnende Blüten am Rand des Blütenfeldes häufiger angefliegen wurden als Blüten in der Feldmitte.

Zusammengefasste Ergebnisse

Die Fledermäuse lernten in beiden Verteilungen, bevorzugt belohnende Blüten anzufliegen. Sie besuchten bei der Verteilung „geklumpt“ schneller mehr belohnende Blüten als bei der Verteilung „zufällig“. Die Tiere begannen jede Nacht mit einem deutlich niedrigeren Anteil Korrektwahlen als dem, mit dem sie die Vornacht beendeten. Sie steigerten den Anteil Korrektwahlen innerhalb einer Nacht zunächst deutlich, später nur noch wenig. Diese Steigerung war bei der Verteilung „geklumpt“ stärker als bei der Verteilung „zufällig“. Außerdem nahm sie mit jeder weiteren Nacht ab, da die Tiere von Nacht zu Nacht auf einem höheren Niveau begannen, gegen Ende der Nacht jedoch etwa auf dem gleichen Niveau lagen wie an den Vornächten.

Die Verteilungsinvertierung hatte einen starken Abfall des Korrektwahlenanteils von signifikant über 50% auf signifikant unter 50% zur Folge, wobei der Abfall bei „geklumpt“ stärker war als bei „zufällig“. Die Fledermäuse reagierten spätestens im zweiten Versuchsdurchlauf auf die veränderte räumliche Verteilung der Nahrungsverfügbarkeit und steigerten den Anteil Korrektwahlen danach schneller als zu Beginn des Versuches. Auch hier erfolgte die Steigerung bei der Verteilung „geklumpt“ schneller und war stärker als bei der Verteilung „zufällig“. Auf den Korrektwahlenanteil der Tiere in der Plateauphase hatte die Verteilungsinvertierung keinen Einfluss.

Die Tiere lernten durchschnittlich die Positionen von mindestens 27 Blüten. Ihr Korrektwahlanteil lag in den Plateauphasen während des ganzen Versuchsdurchlaufs über der Zufallserwartung. Der Besuch einer nicht belohnenden Blüte war von der Anzahl und Entfernung umgebender belohnender Blüten abhängig.

Diskussion

Ziel der Studie war herauszufinden, wie hoch auflösend das Ortsgedächtnis von Blütenfledermäusen ist, ob die Tiere die zu erinnernde Informationsmenge senken, indem sie Einzelelemente kognitiv gruppieren („Chunks“ bilden), und wie flexibel sie sich an wechselnde Nahrungsbedingungen anpassen können.

Ortsgedächtnis statt Bewegungsregeln

Das Korrektwahlenniveau der Tiere lag in beiden Verteilungen signifikant über der Zufallserwartung. Die Fledermäuse waren also sowohl bei der Verteilung „geklumpt“ als auch bei der Verteilung „zufällig“, in der belohnende Blüten sehr verstreut angeordnet waren, in der Lage, gezielt bestimmte Blütenpositionen anzufliegen. Der Abfall des Korrektwahlanteils von signifikant über 50% vor der Verteilungsinvertierung zu signifikant unter 50% danach in beiden Verteilungen lässt sich kaum anders erklären als dass die Tiere sich bei der Nahrungssuche primär auf ihr Ortsgedächtnis verließen anstatt Bewegungsregeln oder andere Strategien zu verwenden. Das Zurückkehren an einen Ort, an dem es vormals Futter gab, obwohl dort nun kein Futter mehr zu finden ist, wurde auch in anderen Studien als Nachweis für die Verwendung des Ortsgedächtnisses bei der Nahrungssuche verwendet (z.B. Brown and Gass 1993 (Kolibris), Edwards et al. 1996 (Schafe), Jacobs 1992 (Kängururatten), Mellgren und Roper 1986 (Dachse)). Besonders gut vergleichbar ist hier natürlich die Studie von Sutherland und Gass (1995), die in einem nahezu identischen Experiment das gleiche Ergebnis für Kolibris zeigt. Sowohl die Kolibris als auch die Fledermäuse flogen nach der Verteilungsinvertierung hauptsächlich die Blüten an, die vor der Verteilungsinvertierung Nektar gaben.

Der Korrektwahlanteil lag bei der Verteilung „geklumpt“ vor der Verteilungsinvertierung signifikant höher als bei der Verteilung „zufällig“, nach der Verteilungsinvertierung war er signifikant niedriger. Auch dieses Ergebnis ist nur zu erwarten, wenn die Tiere ihr Ortsgedächtnis nutzten. Da sie vor der Verteilungsinvertierung bei „zufällig“ mehr Fehler machten als bei „geklumpt“, sollten sie dementsprechend nach der Verteilungsinvertierung bei „zufällig“ besser sein, weil Fehler bezogen auf die ursprünglich gelernte Verteilung nun Korrektwahlen waren.

Diese Ergebnisse stehen im Einklang mit denen von Thiele und Winter (im Druck). Fledermäuse der gleichen Art lernten hier eine Blüte in einer kleinräumigen Anordnung von 4 Blüten anzufliegen. Die Blüte konnte identifiziert werden durch ihre Erscheinung (echoakustisch verschieden von den anderen Blüten) und ihre Position im Raum. Wurde diese Blütenanordnung so verschoben, dass diese Identifizierungsmöglichkeiten dissoziiert wurden, flogen die Tiere im unbelohnten Test erst die Blüte an, die sich an der ursprünglichen Position im Raum befand, dann die mit dem ursprünglichen echoakustischen Merkmal. Sie verwendeten also zur Relokalisation der belohnenden Blüte bevorzugt ihr Ortsgedächtnis, obwohl sie offensichtlich auch die echoakustischen Merkmale gelernt hatten. Auch bei anderen Tieren zeigen Studien ein primäres Verwenden von Ortsgedächtnis für das Lokalisieren bereits bekannter Nahrungsquellen (z.B. Kolibris: Brown und Gass 1993, Hurly and Healy 1996, 2002, Schafe: Edwards et al. 1996).

Die Fledermäuse nutzten somit für beide Blütenverteilungen ihr Ortsgedächtnis zur effizienten Nahrungssuche. Sie lernten also mehr als nur die Position des Blütenfeldes und waren offensichtlich in der Lage, sich auch innerhalb einer recht kleinräumigen Blütenansammlung Positionen belohnender Blüten zu merken.

Lerngeschwindigkeit

Die Tiere steigerten den Korrektwahlenanteil bei der Verteilung „geklumpt“ schneller als bei der Verteilung „zufällig“. Dieser scheinbare Gegensatz zu der Aussage, dass die Tiere beide Verteilungen im Schnitt innerhalb von 10 Versuchsdurchläufen lernten, kam durch die verschiedenen Kriterien zustande, die zu diesen Aussagen führten. Die endgültige Leistung der Tiere in den Plateauphasen lag für die Verteilung „geklumpt“ wesentlich höher als für die Verteilung „zufällig“. Da die Tiere in beiden Verteilungen bei 50% (Zufallserwartung) begannen und die endgültige Leistung abzüglich 5% in beiden Fällen innerhalb von 10 Versuchsdurchläufen erreichten, musste die Leistungssteigerung bei „geklumpt“ folglich höher sein als bei „zufällig“.

Die Fledermäuse lernten trotz der komplexen Umgebung schnell, welche Blüten Nektar gaben. 10 Versuchsdurchläufe zum Lernen bedeuten, dass die Tiere von jeder belohnenden Blüte maximal 10 Mal Nektar bekommen haben, im Schnitt weniger, da sie nur in 6% aller Versuchsdurchläufe alle belohnenden Blüten fanden und während der Lernphase verhältnismäßig viele nicht belohnende Blüten anfliegen. Diese hohe Lernrate ist für die Effizienz der Nahrungssuche essentiell, da viele Fledermausblüten nur über relativ kurze Zeit Nektar geben. Bräuchten die Tiere zu lange, um die Position einer Nektar gebenden Blüte zu lernen, würde sich das Ortsgedächtnis nicht auszahlen. Viele Tiere merken sich Orte bereits nach einer einzigen Erfahrung (z.B. Garber und Paciulli 1997 (Kapuzineraffen), MacDonald 1994 (Gorillas), Mellgren und Roper 1986 (Dachse), Mendl et al. 1997 (Schweine)), was dieses Ergebnis weniger interessant erscheinen lässt. Bemerkenswert ist jedoch, dass die Fledermäuse hier im Gegensatz zu den Tieren in den genannten Studien nicht nur wenige, räumlich relativ weit auseinander liegende und zum Teil deutlich voneinander verschiedene Orte lernten, sondern im Mittel mindestens 27 dicht beieinanderliegende Blütenpositionen in einem Feld von 64 identischen Blüten in einer sehr gleichförmigen Umgebung zuverlässig wiederfanden.

Ein vergleichbares Ergebnis fanden Sutherland und Gass (1995) bei Kolibris für die Verteilung „geklumpt“. Die Kolibris erreichten ebenfalls einen Korrektwahlenanteil von über 70% innerhalb von 10 Versuchsdurchläufen, wobei allerdings nicht der Anteil belohnter Anflüge von Erstanflügen sondern der Anteil Anflüge an prinzipiell belohnende Blüten von allen Anflügen gezählt wurden. Bei den Fledermäusen zeigte sich jedoch kein nennenswerter Unterschied zwischen den Kurven für die verschiedenen Leistungskriterien, so dass dieser Vergleich gerechtfertigt ist.

Interessant ist, dass die Fledermäuse die Verteilung „zufällig“ anscheinend schneller lernten als die Kolibris eine sehr ähnliche Verteilung. Außerdem steigerten alle 6 Fledermäuse den Korrektwahlenanteil bei der Verteilung „zufällig“ zuverlässig, während die 4 Kolibris im Experiment 2 der Studie von Sutherland und Gass (1995) zwar zunächst alle ihren Korrektwahlenanteil verbesserten, 2 jedoch bereits innerhalb des ersten Tages wieder auf 50% abfielen und von da an dauerhaft zufällig wählten. Sutherland und Gass (1995) argumentierten, dass die Kolibris anscheinend alle in der Lage waren, die Blütenpositionen in der Verteilung zu lernen, dies jedoch teilweise nicht der Mühe wert fanden und daher wieder zur Zufallswahl zurückkehrten. Fiel den Fledermäusen die Aufgabe leichter, oder benutzen sie einfach immer ihr Ortsgedächtnis, auch wenn sich das nicht lohnt? Der Unterschied zwischen

den Studien liegt in einem etwas verschiedenen Versuchsprotokoll, dass sich aufgrund des unterschiedlichen Nahrungssuchverhaltens der Tierarten nicht vermeiden ließ. Das hatte zur Folge, dass die Fledermäuse in einem Versuchsdurchlauf bis zu 64 Anflüge machen konnten, während die Kolibris im Allgemeinen weniger Anflüge machten. Da eine der 6 Fledermäuse im Gegensatz zu den anderen dauerhaft deutlich weniger als 64 Anflüge machte, lässt sich der Korrektwahlenanteil dieses Tieres anekdotisch mit dem der zufällig fliegenden Kolibris vergleichen. Die Fledermaus lag mit ihrem Korrektwahlenanteil tendenziell niedriger als die anderen Fledermäuse, wenn auch noch über der Zufallswahl. Hinzu kommt, dass die Abstände zwischen den Blüten für die Kolibris lediglich 11cm betragen, nicht 25cm. Die genannten Unterschiede könnten also durch die leicht unterschiedlichen Versuchbedingungen zustande gekommen sein.

„Chunking“?

Die Tiere steigerten den Korrektwahlenanteil in der Verteilung „geklumpt“ nicht nur in der Lernphase stärker als in der Verteilung „zufällig“, sondern auch innerhalb einer Nacht während der Plateauphase. Außerdem lag der Korrektwahlenanteil bei „geklumpt“ in der Plateauphase insgesamt signifikant höher als bei „zufällig“. Damit sind die Kriterien für eine Art räumlichen „Chunkings“ scheinbar erfüllt. Es gab jedoch Zweifel, ob diese Kriterien als Nachweis für „Chunking“ in diesem Versuch tatsächlich ausreichten. Eine deshalb von York Winter programmierte Simulation auf Basis einer einfachen Lernregel, angepasst an den Korrektwahlenanteil der Tiere für die Verteilung „geklumpt“, ergab für die Verteilung „zufällig“ den gleichen Korrektwahlenanteil, den die Tiere für „zufällig“ zeigten, wenn bei 10% der Anflüge versehentlich eine der direkten Nachbarblüten angefliegen wurde. In der Simulation lernten die Tiere die Erfahrung, die sie an der irrtümlich angeflogenen Blüte machten, für die Blüte, die sie anfliegen wollten. Bei der Verteilung „geklumpt“ ist die Wahrscheinlichkeit, irrtümlich eine belohnende Blüte anzufliegen, aufgrund der geklumpten Anordnung belohnender Blüten höher als bei der Verteilung „zufällig“. Dies reicht offensichtlich aus, um auch ohne „Chunking“ die gemessenen Unterschiede im Korrektwahlenanteil zu erhalten. Ich halte einen Ortsfehler von 10% bei einem Blütenabstand von 25cm zwar für relativ hoch, doch lag der tatsächliche Anteil Anflüge an nicht belohnende Blüten in direkter Nachbarschaft belohnender Blüten in der Verteilung „geklumpt“ sogar noch deutlich höher als 10% (s.u.). Da aus den vorliegenden Daten nicht klar wird, welcher Ursache die tatsächlich durchgeführten Anflüge der Tiere an nicht belohnende Blüten waren (s.u.), kann nicht entschieden werden, ob die Tiere „Chunking“ zeigten oder ob sie sich einfach nur in etwa 10% der Fälle um eine Blüte irrten. Die Tatsache, dass die Tiere Blüten anscheinend nicht in einer bestimmten Reihenfolge anfliegen (mit Ausnahme der ersten 2 bis 3 Blüten, s. Kapitel 3), lässt jedoch vermuten, dass sie keine räumlichen „Chunks“ bildeten.

Ein eindeutiger Nachweis von „Chunking“ ist also weder in dieser Studie noch in der von Sutherland und Gass (1995) möglich. Die Ergebnisse der Lernsimulation widerlegen die Aussage von Sutherland und Gass (1995), dass der höhere Korrektwahlenanteil bei der Verteilung „geklumpt“ gegen ein Erinnern einzelner Blütenpositionen spricht, und zeigen anschaulich, dass bei der Interpretation von Daten bezüglich räumlichen „Chunkings“ Vorsicht geboten ist.

Kapazität des Ortsgedächtnisses

Die Tiere lernten in beiden Verteilungen die Positionen von durchschnittlich 27 Blüten. Aufgrund der hier zugrundeliegenden Schätzmethode entspricht dieser Wert aber nur in 3 von 12 Fällen der wahrscheinlichen Leistungsgrenze des jeweiligen Tieres in diesen Versuchen. In den anderen 9 Fällen lag die Leistung konsistent noch deutlich höher, was sich aber nicht mehr statistisch absichern ließ. Es ist daher zu vermuten, dass sich die Tiere sogar in einer

solch kleinräumigen Blütenverteilung an mehr als 27 Blütenpositionen erinnern können. Totenkopffächchen waren nicht in der Lage, in einem ähnlichen Versuch 10 Verstecke mit Futter aus insgesamt 20 Verstecken zu lernen, obwohl die Verstecke recht weit auseinander lagen und auf die 4 Raumwände verteilt waren; sie lernten jedoch 4 aus 8 (Ludvig et al. 2003). Aus der Studie von Sutherland und Gass (1995) geht nicht hervor, wie viele Blütenpositionen die Kolibris lernten. Andere zumindest ansatzweise vergleichbare Studien arbeiten von vornherein mit wesentlich kleineren Zahlen zu erinnernder belohnender Orte, so dass nicht zu sagen ist, ob sich die Tiere ähnlich viele Orte merken können wie die Fledermäuse. Schafe erinnerten sich zumindest an 4 Futterschalen aus 32 (Edwards et al. 1996), Kapuzineraffen lernten 5 aus 13 Futterplattformen, angeordnet in 2 räumlichen Gruppen (Garber und Paciulli 1997), Rotschwanzmeerkatzen, Gorillas und Weißbüschelaffen erlernten 4 Stellen aus 8 (MacDonald und Wilkie 1990, MacDonald 1994, MacDonald et al. 1994), Orang Utans 3 aus 6 (Stoinski et al. 1999), Stichlinge eine aus 2 (Milinski 1994), Tauben eine aus 8 (Balda und Wiltschko 1995), Kängururatten 6 aus 64 (Jacobs 1992), Eichhörnchen 6 aus 10 (Jacobs und Liman 1991). Obwohl Schätzungen der Kapazität des Ortsgedächtnisses insbesondere für Futter versteckende Vögel sehr hoch sind (Hunderte von Verstecken, siehe Tomback 1980 für einen Überblick), liegt die in dieser Studie gezeigte Kapazität für Blütenfledermäuse im oberen Bereich der tatsächlich erbrachten Nachweise.

Flexibilität des Ortsgedächtnisses

Die Tiere reagierten nach der Verteilungsinvertierung bei der Verteilung „geklumpt“ bereits innerhalb des ersten Versuchsdurchlaufs, indem sie bereits innerhalb dieses Versuchsdurchlaufs begannen, auch vermehrt vormals nicht belohnende Blüten anzufliegen. Bei der Verteilung „zufällig“ stellten sie sich spätestens im zweiten Versuchsdurchlauf nach der Verteilungsinvertierung auf die Veränderung ein. Ihr Korrektwahlenanteil stieg nach der Verteilungsinvertierung schneller als vorher. Trotz der bereits erlernten Information erreichten die Tiere innerhalb von weit weniger als 20 Versuchsdurchläufen den gleichen Korrektwahlenanteil wie vor der Verteilungsinvertierung, und es war kein Einfluss der Verteilungsinvertierung auf den Korrektwahlenanteil in der Plateauphase nachzuweisen. Hätten die Tiere Probleme gehabt, die neuen Blütenpositionen zu lernen, weil sie zuvor an den gleichen Orten andere Informationen erlernt hatten, hätte der Korrektwahlenanteil langsamer ansteigen sollen als vor der Verteilungsinvertierung. Es gibt hier also – soweit man das anhand der vorliegenden Daten beurteilen kann – keinen Hinweis auf proaktive Interferenz⁴ (Dukas 1999), wie man sie z.B. in manchen Experimenten bei Ratten und verschiedenen Vögeln findet (Hampton et al. 1998, Roberts und Dale 1981). Auch Kolibris ignorieren vormals gelernte Information schnell, wenn sich Orte belohnender Blüten verändern (Hurly and Healy 2002, Sutherland und Gass 1995). Dieses Verhalten erscheint sinnvoll, denn viele Blüten spenden nur einen oder wenige Tage Nektar und verblühen dann.

Der schnellere Anstieg des Korrektwahlenanteils nach der Verteilungsinvertierung im Vergleich zu vorher könnte verschiedene Ursachen haben. Die Tiere hatten nach der Verteilungsinvertierung mehr Erfahrung mit der Aufgabe, was ihnen ein schnelleres Lernen der neuen Blütenpositionen hätte ermöglichen können. Es wäre auch denkbar, dass die Tiere nach einiger Zeit entdeckten, dass die Blütenverteilung invertiert war, und sie nunmehr lediglich die vormals nicht belohnenden Blüten anfliegen mussten. Dagegen spricht, dass der Korrektwahlenanteil in den ersten Versuchsdurchläufen nach der Verteilungsinvertierung sehr steil anstieg, danach nur noch wenig. Es gibt noch eine Alternative: Wenn die Tiere, nachdem sie an den vormals belohnenden Blüten nichts mehr bekamen, das Blütenfeld neu erkundet hätten (also wieder zufällig an die Blüten angefliegen wären), hätten sie damit schon eine

⁴ Proaktive Interferenz: Die Erinnerung an Gelerntes kann das Lernen neuer Information behindern (Dukas 1999).

erhebliche Leistungssteigerung erreicht, ohne dass sie etwas hätten lernen müssen. Wäre dies der Fall gewesen, hätten sie vermutlich einige Zeit bis zur tatsächlichen Umstellung auf Neuerkundung des Blütenfeldes gebraucht. Vermutlich hätten sie in dieser Zeit bereits neue Blütenpositionen gelernt. Dies könnte die erhöhte Steilheit der Lernkurve vollständig erklären. Letztere wäre dann nicht durch ein schnelleres Lernen sondern durch den Beginn der Lernkurve unterhalb von 50% und einen Strategiewechsel der Tiere bedingt. Ich halte diese Erklärung für die wahrscheinlichste, besonders wenn man die enorme Steigerung des Korrektwahlenanteils in der Verteilung „geklumpt“ vom 2. auf den 3. Versuchsdurchlauf nach der Verteilungsinvertierung von etwa 20% auf über 40% betrachtet.

Die Tiere reagierten also schnell auf wechselnde Bedingungen der Nahrungsverfügbarkeit und besitzen offensichtlich ein äußerst flexibles Ortsgedächtnis, mit dem sie sich diesen Änderungen ohne Anzeichen von proaktiver Interferenz sehr effizient anpassen können,

Vergessen oder Sammeln von Informationen?

Die Tiere begannen jede Nacht auf einem deutlich niedrigeren Korrektwahleniveau als dem, welches sie gegen Ende der Vornacht erreicht hatten. Dabei stieg der Korrektwahlenanteil innerhalb einer Nacht zunächst steil, später wesentlich weniger steil an. Eine mögliche Erklärung dafür ist, dass die Tiere im Verlauf des Tages zumindest einen Teil der in der Nacht zuvor gesammelten Informationen schlichtweg vergessen hatten und ihr Wissen zu Beginn der Nacht auffrischen mussten, um ihr normales Leistungsniveau zu erreichen. Für wahrscheinlicher halte ich, dass die Tiere zu Beginn einer Nacht erst einmal Informationen sammelten, welche Blüten Nektar gaben und welche nicht. Krebs et al. 1978 zeigten, dass Kohlmeisen unbekannte Nahrungsareale zunächst explorierten, bevor sie sich für das profitablere Areal entschieden. Zwar kannten die Fledermäuse das Blütenfeld schon von der Nacht zuvor, doch ändert sich die Nektarverfügbarkeit bei natürlichen Blüten oft von einem auf den nächsten Tag, was ein Explorieren durchaus sinnvoll erscheinen lässt. (Zu Explorationsverhalten siehe z.B. Barnett et al. 1978, Pierre et al. 2001, Renner 1998). Da die Fledermäuse sehr schnell lernten, kann jedoch keine der beiden Erklärungen ausgeschlossen werden.

Auch die Tatsache, dass die Steigerung des Korrektwahlenanteils mit jeder weiteren Nacht abnahm, weil die Tiere von Tag zu Tag auf einem höheren Korrektwahleniveau begannen, gegen Ende der Nacht jedoch etwa auf dem gleichen Niveau lagen wie an den Vornächten, bringt nicht mehr Licht in diese Angelegenheit. Entweder die Tiere lernten die Blütenpositionen immer besser, so dass sie mit jeder weiteren Nacht weniger Informationen vergaßen, oder sie verließen sich immer mehr darauf, dass sich an der Blütenverteilung nichts änderte.

In den Daten von Sutherland und Gass (1995) ist ebenfalls ein Absinken des Korrektwahlenanteils zu Beginn eines neuen Tages zu erkennen, welches jedoch weniger stark ausgeprägt ist wie bei den Fledermäusen und auf das die Autoren nicht weiter eingehen. (Die Kolibris hatten 40 Versuchsdurchläufe pro Tag zur Verfügung, die Fledermäuse nur 20, was die Unterschiede eventuell erklären könnte). Die Kolibris in der Freilandstudie von Gass und Sutherland (1984) flogen jedoch zu Beginn eines Tages zunächst die Areale an, die am Tag zuvor besonders ergiebig waren. Dies kann einerseits bedeuten, dass die Kolibris sich zwar großräumig ergiebige Nahrungsquellen von einem Tag auf den nächsten merken können, kleinräumig verteilte jedoch nur teilweise. Andererseits würde es auch Sinn ergeben, zu Beginn eines neuen Tages ein am Vortag ergiebiges Areal erneut anzufliegen, dieses jedoch erst einmal zu explorieren, denn die Verteilung Nektar gebender Blüten innerhalb eines Areals wird sich in vielen Fällen schneller ändern als die Qualität des Areals.

Die Frage, ob die Fledermäuse hier Information vergaßen oder lediglich Information sammelten, bleibt somit vorläufig ungeklärt.

Leistung innerhalb eines Versuchsdurchlaufs

Die Tiere zeigten in einem Versuchsdurchlauf nicht nur durchschnittlich sondern auch zu jedem Anflug innerhalb des Versuchsdurchlaufs (gemittelt über die Plateauphasen) für beide Verteilungen einen signifikant höheren Korrekturwahlenanteil als bei Zufallswahl zu erwarten gewesen wäre. Sie flogen also den gesamten Versuchsdurchlauf über zielgerichtet belohnende Blüten an. Es zeigte sich keinerlei ungerichtetes Fliegen, wie man es erwarten würde, wenn die Tiere sich beispielsweise nur an eine geringe Anzahl von Blüten erinnern würden und damit gegen Ende des Versuchsdurchlaufes nicht mehr wüssten, wo sie noch Nektar bekommen könnten. Dieses Ergebnis unterstützt die Vermutung, dass die Tiere mit der gebotenen Aufgabe noch nicht an die Grenzen ihres Ortsgedächtnisses stießen, sondern sehr wahrscheinlich in der Lage sind, in kleinräumigen Blütenverteilungen noch mehr Blütenpositionen zu erlernen als hier gezeigt.

Die kumulative Anzahl erhaltene Belohnungen ist identisch mit der Anzahl gefundener belohnender Blüten in einem Versuchsdurchlauf. Die Tiere fanden bei der Verteilung „geklumpt“ eine bestimmte Anzahl von Blüten zwar eher als bei der Verteilung „zufällig“, sie erreichten aber in beiden Verteilungen die gleiche Zahl von Belohnungen, wenn man 64 Anflüge (nicht Erstanflüge!) zuließ. Der Vorteil, den das bessere Lernen der Blütenpositionen in der Verteilung „geklumpt“ mit sich brachte, bestand also in einer effizienteren Ausbeute (weniger Anflüge für die gleiche Menge Nektar).

Anflüge an nicht belohnenden Blüten

Die Anzahl Anflüge an nicht belohnende Blüten erwies sich für beide Verteilungen als linear abhängig von Anzahl und Entfernung belohnender Blüten um die jeweilige nicht belohnende Blüte. Es gibt mehrere Gründe, weshalb die Tiere nicht belohnende Blüten anfliegen könnten. Da viele Blüten natürlicherweise meist nur über kurze Zeit Nektar produzieren, ist es sinnvoll, ab und zu Informationen über bisher noch nicht Nektar produzierende Blüten zu sammeln. Dieses oft als „sampling“ bezeichnete Verhalten (Barnett et al. 1978, Bednekoff und Balda 1997, Devenport 1989, Krebs et al. 1978,) ermöglicht es den Tieren, bei Versiegen bisher ergiebiger Nektarquellen sofort neue Blüten zur Auswahl zu haben. Bednekoff und Balda (1997) zeigten, dass Kiefernhäher (*Nucifraga columbiana* L.) in einer ähnlichen Aufgabe weniger leere Futterverstecke nach Futter absuchten, wenn dies mit einer größeren Anstrengung verbunden war. Die „Fehler“ beruhten also anscheinend nicht alle auf Vergessen, sondern hingen auch von damit verbundenen Kosten ab. Dies könnte sehr gut auch auf die Fledermäuse zutreffen, denn ein Anfliegen an eine nicht belohnende Blüte war kaum mit Kosten verbunden. Die Tiere flogen zwischen Blütenanflügen häufig in der Halle herum und zeigten spielerisch anmutende Flugmanöver. Ob sie dabei durch enge Spalten flogen oder eine nicht belohnende Blüte besuchten, machte vermutlich energetisch keinen Unterschied. Als zweiter Grund lassen sich Ortsfehler anführen, d.h., die Tiere könnten versehentlich eine nicht belohnende Blüte angefliegen sein, obwohl sie eigentlich eine belohnende anvisiert hatten. Zwar zeigt zumindest die Fledermausart *Megaderma lyra* ein auf 2cm genaues Manövrieren nur mit Hilfe des Ortsgedächtnisses innerhalb eines in einem Türrahmen aufgespannten Netzes, doch vermindert sich diese Präzision anscheinend mit steigendem Abstand des erinnerten Ortes zu eindeutigen Landmarken (Neuweiler und Möhres 1967), Da das Blütenfeld wesentlich größer ist als eine Tür, ist ein Präzisionsproblem besonders zur Mitte des Blütenfeldes hin also nicht unwahrscheinlich. Die Rand- und Eckblüten sollten kein Problem sein, da die Kanten des Blütenfeldes oder eventuell sogar die Blüten selbst als

Landmarken dienen können (Bossema 1979, Cheng und Sherry 1992, Neuweiler und Möhres 1967). Die Vermutung, es könnte sich hier zumindest teilweise um ein Präzisionsproblem handeln, wird auch durch die Ergebnisse eines Versuches zum Einfluss von Stimuli verschiedener Sinnesmodalität unterstützt (Kapitel 5). Sind die Blüten am Feld mit visuellen oder echoakustischen Stimuli gekennzeichnet, so machen die Tiere deutlich weniger Anflüge an nicht belohnende Blüten. Ein weiterer Grund für das Anfliegen nicht belohnender Blüten könnte sein, dass die Tiere in der Nähe belohnender Blüten möglicherweise eher Nektar erwarteten als weiter davon entfernt. Die Verteilung „geklumpt“ hätte diese Erwartung sogar begünstigt, da sowohl belohnende als auch nicht belohnende Blüten geklumpt angeordnet waren. Denkbar ist auch, dass die Tiere nicht belohnende Blüten als räumlichen Hinweis (Landmarke) für die Positionen belohnender Blüten verwendeten. Die hohe Anzahl Anflüge an nicht belohnende Blüten in direkter Nachbarschaft zu belohnenden Blüten in der Verteilung „geklumpt“ könnte in diesem Zusammenhang als Verifizieren der Grenze zwischen belohnenden und nicht belohnenden Blüten gesehen werden. Viele Tiere machen in Experimenten besonders an direkt benachbarten Futterquellen „Fehler“ (z.B. Balda und Wiltschko 1995 (Tauben), Bednekoff und Balda 1997 (Kiefernhäher), MacDonald 1994 (Gorillas)), wobei einiges dafür spricht, dass es sich bei diesen „Fehlern“ zumindest nicht ausschließlich um Präzisionsfehler handelt. Oft scheint der kurze Weg zwischen zwei Orten als Motivation zum Untersuchen dieser Futterquellen auszureichen.

Vermutlich spielen zumindest einige der hier angeführten Gründe zusammen, so dass die Lösung nicht in einer einzelnen Erklärung zu finden ist. Mit den vorliegenden Daten lässt sich jedoch keine genauere Aussage dazu treffen.

Anscheinend flogen die Tiere in der Verteilung „geklumpt“ nicht belohnende Eckblüten (Blüte 1 und 64 bzw. 8 und 57) häufiger an, als ihre nicht belohnenden Nachbarn, die ausnahmslos näher an belohnenden Blüten lagen als die Eckblüten. Dieses Verhalten ist rätselhaft, steht jedoch in Einklang mit einer Bevorzugung von Eckblüten über randständige Blüten über mittig angeordnete Blüten, wenn alle Blüten belohnend waren (Stich, unveröffentlichte Daten). Die Bevorzugung randständiger belohnender Blüten über mittige belohnende Blüten ist sogar in Abb. 15 für die wenigen gezeigten belohnenden Blüten zu erkennen. Trotzdem wurden nicht belohnende randständige Blüten weniger angefliegen als nicht belohnende mittige Blüten, was die Relevanz von Entfernung und Anzahl belohnender Blüten um nicht belohnende Blüten herum unterstreicht. Warum also flogen die Fledermäuse dann ausgerechnet die nicht belohnenden Eckblüten häufiger an als erwartet? Vielleicht zeigte sich hier einfach die Präferenz der Fledermäuse für eckständige Blüten in Form einer höheren „sampling“-Rate bei nicht belohnenden Blüten.

Schlussfolgerungen

Die Fledermäuse nutzten zur Ausbeutung des Blütenfeldes primär ihr Ortsgedächtnis anstatt Bewegungsregeln oder anderer Strategien. Dabei erinnerten sie sich unabhängig von der Verteilung belohnender Blüten durchschnittlich an 27 belohnende Blütenpositionen. Sie besitzen also ein hoch auflösendes Ortsgedächtnis, das ihnen auch in kleinräumigen Arealen eine effiziente Nahrungssuche ermöglicht. Es bleibt ungeklärt, ob die Tiere in der gegebenen Situation mehrere Nektar gebende Blüten gruppieren, um die notwendige Informationsverarbeitung effizienter zu gestalten.

Das Ortsgedächtnis der Fledermäuse erwies sich als äußerst flexibel. Die Tiere stellten sich schnell auf Veränderungen der Nahrungsverfügbarkeit ein, ohne Anzeichen von proaktiver Interferenz zu zeigen.

Literatur

- Bailey, D. W., and P. L. Sims. 1998. Association of food quality and locations by cattle. *Journal of Range Management* **51**:2-8.
- Balda, R. and A. Kamil. 1992. Long-term spatial memory in Clark's nutcracker, *Nucifraga columbiana*. *Animal-Behaviour* **44**:761-769.
- Balda, R. and Wiltschko. 1995. Spatial Memory of Homing Pigeons, *Columba livia*, Tested in an Outdoor Aviary. *Ethology* **100**:253-258.
- Barnett, S. A., R. G. Dickson, T. G. Marples, and E. Radha. 1978. Sequences of Feeding, Sampling and Exploration by Wild and Laboratory Rats. *Behavioural Processes* **3**:29-43.
- Birbaumer N. & Schmidt R.F. 1991. *Biologische Psychologie*. 2. Auflage, Springer Verlag.
- Bossema, I. 1979. Jays and Oaks - Eco-Ethological Study of A Symbiosis. *Behaviour* **70**:1-117.
- Brown, G. S., and C. L. Gass. 1993. Spatial association learning by hummingbirds. *Animal Behavior* **46**:487-497.
- Cheng, K. and Sherry. 1992. Landmark-based spatial memory in birds (*Parus atricapillus* and *Columba livia*): The use of edges and distances to represent spatial positions. *Journal-of-Comparative-Psychology* **106**:331-341.
- Clayton, N. S., and A. Dickinson. 1998. Episodic-like memory during cache recovery by scrub jays. *Nature* **395**:272-274.
- Clayton, N. S., and A. Dickinson. 1999. Memory for the Content of Caches by Scrub Jays. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes* **25**:82-91.
- Dallal, N. L., and W. H. Meck. 1990. Hierarchical Structures - Chunking by Food Type Facilitates Spatial Memory. *Journal of Experimental Psychology-Animal Behavior Processes* **16**:69-84.
- Devenport, L. 1989. Sampling Behavior and Contextual Change. *Learning and Motivation* **20**:97-114.
- Dukas, R. 1999. Costs of Memory: Ideas and Predictions. *Journal of theoretical Biology* **197**:41-50.
- Dumont, B., and Petit. 1998. Spatial memory of sheep at pasture. *Applied Animal Behaviour Science* **60**:43-53.
- Edwards, G. R., J. A. Newman, A. J. Parsons, and J. Krebs. 1996. The use of spatial memory by grazing animals to locate food patches in spatially heterogeneous environments: An example with sheep. *Applied Animal Behaviour Science* **50**:147-160.
- Garber, P. A., and L. Paciulli. 1997. Experimental field study of spatial memory and learning in wild capuchin monkeys (*Cebus capucinus*). *Folia Primatologica* **68**:236-253.

- Gass, C. L., and G. D. Sutherland. 1985. Specialization by territorial hummingbirds on experimentally enriched patches of flowers: energetic profitability and learning. *Canadian Journal of Zoology* **63**:2125-2133.
- Gillingham, M. P., and F. L. Bunnell. 1989. Effects of Learning on Food Selection and Searching Behavior of Deer. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie* **67**:24-32.
- Helversen, O.v., and Winter Y. 2003. Glossophagine bats and their flowers: cost and benefit for plant and pollinator. In: Kunz, T.H. and Fenton, M.B., *Ecology of Bats*, University of Chicago Press, 346-397.
- Helversen, O.v. 1993. Adaptations of flowers to the pollination by glossophagine bats. In: Barthlott, W., Naumann, C.M., Schmidt-Loske, K. & K.-L. Schuchmann (Hrsg.). *Plant-Animal Interactions in Tropical Environments*. Museum Koenig, Bonn.
- Hitchcock, C. L., and D. F. Sherry. 1990. Long-term memory for cache sites in black-capped chickadees. *Animal Behaviour* **40**:701-712.
- Hurly, T. 1996. Spatial memory in rufous hummingbirds: Memory for rewarded and non-rewarded sites. *Animal Behaviour* **51**:177-183.
- Hurly, T., and Healy. 1996. Memory for flowers in rufous hummingbirds: Location or local visual cues? *Animal Behaviour* **51**:1149-1157.
- Jacobs, L. F. 1992. Memory for Cache Locations in Merriam Kangaroo Rats. *Animal Behaviour* **43**:585-593.
- Jacobs, L. F., and E. R. Liman. 1991. Grey squirrels remember the locations of buried nuts. *Animal Behaviour* **41**:103-110.
- Janson, C.H. 1998. Experimental evidence for spatial memory in foraging wild capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal Behaviour* **55**:1229-1243.
- Krebs J.R., Kacelnik A. and Taylor P. 1978. Test of optimal sampling by foraging great tits. *275*, 27-31.
- Laughlin, S. B. 2001. Energy as a constraint on the coding and processing of sensory information. *Current Opinion in Neurobiology* **11**:475-480.
- Ludvig N., Tang, H.M., Eichenbaum, H. & Gohil, B.C. 2003. Spatial memory performance of freely-moving squirrel monkeys. *Behavioural Brain Research* **140**, 175-183.
- Macdonald, S.E. 1994. Gorillas' (*Gorilla gorilla gorilla*) spatial memory in a foraging task. *Journal of Comparative Psychology* **108**:107-113.
- Macdonald, I.M.V. 1997. Field experiments on duration and precision of grey and red squirrel spatial memory. *Animal Behaviour* **54**:879-891.
- Macdonald, S.E., J.C. Pang, and S. Gibeault. 1994. Marmoset (*Callithrix jacchus jacchus*) spatial memory in a foraging tasks: Win-Stay versus win-shift strategies. *Journal of Comparative Psychology* **108**:328-334.

- MacDonald, S. E., and D. M. Wilkie. 1990. Yellow-Nosed Monkeys (*Cercopithecus-Ascanius-Whitesidei*) Spatial Memory in A Simulated Foraging Environment. *Journal of Comparative Psychology* **104**:382-387.
- McIntyre G. Pattern learning and spatial memory in rufous hummingbirds (*Selasphorus rufous*). Master's Thesis, University of British Columbia. 1995.
- Mellgren, R. L., and T. J. Roper. 1986. Spatial-Learning and Discrimination of Food Patches in the European Badger (*Meles-Meles L*). *Animal Behaviour* **34**:1129-1134.
- Mendl, Laughlin, and Hitchcock. 1997. Pigs in space: Spatial memory and its susceptibility to interference. *Animal-Behaviour* **54**:1491-1508.
- Milinski, M. 1994. Long-Term-Memory for Food Patches and Implications for Ideal Free Distributions in Sticklebacks. *Ecology* **75**:1150-1156.
- Neuweiler, G., and F. P. Möhres. 1967. Die Rolle des Ortsgedächtnisses bei der Orientierung der Großblatt-Fledermaus *Megaderma lyra*. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* **57**:147-171.
- Olton, D. S. 1979. Mazes, Maps, and Memory. *American Psychologist* **34**:583-596.
- Pierre, P. J., P. Skjoldager, A. J. Bennett, and M. J. Renner. 2001. A behavioral characterization of the effects of food deprivation on food and nonfood object interaction: an investigation of the information-gathering functions of exploratory behavior. *Physiology & Behavior* **72**:189-197.
- Renner M.J. Curiosity and Exploratory Behavior. In: Greenberg & Haraway (Eds.) *Comparative Psychology: A Handbook*. New York: Garland , 649-652. 1998
- Roberts W.A. & Dale R.H.I. Remembrance of places lasts: proactive inhibition and patterns of choice in rat spatial memory. *12*, 261-281. 1981.
- Sherry, D. 1984. Food Storage by Black-Capped Chickadees - Memory for the Location and Contents of Caches. *Animal Behaviour* **32**:451-464.
- Sherry, D. F. 1982. Food Storage, Memory, and Marsh Tits. *Animal Behaviour* **30**:631-633.
- Shettleworth S.J. and Krebs J.R. 1982. How marsh tits find their hoards: the roles of site preference and spatial memory. *8*, 354-375. Simon, H. A. 1974. How Big Is A Chunk. *Science* **183**:482-488.
- Stoinski, T. S., R. W. Shumaker, and T. Maple. 1999. A preliminary analysis of spatial memory in orangutans (*Pongo pygmaeus*). Twenty-Second Annual Meeting of the American Society of Primatologists, New Orleans, Louisiana, USA, August 12-16, 1999 Sponsored by: American Society of Primatologists. *American Journal of Primatology* **49**:104.
- Sutherland, G., and C.L. Gass. 1995. Learning and remembering of spatial patterns by hummingbirds. *Animal Behaviour* **50**:1273-1286.
- Thiele H. & Winter Y. in press. Hierarchical strategy for relocation of food targets in flower bats: spatial memory versus cue-directed search. *Animal Behaviour*.

- Tomback, D. F. 1980. How Nutcrackers Find Their Seed Stores. *Condor* **82**:10-19.
- Tschapka, M. 1993. Untersuchungen zur Ökologie neotropischer Fledermausblumen und ihrer Bestäubung. Diplomarbeit, Institut für Zoologie II, Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg.
- Tschapka, M. 1998. Koexistenz und Ressourcennutzung in einer Artengemeinschaft von Blumenfledermäusen (Phyllostomidae: Glossophaginae) im atlantischen Tieflandregenwald Costa Ricas. Doktorarbeit der Universität Erlangen Nürnberg .
- Vander Wall, S. B. 1982. An experimental analysis of cache recovery in Clark's nutcracker. *Animal Behaviour* **30**:84-94.
- Willson, R.J., and D.M. Wilkie. 1993. Pigeons remember briefly trained spatial location-food associations over extended time periods. *Journal of Experimental Psychology Animal Behavior Processes* **19**:373-379.

Kapitel 3:

Nahrungssuche innerhalb kleinräumiger Blütenansammlungen II: Bewegungsregeln oder räumliches Arbeitsgedächtnis?

Einleitung

Tiere beeinflussen bei der Nahrungssuche sowohl Verteilung als auch Verfügbarkeit ihrer Nahrung. Ist eine Nahrungsressource an einem Ort erschöpft, lohnt sich eine Rückkehr mit dem Ziel der Nahrungsaufnahme erst, wenn die Ressource dort erneuert wurde oder an dieser Stelle eine neue Ressource zu finden ist. Die räumlich-zeitliche Organisation der Nahrungssuche kann daher besonders bei sich rasch erneuernden Nahrungsquellen von erheblicher Bedeutung sein. Blütennektar ist eine solche Nahrungsquelle, da er relativ schnell nachgebildet wird, so dass sich eine Rückkehr oft schon innerhalb einer oder weniger Stunden lohnt. Das Vermeiden von Wiederbesuchen innerhalb einer räumlichen Ansammlung von Blüten kann erhebliche Vorteile mit sich bringen (Armstrong et al. 1987), wenn die Blüten bei einem Besuch (nahezu) geleert werden. Ein Tier, das in dieser Situation Wiederbesuche vermeidet, spart sich nicht nur unprofitable Blütenbesuche sondern kann eine solche Blütenansammlung auch mit wesentlich weniger Energieaufwand ausbeuten als eines, das Wiederbesuche macht. Dementsprechend meiden zum Beispiel Kolibris, Amakihi und Hummeln (Cheverton et al. 1985, Kamil 1978, Pyke 1979, Valone 1992) Wiederbesuche von Blüten oder kleinen Gruppen von Blüten über eine gewisse Zeit. Natürlich gilt das Prinzip des Vermeidens von Wiederbesuchen in kleinräumigen Ansammlungen von Nahrungsquellen für alle Tiere, die diese Quellen zunächst vollständig ausbeuten. So findet man die Fähigkeit, Wiederbesuche zu vermeiden ebenfalls bei Menschen, Ratten, Fischen, Affen, Futter versteckenden Vögeln und vielen anderen Tieren (z.B. Dallal und Meck 1990, Foreman et al. 1990, Hughes und Blight 1999, Macdonald et al. 1994, Shettleworth und Krebs 1982).

Viele der neotropischen Blütenfledermäusarten (Phyllostomidae, Glossophaginae) ernähren sich hauptsächlich von Nektar. Zusammen mit nektartrinkenden Vögeln und blütenbesuchenden Insekten gehören sie damit zu den Tieren, die einerseits innerhalb weniger Stunden an der gleichen Nahrungsquelle erneut Futter erwarten können, andererseits jedoch unmittelbare Wiederbesuche vermeiden sollten. Blütenfledermäuse ermöglichen damit die Untersuchung des Arbeitsgedächtnisses¹ spezialisierter Blütenbesucher bei einem Säugetier.

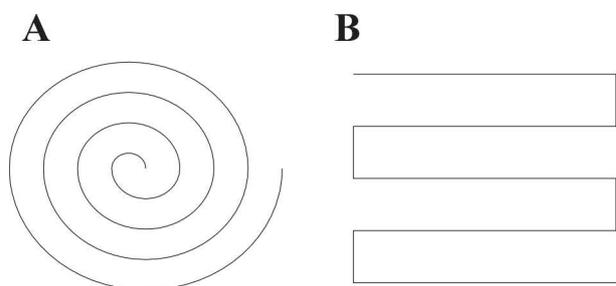


Abb. 1: Verschiedene Möglichkeiten, mit Hilfe einer Bewegungsregel eine Ansammlung von Nahrungsquellen ohne Wiederbesuche auszubeuten.

Die Vermeidung von Wiederbesuchen erst kürzlich besuchter Futterquellen lässt sich auf verschiedene Weisen realisieren. Eine Ansammlung von Nahrungsquellen kann systematisch mit Hilfe von Bewegungsregeln ausgebeutet werden, wie die Beispiele in Abb. 1 illustrieren. Hummeln beispielsweise vermeiden Wiederbesuche, indem sie Blüten innerhalb von Infloreszenzen meist der Reihe nach von unten nach oben besuchen (Cheverton et al. 1985, Pyke 1979).

¹ Arbeitsgedächtnis, auch Kurzzeitgedächtnis, aktives Gedächtnis oder unmittelbares Gedächtnis mit begrenzter Speicherkapazität genannt (Birbaumer und Schmid 1991). Information wird im Arbeitsgedächtnis nur für kurze Zeit gespeichert und geht dann entweder ins Langzeitgedächtnis über oder wird vergessen (Birbaumer und Schmid 1991, Olton 1979)

Eine andere Möglichkeit zur Vermeidung von Wiederbesuchen ist, sich zu merken, welche Nahrungsquelle man erst kürzlich besucht hat. Diese Information wird im Arbeitsgedächtnis gespeichert. Die Kapazität des Arbeitsgedächtnisses ist begrenzt (z.B. Birbaumer und Schmidt 1991, Honig 1979). Durch Organisation der zu erinnernden Information in sogenannten „Chunks“ (Gruppierungen, z.B. Birbaumer und Schmidt 1991) kann eine wesentlich größere Informationsmenge im Arbeitsgedächtnis behalten werden, wobei allerdings die Anzahl der „Chunks“ als zu erinnernde Einheiten wiederum beschränkt ist (Birbaumer und Schmidt 1991). Olton (1985) definierte den Begriff „Chunking“ als die Organisation von zu erinnernder Information, so dass sie effizienter erinnert werden kann. Dabei werden mehrere Informationseinheiten zu einem „Chunk“ gruppiert. Diese „Chunks“ können wiederum zu einem übergeordneten „Chunk“ gruppiert werden. Wenn wir eine längere Telefonnummer behalten wollen, teilen wir sie im Geiste in kleinere Gruppen von Ziffern ein. Die Nummer 209564827, die sich in dieser Form kaum problemlos merken lässt, besteht für uns nach der geistigen Unterteilung z.B. aus den drei „Chunks“ 209, 564 und 827, die wir wesentlich leichter behalten können. Trotzdem bilden die drei „Chunks“ für uns als Telefonnummer eine Einheit, einen übergeordneten „Chunk“.

Räumliche Information kann ebenso zusammengefasst werden. Kapuzineraffen beispielsweise scheinen ihre Nahrungssuche nach Möglichkeit mit Hilfe von „Chunking“ zu strukturieren. Im Experiment von De Lillo et al. 1997 suchten Kapuzineraffen Futter in 9 Verstecken, die entweder gleichmäßig im Raum verteilt waren oder in 3 räumlich getrennte Gruppen mit je 3 Verstecken aufgeteilt und somit geklumpt angeordnet waren. Sie vermieden Wiederbesuche effizienter, wenn die Verstecke geklumpt waren, die räumliche Verteilung der einzelnen Elemente also die Organisation als „Chunks“ begünstigte. Weitere Beispiele für räumliches Chunking sind dokumentiert für Menschen (z.B. Frey 1976, Saariluoma 1989, Smith 1990) und Ratten (z.B. Cohen et al. 1993, Cohen und Bussey 2003, Cohen et al. 2003, Dallal und Meck 1990).

Vermeiden Blütenfledermäuse der Art *Glossophaga soricina* Wiederanflüge an kürzlich besuchte Blüten, wenn diese nach einem Besuch geleert sind? Wie realisieren sie diese Vermeidung von Wiederbesuchen? Verwenden sie dazu ihr Arbeitsgedächtnis? Bilden sie „Chunks“, um mehr Information behalten zu können? Wie viele Blüten können sie sich merken, bevor sie Wiederbesuche machen? Oder nutzen sie eine systematische Suche, so dass sie sich nicht merken müssen, wo sie bereits waren? (Fragen zum Langzeitgedächtnis der Tiere für den vorliegenden Versuch werden in Kapitel 2 behandelt.)

Zur Beantwortung dieser Fragen wurden Blütenfledermäuse, in Anlehnung an einen analogen methodischen Ansatz von Sutherland und Gass (1995) für Kolibris, darauf trainiert, an einem Feld aus 64 künstlichen Blüten Nektar zu suchen. Sie hatten die Aufgabe, die Nektar gebenden Blüten zu finden und deren Positionen zu lernen. Belohnende Blüten waren entweder geklumpt oder zufällig angeordnet (Abb. 2). Die räumliche Anordnung belohnender Blüten in der Verteilung „geklumpt“ sollte die Bildung von „Chunks“ begünstigen. Wenn die Fledermäuse zur Vermeidung von Wiederbesuchen ihr Arbeitsgedächtnis nutzten und ausserdem „Chunks“ bildeten, sollte der Anteil Wiederbesuche bei der Verteilung „zufällig“ höher sein als bei der Verteilung „geklumpt“.

Tiere, Material und Methoden

Versuchstiere und Haltung

Am hier beschriebenen Versuch nahmen 6 adulte *Glossophaga soricina* teil. Die Tiere stammten aus der Zucht der Universität Erlangen und befanden sich zu Beginn der Versuche

seit mindestens 2 Monaten in Seewiesen, wo sie mit weiteren Tieren derselben Art gemeinschaftlich gehalten wurden.

In der Haltung erhielten die Tiere 17%iges Honigwasser (Masse/Masse) pur sowie 17%iges Honigwasser mit Zusatz von Nektar Plus² bzw. Nutricomp^{®3}, gemahlenen Blütenpollen und Banane, alles ad libitum. Etwa einmal pro Monat bekamen sie zusätzlich lebende Fliegen (*Musca domestica* L.).

Während der Verhaltensexperimente erhielten die Tiere an den Kunstblüten eine Lösung von Fruktose, Glukose und Saccharose zu gleichen Teilen in Leitungswasser (im Folgenden Nektar genannt). Der Zuckergehalt wurde per Refraktometer (Krüss Optronic HR 92) auf 18 Prozent eingestellt. Das Hexose/Saccharose-Verhältnis und die Konzentration der Lösung sind typisch für Fledermausblüten (von Helversen 1993). Die Nektarmenge einer einzelnen Belohnung betrug 9,6µl. Zu Beginn einer Versuchsnacht bekamen die Tiere zusätzlich je 1ml Wasser mit 200mg Nektar Plus und 300mg Nutricomp[®] sowie gemahlenem Blütenpollen in Schälchen.

Die Tiere wurden in einem zeitversetzten Licht-Dunkel-Wechsel von 12h:12h gehalten. Das Licht erlosch um 14:00 Uhr MEZ.

Versuchsaufbau

Die Versuche wurden mit einem senkrechten Feld aus 64 Kunstblüten durchgeführt. Die Kunstblüten waren in 8 Reihen mit je 8 Blüten in einem Abstand von 25 cm angeordnet (Abb. 2). Sie besaßen Blütenköpfe aus PVC-Zylindern (Durchmesser: 32mm, Tiefe: 17mm) mit einem zentralen Loch für die Zuckerwasserzuleitung. Letztere erfolgte über ein Schlauchsystem mittels computergesteuerter Pumpe. Zur Registrierung eines besuchenden Versuchstieres verfügten die Blütenköpfe über Lichtschranken. Die Kunstblüten ragten etwa 20cm aus dem ansonsten mit glattem PVC verblendeten Blütenfeld heraus.

Während der Versuche wurden die Tiere in computergesteuerten Einzelkäfigen gehalten. Diese Käfige (1,5m x 0,7m x 2,2m, Länge x Breite x Höhe) waren mit je 2 Kunstblüten, einem Hangplatz an einer Waage, Überwachungskameras und automatischen Türen ausgestattet. Jedes einzelne Tier konnte automatisiert aus seinem Käfig herausgelassen werden, am Blütenfeld Nektar suchen und nach

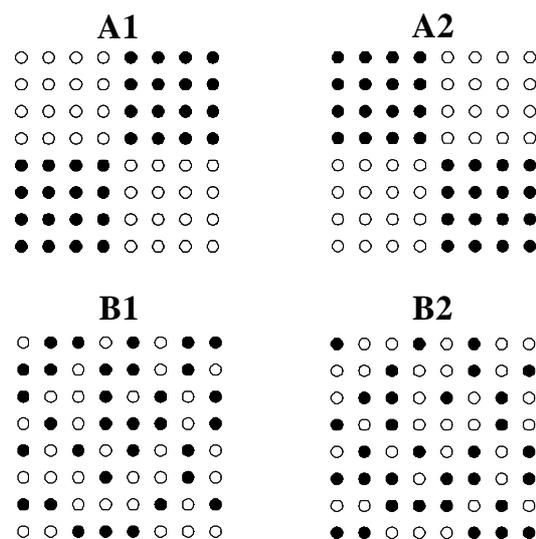


Abb. 2: Verteilung belohnender und nicht belohnender Kunstblüten im Blütenfeld mit den beiden Blütenverteilungen „geklumpt“ (A1) und „zufällig“ (B1) sowie deren Invertierungen (A2 und B2). Schwarze Kreise stellen belohnende Blüten dar, weiße nicht belohnende Blüten. Im Experiment waren die Blüten äußerlich nicht voneinander zu unterscheiden.

² Nektar Plus: ca. ¼ Kaffeelöffel auf 40ml; Alleinfutter für Nektar trinkende Vögel, Nekton[®], Günter Enderle, 75177 Pforzheim, Germany, www.nekton.de. Inhaltsstoffe: Kohlenhydrate, Eiweiße, Fette, Vitamine, Mineralstoffe.

³ ca. ¼ Kaffeelöffel auf 40ml; Pulver zur Herstellung von Trink- und Sondennahrung für Menschen, B. Braun Petzold GmbH, 34212 Melsungen, Germany, nicht mehr lieferbar. Inhaltsstoffe: Eiweiße, Kohlenhydrate, Fette, Ballaststoffe, Natrium, Spurenelemente, Vitamine.

Beendigung eines Versuchsdurchlaufs (siehe Definitionen) wieder in den Käfig gesperrt werden.

Eine ausführliche Beschreibung der Methode findet sich in Kapitel 1.

Blütenfeld und Käfige befanden sich in einem Versuchsraum mit einer Grundfläche von etwa 40m² (5,3m x 8,7m – 3,0m x 3,0m) und einer Höhe von etwa 4m.

Versuchsdurchführung

Experiment

Die Tiere hatten die Aufgabe, einzeln am Blütenfeld Nektar zu suchen. Ein Tier konnte pro Versuchsdurchlauf (siehe Definitionen) an 32 der 64 Blüten einmal eine Belohnung von 9,6ul erhalten. Jedes Tier bekam zunächst entweder die Verteilung „geklumpt“ oder die Verteilung „zufällig“ (Abb. 2 A1 und B1) in 4 aufeinander folgenden Nächten mit je 20 Versuchsdurch-

Tab. 1 Reihenfolge der präsentierten Blütenverteilungen für die 6 Versuchstiere der beiden Gruppen			
Gruppe	Tier	1. Verteilung	2. Verteilung
1	1	„geklumpt“	„zufällig“
1	2	„zufällig“	„geklumpt“
1	3	„zufällig“	„geklumpt“
2	4	„geklumpt“	„zufällig“
2	5	„geklumpt“	„zufällig“
2	6	„zufällig“	„geklumpt“

läufen präsentiert. Am 5. Tag wurde die jeweilige Blütenverteilung nach dem 10. Versuchsdurchlauf invertiert, d.h., vormals belohnende Blüten gaben jetzt keinen Nektar mehr und umgekehrt (Abb. 2 A2 und B2). (Diese Invertierung war für die Untersuchung des Langzeitgedächtnisses von Bedeutung, siehe Kapitel 2). Danach folgten 4 Tage mit der invertierten Verteilung. Am 10. Tag begann die gleiche Prozedur mit der jeweils anderen Blütenverteilung („geklumpt“, „zufällig“). Die

Versuche wurden mit 2 Gruppen von je 3 Tieren durchgeführt. Je drei Tiere bekamen zunächst die Verteilung „geklumpt“ präsentiert, die anderen drei die Verteilung „zufällig“, wobei Tiere einer Gruppe mit verschiedenen Blütenverteilungen begannen (Tab. 1). Jede Nacht begann ein anderes Tier der Gruppe mit den Versuchen. Die Versuche begannen eine halbe Stunde nach Erlöschen des Lichts (14:30 MEZ).

Käfige

Zwischen den Versuchsdurchläufen kehrten die Fledermäuse freiwillig in ihre Käfig zurück. Dort war die Futtergabe limitiert, indem an jeder Kunstblüte aufeinanderfolgende Futterrationen (9,6ul) frühestens nach einer Wartezeit von 90sec gegeben wurde. Die Tiere mussten mindestens 10min in ihrem Käfig verbringen, bevor sie für den nächsten Versuchsdurchlauf wieder freigelassen wurden. Dies sollte eine gute Motivation der Tiere bei der Nahrungssuche am Blütenfeld gewährleisten. Vor und nach dem Versuch gab es keine Beschränkung der Belohnungen, tagsüber keine Belohnungen. Die Käfigblüten wurden streng alternierend belohnt.

Training

Dem eigentlichen Versuch gingen mehrere Trainingsphasen voraus.

1. Gewöhnung an den Käfig (ein bis zwei Nächte)

Jedes Tier verbrachte mindestens eine Nacht im eigenen Käfig, bis es sich dort gut zurecht fand und die Kunstblüten problemlos als Futterquelle annahm. Die Blüten waren zunächst voll gefüllt mit Zuckerwasser und mit Honig geruchlich markiert, um das Auffinden und Erkennen als Futterquelle zu erleichtern.

2. Raumerkundung (eine Nacht)

In der Nacht nach der Gewöhnung an die Käfige wurden nach etwa 2 Stunden, wenn alle Tiere deutlich mehr als 100 Anflüge an ihren Käfigblüten gemacht hatten, alle Käfigtüren geöffnet, so dass die Tiere gemeinsam den Raum erkunden konnten. Das Blütenfeld war mit Plastikfolie abgedeckt.

3. Flug am Blütenfeld I (eine Nacht)

Die Tiere konnten das Blütenfeld abwechselnd einzeln ausbeuten. Ein Tier konnte pro Versuchsdurchlauf aus jeder der 64 Blüten einmal Nektar erhalten.. Die Tiere sollten lernen, dass sie am Blütenfeld Nektar bekommen konnten, dies aber nur einmal pro Blüte und Versuchsdurchlauf. Die einmalige Belohnung pro Versuchsdurchlauf sollte die Tiere dazu veranlassen, möglichst viele verschiedene Blüten anzufliegen, anstatt sich auf wenige zu beschränken.

4. Flug am Blütenfeld II (eine Nacht)

Die Tiere konnten das Blütenfeld abwechselnd einzeln ausbeuten. Ein Tier konnte pro Versuchsdurchlauf aus 32 der 64 Blüten einmal Nektar erhalten. Die Blütenverteilung war pseudozufällig (siehe unten). Die Tiere sollten lernen, dass nur die Hälfte der Blüten ergiebig waren, diese jedoch ortsfest waren und pro Versuchsdurchlauf nur einmal Nektar gaben.

Definitionen und Berechnungen

Versuchsdurchlauf

Ein Versuchsdurchlauf begann mit dem ersten Blütenanflug am Feld und endete, sobald ein Tier entweder 64 beliebige Anflüge am Blütenfeld gemacht oder alle belohnenden Blüten mindestens einmal besucht hatte oder 5min seit Beginn des Versuchsdurchlaufs vergangen waren. Während eines Versuches absolvierte ein Tier 180 Versuchsdurchläufe (20 Versuchsdurchläufe pro Nacht an 9 aufeinanderfolgenden Nächten).

Tagesdurchlauf

Nummer eines Versuchsdurchlaufs während einer einzelnen Nacht (von 1 bis 20). Mit diesem Parameter wurde in der Datenanalyse die Verhaltensabhängigkeit der Tiere von der Nachtzeit modelliert.

Pseudozufällige Blütenverteilung

Pseudozufällige Blütenverteilungen (vgl. Abb. 2) wurden unter folgenden Einschränkungen per Zufallsgenerator ausgewählt:

- a) In einer vertikalen oder horizontalen Reihe maximal 3 direkt aufeinander folgende belohnende oder nicht belohnende Blüten.
- b) In einer Diagonalen maximal 4 direkt aufeinander folgende belohnende oder nicht belohnende Blüten.
- c) In einem Quadrat aus 4 direkt benachbarten Blüten maximal 3 belohnende oder nicht belohnende Blüten.

Mit diesen Regeln wurden räumliche Häufungen von belohnenden oder nicht belohnenden Blüten in der Blütenverteilung vermieden, und so der Unterschied zwischen der Verteilung „geklumpt“ und der Verteilung „zufällig“ möglichst groß gehalten.

Arbeitsgedächtnis:

Der Begriff „Arbeitsgedächtnis“ ist ein anderes Wort für Kurzzeitgedächtnis (Birbaumer und Schmidt 1991). Information wird im Arbeitsgedächtnis nur für kurze Zeit gespeichert und geht dann entweder ins Langzeitgedächtnis über oder wird vergessen (Birbaumer und Schmid

1991, Olton 1979). Die Fledermäuse konnten sich theoretisch merken, welche Blüten sie am Feld bereits geleert hatten und diese Information im Arbeitsgedächtnis speichern.

Anteil Wiederbesuche:

Jeder erneute Anflug an eine im aktuellen Versuchsdurchlauf bereits besuchte belohnende Blüte war ein Wiederbesuch. Der Anteil Wiederbesuche in einem Versuchsdurchlauf wurde berechnet als „Anzahl Wiederbesuche/ Anzahl Anflüge an belohnende Blüten“, wobei beide Parameter nur bis zum 35. Anflug an belohnende Blüten berechnet wurden. Diese Einschränkung erfolgte, da die Anzahl Anflüge an belohnende Blüten bis etwa zum 35. Anflug an belohnende Blüten für beide Verteilungen gleich war, danach jedoch zunächst für die Verteilung „zufällig“, später auch für die Verteilung „geklumpt“ drastisch abnahm. Je mehr belohnende Blüten besucht werden, desto höher ist auch die Chance, Wiederanflüge zu machen. Daher war die genannte Einschränkung für eine sinnvolle Interpretation der Ergebnisse notwendig.

Lern- und Plateauphasen

Die Untersuchung des Langzeitgedächtnisses der Tiere (Kapitel 2) zeigte, dass die Fledermäuse im vorliegenden Versuch innerhalb von 10 Versuchsdurchläufen lernten,

hauptsächlich belohnende Blüten anzufliegen. Danach blieb ihre Ausbeuteeffizienz stabil, was vermuten ließ, das sich auch die im Langzeitgedächtnis gespeicherte Information nicht mehr änderte. Daher wurde eine Einteilung in Lern- und Plateauphasen vorge-

Tab. 2: Aufteilung der Versuchsdurchläufe in Lern- und Plateauphasen.

Phase	Versuchsdurchlauf
Lernphase vor Verteilungsinvertierung	1 bis 10
Lernphase nach Verteilungsinvertierung	91 bis 100
Plateauphase vor Verteilungsinvertierung	21 bis 80
Plateauphase nach Verteilungsinvertierung	121 bis 180

nommen (Lernphasen: Versuchsdurchlauf 1 bis 10 sowie 91 bis 100, Plateauphasen: Versuchsdurchlauf 21 bis 80 und 121 bis 180, Tab. 2). Diese Unterscheidung erlaubte es auch, Unterschiede im Arbeitsgedächtnis während verschiedener Zustände des Langzeitgedächtnisses zu untersuchen, weshalb sie hier übernommen wurde.

Anflugsequenz: Zwei oder mehr aufeinanderfolgende Blütenanflüge am Feld mit einem Maximalabstand von 1,6sec, gemessen vom Ende eines Anfluges zum Beginn des nächsten.

Einzelanflüge: Anflüge am Blütenfeld, deren Zeitabstand mehr als 1,6sec betrug.

Flugrichtung: Richtung, in der eine besuchte Blüte bezogen auf die zuvor besuchte Blüte lag. Dieser Begriff bezieht sich *nicht* auf die Abflugrichtung eines Tieres, sondern nur auf die Richtung des Zielvektors.

Berechnung des theoretisch erwarteten Anteils Wiederanflüge innerhalb eines Versuchsdurchlaufs: Der theoretisch erwartete Anteil Wiederanflüge zu einem Anflug an eine belohnende Blüte innerhalb eines Versuchsdurchlaufs ergab sich aus der mittleren Anzahl der bis zu diesem Anflug bereits gefundenen belohnenden Blüten geteilt durch 32 (Anzahl insgesamt vorhandene belohnende Blüten).

Datenanalyse

Die statistische Analyse des Anteils Wiederbesuche wurde mit Hilfe allgemeiner linearer Modelle (GLM, Procedure Genmod) durchgeführt. Da der Anteil Wiederanflüge mit Hilfe binomialer Daten ermittelt wurde (Wiederanflug ja/nein), erfolgte die Anpassung der Modelle mit Binomialverteilung und logit-Linkfunktion. Als abhängige Variable wurde in allen Modellen der explizit angegebene Quotient „Anzahl Wiederbesuche/ Anzahl Anflüge an belohnende Blüten“ (beides berechnet bis zum 35. Anflug an belohnende Blüten) verwendet. Die Tiere wurden als „repeated subject“ behandelt, die Korrelationsstruktur als Autoregression (AR(1)) angegeben. Es wurde die dscale-Option verwendet, um eine Überdispersion zu korrigieren, wenn die Devianz von 1 abwich. Die im Folgenden gezeigten Ergebnisse entsprechen dem minimal adäquaten Modell. Letzteres wurde bestimmt durch systematische rückwärtsgerichtete Eliminierung der in der Typ 3-Analyse nicht signifikanten Faktoren aus dem Modell (GLM, Chi-Quadrat, $p > 0,05$), d.h., es wurde mit dem höchsten Interaktionsterm mit dem höchsten p-Wert begonnen und rückwärts bis zu den Haupteffekten alle nicht signifikanten Faktoren einzeln aus dem Modell entfernt. Die in den Ergebnissen angegebenen nicht signifikanten p- und Chi-Quadrat-Werte wurden durch einzelnes Wiedereinfügen des entsprechenden Faktors in das minimale Modell ermittelt, da die in der rückwärtsgerichteten Eliminierung erhaltenen Werte in den meisten Fällen von Modellen ausgehen, die nicht dem minimalen Modell entsprechen. Dabei wurden für Interaktionsterme die zugehörigen Haupt- und Interaktionseffekte niedrigerer Ordnung mit berücksichtigt.

Für die generalisierten linearen Modelle wurde das Programm „The SAS System for Windows“, Release 8.02, TS Level 02M0, verwendet. Vorzeichentests und Chi-Quadrat-Tests wurden per Hand berechnet.

Ergebnisse

Vermeidung von Wiederbesuchen

Der Anteil Wiederbesuche lag für beide Blütenverteilungen über einen Großteil eines Versuchsdurchlaufes deutlich unter dem Anteil Wiederbesuche, den man erwarten würde, wenn die Tiere rein zufällig an belohnende Blüten angefliegen wären, ohne Wiederbesuche zu vermeiden (Abb. 3). Bei der Verteilung „geklumpt“ war dies für 4 der 6 Tiere mindestens vom 8. bis zum 41. Anflug an belohnende Blüten signifikant, bei der Verteilung „zufällig“ für alle 6 Tiere mindestens vom 12. bis zum 32. Anflug (Chi-Quadrat-Test, $DF=1$, $p < 0,05$). Die Tiere vermieden es also, Wiederbesuche zu machen. Der Anteil Wiederbesuche der ersten 35 Anflüge eines Versuchsdurchlaufs an belohnende Blüten blieb über den Verlauf des Versuches konstant, d.h., es ergaben sich keine signifikanten Unterschiede im Verlauf einer Nacht in den

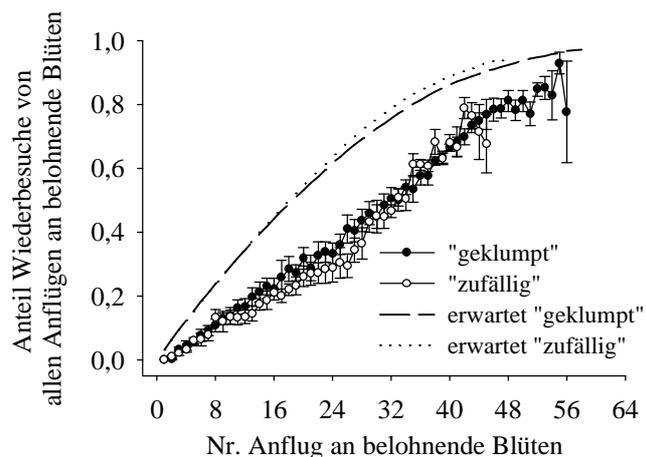


Abb. 3: Anteil Wiederbesuche innerhalb eines Versuchsdurchlaufes für die Verteilung „geklumpt“ (schwarze Kreise) und die Verteilung „zufällig“ (weiße Kreise). Fehlerbalken zeigen Standardfehler. Die beiden Linien zeigen die theoretisch erwarteten Wiederbesuchsraten, wenn die Tiere zufällig an belohnende Blüten anfliegen würden, ohne Wiederbesuche zu vermeiden (in Relation zum Anteil bereits gefundener Blüten) (gestrichelte Linie: Verteilung „geklumpt“, gepunktete Linie: Verteilung „zufällig“). Daten sind Mittelwerte über alle 6 Tiere und beruhen auf den Versuchsdurchläufen 21 bis 80 und 121 bis 180. Der Anteil Wiederbesuche liegt bei der Verteilung „geklumpt“ für 4 der 6 Tiere vom 8. bis zum 41. Anflug an belohnende Blüten signifikant unter der Zufallserwartung (Chi-Quadrat-Test, $p < 0,05$), bei der Verteilung „zufällig“ gilt dies für alle 6 Tiere zwischen dem 12. und dem 34. Anflug.

Lernphasen bzw. über die Nächte der Plateauphasen (GLM, Lernphasen: Tab. 3, Versuchsdurchlauf, Chi-Quadrat=0,51, DF=1, $p=0,4750$, Plateauphasen: Tab. 4, Nacht, Chi-Quadrat=2,01, DF=1, $p=0,5706$).

Der Anteil Wiederbesuche war bei der Verteilung „geklumpt“ signifikant höher als bei der Verteilung „zufällig“ (Abb. 4, Tab. 5, GLM, Verteilung, $Z=5,19$, $p<0,0001$). Dieser Unterschied zeigte sich von Beginn eines Versuchsdurchlaufs an (Abb. 3). Ab etwa dem 32. Anflug waren keine Unterschiede mehr zu erkennen.

Zeitintervall zwischen zwei Anflügen

Das Zeitintervall zwischen zwei Blütenanflügen am Feld variierte stark (Abb. 5). Die Häufigkeitsverteilungen der verschiedenen Zeitintervalle unterschieden sich deutlich für Anflüge nach belohnten bzw. unbelohnten Anflügen (Abb. 5 A1 und A2).. Die Tiere besuchten nach einem unbelohnten Anflug in 69% der Fälle innerhalb von 1,6sec eine weitere Blüte, nach belohnten nur in 13% der Fälle. Während es für Anflüge nach unbelohnten Anflügen ansonsten nur noch ein kleines Häufigkeitsmaximum bei ca. 4,5sec Zeit zwischen zwei Anflügen gab, fanden sich bei Anflügen nach belohnten Anflügen noch 4 weitere Häufigkeitsmaxima (bei 1,7sec, 2,5sec, 3,5sec und 4,5sec). Die Häufigkeitsverteilungen der Zeitintervalle für Anflüge nach belohnten bzw. unbelohnten Anflügen für die beiden Blütenverteilungen „geklumpt“ und „zufällig“ sind auffallend ähnlich (Abb. 5 B1 und B2).

Verhaltensbeobachtungen via Monitor zeigten, dass die Tiere entweder innerhalb weniger Sekunden mehrere Feldblüten nacheinander anfliegen ohne das Blütenfeld zu verlassen (Anflugsequenzen, siehe Definitionen), oder nach einem einzelnen Blütenanflug das Feld verließen, eine oder mehrere Runden durch den Raum flogen und dann einen weiteren Blütenanflug vornahmen (Einzelanflüge, siehe Definitionen). Diese verschiedenen Verhaltensweisen spiegeln sich in den verschiedenen Häufigkeitsmaxima der Blütenbesuchsintervalle wider. Das erste Häufigkeitsmaximum entspricht sowohl nach belohnten als auch nach unbelohnten Anflügen eindeutig den Anflügen in Anflugsequenzen. Die Tiere flogen nach Verlassen des Feldes oft eine Runde um das Blütenfeld herum, was den Beobachtungen zufolge die kürzeste Runde nach Verlassen des Feldes war. Das zweite Häufigkeitsmaximum nach belohnten Anflügen bei 1,7sec entsprach mit hoher Wahrscheinlichkeit den Anflügen nach dieser Runde um das Blütenfeld. Diese Vermutung basiert auf mehreren Beobachtungen. Erstens brauchten die Tiere für diese Runde um das Blütenfeld eine gewisse Mindestzeit, während der sie keine weiteren Anflüge machen konnten, was den plötzlichen Anstieg der Anflughäufigkeit bei 1,7sec erklären könnte. Zweitens sollten Besuchsintervalle zwischen zwei Anflügen ohne Verlassen des Feldes nicht nur deutlich kürzer sein als solche mit Verlassen des Feldes, sondern im Gegensatz zu Besuchsintervallen mit Verlassen des Feldes auch von der Entfernung der angeflogenen

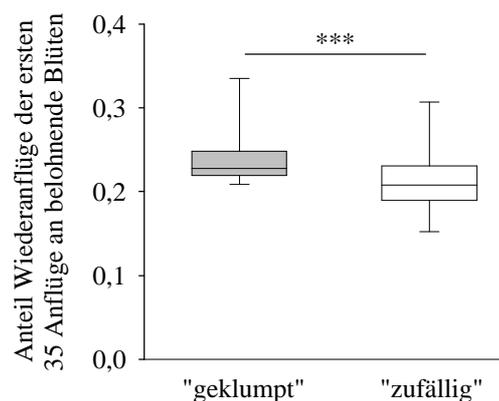


Abb. 4: Anteil Wiederbesuche der ersten 35 Anflüge an belohnende Blüten eines Versuchsdurchlaufs. Ergebnisse für die Verteilung „geklumpt“ (grau) und die Verteilung „zufällig“ (weiß). Daten beruhen auf den jeweils ersten 35 Anflügen an belohnende Blüten in den Versuchsdurchläufen 21 bis 80 und 121 bis 180 von 6 Tieren mit insgesamt 46387 Blütenbesuchen an prinzipiell belohnende Blüten, wovon 11121 (24%) nicht belohnte Wiederanflüge waren. Kasten zeigt Median mit 25% und 75% Perzentile, und Balken zeigt 5 und 95% Perzentile. ***: GLM, $p<0,0001$, siehe Tab. 4 und 5.

Tab. 3: Arbeitsgedächtnis: Ergebnisse der Signifikanztests der im berechneten generalisierten linearen Modell enthaltenen Parameter für die Lernphase. VDL: Versuchsdurchlauf. Definitionen der Parameter siehe Methoden.

Source	DF	Chi-Quadrat	p
VDL	1	0,51	0,4750
Verteilung	1	2,98	0,0842
Verteilungsinvertierung	1	1,53	0,2158
VDL * VDL	1	0,04	0,8377
VDL * Verteilung	1	0,25	0,6204
VDL * Verteilungsinvertierung	1	0,02	0,8841
VDL * VDL * VDL	1	0,49	0,4823
VDL * Verteilung* Verteilungsinvertierung	2	2,46	0,1170
Verteilung*Verteilungsinvertierung	2	1,89	0,1689

Tab. 4: Arbeitsgedächtnis: Ergebnisse der Signifikanztests der im berechneten generalisierten linearen Modell enthaltenen Parameter für die Plateauphasen. TDL: Tagesdurchlauf, *: signifikantes Ergebnis. Schätzwerte der Parameter siehe Tab. 5. Definitionen der Parameter siehe Methoden.

Source	DF	Chi-Quadrat	p
TDL	1	5,18	0,0228 *
Verteilung	1	4,90	0,0290 *
Verteilungsinvertierung	1	0,01	0,9363
Nacht	3	2,01	0,5706
TDL * TDL	1	5,58	0,0182 *
TDL * Verteilung	1	0,99	0,3197
TDL * Verteilungsinvertierung	1	0,40	0,5278
TDL * TDL * TDL	1	0,82	0,3652
Verteilung*Nacht	3	5,11	0,1642
Verteilung*Verteilungsinvertierung	1	3,23	0,0722
Verteilungsinvertierung*Nacht	1	0,46	0,4964
TDL*Nacht	3	5,57	0,1346
TDL*Verteilung*Verteilungsinvertierung	1	0,11	0,7375
TDL*Verteilung*Nacht	3	0,94	0,8166
Verteilung*Verteilungsinvertierung*Nacht	1	3,03	0,0819
TDL*Verteilung*Verteilungsinvertierung*Nacht	2	2,16	0,4462

Tab. 5: Arbeitsgedächtnis: Ergebnisse des Post hoc-Tests für die Plateauphase. TDL: Tagesdurchlauf, SF: Standardfehler. Definitionen der Parameter siehe Methoden.

Parameter	Wert	SF	95% Konfidenzintervall		Z	p
y-Achsenabschnitt	-1,0986	0,1071	-1,3084	-0,8887	-10,26	<0,0001
Verteilung „geklumpt“ getestet gegen „zufällig“	0,1667	0,0321	0,1038	0,2297	5,19	<0,0001
TDL	-0,0319	0,0050	-0,0418	-0,0220	-6,31	<0,0001
TDL*TDL	0,0015	0,0002	0,0011	0,0019	6,63	<0,0001

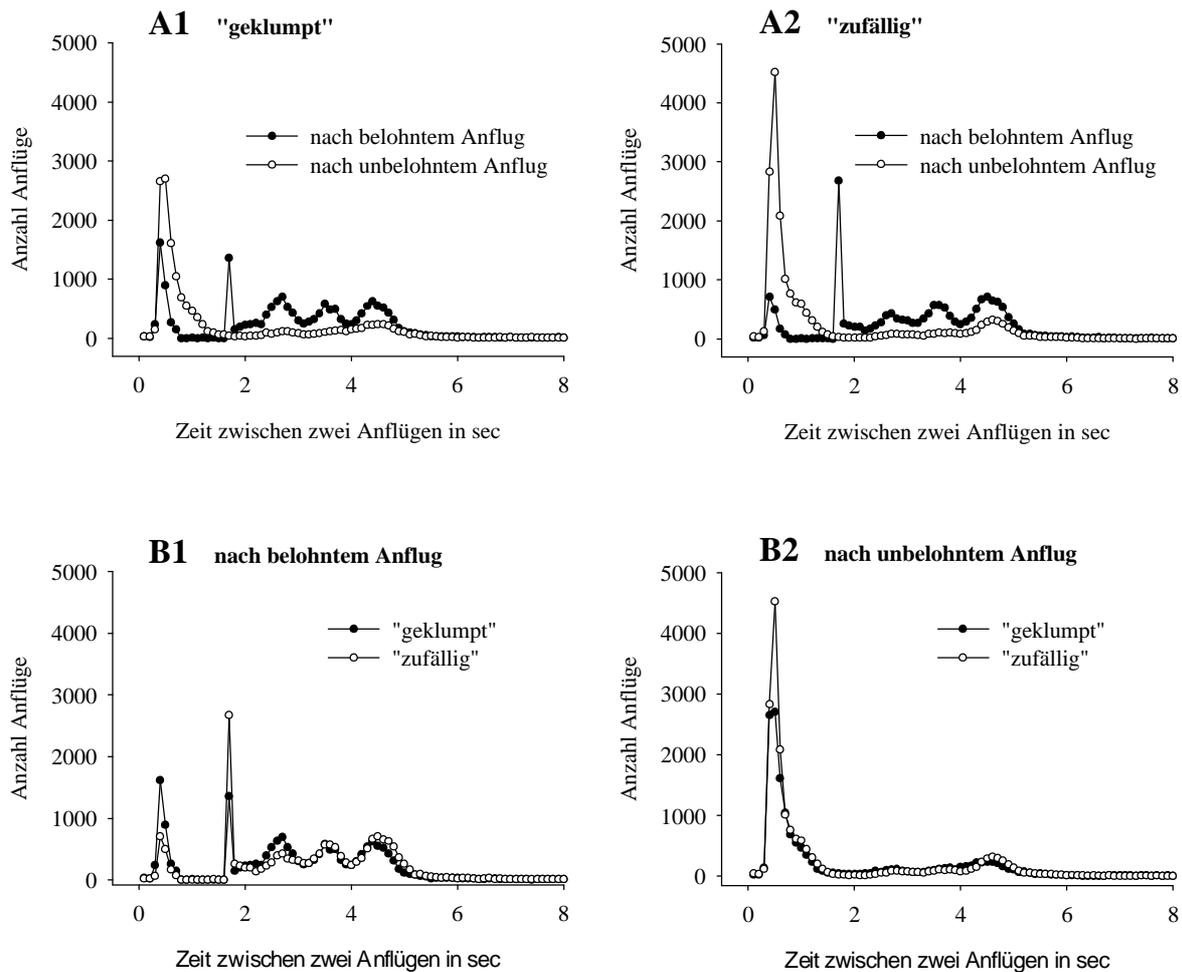


Abb. 5: Häufigkeitsverteilungen der Zeitintervalle zwischen zwei Anflügen, wenn der erste Anflug belohnt bzw. unbelohnt war. Daten beruhen auf den Versuchsdurchläufen 21 bis 80 und 121 bis 180 von 6 Tieren mit insgesamt 74971 Blütenbesuchen, davon 36855 bei der Verteilung „geklumpt“, 38116 bei der Verteilung „zufällig“. 6% aller Anflüge lagen über 8sec und sind hier nicht gezeigt. A: schwarze Kreise: Anflüge nach belohntem Anflug, weiße Kreise: Anflüge nach unbelohntem Anflug, A1: Verteilung „geklumpt“, A2: Verteilung „zufällig“. B: schwarze Kreise: Verteilung „geklumpt“, weiße Kreise: Verteilung „zufällig“. B1: nach belohntem Anflug, B2: nach unbelohntem Anflug. Zur besseren Anschaulichkeit wurden die Häufigkeitsverteilungen als Liniendiagramm dargestellt.

Blüten zueinander abhängig sein. Ein Großteil der Anflüge unter 1,7sec erfolgte nach weniger als einer Sekunde, und die Häufigkeitsverteilung für Anflüge nach unbelohnten Anflügen unter 1,7 sec spricht für eine Abhängigkeit von der Entfernung zwischen den angeflogenen Blüten, da sie verglichen mit den anderen Häufigkeitsmaxima relativ breit ist (Abb. 5 A1 und A2). Drittens befindet sich sowohl für Anflüge nach belohnten als auch für Anflüge nach unbelohnten Anflügen ein Häufigkeitsminimum bei etwa 1,6sec. Aus diesen Gründen wurde für die weitere Auswertung der Minimalwert zwischen den ersten beiden Maxima als Grenzwert verwendet, um Flugsequenzen (verbunden durch Intervalle unter 1,6sec) von Einzelanflügen (separiert durch Intervalle über 1,6sec) zu unterscheiden.

Das Verhalten der Tiere am Feld ließ sich also in Einzelanflüge und Anflugsequenzen einteilen. Nach unbelohnten Anflügen flogen die Tiere zumeist sofort eine weitere Blüte an. Der zeitliche Abstand nach belohnenden Anflügen variierte, wies jedoch für die beiden Verteilungen „geklumpt“ und „zufällig“ ebenso wie nach unbelohnten Anflügen eine bemerkenswerte Ähnlichkeit auf.

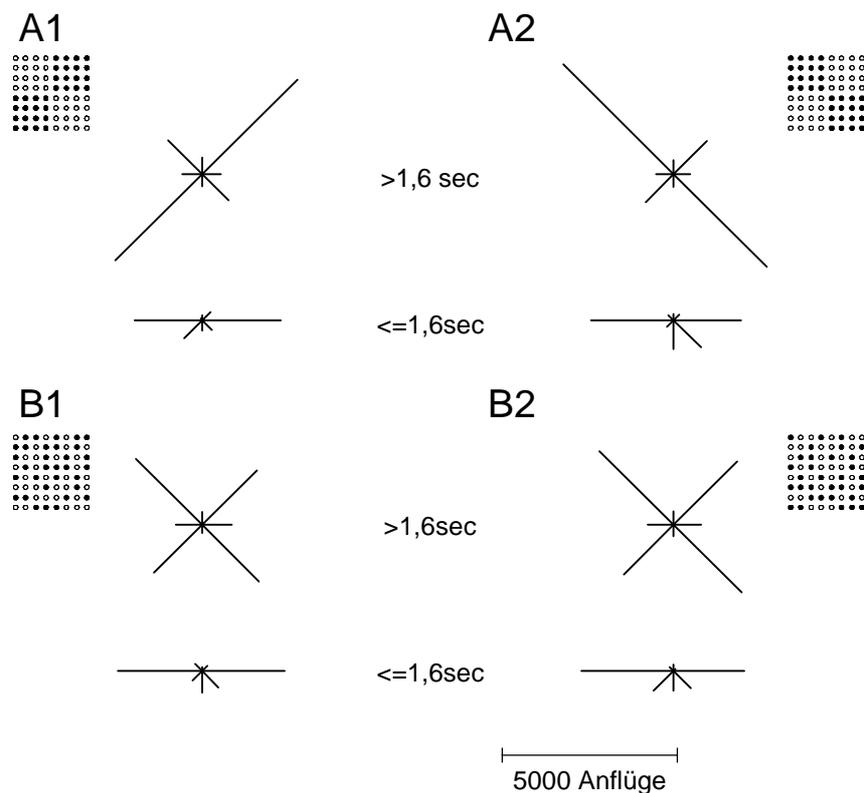


Abb. 6: Flugrichtungen: Richtungen der Sprünge von einer zur nächsten Blüte. Das Zentrum jedes einzelnen Diagramms ist der Ursprung, von dem aus die Anzahl Sprünge in die jeweilige Richtung (links, rechts, oben, unten oder schräg rechts oben, links oben, rechts unten, links unten) aufgetragen ist. Es handelt sich hier um Anflugkategorien, d.h., schräg aufgetragene Sprünge beinhalten alle in diese Richtungen verlaufenden Sprünge, die nicht horizontal oder vertikal verlaufen. Daten sind aufgetragen für Abstände ab 1,6sec (Einzelanflüge) und bis 1,6sec zwischen zwei Blütenanflügen (Anflugsequenzen). A1: Versuchsdurchlauf 21 bis 80, Verteilung „geklumpt“, A2: Versuchsdurchlauf 121 bis 180, Verteilung „geklumpt“, B1: Versuchsdurchlauf 21 bis 80, Verteilung „zufällig“, B2: Versuchsdurchlauf 121 bis 180, Verteilung „zufällig“.

Flugrichtungen

Flugrichtungen unterschieden sich deutlich für Anflüge innerhalb von Anflugsequenzen und Einzelanflügen (Abb. 6). Innerhalb von Anflugsequenzen erfolgten durchschnittlich 70% aller Anflüge horizontal nach links oder rechts, während bei Einzelanflügen etwa 78% der Anflüge schräg nach oben oder unten gerichtet waren. Auffällig ist, dass sich die Geometrie der Blütenverteilung in den Flugrichtungen bei Einzelanflügen widerspiegelt (Abb. 6).

Entfernung

Die Entfernung zwischen zwei nacheinander angeflogenen Blüten war wie die Flugrichtung vom zeitlichen Abstand zwischen zwei Blütenanflügen abhängig. Innerhalb von Anflugsequenzen wurden in mehr als 67% der Fälle direkt benachbarte Blüten (links, rechts, oben oder unten) angeflogen (Abb. 7 A1 und B1, beide Verteilungen). Für die übrigen Distanzen war der Anteil Sprünge relativ gleichmäßig verteilt.

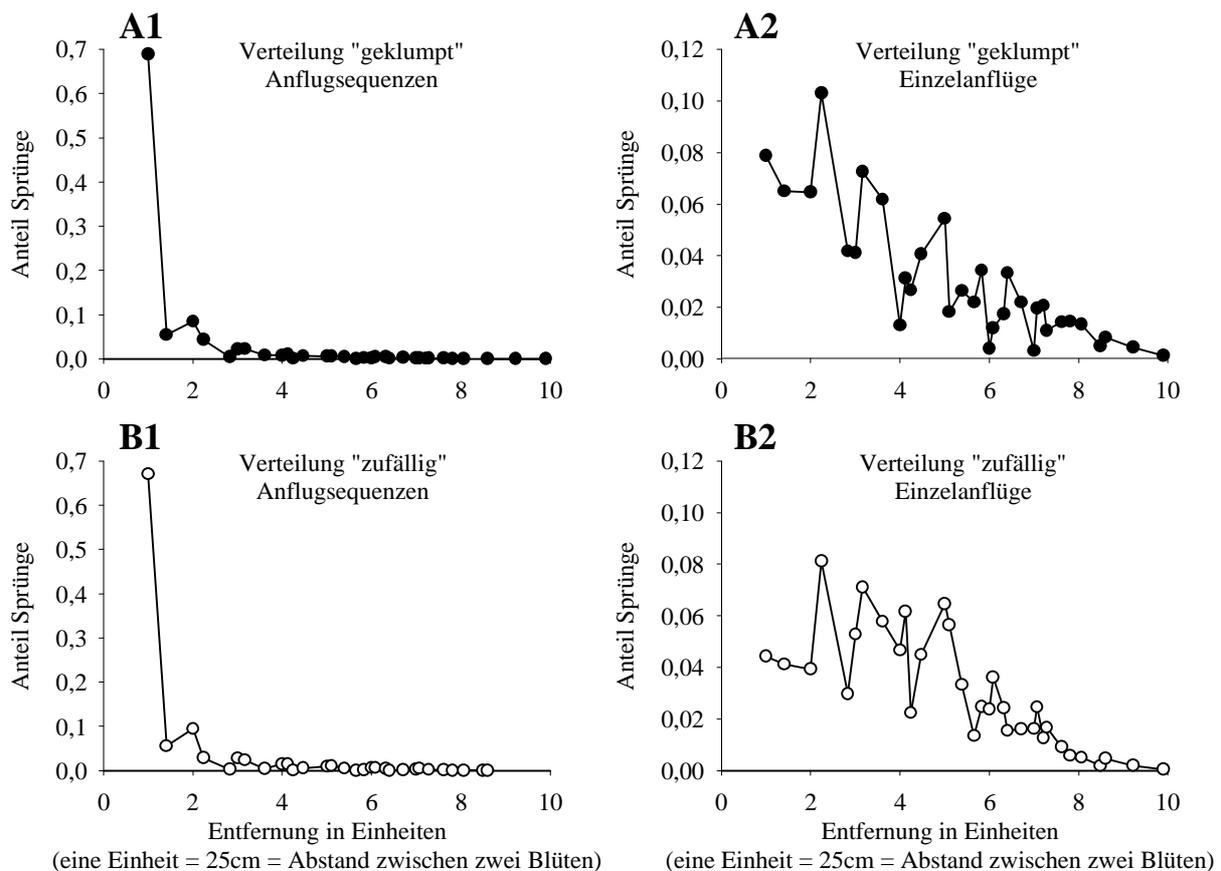


Abb. 7: Relative Häufigkeiten von Sprüngen von einer zur nächsten Blüten für die verschiedenen Entfernungen zwischen angeflogenen Blüten zueinander. A1: Verteilung „geklumpt“, Anflugsequenzen (maximal 1,6sec zwischen zwei Blütenanflügen), A2: Verteilung „geklumpt“, Einzelanflüge (mehr als 1,6sec zwischen zwei Blütenanflügen), B1: Verteilung „zufällig“, Anflugsequenzen, B2: Verteilung „zufällig“, Einzelanflüge. Daten basieren auf den Plateauphasen (Versuchsdurchlauf 21 bis 80 und 121 bis 180), $n = 6$ Tiere.

Die Entfernung zwischen zwei nacheinander angeflogenen Blüten ist in Einheiten angegeben, wobei eine Einheit dem Abstand zweier direkt benachbarter Blüten entspricht (25cm). Ganzzahlige Entfernungen entsprechen somit immer Entfernungen zwischen Blüten, die sich entweder horizontal oder vertikal in der gleichen Blütenreihe befinden. Nicht ganzzahlige Entfernungen sind Entfernungen zwischen Blüten, die sich in verschiedenen Blütenreihen befinden. Beispiel: Entfernung 1 entspricht einem Sprung von einer Blüte zum direkten Nachbarn links, rechts, oben oder unten. Entfernung 1,41 entspricht einem Sprung von einer Blüte zum Nachbarn schräg links oben, schräg rechts oben, schräg links unten oder schräg rechts unten.

Bei Einzelanflügen nahm der Anteil Sprünge mit zunehmender Entfernung ab (Abb. 7 A2 und B2). Die Fledermäuse hatten also die Tendenz, bei Einzelanflügen in die Nähe einer bereits angeflogenen Blüte zurückzukehren.

Verteilung der Belohnungen in Einzelanflügen und Anflugsequenzen

Die Fledermäuse erhielten sowohl in der Verteilung „geklumpt“ als auch in der Verteilung „zufällig“ bei etwa 80% aller Einzelanflüge eine Belohnung (Abb. 8). In Anflugsequenzen mit zwei Anflügen waren es knapp 50%, bei Anflugsequenzen mit drei Blütenanflügen etwa ein Drittel, mit vier etwa ein Viertel. Kurz gesagt, pro Anflugsequenz war bis zu einer Länge von sieben Blütenanflügen in einer Sequenz durchschnittlich knapp ein Anflug belohnt (Abb. 9), wobei der Anteil bei der Verteilung „geklumpt“ tendenziell höher war als bei „zufällig“.

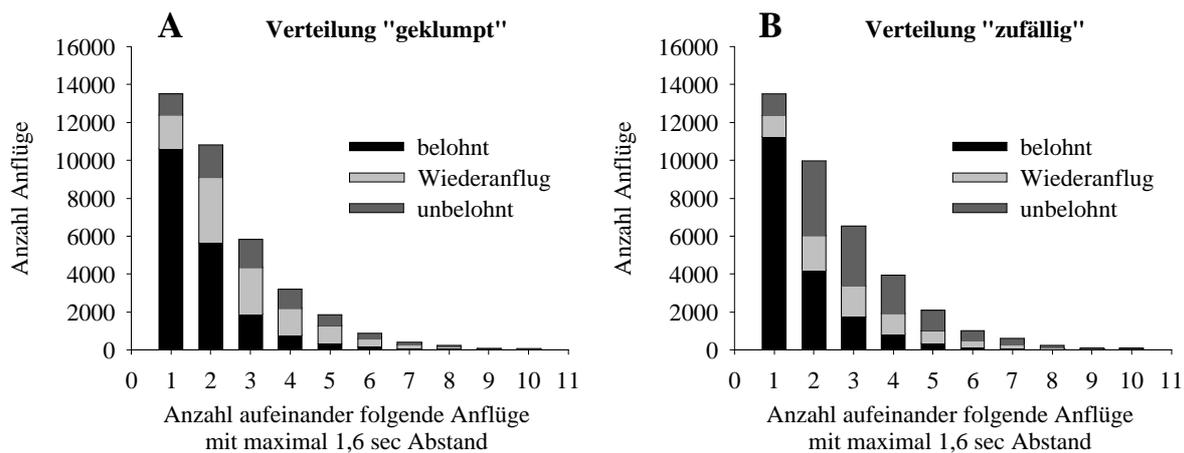


Abb. 8: Verteilung der verschiedenen Anflugkategorien „belohnt“ (schwarz), „Wiederanflug“ (Wiederbesuch an belohnender Blüte, hellgrau) und „unbelohnt“ (dunkelgrau) für die Verteilung „geklumpt“ (A) und die Verteilung „zufällig“ (B) in Einzelanflügen (Anzahl aufeinander folgende Anflüge = 1) und Anflugsequenzen (Anzahl aufeinander folgende Anflüge > 1). Daten basieren auf den Plateauphasen (Versuchsdurchlauf 21 bis 80 und 121 bis 180), n = 6 Tiere.

Der Anteil Anflüge an belohnende Blüten, unabhängig davon, ob diese noch voll oder bereits leer waren, lag in beiden Verteilungen bei Anflugsequenzen signifikant niedriger als bei Einzelanflügen (Abb. 10, Vorzeichentest, DF=5, p=0,016, signifikant nach Bonferroni-Korrektur). Während sich die Werte für Einzelanflüge zwischen der Verteilung „geklumpt“ und der Verteilung „zufällig“ nicht signifikant unterschieden, waren sie für Anflugsequenzen bei der Verteilung „zufällig“ signifikant niedriger als bei „geklumpt“ (Abb. 10, Vorzeichentest, DF=5, p=0,5 bzw. 0,016 (letzterer signifikant nach Bonferroni-Korrektur)).

Teilt man Anflugsequenzen in die Kategorien „nur letzter Anflug belohnt“, „kein Anflug belohnt“, „alle Anflüge belohnt“ und „Sonstige“, so fallen in beiden Blütenverteilungen ein

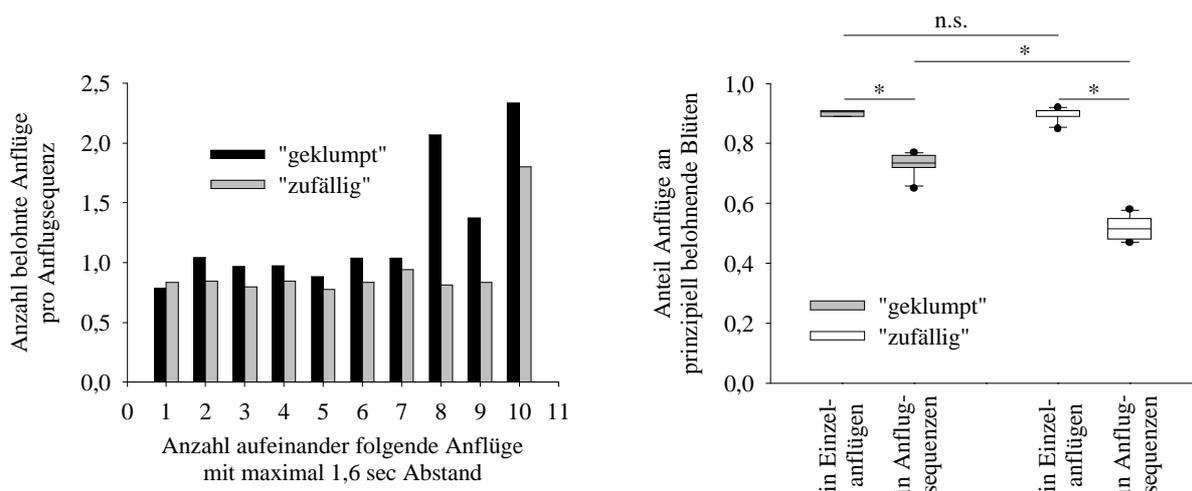


Abb. 9: Durchschnittliche Anzahl belohnte Anflüge pro Einzelanflug (Anzahl aufeinander folgende Anflüge = 1) bzw. Anflugsequenz (Anzahl aufeinander folgende Anflüge > 1) für die Verteilung „geklumpt“ (schwarz) und die Verteilung „zufällig“ (grau). Daten basieren auf den Plateauphasen (Versuchsdurchlauf 21 bis 80 und 121 bis 180), n = 6 Tiere. (N für verschiedene Anflugsequenzen siehe Abb. 10.)

Abb. : Anteil Anflüge an prinzipiell belohnende Blüten (voll oder geleert) von allen Anflügen ans Blütenfeld für Einzelanflüge und Anflugsequenzen bei der Verteilung „geklumpt“ (grau) und der Verteilung „zufällig“ (weiß) während der Plateauphasen. Vorzeichentest, n.s.: p=0,5, *: p=0,016

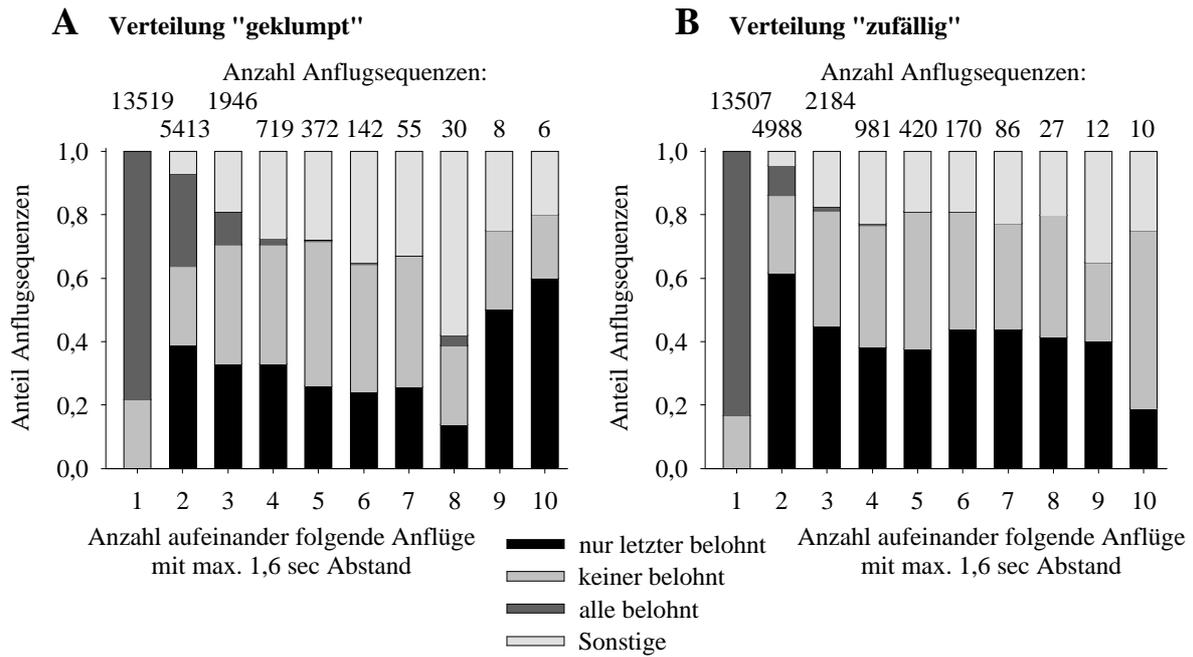


Abb. 11: Anteil Anflugsequenzen der Kategorien „nur letzter Anflug belohnt“ (schwarz), „kein Anflug belohnt“ (mittelgrau), alle Anflüge belohnt (dunkelgrau) und „Sonstige“ (hellgrau) für die Verteilung „geklumpt“ (A) und die Verteilung „zufällig“ (B) bei Einzelanflügen (Anzahl aufeinander folgende Anflüge = 1) und Anflugsequenzen (Anzahl aufeinander folgende Anflüge > 1). Bei Einzelanflügen gibt es per definitionem nur die Kategorien „keiner belohnt“ und „alle belohnt“.

Großteil der Anflugsequenzen entweder in die Kategorie „nur letzter Anflug belohnt“ oder „kein Anflug belohnt“ (Abb. 11). Bei der Verteilung „geklumpt“ liegt dieser Anteil mit einer Ausnahme zwischen 60% und 80% (Abb. 11 A), bei der Verteilung „zufällig“ mit einer Ausnahme zwischen 70% und 90% (Abb. 11 B). Dieser Unterschied wurde hauptsächlich durch den höheren Anteil Anflugsequenzen der Kategorie „nur letzter Anflug belohnt“ in der Verteilung „zufällig“ verursacht.

Einzelanflüge und Anflugsequenzen traten relativ gleichmäßig über den ganzen Versuchsdurchlauf auf (Abb. 12).

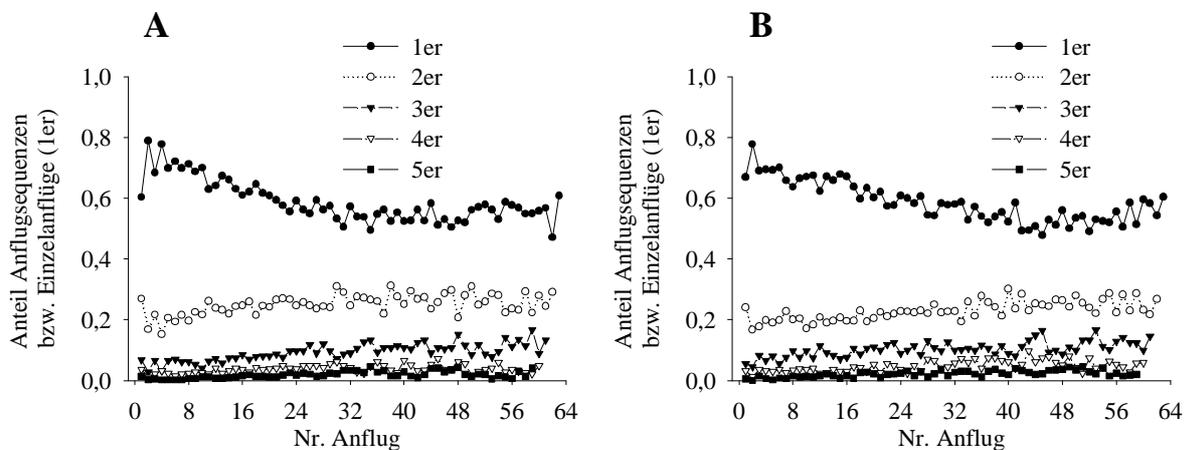


Abb. 12: Auftreten von Einzelanflügen (1er, schwarze Kreise) und Anflugsequenzen (2er, weiße Kreise, 3er, schwarze Dreiecke, 4er, weiße Dreiecke, 5er schwarze Quadrate) im Verlauf eines Versuchsdurchlaufs. Der Übersichtlichkeit halber wurden hier nur Anflugsequenzen mit maximal 5 aufeinander folgenden Anflügen (5er) dargestellt. Daten beruhen auf den Versuchsdurchläufen 21 bis 80 und 121 bis 180 von 6 Tieren.

Die Tiere erhielten also durchschnittlich nur knapp eine Belohnung, bevor sie das Blütenfeld nach ein oder mehreren Anflügen verließen, unabhängig davon, wie viele Blüten sie vor dem Verlassen des Blütenfeldes besuchten. Ein Großteil der Anflugsequenzen fiel dabei in die Kategorie „nur letzter Anflug belohnt“ oder „kein Anflug belohnt“. Einzelanflüge und Anflugsequenzen traten gleichmäßig über den gesamten Versuchsdurchlauf auf.

„Recency“

Wenn sich die Fledermäuse erinnerten, welche Blüten sie bereits geleert hatten, so sollten sie mehr Wiederbesuche an Blüten machen, die sie vor längerer Zeit besucht haben, als an Blüten, die sie gerade erst besucht haben (Recency-Effekt, z.B. Olton 1985, Shettleworth 1998). Shettleworth und Krebs (1982) verwendeten den Anteil tatsächlich durchgeführter Wiederbesuche von möglichen Wiederbesuchen aufgetragen über die Anzahl Besuche zwischen zwei Besuchen desselben Verstecks (Besuchsintervall) sowohl als Hinweis auf die Verwendung des Arbeitsgedächtnisses als auch als Maß für dessen Kapazität. In einer Folge von n Anflügen können $n-2$ Wiederanflüge mit keinem Anflug zwischen zwei Anflügen an dieselbe Blüte gemacht werden (Besuchsintervall), aber nur ein Wieder-

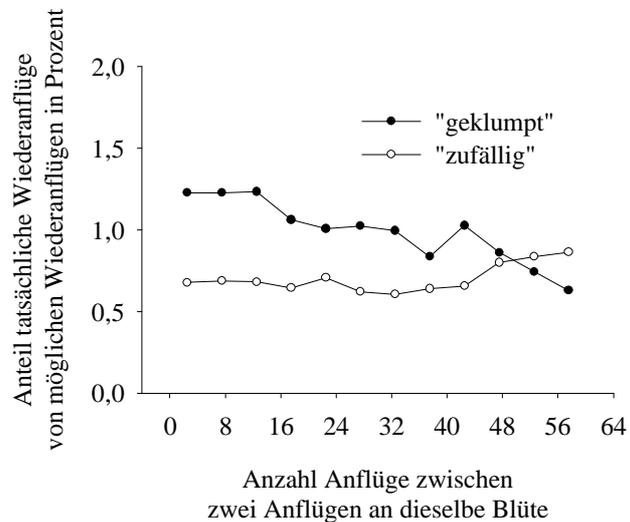


Abb. 13: Durchschnittlicher Anteil tatsächlich durchgeführter Wiederanflüge von möglichen Wiederanflügen über Anzahl Anflüge zwischen zwei Anflügen an dieselbe Blüte als Mittelwerte über je 5 Anflugintervalle für die Verteilung „geklumpt“ (schwarze Kreise) und die Verteilung „zufällig“ (weiße Kreise) während der Plateauphasen (Versuchsdurchläufe 21 bis 80 und 121 bis 180).

anflug mit $n-2$ Anflügen zwischen 2 Anflügen an dieselbe Blüte. Dementsprechend wurde nach Shettleworth und Krebs für jedes Tier die Anzahl möglicher Wiederanflüge für jedes Besuchsintervall aus der Gesamtzahl von Anflügen berechnet, die das Tier in jedem seiner Versuchsdurchläufe gemacht hatte. Bei den Fledermäusen nahm der Anteil tatsächlich durchgeführter Wiederanflüge von möglichen Wiederanflügen bei der Verteilung „geklumpt“ mit der Anzahl Anflüge zwischen zwei Anflügen an dieselbe Blüte leicht ab (Abb. 13). Bei der Verteilung „zufällig“ war er konstant und blieb bis etwa 40 Anflüge zwischen zwei Anflügen an dieselbe Blüte etwas niedriger als bei „geklumpt“ (Abb. 13).

Systematische Ausbeutung des Blütenfeldes ohne Arbeitsgedächtnis?

Die Tiere begannen in beiden Blütenverteilungen einen Versuchsdurchlauf in über 60% aller Fälle mit einem Anflug an eine von zwei individualspezifischen Blüten (Abb. 14). Auch beim zweiten Anflug wählten die Tiere in mindestens 40% der Fälle eine von zwei bestimmten Blüten. Danach waren keine eindeutigen Präferenzen mehr festzustellen.

Obwohl jedes Tier bestimmte belohnende Blüten in einem Versuchsdurchlauf eher anflug als andere (Abb. 15), war das Anflugverhalten insgesamt sehr variabel. Abb. 16 zeigt exemplarisch die Anzahl Anflüge eines Tieres an die Blüten des Blütenfeldes während der ersten Plateauphase in aufeinanderfolgenden Blöcken von je 8 Anflügen. Wie bereits Abb. 14 vermuten lässt, ist auch hier zu Beginn des Versuchsdurchlaufs eine Präferenz für wenige bestimmte Blüten zu sehen. Bereits ab dem zweiten Block von 8 Anflügen verteilten sich die Anflüge auf deutlich mehr Blüten. Auffällig ist, dass das Tier zunächst hauptsächlich Blüten im unteren Bereich des Blütenfeldes anflug (Anflug 1 bis 16), sich dann weiter nach oben

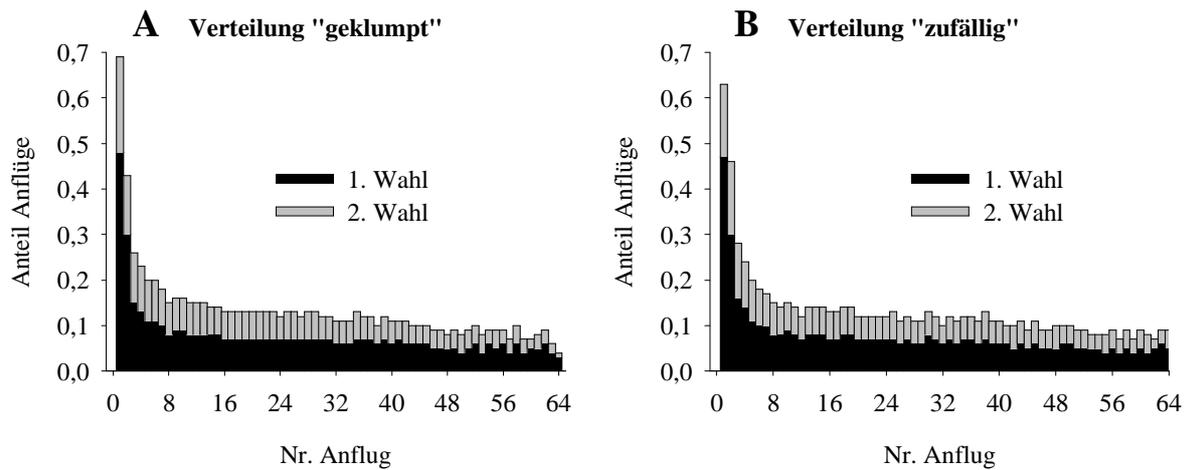


Abb. 14: Anteil Anflüge an die am häufigsten (schwarz, 1. Wahl) bzw. am zweithäufigsten (grau, 2. Wahl) angeflogene Blüte für jeden Anflug innerhalb eines Versuchsdurchlaufs. A: Verteilung „geklumpt“, B: Verteilung „zufällig“. Daten basieren auf den Plateauphasen (Versuchsdurchlauf 21 bis 80 und 121 bis 180).

vorarbeitete (Anflug 17 bis 40) und danach gleichermaßen Blüten in allen belohnenden Bereichen des Feldes anflug (ab Anflug 41). Dieses Verhalten zeigte sich in ähnlicher Weise für alle 6 Tiere in beiden Verteilungen.

Ansonsten ließ sich keine Systematik im Sinne eines bevorzugten Anfliegens kleiner Gruppen bestimmter Blüten oder im Sinne eines der Reihe nach Besuchens der belohnenden Blüten im Verhalten der Tiere feststellen. Eine Ausnahme sind hier gehäuft direkt hintereinander angeflogene Blüten in Anflugsequenzen.

Die Tiere begannen demnach einen Versuchsdurchlauf relativ vorhersagbar mit Anflügen an bestimmte Blüten. Sie tendierten dazu, zunächst Blüten unten im Feld anzufliegen, sich langsam nach oben vorzuarbeiten und dann gleichmäßig überall anzufliegen. Ansonsten waren keine Anzeichen einer systematischen Ausbeutung des Blütenfeldes mit Hilfe von Bewegungsregeln oder bestimmter Besuchsreihenfolgen ersichtlich.

Lernphasen

Die Ergebnisse der Lernphasen unterschieden sich prinzipiell nicht von denen der Plateauphasen, mit Ausnahme der erhöhten Fehlerzahl, die in der Lernphase zu erwarten ist. Daher wird hier auf die Lernphasen nicht weiter eingegangen.

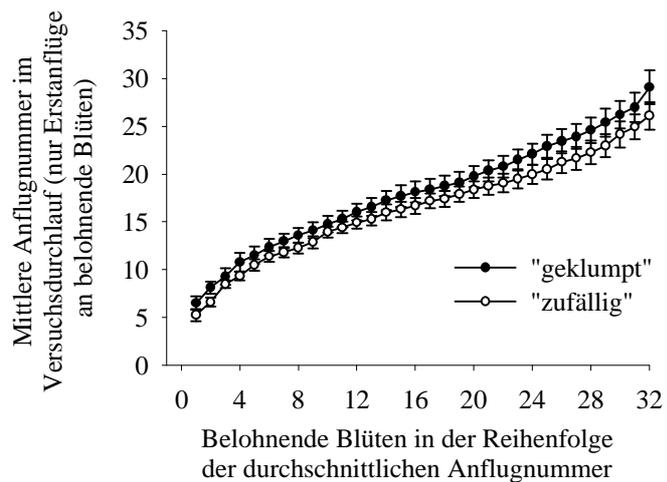


Abb. 15: Anflugreihenfolge: Mittelwerte der Anflugnummer von Erstanflügen an belohnende Blüten für die 32 belohnenden Blüten sortiert in aufsteigender Reihenfolge der mittleren Anflugnummer für die Verteilung „geklumpt“ (schwarze Kreise) und die Verteilung „zufällig“ (weiße Kreise) während der Plateauphasen (Versuchsdurchlauf 21 bis 80 und 121 bis 180).

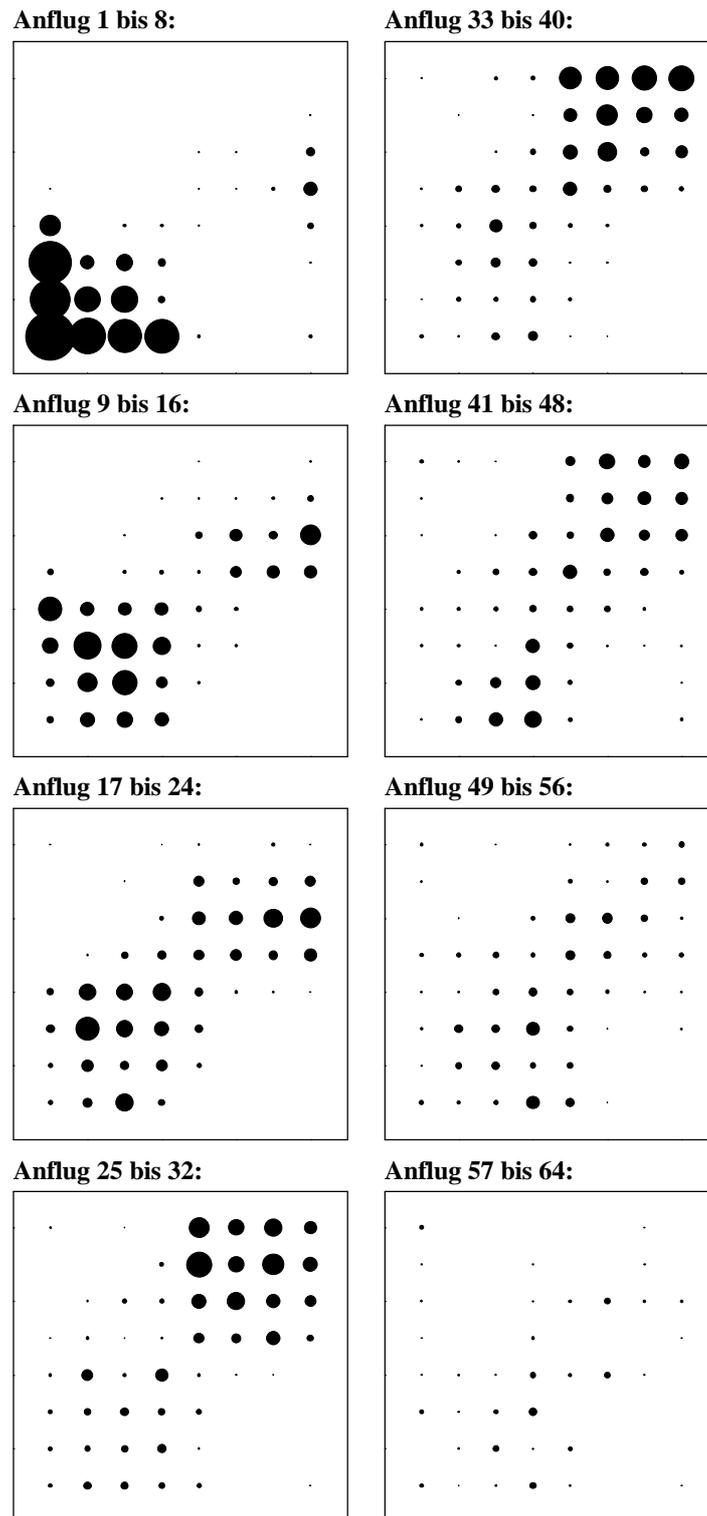


Abb. 16: Anflugorte während aufeinanderfolgender Anflüge an das Blütenfeld. Daten für Tier 7 in Blöcken von je 8 Anflügen im Verlauf eines Versuchsdurchlaufs während der ersten Plateauphase in der Verteilung „geklumpt“ (Versuchsdurchlauf 21 bis 80). Der größte Kreis umfasst 55 Anflüge. Die Abbildung umfasst 3286 Blütenanflüge, davon jeweils mehr als 470 Anflüge pro Block in den ersten 5 Blöcken von je 8 Anflügen, 435 im 6., 324 im 7. und 147 im 8. Block von Anflügen.

Diskussion

Ziel der Studie war herauszufinden, ob und, wenn ja, wie die Tiere Wiederbesuche kürzlich geleerter Blüten in einer kleinräumigen Ansammlung von Blüten wie etwa einer Baumkrone vermieden. Nutzten sie ihr Arbeitsgedächtnis oder reine Bewegungsregeln oder ein Kombination aus beidem?

Vermeidung von Wiederbesuchen

Die Fledermäuse machten weniger Wiederanflüge, als man erwartet hätte, wenn sie belohnende Blüten zufällig angefliegen wären. Sie vermieden also aktiv Wiederbesuche. Der Anteil der Wiederbesuche änderte sich nicht im Verlauf des Versuches. Die Tiere hatten somit bereits im Training vor Beginn des Versuches gelernt, Blüten zu meiden, die sie im aktuellen Versuchsdurchlauf bereits besucht hatten (Fledermäuse ohne Vorerfahrung mit der Belohnungsroutine am Blütenfeld fliegen zunächst belohnende Blüten mehrfach an. Stich, unveröffentlichte Daten).

Doch wie vermieden die Tiere Wiederbesuche? Verwendeten sie eine systematische Suche anhand von Bewegungsregeln oder nutzten sie ihr Arbeitsgedächtnis? Zur besseren Interpretation der Ergebnisse seien zunächst einige Details zum Verhalten der Tiere am Feld hervorgehoben.

Verhalten der Tiere am Feld

Den Ergebnissen nach zu urteilen gab es deutliche Unterschiede zwischen Einzelanflügen (mehr als 1,6sec zwischen zwei aufeinander folgenden Anflügen) und Anflugsequenzen (bis zu 1,6sec zwischen zwei aufeinander folgenden Anflügen). Die Tiere besuchten in fast 70% aller Fälle nach unbelohnten Anflügen innerhalb von 1,6sec eine weitere Blüte (flogen also Anflugsequenzen), während sie nach belohnten Anflügen in 87% der Fälle das Feld verließen. Vermutlich erwarteten sie bei jedem Anflug eine Belohnung. Wenn sie diese nicht erhielten, versuchten sie sie anscheinend durch einen sofortigen weiteren Anflug am Feld zu bekommen.

Die Verteilung der Belohnungen unterstützt diese Vermutung. Unabhängig von der Anzahl Anflüge, die die Tiere durchführten, bevor sie das Blütenfeld verließen, erhielten sie vor dem Verlassen des Feldes durchschnittlich nur knapp eine Belohnung. Ein Großteil der Anflugsequenzen fiel in die Kategorie „nur letzter Anflug belohnt“ oder „kein Anflug belohnt“. Sie machten also anscheinend oft so lange weitere Blütenanflüge, ohne das Feld zu verlassen, bis sie entweder eine Belohnung erhielten oder aufgaben. Dieses Verhalten hatte wohl nichts mit Frustration zu tun, denn Einzelanflüge und Anflugsequenzen traten gleichmäßig über den gesamten Versuchsdurchlauf auf, also nicht erst, wenn nur noch wenige Belohnungen zu bekommen waren.

Auch Flugrichtung und Entfernung zwischen zwei nacheinander angeflogenen Blüten deuten darauf hin, dass Anflugsequenzen ein Versuch waren, nach einem oder mehreren unbelohnten Anflügen doch noch eine Belohnung zu erhalten. Die Tiere flogen in Anflugsequenzen – im Gegensatz zu Einzelanflügen – hauptsächlich horizontal direkt benachbarte Blüten an, wobei keine nennenswerten Unterschiede zwischen den Blütenverteilungen zu verzeichnen waren. Dies könnte man als eine Art systematische Suche ansehen, z.B. vergleichbar mit dem Verhalten von Hummeln, die Blüten innerhalb von Infloreszenzen der Reihe nach von unten nach oben besuchen (Cheverton et al. 1985, Pyke 1979), denn mit dem Anfliegen mehrerer direkt benachbarter Blüten in unmittelbarer Abfolge vermieden sie unmittelbare Wiederbesuche. Solange die Tiere sich bei der Verteilung „geklumpt“ mit Anflugsequenzen in den belohnenden Arealen des Feldes aufhielten (was sie offensichtlich nicht immer taten),

konnten sie damit durchaus sehr erfolgreich sein. Bei der Verteilung „zufällig“ erhöhten sie damit automatisch auch den Anteil Anflüge an nicht belohnende Blüten. Andererseits waren belohnende und nicht belohnende Blüten in der Verteilung „zufällig“ so verstreut verteilt, dass das Anfliegen mehrerer horizontal direkt benachbarter Blüten zwangsläufig Belohnungen einbringen musste, falls die Blüten nicht schon bereits geleert waren. Dementsprechend war der Anteil Flugsequenzen der Kategorie „alle Anflüge belohnt“ bei der Verteilung „geklumpt“ deutlich höher als bei der Verteilung „zufällig“. In der Verteilung „zufällig“ gab es entsprechend mehr Anflugsequenzen in der Kategorie „nur letzter Anflug belohnt“. Anflugsequenzen hatten also in beiden Verteilungen ihre Vorteile.

Trotzdem war die Ausbeute für die Tiere bei Anflugsequenzen im Verhältnis zu Einzelanflügen schlechter, vermutlich weil sie in Anflugsequenzen weniger nach Gedächtnis flogen als vielmehr nach der Bewegungsregel „Flieg solange die Reihe entlang, bis du etwas gefunden hast“. Warum also machten die Tiere Anflugsequenzen? Möglicherweise waren sie einfach so motiviert, dass sie unbedingt eine Belohnung bekommen wollten, auch wenn sie das bei Anflugsequenzen wahrscheinlich wesentlich mehr Anflüge kostete, als wenn sie einen weiteren gezielten Einzelanflug gemacht hätten. Da Anflugsequenzen und Einzelanflüge gleichmäßig über den gesamten Versuchsdurchlauf verteilt waren, war auszuschließen, dass die Tiere sich einfach nicht mehr erinnern konnten, wo sie eine Belohnung erhalten konnten. Hätten sie nicht mehr gewusst, wo noch Belohnungen zu finden waren, hätten sie bei Einzelanflügen keinesfalls so viele Belohnungen erhalten können.

Die Tiere eigneten sich das Fliegen von Anflugsequenzen erst mit der Zeit an. Tiere, die das Blütenfeld noch nicht kannten bzw. noch nicht oft besucht hatten, flogen kaum Anflugsequenzen (Stich, unveröffentlichte Daten). Vielleicht sahen sie die Anflugsequenzen tatsächlich als eine funktionierende Strategie und ignorierten die Tatsache, dass sie bei gezielten Einzelanflügen mehr bekamen. Außerdem ist zu vermuten, dass die meisten Anflugsequenzen als gezielte Einzelanflüge geplant waren und sich erst aufgrund der ausbleibenden Belohnung zu Anflugsequenzen entwickelten.

Die Anflugsequenzen sind also wahrscheinlich als eine Strategie anzusehen, mit deren Hilfe die Tiere nach einem unbelohnten Anflug auf systematische Weise versuchten, eine Belohnung zu erhalten.

Räumliches Arbeitsgedächtnis

Nun zu der Frage, ob die Fledermäuse ihr Arbeitsgedächtnis nutzten, um Wiederbesuche zu vermeiden. Wenn sich die Tiere erinnerten, welche Blüten sie bereits geleert hatten, so sollten sie mehr Wiederbesuche an Blüten machen, die sie vor längerer Zeit besucht haben, als an Blüten, die sie gerade erst besucht haben (Recency-Effekt, siehe Ergebnisse). Bei der Verteilung „zufällig“ lag der Anteil tatsächliche Wiederbesuche von möglichen Wiederbesuchen jedoch konstant bei etwa 0,7%, bei „geklumpt“ sank er sogar von etwa 1,2% auf 0,7%.

Für diese Ergebnisse gibt es zwei mögliche Erklärungen. Entweder konnten sich die Fledermäuse über mehr als 62 Blütenanflüge merken, welche Blüten sie bereits besucht hatten, oder sie verwendeten nicht ihr Arbeitsgedächtnis, um Wiederbesuche zu vermeiden.

Shettleworth und Krebs (1982) verwendeten den Anteil tatsächlich durchgeführter Wiederbesuche von möglichen Wiederbesuchen aufgetragen über die Anzahl Besuche zwischen zwei Besuchen desselben Verstecks (Besuchsintervall) sowohl als Hinweis auf die Verwendung des Arbeitsgedächtnisses als auch als Maß für dessen Kapazität. Bei den von

ihnen untersuchten Meisen lag dieser Anteil Wiederbesuche von Futterverstecken bis zu einem Besuchsintervall von 29 Besuchen deutlich unter 1% und stieg danach drastisch an. Dieser Anstieg ließ die Autoren vermuten, dass sich die untersuchten Meisen mindestens 29 Besuchereignisse merken können. Bei Kolibris lag der Anteil tatsächlicher Wiederanflüge von möglichen Wiederanflügen in einem dem vorliegenden Experiment sehr ähnlichen Versuch bei der Verteilung „geklumpt“ bis zu einem Besuchsintervall von 39 Anflügen etwa zwischen 2% und 5% und stieg dann etwa auf 12 an (Sutherland 1986). Bei einer ähnlichen wie der hier verwendeten Verteilung „zufällig“ blieb der Wert bis zu einem Besuchsintervall von 34 Anflügen unter 5% und stieg dann deutlich an.

Wenn die Fledermäuse ihr Arbeitsgedächtnis zur Vermeidung von Wiederbesuchen nutzten, konnten sie sich anscheinend mehr Besuchereignisse merken als Meisen und Kolibris. Unabhängig davon, wie die Fledermäuse Wiederbesuche vermieden, machten sie verhältnismäßig deutlich weniger Wiederbesuche als Kolibris in einem nahezu identischen Experiment.

Die Tendenz, bevorzugt Blüten in der Nähe gerade besuchter Blüten anzufliegen, könnte ein Hinweis auf „Chunking“ sein. Während dieser Effekt bei den Anflugsequenzen vermutlich nichts oder nur wenig mit dem Arbeitsgedächtnis zu tun hatte (s.o.), lässt dieses Verhalten bei Einzelanflügen eine Arbeitsgedächtnisstrategie vermuten. Blüten, die in einem räumlichen „Chunk“ gruppiert sind, sollten räumlich dicht beieinander liegen und auch gemeinsam angefliegen werden, um durch entsprechende Organisation der zu erinnernden Information die Zahl von Wiederbesuchen zu vermindern.

Der höhere Anteil Wiederbesuche bei der Verteilung „geklumpt“ gegenüber der Verteilung „zufällig“ spricht auf den ersten Blick gegen die Anwendung von „Chunking“, denn letzteres sollte theoretisch bei „geklumpt“ besser funktionieren als bei „zufällig“. Doch dieser Effekt kann auch andere Ursachen haben. Eine mögliche Erklärung ist mangelnde Präzision beim Treffen der Blüten. Wie eine Simulation für das Langzeitgedächtnis gezeigt hat (siehe Kapitel 2), kann mangelnde Präzision bei Blütenanflügen dazu führen, dass die Tiere allein aufgrund der verschiedenen Blütenverteilungen bei der Verteilung „zufällig“ mehr nicht belohnende Blüten anfliegen als bei der Verteilung „geklumpt“. Der gleiche Effekt kann auch für die Wiederbesuche auftreten. Bei ausgeprägter räumlicher Nähe mehrerer belohnender Blüten wie in der Verteilung „geklumpt“ ist die Wahrscheinlichkeit, einen Wiederbesuch zu machen, weil man versehentlich die Nachbarblüte der eigentlich anvisierten Blüte besucht, wesentlich höher als bei Zufall.

Ein weiterer Grund für den höheren Anteil Wiederbesuche bei der Verteilung „geklumpt“ verglichen mit der Verteilung „zufällig“ könnten die Anflugsequenzen sein. Wenn die Tiere in den Anflugsequenzen stereotyp hauptsächlich direkt benachbarte Blüten anfliegen, ohne dabei auf bereits erfolgte Besuche zu achten, hätte dies den Anteil Wiederanflüge bei der Verteilung „geklumpt“ aus oben genannten Gründen stärker erhöht als bei der Verteilung „zufällig“.

Beide Erklärungen schließen eine Strategie wie „Chunking“ nicht aus, könnten aber den Anteil Wiederanflüge soweit erhöhen, dass die Verwendung dieser Strategie aus den Ergebnissen nicht mehr offensichtlich ist.

Ebenso könnten beide Möglichkeiten erklären, warum der Anteil Wiederanflüge bei der Verteilung „geklumpt“ mit zunehmender Größe der Besuchsintervalle sinkt, bei „zufällig“ jedoch konstant bleibt. Erstellt man die hier betrachtete Häufigkeitsverteilung nur für

Einzelanflüge (ohne Anflüge aus Anflugsequenzen), liegt der Anteil tatsächlicher Wiederanflüge von möglichen Wiederanflügen für niedrige Besuchsintervalle bei beiden Verteilungen auf dem gleichen Niveau (ca. 0,5%). Leider ist jedoch die Anzahl zur Verfügung stehender Einzelanflüge zu gering, um für Besuchsintervalle über 10 Anflüge eine verlässliche Aussage zu machen. Zumindest lässt dieses Ergebnis darauf schließen, dass die Anflugsequenzen hier eine Rolle in der Erhöhung des Anteils von Wiederanflügen spielen. Ein Einfluss eines potentiellen Präzisionsproblems kann damit jedoch nicht ausgeschlossen werden.

Es bleibt somit unklar, ob die Fledermäuse sich mit Hilfe ihres Arbeitsgedächtnisses merken, welche Blüten sie bereits besucht hatten. Wenn sie das taten, besitzen sie anscheinend eine Arbeitsgedächtniskapazität von über 62 Besuchereignissen. Damit hätten sie sich mehr Besuchereignisse gemerkt als Meisen (Shettleworth und Krebs 1982) und Kolibris (Sutherland 1986). Unabhängig davon, ob die Fledermäuse ihr Arbeitsgedächtnis oder andere Strategien zur Vermeidung von Wiederbesuchen nutzten, machten sie verhältnismäßig deutlich weniger Wiederbesuche als Kolibris in einem nahezu identischen Experiment (Sutherland 1986).

Systematische Ausbeutung des Blütenfeldes ohne räumliches Arbeitsgedächtnis?

Das Verhalten der Tiere am Blütenfeld lässt kaum auf ein systematisches Ausbeuten des Blütenfeldes anhand von Bewegungsregeln schließen. Die oben beschriebenen Anflugsequenzen könnten zwar eine Bewegungsregel sein (s.o.), doch sind sie nur in sich systematisch. Die Tiere wendeten sie anscheinend nicht gezielt an verschiedenen Stellen des Feldes an, um die Blüten der Reihe nach leer zu trinken. Ansonsten zeigte sich nur eine Präferenz für wenige bestimmte Blüten innerhalb der ersten Anflüge eines Versuchsdurchlaufs und eine Tendenz, bestimmte Blüten eher anzufliegen als andere, wobei die Tiere zunächst unten am Blütenfeld begannen und sich dann nach oben vorarbeiteten.

Die Präferenz für einen bestimmten Startpunkt findet man auch in anderen Studien zum Beispiel für Kinder, Rotschwanzmeerkatzen und Rinder (Foreman et al. 1990, MacDonald und Wilkie 1990, Bailey et al. 1989). Es könnte sich dabei einfach um die Ausbildung eines Automatismus handeln. Uns Menschen ist die Ausbildung von Automatismen bestens vertraut, wie der Ausspruch „Der Mensch ist ein Gewohnheitstier.“ zeigt. Automatismen erleichtern das Ausführen häufig zu erledigender Aufgaben, weil man mit einiger Übung nicht mehr darüber nachdenken muss, was zu tun ist. Bei den Fledermäusen könnte dies in Form von oder zusammen mit der Ausbildung stereotyper Flugbahnen ein Grund für die bevorzugten Startpunkte sein, denn der Weg vom Käfig zum Feld begann aufgrund der verhältnismäßig kleinen Ausflugsöffnung immer an der gleichen Stelle.

Interessanterweise handelte es sich bei den bevorzugten Startblüten bei allen Tieren um Blüten im unteren Bereich des Feldes. Möglicherweise waren diese Blüten besonders beliebt, weil sie nur wenig höher als die Ausflugsöffnung der Käfige lagen. Dies könnte auch erklären, warum die Tiere sich von unten nach oben arbeiteten anstatt beispielsweise von oben nach unten oder von links nach rechts, denn wenn ihre Tendenz, Blüten in der Nähe gerade besuchter Blüten anzufliegen, tatsächlich eine (Arbeitsgedächtnis-)Strategie ist (s.o.), sollten sie zunächst dort bleiben, wo sie begonnen haben.

Obwohl die Tiere bei der Ausbeutung des Feldes tendenziell von unten nach oben vorgingen, ist es unwahrscheinlich, dass es sich dabei um eine Bewegungsregel oder eine andere Strategie handelte, die ohne das Arbeitsgedächtnis funktioniert hätte. Wäre ein Tier in vielen Versuchsdurchläufen die Blüten in der gleichen Reihenfolge angefliegen, hätte es sich um eine

Abfolge handeln können, die im Langzeitgedächtnis abgelegt war. Die Variabilität in der Anflugreihenfolge war jedoch so hoch, dass sich selbst für die durchschnittlich zuerst angeflogene Blüte eine mittlere Anflugstelle von über 5 ergab, und es gab keinerlei gehäuftes Auftreten bestimmter Blütenreihenfolgen mit Ausnahme derer in Anflugsequenzen. Die hohe Anzahl Einzelanflüge spricht ebenfalls gegen Bewegungsregeln ohne Arbeitsgedächtnis, denn die Tiere hätten sich ja jedes Mal merken müssen, wo sie diese Einzelanflüge gemacht hatten. Diese Ergebnisse lassen eine Vermeidung von Wiederbesuchen ohne das Arbeitsgedächtnis nur auf Grundlage von Bewegungsregeln unrealistisch erscheinen.

Es waren keine systematische Ausbeutung rein anhand von Bewegungsregeln nachzuweisen. Die Tiere flogen die Blüten in verschiedensten Reihenfolgen an. Die einzige Häufung gleicher bzw. ähnlicher Blütenabfolgen trat während Anflugsequenzen auf, die zwar in sich systematisch waren, jedoch nicht für eine allgemein systematische Ausbeutung des Feldes verwendet wurden.

Es ist also eher wahrscheinlich, dass die Tiere Wiederbesuche mit Hilfe ihres Arbeitsgedächtnisses vermieden als mit Hilfe von Bewegungsregeln oder ähnlichen Strategien.

Warum keine systematische Ausbeutung der Blüten in der Verteilung „geklumpt“?

Es erscheint unverständlich, warum die Fledermäuse bei der Ausbeutung des Blütenfeldes nicht streng systematisch vorgehen und zum Beispiel – wie Menschen es tun würden – die belohnenden Blüten der Reihe nach besuchen. Mit dem guten Ortsgedächtnis, das diese Fledermäuse offensichtlich besitzen (s. Kapitel 2), sollte man erwarten, dass es in der Verteilung „geklumpt“ problemlos möglich wäre, innerhalb von 32 Anflügen alle belohnenden Blüten leer zu trinken, wenn sie bei ihrer Suche systematisch vorgehen. Tiere neigen nach den Ergebnissen diverser Untersuchungen jedoch dazu, keine systematische, erschöpfende Nahrungssuche vorzunehmen (z.B. Bailey et al. 1989 (Rinder), Dall und Cuthill 1997 (Stare), MacDonald und Wilkie 1990 (Rotschwanzmeerkatzen), MacDonald 1997 (Hörnchen), Mendl et al. 1997 (Schweine), Valone 1992 (Kolibris)), selbst wenn das Versuchsdesign speziell dafür ausgelegt ist (Cohen et al. 2003 (Ratten)). Cohen et al. (2003) argumentieren, dass systematische, erschöpfende Nahrungssuche nicht unbedingt mit optimalen Nahrungssuchstrategien (z.B. marginal value theorem, Charnov 1976, „run of bad luck“ rule, Kamil et al. 1988, Review: Pyke 1984) in Einklang steht. Auch Prädationsdruck könnte hier eine Rolle spielen und einer systematischen, erschöpfenden Ausbeutung entgegenwirken, denn je länger man sich an einem bestimmten Ort aufhält, desto höher ist die Chance von einem Räuber entdeckt zu werden. Kamil und Balda (1989) fanden heraus, dass Kiefernhäher sehr wahrscheinlich die Futterverstecke zuerst aufsuchen, an die sie sich am besten erinnern. Ein solches Verhalten kann einer systematischen Nahrungssuche ebenfalls entgegenwirken. Das auf den ersten Blick suboptimal erscheinende Verhalten einer nicht systematischen Nahrungssuche innerhalb einer kleinräumigen Ansammlung von Nahrungsquellen kann also im Gesamtbild durchaus optimales Verhalten darstellen.

Schlussfolgerungen

Das Verhalten der Tiere bei der Ausbeutung des Blütenfeldes war charakterisiert durch Anflüge unterbrochen von Flugrunden durch den Raum. Das Anflugverhalten ließ sich in Einzelanflüge und Anflugsequenzen einteilen. Die Anflugsequenzen können wahrscheinlich als eine Strategie auf Grundlage einer Bewegungsregel angesehen werden, mit Hilfe derer die Tiere nach einem unbelohnten Anflug auf systematische Weise versuchten, eine Belohnung zu erhalten. Dies scheint allerdings keine allzu lohnenswerte Strategie zu sein, denn Anflugsequenzen brachten pro Anflug weniger Belohnungen als Einzelanflüge, erhöhten den

Anteil Wiederbesuche in der Verteilung „geklumpt“ sowie mindestens den Anteil Anflüge an nicht belohnende Blüten in der Verteilung „zufällig“.

Die Tiere vermieden Wiederbesuche kürzlich bereits angeflogener Blüten. Die Ergebnisse sprechen dafür, dass sie Wiederbesuche zumindest hauptsächlich mit Hilfe ihres Arbeitsgedächtnisses vermieden. Verwendeten sie ihr Arbeitsgedächtnis, so konnten sie sich anscheinend ihre Besuche an bis zu 32 belohnende Blüten über mindestens 62 Besuchereignisse merken. Damit hätten sie sich mehr Besuchereignisse gemerkt als Meisen (Shettleworth und Krebs 1982) und Kolibris (Sutherland 1986). Unabhängig davon, ob die Fledermäuse ihr Arbeitsgedächtnis oder andere Strategien zur Vermeidung von Wiederbesuchen nutzten, machten sie verhältnismäßig deutlich weniger Wiederbesuche als Kolibris in einem nahezu identischen Experiment (Sutherland 1986).

Ausblick: Mögliche Simulation zur Verwendung des Arbeitsgedächtnisses

Die Ergebnisse dieser Studie lassen bisher keinen eindeutigen Schluss auf die Verwendung des Arbeitsgedächtnisses zur Vermeidung von Wiederbesuchen zu. Eine Simulation, die das bisher gezeigte Verhalten der Tiere berücksichtigt, könnte das vielleicht ändern. Eine solche Simulation müsste eine Fledermaus unter den hier verwendeten Versuchsbedingungen Nektar suchen lassen, ohne zu berücksichtigen, welche Blüten sie bereits besucht hat. Dabei sollte das Tier je nach Blütenverteilung wie die Versuchstiere zu einem bestimmten Prozentsatz belohnende Blüten anfliegen (s. Kapitel 2, Abb. 4). Anflüge nach unbelohnten Anflügen sollten hauptsächlich an direkt horizontal benachbarte Blüten erfolgen (entsprechend der Daten in Abb. 6 A1, B1 und Abb. 7 A1, B1), entweder so lange, bis das Tier eine Belohnung bekommen hat oder bis die Anzahl Anflüge in einer Sequenz zu hoch wird (nach Abb. 8). Nach belohnten Anflügen gelten die gleichen Regeln mit entsprechend anderen Werten nach Abb. 8 A2, B2, Abb. 7 A2, B2 und Abb. 8, d.h., das Tier sollte hauptsächlich Einzelanflüge machen, dabei eher in die Nähe gerade besuchter Blüten zurückkehren als weiter weg zu fliegen und hauptsächlich schräge Flugrichtungen einhalten. Die ersten zwei Anflüge eines Versuchsdurchlaufs sollten gemäß Abb. 14 hauptsächlich an zwei bestimmte Blüten im unteren Teil des Blütenfeldes erfolgen (Abb. 16). Liegt der empirisch ermittelte Anteil Wiederbesuche unter dem der Simulation, dann ist dies ein weiterer starker Hinweis, dass die Fledermäuse tatsächlich ihr Arbeitsgedächtnis zur Vermeidung von Wiederbesuchen nutzen.

Literatur

- Armstrong, D. P., C. L. Gass, and G. D. Sutherland. 1987. Should foragers remember where they've been? Explorations of a simulation model based on the behavior and energetics of territorial hummingbirds. In: Foraging behavior, AC Kamil, JR Krebs, HR Pulliam, New York, Plenum.
- Bailey, D. W., L. R. Rittenhouse, R. H. Hart, and R. W. Richards. 1989. Characteristics of Spatial Memory in Cattle. *Applied Animal Behaviour Science* **23**:331-340.
- Birbaumer, N., and R.F. Schmidt. 1991. *Biologische Psychologie*. 2. Auflage, Springer Verlag.
- Charnov, E. L. 1976. Optimal Foraging, Marginal Value Theorem. *Theoretical Population Biology* **9**:129-136.
- Cheverton, J., A. Kacelnik, and J. R. Krebs. 1985. Optimal Foraging - Constraints and Currencies. *Fortschritte der Zoologie* **31**:109-126.

- Cohen, J., and K. Bussey. 2003. Rats form cognitive maps from spatial configurations of proximal arm cues in an enclosed 4-arm radial maze. *Learning and Motivation* **34**:168-184.
- Cohen, J., S. Pardy, H. Solway, and H. Graham. 2003. Chunking versus foraging search patterns by rats in the hierarchically baited radial maze. *Animal Cognition* **6**:93-104.
- Cohen, J. S., P. E. Mallet, and K. Omalley. 1993. Chunking by Proximal Arm Cues Facilitates Rats Performance in the Radial Maze. *Learning and Motivation* **24**:413-432.
- Dall, S.R.X., and C. Cuthill. 1997. Searching in patches by European starlings, *Sturnus vulgaris*. *Behavioural Processes* **39**:149-159.
- Dallal, N. L., and W. H. Meck. 1990. Hierarchical Structures - Chunking by Food Type Facilitates Spatial Memory. *Journal of Experimental Psychology-Animal Behavior Processes* **16**:69-84.
- DeLillo, C., E. Visalberghi, and M. Aversano. 1997. The organization of exhaustive searches in a patchy space by capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology* **111**:82-90.
- Foreman, N., R. Warry, and P. Murray. 1990. Development of Reference and Working Spatial Memory in Preschool-Children. *Journal of General Psychology* **117**:267-276.
- Frey, P. W. 1976. Recall memory for visually presented chess positions. *Memory & Cognition* **4**.
- Helversen, O.v. 1993. Adaptations of flowers to the pollination by glossophagine bats. In: Barthlott, W., Naumann, C.M., Schmidt-Loske, K. & K.-L. Schuchmann (Hrsg.). *Plant-Animal Interactions in Tropical Environments*. Museum Koenig, Bonn.
- Hughes, R.N., and C.M. Blight. 1999. Algorithmic behaviour and spatial memory are used by two intertidal fish species to solve the radial maze. *Animal Behaviour* **58**:601-613.
- Kamil, A., R.P. Balda, D.J. Olson, and S. Good. 1993. Returns to emptied cache sites by Clark's nutcrackers, *Nucifraga columbiana*: A puzzle revisited. *Animal Behaviour* **45**:241-252.
- Kamil, A. C., and R. P. Balda. 1990. Differential Memory for Different Cache Sites by Clarks Nutcrackers (*Nucifraga-Columbiana*). *Journal of Experimental Psychology-Animal Behavior Processes* **16**:162-168.
- Kamil, A. V. 1978. Systematic foraging in a nectar feeding bird, the amakihi (*Loxops virens*). *Journal of Comparative and Physiological Psychology* **92**:388-396.
- Macdonald, S.E., J.C. Pang, and S. Gibeault. 1994. Marmoset (*Callithrix jacchus jacchus*) spatial memory in a foraging tasks: Win-Stay versus win-shift strategies. *Journal of Comparative Psychology* **108**:328-334.
- Macdonald, I. M. V. 1997. Field experiments on duration and precision of grey and red squirrel spatial memory. *Animal Behaviour* **54**:879-891.

- MacDonald, S. E., and D. M. Wilkie. 1990. Yellow-Nosed Monkeys (*Cercopithecus-Ascanius-Whitesidei*) Spatial Memory in A Simulated Foraging Environment. *Journal of Comparative Psychology* **104**:382-387.
- Mendl, M., K. Laughlin, and D. Hitchcock. 1997. Pigs in space: Spatial memory and its susceptibility to interference. *Animal Behaviour* **54**:1491-1508.
- Olton, D. S. 1979. Mazes, Maps, and Memory. *American Psychologist* **34**:583-596.
- Olton, D. S. 1985. The Temporal Context of Spatial Memory. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **308**:79-86.
- Pyke, G. H. 1979. Optimal Foraging in Bumblebees - Rule of Movement Between Flowers Within Inflorescences. *Animal Behaviour* **27**:1167-1181.
- Pyke, G. H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics* **15**:523-575.
- Saariluoma, P. 1989. Visual information chunking in spreadsheet calculation. *International Journal of Man-Machine Studies* **30**.
- Shettleworth, S. 1998. *Cognition, Evolution, and Behavior*. Oxford University Press.
- Shettleworth, S.J., and J.R. Krebs. 1982. How marsh tits find their hoards: the roles of site preference and spatial memory. *8*, 354-375.
- Smith, P. H., J. J. Jankowski, M. Brewster, and T. Loboschefski. 1990. Preverbal Infant Response to Spatiotemporal Events - Evidence of Differential Chunking Abilities. *Infant Behavior & Development* **13**:129-146.
- Sutherland, G., and C.L. Gass. 1995. Learning and remembering of spatial patterns by hummingbirds. *Animal Behaviour* **50**:1273-1286.
- Sutherland, G. The role of spatial pattern learning in hummingbird foraging. Bachelor's Thesis, University of British Columbia. 1986.
- Valone, T. J. 1992. Information for Patch Assessment - A Field Investigation with Black-Chinned Hummingbirds. *Behavioral Ecology* **3**:211-222.

Kapitel 4:

Keine Generalisierung in Zweifachwahl-Experimenten bei der Blütenfledermaus *Glossophaga soricina*?

Einleitung

Diskrimination (die Fähigkeit zu unterscheiden) und Generalisierung (die Fähigkeit zu gruppieren) sind wichtige Hilfsmittel bei Futtersuche, Feindvermeidung, Partnerwahl und vielen anderen Aufgaben des täglichen Lebens von Tieren. Wie weit ein Tier zwischen zwei Stimuli diskriminieren und wann es generalisieren sollte hängt vorwiegend von der Situation ab. Ist die Generalisierung von Fressfeinden zu wenig ausgeprägt, zum Beispiel wenn eine Maus zwar vor einem Bussard flieht, nicht aber vor einer Eule, so wird dies wahrscheinlich ihr Ende bedeuten. Diskriminiert jedoch ein Vogel eine giftige Raupe nicht von einer ungiftigen, wird ihm diese zu geringfügige Diskrimination zumindest eine unangenehme Erfahrung bescheren.

Tiere können verschiedene Eigenschaften einer Futterquelle wie z.B. Farbe, Form oder Geruch nutzen, um diese aufzuspüren. So lernen beispielsweise Rapsweißlinge, Schafe und diverse Vögel visuelle Eigenschaften ihrer Futterquellen (Clayton und Krebs 1994, Edwards et al. 1996, Goulson und Cory 1993, Healy 1995, Healy und Hurly 1998) und Blütenfledermäuse lernen die echoakustische Form einer Blüte (Thiele und Winter, im Druck, von Helversen und von Helversen 1999, 2003). Weithin bekannt sind die zahlreichen Konditionierungsexperimente mit Ratten und Tauben zu diesem Thema (siehe Shettleworth 1998 für einen Überblick). Tiere verwenden also charakteristische Eigenschaften einer Futterquelle als Erkennungsmerkmal für andere, bisher noch nicht entdeckte Futterquellen der gleichen Art an anderer Stelle, d.h., sie generalisieren.

Blütenfledermäuse der Art *Glossophaga soricina* (Phyllostomidae, Glossophaginae) lernen, zwei potentielle Futterquellen in einer Zweifach-Wahlaufgabe anhand eines echoakustischen Merkmals zu unterscheiden (von Helversen und von Helversen 2003). Man würde erwarten, dass sie diesen Stimulus, der ihnen die Nektar gebende Futterquelle anzeigt, nun kennen und auch an anderen Orten die Kenntnis dieses Stimulus zur effizienten Nahrungssuche nutzen. Um dies systematisch zu untersuchen, wurden Blütenfledermäuse an einem Ort A darauf trainiert, anhand eines echoakustischen Merkmals eine Nektar gebende Blüte von einer nicht Nektar gebenden Blüte zu unterscheiden. Nach dem Erlernen dieser Aufgabe wurden sie an einem anderen Ort B mit derselben Lernaufgabe konfrontiert. Würden sie das am Ort A erlernte Wissen am Ort B anwenden, so sollten sie dort sofort die Nektar gebende Blüte von der nicht Nektar gebenden Blüte unterscheiden können, und der Anteil der Korrektwahlen sollte an beiden Orten gleich hoch sein. Würden sie jedoch das Wissen nicht transferieren, sollte der Korrektwahlenanteil am neuen Blütenpaar zunächst wie zu Beginn des Trainings an Ort A bei 50% liegen.

Tiere, Material und Methoden

Versuchstiere und Haltung

Am hier beschriebenen Versuch nahmen 9 adulte *Glossophaga soricina* teil. Die Tiere stammten aus der Zucht der Universität Erlangen und befanden sich zu Beginn der Versuche seit mindestens 2 Monaten in Seewiesen, wo sie mit weiteren Tieren derselben Art gemeinschaftlich gehalten wurden.

In der Haltung erhielten die Tiere 17%iges Honigwasser (Masse/Masse) pur sowie 17%iges Honigwasser mit Zusatz von Nektar Plus¹ bzw. Nutricomp®², gemahlenen Blütenpollen und Banane, alles ad libitum. Etwa einmal pro Monat bekamen sie zusätzlich lebende Fliegen (*Musca domestica L.*).

Während der Verhaltensexperimente erhielten die Tiere an den Kunstblüten eine Lösung von Fruktose, Glukose und Saccharose zu gleichen Teilen in Leitungswasser (im Folgenden Nektar genannt). Der Zuckergehalt wurde per Refraktometer (Krüss Optronic HR 92) auf 18 Prozent eingestellt. Das Hexose/Saccharose-Verhältnis und die Konzentration der Lösung sind typisch für Fledermausblüten (von Helversen 1993). Die Nektarmenge einer einzelnen Belohnung betrug 9,6µl. Zu Beginn einer Versuchsnacht bekamen die Tiere zusätzlich je 1ml Wasser mit 200mg Nektar Plus und 300mg Nutricomp® sowie gemahlenem Blütenpollen in Schälchen.

Die Tiere wurden in einem zeitversetzten Licht-Dunkel-Wechsel von 12h:12h gehalten. Das Licht erlosch um 14:00 Uhr MEZ. 6 Tiere nahmen ca. 4 Monate zuvor an einem Versuch teil, in dem sie zwar mit dem Versuchsaufbau vertraut wurden, jedoch keinerlei Training zur Diskrimination von Stimuli über den Blüten erhielten (Kapitel 2 und 3). 3 weitere Tiere hatten unmittelbar vor dem Experiment an einem Versuch teilgenommen, in dem sie die Diskrimination belohnender und nicht belohnender Blüten anhand echoakustischer Merkmale gelernt hatten (Winter und Tafur, unveröffentlichte Daten).

Versuchsaufbau

Für die Versuche standen jedem Tier zwei identische Kunstblütenpaare zur Verfügung. Eines war in einem Käfig, das andere in einem größeren Versuchsraum außerhalb des Käfigs installiert (externes Blütenpaar). Die Kunstblüten eines Paares waren horizontal nebeneinander angeordnet und etwa 25cm voneinander entfernt. Sie besaßen Blütenköpfe aus PVC-Zylindern (Durchmesser: 32mm, Tiefe: 17mm) mit einem zentralen Loch für die Zuckerwasserzuleitung. Letztere erfolgte über ein Schlauchsystem mittels computer-gesteuerter Pumpe. Zur Registrierung eines besuchenden Versuchstieres verfügten die Blütenköpfe über Lichtschranken. Mit Hilfe eines motorbetriebenen Schwenkarms wurde

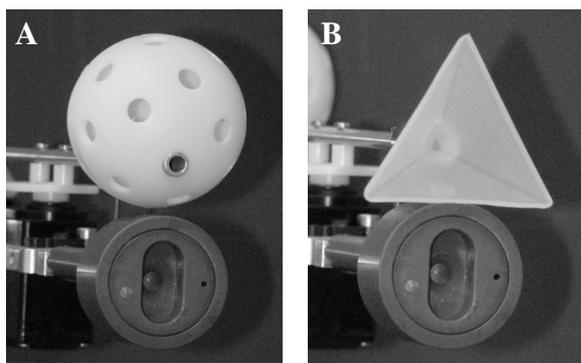


Abb. 1: Foto eines Blütenkopfes mit Lochball (A, belohnend) bzw. mit Tripelspiegel (B, nicht belohnend).

entweder ein Lochball oder ein Tripelspiegel – zwei in ihren echoakustischen Reflektions-eigenschaften sehr verschiedenen Stimuli (s. Thiele und Winter, im Druck) – direkt über den Blütenköpfen automatisiert präsentiert (Abb. 1).

Die computergesteuerten Käfige (1,5m x 0,7m x 2,2m, Länge x Breite x Höhe) waren mit je 2 Kunstblüten, einem Hangplatz an einer Waage, Überwachungskameras und automatischen Türen ausgestattet. Jedes einzelne Tier konnte im Käfig auf die Blüten trainiert werden, automatisiert aus seinem

¹ Nektar Plus: ca. ¼ Kaffeelöffel auf 40ml; Alleinfutter für Nektar trinkende Vögel, Nekton®, Günter Enderle, 75177 Pforzheim, Germany, www.nekton.de. Inhaltsstoffe: Kohlenhydrate, Eiweiße, Fette, Vitamine, Mineralstoffe.

² ca. ¼ Kaffeelöffel auf 40ml; Pulver zur Herstellung von Trink- und Sondennahrung für Menschen, B. Braun Petzold GmbH, 34212 Melsungen, Germany, nicht mehr lieferbar. Inhaltsstoffe: Eiweiße, Kohlenhydrate, Fette, Ballaststoffe, Natrium, Spurenelemente, Vitamine.

Käfig herausgelassen werden, am externen Blütenpaar Nektar suchen und nach Beendigung eines Versuchsdurchlaufs am externen Blütenpaar (s.u.) wieder in den Käfig gesperrt werden. So war es möglich, mehrere Tiere abwechselnd zu testen, ohne sie zu handhaben oder anderweitig zu stören.

Die Blüten des externen Blütenpaares waren Teil eines vertikalen Blütenfeldes mit 64 künstlichen Blüten (Anordnung: 8x8), denn der vorliegende Versuch war Teil einer Experimentalreihe mit besagtem Feld (Kapitel 2, 3 und 5). Dieser Versuch sollte zeigen, ob ein Training der Tiere auf Stimuli im Käfig für Experimente mit Stimuli am Blütenfeld von Vorteil wäre. Würden die Tiere das im Käfig erlernte Wissen ans Blütenfeld übertragen, könnte ein Vortraining im Käfig die Interpretation der Ergebnisse von Versuchen mit Stimuli vereinfachen und durch paralleles Training mehrerer Tiere Zeit sparen. Lernten die Tiere am Blütenfeld die Unterscheidung der Stimuli jedoch neu, so würde sich ein Vortraining im Käfig nicht lohnen. Die beiden Blüten des hier verwendeten externen Blütenpaares waren direkt benachbarte Blüten in der Mitte des Blütenfeldes. Die übrigen 62 Blüten waren mit Plastikfolie abgedeckt, so dass die Tiere nur die 2 experimentellen Blüten erreichen konnten (Abb. 2).



Abb. 2: Externes Blütenpaar als Teil eines Blütenfeldes mit 64 Kunstblüten (Kapitel 1). Alle Blüten mit Ausnahme der im vorliegenden Versuch verwendeten Blüten waren mit Plastikfolie abgedeckt.

Sowohl im Käfig als auch am externen Blütenpaar wurde nach jedem Anflug (belohnt oder unbelohnt) per Zufallsgenerator neu gewählt, welche der beiden Blüten beim nächsten Anflug belohnen sollte. Entsprechend wurden dann die Schwenkarme, die die Stimuli trugen, neu ausgerichtet. Um passiv akustische Orientierungsreize durch das Motorengeräusch der Schwenkarme zu vermeiden, wurden beide Schwenkarme eines Blütenpaares nach jedem Anflug zunächst um 90° gedreht und dann entweder weitergedreht (Seitenwechsel) oder zurückgedreht (Beibehalten der Belohnungsseite). Um einer Seitenstetigkeit vorzubeugen wurde eine Blüte maximal 3 Mal direkt hintereinander belohnt.

Eine ausführliche Beschreibung der Methode findet sich in Kapitel 1.

Das externe Blütenpaar und die Käfige befanden sich in einem Versuchsraum mit einer Grundfläche von etwa 40m² (5,3m x 8,7m – 3,0m x 3,0m) und einer Höhe von etwa 4m.

Versuchsdurchführung

Experiment

Die Tiere lernten zunächst in einer Zweifachwahl-Aufgabe in ihren Käfigen, eine Nektar gebende Blüte anhand eines echoakustischen Merkmals von einer nicht Nektar gebenden zu unterscheiden (Versuchsphase I). Der Lochball war der belohnte und der Tripelspiegel der nicht belohnte Stimulus (Abb. 1). Nachdem die Tiere diese Aufgabe sicher beherrschten (nach 1 bis 3 Nächten und etwa 1000 bis 8000 Entscheidungen), wurden sie abwechselnd bis zu 5 Mal pro Nacht für je etwa 40min aus ihren Käfigen freigelassen und mit der identischen Diskriminationsaufgabe am externen Blütenpaar konfrontiert (Versuchsphase II). Diese

Versuchsphase dauerte 3 bis 4 Nächte. Die Versuche wurden mit 3 Gruppen von je 3 Tieren durchgeführt.

Definitionen

Versuchsphase I

Die Versuchsphase I umfasste das Lernen der Diskriminationsaufgabe in den Käfigen vor der Konfrontation mit dem externen Blütenpaar. Dauer: 1 bis 3 Nächte.

Versuchsphase II

Die Versuchsphase II begann mit dem ersten Versuchsdurchlauf am externen Blütenpaar (s.u.) und dauerte bis zum Ende des Versuchs. Dauer: 3 bis 4 Nächte.

Versuchsdurchlauf am externen Blütenpaar

Ein Versuchsdurchlauf am externen Blütenpaar begann mit dem ersten Blütenanflug an einer der beiden externen Blüten und endete, sobald ein Tier entweder 200 beliebige Anflüge an diesem Blütenpaar gemacht hatte oder 40min seit Beginn des Versuchsdurchlaufs vergangen waren.

Versuchsdurchlauf im Käfig

Alle Anflüge an Käfigblüten zwischen zwei Versuchsdurchläufen am externen Blütenpaar bzw. nach dem letzten Versuchsdurchlauf am externen Blütenpaar zählten zu einem Versuchsdurchlauf im Käfig. Da die Versuche mit Gruppen von je 3 Tieren durchgeführt wurden, war ein Versuchsdurchlauf im Käfig in etwa doppelt so lang wie ein Versuchsdurchlauf am externen Blütenpaar (d.h., ca. 80min) und umfasste entsprechend etwa doppelt so viele Anflüge.

Korrektwahlenanteil

Der Korrektwahlenanteil ist der Anteil korrekte Entscheidungen von allen getroffenen Entscheidungen. In der Versuchsphase I wurde er über je 100 Anflüge berechnet, in der Versuchsphase II pro Versuchsdurchlauf (60 bis 200 Anflüge). Lediglich für den Vergleich des Lernens im Käfig und am externen Blütenpaar wurde der Korrektwahlenanteil auch für Daten aus der Versuchsphase II über je 100 Anflüge berechnet.

Datenanalyse

Die statistische Analyse des Korrektwahlenanteils der Tiere (siehe Definitionen) in der Versuchsphase II wurde mit Hilfe eines generalisierten linearen Modells (GLM, Procedure Genmod) durchgeführt. Da der Korrektwahlenanteil mit Hilfe binomialer Daten ermittelt wurde (korrekt oder falsch), erfolgte die Anpassung des Modells mit einer Binomialverteilung und der logit-Linkfunktion. Als abhängige Variable wurde der explizit angegebene Quotient „korrekte Entscheidungen/ alle Entscheidungen“ verwendet. Die Tiere wurden als „repeated subject“ behandelt, die Korrelationsstruktur als Autoregression (AR(1)) angegeben. Es wurde die dscale-Option verwendet, um eine Überdispersion zu korrigieren. Die im Folgenden gezeigten Ergebnisse entsprechen dem minimal adäquaten Modell. Letzteres wurde bestimmt durch systematische rückwärtsgerichtete Eliminierung der in der Typ 3-Analyse nicht signifikanten Faktoren aus dem Modell (GLM, Chi-Quadrat, $p > 0,05$), d.h., es wurde mit dem höchsten Interaktionsterm mit dem höchsten p-Wert begonnen und rückwärts bis zu den Haupteffekten alle nicht signifikanten Faktoren einzeln aus dem Modell entfernt.

Es erfolgte keine statistische Analyse der sonstigen dargestellten Ergebnisse, da die Gruppengröße der Tiere mit Vorerfahrung aus einem anderen Versuch mit $n=3$ zu klein war.

Für die Analyse wurde das Programm „The SAS System for Windows“, Release 8.02, TS Level 02M0, verwendet.

Ergebnisse

Von den insgesamt 143 am externen Blütenpaar durchgeführten Versuchsdurchläufen beendeten die Fledermäuse 46 mit dem 200. Anflug (32%), den Rest mit dem Ablauf der 40min. Da jeweils drei Tiere eine Versuchsgruppe bildeten und sich am externen Blütenpaar abwechselten, war die Zeit im Käfig automatisch etwa doppelt so lang wie die am externen Blütenpaar (externes Blütenpaar ca. 40min, Käfig ca. 80min), was sich auch in der Blütenbesuchshäufigkeit widerspiegelte. Durchschnittlich machte jedes Tier in einem Versuchsdurchlauf am externen Blütenpaar 155 Anflüge, im Käfig 324. Die Gesamtzahl der in diese Studie eingegangenen Verhaltensentscheidungen betrug 118072. Davon erfolgten 45302 Blütenbesuche während der Versuchsphase I in den Käfigen und 72770 während der Versuchsphase II (22767 Blütenbesuche am externen Blütenpaar, 49818 in den Käfigen).

Generalisierung?

Ziel des Versuchs war herauszufinden, ob die Fledermäuse eine an einem Ort A erlernte echoakustische Diskriminationsaufgabe an einem anderen Ort B sofort mit dem gleichen Leistungsniveau wie an Ort A durchführen würden oder die Aufgabe neu erlernen müssten. In Versuchsphase I hatten die Tiere im Käfig gelernt, die Nektar gebende Blüte anhand der echoakustischen Stimuli von der nicht ergiebigen Blüte zu unterscheiden. Ihr durchschnittlicher Korrektwahlanteil in der Versuchsphase II im Käfig lag damit konstant zwischen 78% und 90% (Abb. 3), also deutlich über den bei Zufallswahl erwarteten 50%.

In der Versuchsphase II flogen die Tiere abwechselnd an das externe Blütenpaar an. Im ersten Versuchsdurchlauf am externen Blütenpaar lag der Anteil Korrektwahlen bei etwa 50% und damit signifikant unter dem Korrektwahlanteil im Käfig (GLM, Ort, $Z=7,11$, $p<0,0001$, Tab. 1, Abb. 3). Die Tiere wählten am externen Blütenpaar also zufällig, obwohl sie im Käfig die gleiche Diskriminationsaufgabe problemlos lösten. Im weiteren Verlauf des Versuches steigerten die Tiere den Korrektwahlanteil am externen Blütenpaar signifikant (GLM, VDL, $Z=2,31$, $p<0,05$, Tab. 1), bis dieser gegen Ende des Versuches (Versuchsdurchlauf 18 bis 20) das Niveau aus dem Käfig erreicht hatte (Abb. 3).

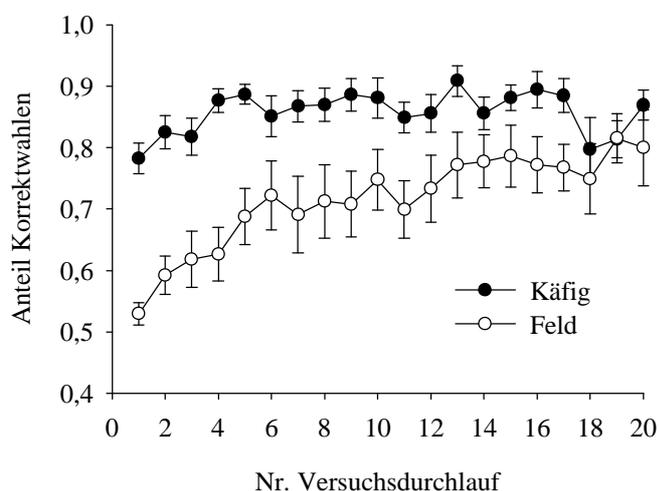


Abb. 3: Anteil Korrektwahlen während der Versuchsphase II, die abwechselnd im Käfig (schwarze Kreise) und am externen Blütenpaar (weiße Kreise) stattfand. Den hier gezeigten Daten ging die Versuchsphase I voraus, die Tiere hatten also schon im Käfig gelernt, die Nektar gebende Blüte anhand der echoakustischen Stimuli von der nicht ergiebigen Blüte zu unterscheiden. Datenpunkte sind Mittelwerte über alle 9 Tiere, Fehlerbalken bezeichnen Standardfehler. Die Versuchsdurchläufe am externen Blütenpaar wechselten mit Versuchsdurchläufen im Käfig ab, wobei Versuchsdurchlauf 1 im Käfig dem Versuchsdurchlauf 1 am externen Blütenpaar folgte. Die Abbildung umfasst 66323 Anflüge, davon 22767 am externen Blütenpaar, 43556 in den Käfigen. Je nach Leistung der Tiere erstreckte sich diese Versuchsphase über 3 oder 4 Tage. Bis einschließlich Versuchsdurchlauf 10 gehen 9 Tiere in die Abbildung ein, bis 17 nur noch 6 Tiere, bis 18 5, bis 19 4 und am 20. Versuchsdurchlauf nahmen nur noch 3 Tiere teil. Ein Datenpunkt umfasst pro Tier am externen Blütenpaar durchschnittlich 155 Anflüge, im Käfig 324.

Der Korrektwahlenanteil im Käfig war in der Versuchsphase II augenscheinlich konstant, während er am externen Blütenpaar stieg (Abb. 3). Daher war eine Signifikanz des Interaktionseffektes Ort* Versuchsdurchlauf zu erwarten, die jedoch ausblieb (GLM, Ort*Versuchsdurchlauf, Chi-Quadrat=1,46, DF=1, $p>0,05$, Tab. 1). Das erklärt sich vermutlich durch die hohe Streuung in den Daten aufgrund der individuell zum Teil stark unterschiedlichen Leistung der Tiere. Einzelne Tiere zeigten in ihrem Käfig zu Beginn der Versuchsphase II unerwartet einen niedrigeren Korrektwahlenanteil als gegen Ende der Versuchsphase I, steigerten ihre Leistung im Verlauf der Versuchsphase II jedoch wieder. Einige Individuen lernten am externen Blütenpaar die Diskrimination der beiden Blüten innerhalb weniger Versuchsdurchläufe, während andere Tiere dafür sehr lange brauchten (Abb. 4). Dies äußerte sich auch in hohen Standardfehlern beim Korrektwahlenanteil am externen Blütenpaar (Abb. 3).

Tab. 1: Ergebnisse der Signifikanztests der im berechneten generalisierten linearen Modell enthaltenen Parameter für Versuchsphase II. VDL: Versuchsdurchlauf, *: signifikantes Ergebnis. Schätzwerte der Parameter siehe Tab. 2.

Parameter	DF	Chi-Quadrat	p
Ort	1	6,83	0,0090 *
VDL	1	4,00	0,0456 *
Ort*VDL	1	1,46	0,2270

Einfluss der Vorerfahrung auf die Akquisition der Diskriminationsaufgabe

Sechs der 9 Versuchstiere hatten zu Beginn der Versuchsphase I noch keine Erfahrung mit Diskriminationsaufgaben, während 3 Tiere bereits eine ähnliche echoakustische Zweifachwahl-Diskriminationsaufgabe (mit anderen echoakustischen Stimuli) bewältigt hatten. Die Tiere aus der Gruppe mit Vorerfahrung aus einem anderen Versuch steigerten den Korrektwahlenanteil im Käfig in Versuchsphase I schneller als Tiere ohne diese Vorerfahrung (Abb. 5 A). Nach dem Erlernen der Diskriminationsaufgabe in Versuchsphase I steigerten beide Tiergruppen (mit und ohne Vorerfahrung aus einem anderen Versuch) den Korrektwahlenanteil am externen Blütenpaar in der Versuchsphase II augenscheinlich etwa gleich schnell (Abb. 5 B).

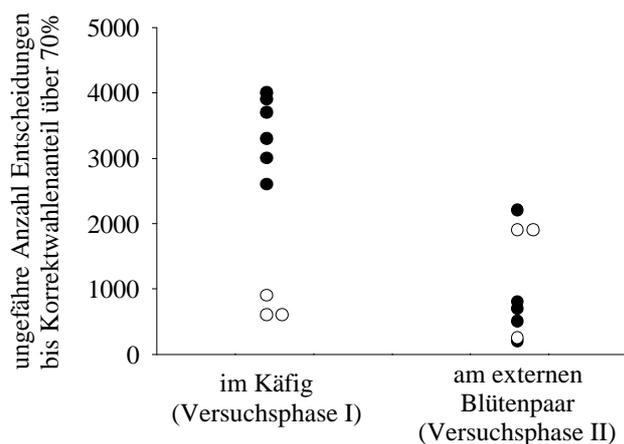


Abb. 4: Ungefähre Anzahl Verhaltensentscheidungen, bis ein Tier einen Korrektwahlenanteil von mindestens 70% erreichte. Einzelne Kreise entsprechen einzelnen Individuen. Schwarze Kreise: Tiere ohne Vorerfahrung aus einem vorhergehenden Versuch, weiße Kreise: Tiere mit Vorerfahrung aus einem vorhergehenden Versuch. Ein Tier der Gruppe ohne Vorerfahrung aus einem anderen Versuch erreichte am externen Blütenpaar nie 70% (bei 4000 Entscheidungen) und ist daher nicht mit aufgeführt.

Vergleicht man den Korrektwahlenanteil im Käfig mit dem am externen Blütenpaar nicht wie oben zum gleichen Zeitpunkt, sondern vom Zeitpunkt der ersten Konfrontation mit der jeweiligen Aufgabe im Käfig bzw. am externen Blütenpaar, fällt Folgendes auf: Tiere, die Vorerfahrung mit der echoakustischen Zweifachwahl-Diskriminationsaufgabe aus einem vorhergehenden Versuch hatten, lernten am externen Blütenpaar zunächst etwa genauso schnell wie im Käfig, später etwas langsamer (Abb. 4, Abb. 6 A). Tiere, die keine Vorerfahrung aus einem vorhergehenden Versuch hatten, lernten am externen Blütenpaar (mit Vorerfahrung aus dem Käfig) schneller als im Käfig (ohne Vorerfahrung, Abb. 4, Abb. 6 B). Die Lernaufgabe war an beiden Orten die gleiche, d.h., die Vorerfahrung beschleunigte somit die Akquisition der Aufgabe.

Tab. 2: Ergebnisse des Post hoc-Tests für die Plateauphase. Ort A: Käfig, Ort B: externes Blütenpaar. SF: Standardfehler

Parameter	Wert	SF	95% Konfidenzintervall		Z	p
Allgemeiner y-Achsenabschnitt	0,4506	0,1963	0,0658	0,8353	2,30	0,0217
Ort A getestet gegen Ort B	1,0656	0,1499	0,7718	1,3584	7,11	<0,0001
Versuchsdurchlauf	0,0474	0,0205	0,0072	0,0875	2,31	0,0208

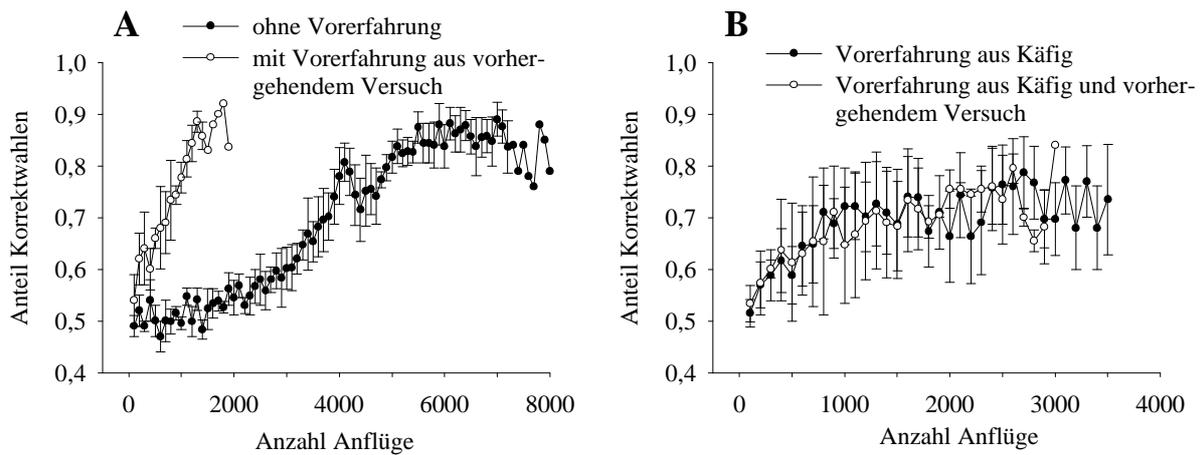


Abb. 5: Anteil Korrektwahlen im Käfig (A, Versuchsphase I) und am externen Blütenpaar (B, Versuchsphase II), beginnend mit dem ersten Anflug der entsprechenden Versuchsphase. Die Werte sind für die Tiere mit (weiße Kreise, n=3) und ohne Vorerfahrung aus einem vorhergehenden Versuch (schwarze Kreise, n=6) getrennt aufgetragen. Die Datenpunkte sind Mittelwerte über je 100 Anflüge, Fehlerbalken bezeichnen Standardfehler.

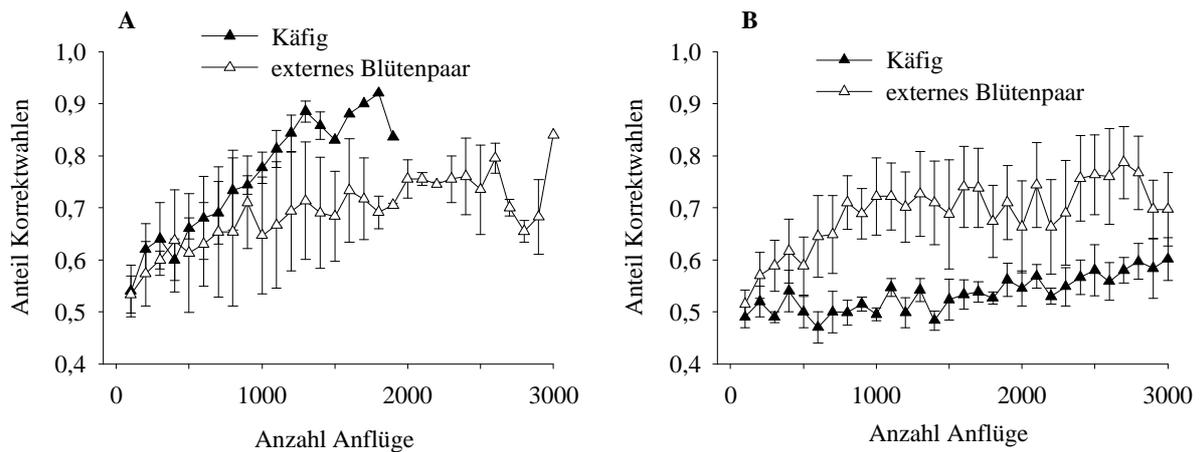


Abb. 6: Anteil Korrektwahlen für Tiere mit (A, n=3) sowie ohne Vorerfahrung aus einem vorhergehenden Versuch (B, n=6). Dabei handelt es sich bei den Käfigdaten um Daten der Versuchsphase I, bei den Daten des externen Blütenpaares um Daten aus der Versuchsphase II, d.h., es sind die Anflüge seit Beginn der Konfrontation mit der Aufgabe in den Käfigen bzw. am externen Blütenpaar aufgetragen. Die Datenpunkte sind Mittelwerte über je 100 Anflüge, Fehlerbalken bezeichnen Standardfehler.

Diskussion

Ziel dieser Untersuchung war festzustellen, ob Blütenfledermäuse der Art *Glossophaga soricina* eine echoakustische Diskrimination zweier Kunstblüten, die sie in einer Zweifachwahl-Diskriminationsaufgabe an einem Ort erlernt hatten, in einer identischen Aufgabe an einem anderen Ort sofort mit dem gleichen Korrektwahlenniveau durchführen oder neu erlernen würden.

Keine Generalisierung

Die Fledermäuse lernten während der Versuchsphase I die Nektar gebende Blüte anhand der echoakustischen Stimuli von der nicht Nektar gebenden Blüte zu unterscheiden. Dementsprechend besuchten sie in der Versuchsphase II im Käfig konstant in mehr als 78% der Fälle die Nektar gebende Blüte. Am externen Blütenpaar dagegen wählten sie trotz der hohen Leistung im Käfig in einer identischen Aufgabe zunächst zufällig zwischen den beiden Blüten, lernten jedoch mit der Zeit auch hier die Unterscheidung anhand der echoakustischen Stimuli. Ganz offensichtlich übertrugen die Tiere also ihre im Käfig erworbene Fähigkeit, die Blüten zu unterscheiden, nicht spontan auf die Lösung der Zweifachwahl-Diskriminationsaufgabe am externen Blütenpaar. Es war also in diesem Versuch keine Generalisierung nachzuweisen.

Dieses Ergebnis ist erstaunlich. Von Helversen und von Helversen (1999, 2003) zeigten, dass Blüten von *Mucuna holtonii* ohne ihre Vexilli bzw. deren echoakustischen Eigenschaften kaum von Blütenfledermäusen angefliegen werden, ansonsten jedoch regelmäßig besucht werden. Die Tiere nutzen also offensichtlich das echoakustische Erscheinungsbild natürlicher Blüten – wie man es erwarten würde – ohne es für jede Blüte zu lernen, d.h., sie generalisieren. Doch warum war dies im vorliegenden Versuch nicht der Fall?

Thiele und Winter (im Druck) zeigten, dass Blütenfledermäuse sowohl den Ort einer Blüte im Raum, als auch echoakustisches Erscheinungsbild lernen. Die Tiere verwendeten jedoch primär die Ortsinformation, wenn sie zu einer ertragreichen Blüte zurückkehrten. Eine Zweifachwahl-Aufgabe wie die hier gestellte erfordert, den Ort einer Blüte zu ignorieren und nur auf deren Form zu achten. Obwohl die Tiere offensichtlich lernten, die Form einer Blüte zu verwenden, wenn der Ort keine Vorhersage der Ergiebigkeit erlaubte, könnte die Ortspräferenz das Verhalten an einem neuen Ort wieder beeinflussen, da die Zweifachwahl-Aufgabe im Widerspruch zur spontanen Orientierungspräferenz der Tiere steht. Blüten sind normalerweise ortskonstant und wechseln nicht ständig ihr echoakustisches Erscheinungsbild. Damit erscheint die hierarchische Ordnung von Ort über Echoakustik sinnvoll. Vermutlich versuchten die Fledermäuse am neuen Ort zunächst wieder das bevorzugte Ortsgedächtnis zur effizienten Nahrungssuche zu verwenden, bevor sie erneut die echoakustische Identifizierung anwendeten.

Es hat sich immer wieder gezeigt, dass Tiere Aufgaben, die stark von ihren natürlichen Aufgaben abwichen, nicht oder nur schwer lösen konnten. In einer Zweifachwahl-Diskriminationsaufgabe wie der im vorliegenden Versuch brauchten Blütenfledermäuse (ebenfalls *Glossophaga soricina*) weit über 2 Wochen (mehrere 10000 Anflüge) um die Diskrimination visueller Stimuli zu lernen (Stich, unveröffentlichte Daten). In einem Versuch, in dem Blütenfledermäuse derselben Art ortskonstante Blüten mit Stimuli zur Verfügung hatten, lernten Tiere ohne Vorerfahrung sowohl die genannten visuellen als auch die im vorliegenden Versuch verwendeten echoakustischen Stimuli innerhalb von maximal 1280 Anflügen (meist deutlich weniger) zur effizienten Nahrungssuche zu nutzen (Kapitel 5). Je nach Art der Aufgabe lernen die Tiere also die gleiche Unterscheidung von Stimuli mit zum

Teil sehr unterschiedlicher Geschwindigkeit. Zur realistischen Beurteilung der kognitiven Leistungsfähigkeit der zu untersuchenden Tiere kann eine adäquate Aufgabengestaltung also essentiell sein.

Einfluss der Vorerfahrung auf die Akquisition der Diskriminationsaufgabe

Die unterschiedliche Vorerfahrung der Tiere ermöglichte eine detailliertere Betrachtung des unerwarteten Neulernens der Tiere. Während am externen Blütenpaar sowohl die Gruppe von Tieren mit Vorerfahrung aus einem anderen Versuch als auch die ohne Vorerfahrung aus einem anderen Versuch etwa gleich schnell lernten, lernte die Gruppe ohne Vorerfahrung im Käfig deutlich langsamer als die mit Vorerfahrung. Obwohl die Tiere also keinen direkten Wissenstransfer vornahmen, scheint die Vorerfahrung das Lernen erleichtert zu haben. Dies spricht für eine Lerneinstellung (learning set), also „eine durch Lernen erworbene, allgemeine Disposition zum Lösen einander ähnlicher Probleme. Eigentlich: Lernen, wie man lernt. Dadurch entstehen Veränderungen bzw. Verbesserungen in der Auffassung einer Problemsituation oder eines Lernstoffes, die ein schnelleres bzw. besseres Lernen ermöglichen.“ (Zeier 1977).

Die Fledermäuse flogen jedoch nicht nur neue Stimuli in einer bekannten Umgebung zunächst zufällig an, wie es zu Beginn klassischer Lerneinstellungsexperimente der Fall ist, sondern auch bekannte Stimuli in einer neuen Umgebung (externes Blütenpaar). Die Tiere der Gruppe mit Vorerfahrung lernten in Versuchsphase I im Käfig (neue Stimuli in bekannter Umgebung) durchschnittlich sogar schneller als am externen Blütenpaar in Versuchsphase II (bekannte Stimuli in neuer Umgebung).

Tiere lernen bei Diskriminationsaufgaben häufig nicht nur die für die Aufgabe relevanten Unterscheidungsmerkmale, sondern auch diverse andere Merkmale der Umgebung, bevor sie herausgefunden haben, welches die relevanten Merkmale sind. Haben die Tiere gelernt, welche Merkmale am Ort der durchzuführenden Diskriminationsaufgabe irrelevant sind, sollte ihnen dies helfen, die nächste Aufgabe mit neuen Stimuli schneller zu lösen, weil sie diese Merkmale bereits ausschließen können (Shettleworth 1998). Dementsprechen könnte eine neue Umgebung das Verhalten der Tiere vermutlich auch bei bekannten Aufgaben unter bestimmten Umständen beeinflussen. Das könnte hier auf die Fledermäuse zutreffen und damit das langsamere Lernen der Tiere mit Vorerfahrung aus einem anderen Versuch in Versuchsphase II erklären.

Möglicherweise spielen hier also 2 Phänomene eine Rolle. Zum einen die Ortspräferenz der Tiere, die ihnen anscheinend das Erlernen von Zweifachwahl-Aufgaben erschwert, weil sie die präferierte Ortsinformation ignorieren müssen; zum anderen die neue Umgebung, die bisher unbekannte Komponenten enthält und damit den Ausschluss neuer Information beim Lernen einer Zweifachwahl-Diskriminationsaufgabe erfordert. Dabei ist jedoch nicht klar, ob die Ortspräferenz die Generalisierung nur überschattet, oder ob die Tiere die Diskriminationsaufgabe am externen Blütenpaar völlig neu lernen, wegen der Lerneinstellung jedoch schneller sind.

Schlussfolgerungen

Die Fledermäuse wendeten die in einer Zweifachwahl-Diskriminationsaufgabe an einem Ort erworbene Fähigkeit, Blüten anhand echoakustischer Merkmale zu unterscheiden, an einem anderen Ort mit der gleichen Aufgabe nicht spontan an. Möglicherweise ist das Lösen von Zweifachwahl-Diskriminationsaufgaben für diese Tiere schwierig, weil solche Aufgaben der starken Ortspräferenz der Tiere zuwiderlaufen. Unter ortsfesten Bedingungen lernen Fledermäuse der gleichen Art die gleichen echoakustischen Stimuli deutlich schneller

(Kapitel 5), und unter natürlichen Bedingungen findet Generalisierung statt (von Helversen und von Helversen 2003). Damit zeigt die vorliegende Studie, wie wichtig die Orientierung von Experimenten am natürlichen Verhalten der zu untersuchenden Tiere ist, wenn man deren Leistungsfähigkeit realistisch beurteilen will.

Literatur

Clayton, N. S., and J. R. Krebs. 1994. Memory for spatial and object-specific cues in food-storing and non-storing birds. *Journal of Comparative Physiology A* **174**:371-379.

Edwards, G. R., J. A. Newman, A. J. Parsons, and J. Krebs. 1996. The use of spatial memory by grazing animals to locate food patches in spatially heterogeneous environments: An example with sheep. *Applied Animal Behaviour Science* **50**:147-160.

Goulson, D., and J. Cory. 1993. Flower constancy and learning in foraging preferences of the green-veined white butterfly *Pieris napi*. *Ecological Entomology* **18**:315-320.

Healy, S. 1995. Memory for Objects and Positions: Delayed Non-matching-to-sample in Storing and Non-storing Tits. *The quarterly Journal of experimental Psychology* **48B**:179-191.

Healy, S. and T. Hurly. 1998. Rufous hummingbirds' (*Selasphorus rufus*) memory for flowers: Patterns or actual spatial locations? *Journal of Experimental Psychology – Animal Behavior Processes* **24**:396-404.

Helversen, O.v. 1993. Adaptations of flowers to the pollination by glossophagine bats. In: Barthlott, W., Naumann, C.M., Schmidt-Loske, K. & K.-L. Schuchmann (Hrsg.). *Plant-Animal Interactions in Tropical Environments*. Museum Koenig, Bonn.

Helversen, D.v., and O.v. Helversen. 1999. Acoustic guide in bat-pollinated flowers. *Nature* **398**:759-760.

Shettleworth, S. 1998. *Cognition, Evolution, and Behavior*. Oxford University Press.

Thiele, H., and Y. Winter. In press. Hierarchical strategy for relocation of food targets in flower bats: spatial memory versus cue-directed search. *Animal Behaviour*.

Zeier H. 1977. *Pavlov und die Folgen*. Kindler-Verlag.

Kapitel 5:

Einfluss von Stimuli verschiedener Sinnesmodalitäten auf das Ortsgedächtnis der Blütenfledermaus *Glossophaga soricina*

Einleitung

Die Nahrungssuche stellt Tiere vor diverse Probleme. Eines davon ist die Detektion von Nahrungsquellen. Dazu können spezifische Eigenschaften einer Futterquelle wie zum Beispiel Farbe, Form oder Geruch und bei erneuerbaren Nahrungsquellen oder verstecktem Futter auch der Ort von Nutzen sein. So merken sich beispielsweise diverse Meisenarten, Junkos, Kolibris, Grauhörnchen, Schafe und die Hymenoptere *Xylocopa micans* sowohl Ort als auch äußeres Erscheinungsbild einer Futterquelle (Brodbeck 1994, Edwards et al. 1996, Healy 1995, Healy und Hurly 1995, 1998, McQuade et al. 1986, Orth und Waddington 1997). Um zu verstehen, wie die Detektionsaufgabe gelöst wird, ist es notwendig zu wissen, in welchem Ausmaß die jeweiligen Sinnesorgane an der Aufnahme relevanter Umweltinformation beteiligt sind. Blütenbesuchende Fledermäuse sind in dieser Hinsicht eine interessante Artengruppe, weil ihnen zur Detektion von Blüten nicht nur das visuelle und das olfaktorische System, sondern auch die Echoorientierung zur Verfügung stehen.

Blütenfledermäuse (Phyllostomidae, Glossophaginae), ernähren sich je nach Art von Nektar, Pollen und/ oder Früchten. Fledermausblütige Pflanzen haben in Koevolution mit Blütenfledermäusen Eigenschaften entwickelt, die den Tieren ihre Detektion über verschiedene Sinnesmodalitäten erleichtern. Viele der bekannten Fledermausblüten besitzen einen spezifischen Geruch (Bestmann et al. 1997, Dobat und Peikert-Holle 1985). Manche reflektieren UV-Licht (Biedinger und Barthlott 1993, Winter et al. 2003) oder ragen relativ weit aus der umgebenden Vegetation heraus, was sie als dunkle Silhouette von einem dämmerigen Abendhimmel abhebt. Die fledermausblütige Pflanze *Mucuna holtonii* beispielsweise hat echoakustisch sehr auffällige Blütenblätter entwickelt (von Helversen und von Helversen 1999, 2003). Der Ort einer Pflanze ist ein guter Anhaltspunkt für das Wiederaufsuchen bereits bekannter Blüten, denn Nektar wird meist über einige Zeit nachproduziert und viele Pflanzen lassen ihre Blüten sukzessive aufblühen, so dass an der gleichen Stelle über längere Zeit (je nach Art über einige Tage, Wochen, oder sogar Monate) Nektar zur Verfügung steht (Dobat und Peikert-Holle 1985, Tschapka 1993, 1998).

Blütenfledermäuse sind sowohl für das Sehen als auch für die Geruchswahrnehmung besser ausgestattet als ihre insektivoren Verwandten (Neuweiler 1993), was die Bedeutung der beiden Sinne für diese Artengruppe unterstreicht. Außerdem sind Tiere der Art *Glossophaga soricina* in der Lage, UV-Licht wahrzunehmen (Winter et al. 2003). Diese Art besitzt außerdem eine angeborene Präferenz für fledermausblütenspezifische Gerüche (von Helversen et al. 2000). Blütenfledermäuse lernen die Diskrimination visueller Muster besser als insektivore Fledermäuse (Suthers, Chase und Braford 1969) und assoziieren echoakustische Stimuli problemlos mit Futter (von Helversen und von Helversen 2003). Die Blüten von *Mucuna holtonii* werden sogar ohne ihre echoakustisch auffälligen Blütenblätter bzw. deren echoakustische Eigenschaften kaum angefliegen (von Helversen und von Helversen 1999, 2003). *Glossophaga soricina* und *G. commissarisi* merken sich sowohl Ort als auch echoakustisches Erscheinungsbild einer Nektar gebenden Blüte, wobei sie den Ort bevorzugen, wenn sich die zur Verfügung stehenden Information widersprechen (Thiele und Winter, im Druck). Blütenfledermäuse nutzen also sowohl echoakustische als auch visuelle und olfaktorische Merkmale von fledermausblütigen Pflanzen, präferieren jedoch den Ort für das erneute Anfliegen von Blüten.

Das Ortsgedächtnis bringt für Blütenfledermäuse besonders im Dunkeln beim Aufsuchen bereits bekannter Blüten Vorteile mit sich. Es vermindert nicht nur die Notwendigkeit zur Echoorientierung – was gedenk des hohen Energieaufwands und der relativ geringen Reichweite bereits überzeugt (Neuweiler 1993) – sondern ermöglicht den Tieren sogar ein schnelleres Auffinden Nektar gebender Blüten als die Echoortung (Winter, persönliche Kommunikation). Man könnte also vermuten, dass die Tiere das Ortsgedächtnis für das Wiederaufsuchen bekannter Blüten nutzen, Echoorientierung, Seh- und Geruchssinn für die Suche nach neuen Blüten.

Doch warum merken sich Blütenfledermäuse, wenn sie eine Blüte erst einmal entdeckt haben, nicht nur einfach den Ort, sondern auch die echoakustische Form einer Nektar gebenden Blüte (Thiele und Winter, im Druck)? Ist dies nur allgemeine Information, die sie normalerweise nur für das Finden ihnen bisher unbekannter Blüten nutzen? Lernen die Tiere die Blütenorte besser, wenn sich Nektar gebende Blüten echoakustisch oder visuell von anderen Blüten unterscheiden? Oder dienen ihnen echoakustische und/ oder visuelle Eigenschaften einer Blüte als Orientierungshilfe, um die Blüte am bekannten Ort präzise zu lokalisieren oder in einer Gruppe von Blüten als die gesuchte zu erkennen? Können sich die Tier mit Hilfe dieser Information besser merken, welche Blüte sie gerade besucht haben, und damit ein vorzeitiges Zurückkehren an diese vorläufig leere Futterquelle vermeiden?

Um diese Fragen zu beantworten, wurden Blütenfledermäuse darauf trainiert, an einem Feld aus 64 künstlichen Blüten Nektar zu suchen. Belohnende Blüten waren zufällig verteilt (Abb. 1) und je nach Versuchsbedingung entweder mit echoakustischen, visuellen oder gar keinen Stimuli gekennzeichnet. Die Stimuli wurden in der Mitte und am Ende des Experiments für einige Zeit abgenommen. Wenn die Stimuli den Tieren als Orientierungshilfe dienten, sollten sie in den Versuchsbedingungen mit Stimuli die belohnenden Blüten besser finden als in der ohne Stimuli. Wären die Stimuli nur eine temporäre Orientierungshilfe, die den Tieren ein besseres Lernen des Blütenortes ermöglicht, nach dem Erlernen des Ortes jedoch nicht mehr verwendet wird, sollte das Entfernen der Stimuli gegen Ende des Versuchs keinen Einfluss auf die Leistung der Tiere haben. Je nachdem wie schnell die Tiere die Blütenpositionen lernen, könnte sich in diesem Fall nach der ersten Entfernung der Stimuli noch eine Abhängigkeit der Leistung von der Anwesenheit der Stimuli zeigen. Nutzen die Tiere die Stimuli als permanente Orientierungshilfe, so sollten beide Stimulusabnahmen das Leistungsniveau der Tiere in allen Fällen auf das Niveau der Versuchsbedingung ohne Stimuli senken.

Die Tatsache, dass bei dem beschriebenen Versuch in 2 Versuchsbedingungen Dunkelheit herrschte, in der Versuchsbedingung mit visuellen Stimuli jedoch schwaches Licht notwendig war, ermöglichte die Überprüfung des Einflusses von Licht auf das Verhalten der Tiere. Während sich Fledertiere höherer Breiten (über 40°) soweit bekannt nicht durch Mondlicht in ihrem Nahrungssuchverhalten beeinflussen lassen (Karlsson et al. 2002), verringern viele tropische Arten ihre Nahrungssuchaktivität in mond hellen Nächten (Elangovan und Marimuthu 2001, Fleming 1988, Morrison 1987, Nair et al. 1998, Usman et al. 1980). Lassen sich die Tiere im vorliegenden Versuch durch Licht in ähnlicher Weise beeinflussen, so sollten sie bei Licht weniger Anflüge machen als in der Dunkelheit oder die Blütenanflüge bei Licht verkürzen.

Tiere, Material und Methoden

Versuchstiere und Haltung

Am hier beschriebenen Versuch nahmen 9 adulte *Glossophaga soricina* teil. Die Tiere stammten aus der Zucht der Universität Erlangen und befanden sich zu Beginn der Versuche seit mindestens 2 Monaten in Seewiesen, wo sie mit weiteren Tieren derselben Art gemeinschaftlich gehalten wurden.

In der Haltung erhielten die Tiere 17%iges Honigwasser (Masse/Masse) pur sowie 17%iges Honigwasser mit Zusatz von Nektar Plus¹ bzw. Nutricomp®², gemahlenen Blütenpollen und Banane, alles ad libitum. Etwa einmal pro Monat bekamen sie zusätzlich lebende Fliegen (*Musca domestica* L.).

Während der Verhaltensexperimente erhielten die Tiere an den Kunstblüten eine Lösung von Fruktose, Glukose und Saccharose zu gleichen Teilen in Leitungswasser (im Folgenden Nektar genannt). Der Zuckergehalt wurde per Refraktometer (Krüss Optronic HR 92) auf 18 Prozent eingestellt. Das Hexose/Saccharose-Verhältnis und die Konzentration der Lösung sind typisch für Fledermausblüten (von Helversen 1993). Die Nektarmenge einer einzelnen Belohnung betrug 9,6µl. Zu Beginn einer Versuchsnacht bekamen die Tiere zusätzlich je 1ml Wasser mit 200mg Nektar Plus und 300mg Nutricomp® sowie gemahlenem Blütenpollen in Schälchen.

Die Tiere wurden in einem zeitversetzten Licht-Dunkel-Wechsel von 12h:12h gehalten. Das Licht erlosch um 14:00 Uhr MEZ. Die Tiere besaßen keinerlei experimentelle Vorerfahrung.

Versuchsaufbau

Die Versuche wurden mit einem senkrechten Feld aus 64 Kunstblüten durchgeführt. Die Kunstblüten waren in 8 Reihen mit je 8 Blüten in einem Abstand von 25 cm angeordnet (Abb. 1). Sie besaßen Blütenköpfe aus PVC-Zylindern (Durchmesser: 32mm, Tiefe: 17mm, Abb. 2 B) mit einem zentralen Loch für die Zuckerwasserzuleitung. Letztere erfolgte über ein Schlauchsystem mittels computergesteuerter Pumpe. Zur Registrierung eines besuchenden Versuchstieres verfügten die Blütenköpfe über Lichtschranken. Mit Hilfe eines motorbetriebenen Schwenkarms konnten visuelle oder echoreflektierende Stimuli direkt über den Blütenköpfen automatisiert präsentiert werden (Abb. 2). Die Kunstblüten ragten etwa 20cm aus dem ansonsten mit glattem PVC verblendeten Blütenfeld heraus. Für die Präsentation visueller Stimuli wurde das Blütenfeld mit einer Lichtstärke von 0,20 bis

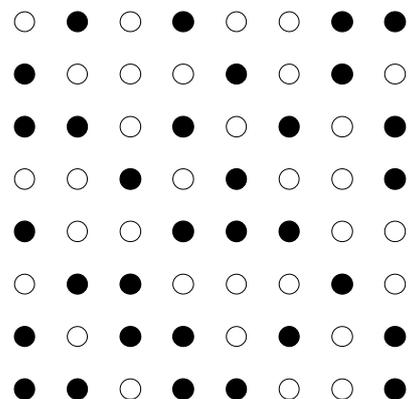


Abb. 1: Schematische Darstellung des Blütenfeldes mit einer pseudozufälligen Blütenverteilung. Schwarze Kreise: Belohnende Blüten, weiße: Nicht belohnende Blüten. Abstand zwischen direkt benachbarten Blüten: 25cm.

¹ Nektar Plus: ca. ¼ Kaffeelöffel auf 40ml; Alleinfutter für Nektar trinkende Vögel, Nekton®, Günter Enderle, 75177 Pforzheim, Germany, www.nekton.de. Inhaltsstoffe: Kohlenhydrate, Eiweiße, Fette, Vitamine, Mineralstoffe.

² ca. ¼ Kaffeelöffel auf 40ml; Pulver zur Herstellung von Trink- und Sondennahrung für Menschen, B. Braun Petzold GmbH, 34212 Melsungen, Germany, nicht mehr lieferbar. Inhaltsstoffe: Eiweiße, Kohlenhydrate, Fette, Ballaststoffe, Natrium, Spurenelemente, Vitamine.

0,35 Lux (Lunasix 3, Gossen, gemessen am Feld) beleuchtet. Dies entsprach etwa hellem Mondlicht. Die Beleuchtung erfolgte mit 2 Lampen aus verschiedenen Richtungen, um ein Abschatten von Stimuli durch das jeweilige Versuchstier zu vermeiden.

Während der Versuche wurden die Tiere in computergesteuerten Einzelkäfigen gehalten. Diese Käfige (1,53m x 0,69m x 2,24m, Länge x Breite x Höhe) waren mit je 2 Kunstblüten, einem Hangplatz an einer Waage, Überwachungskameras und automatischen Türen ausgestattet. Jedes einzelne Tier konnte automatisiert aus seinem Käfig herausgelassen werden, am Blütenfeld Nektar suchen und nach Beendigung eines Versuchsdurchlaufs (siehe Definitionen) wieder in den Käfig gesperrt werden.

Eine ausführliche Beschreibung der Methode findet sich in Kapitel 2.

Blütenfeld und Käfige befanden sich in einem Versuchsraum mit einer Grundfläche von etwa 40m² (5,3m x 8,7m – 3,0m x 3,0m) und einer Höhe von etwa 4m.

Versuchsdurchführung

Experiment

Die Tiere hatten die Aufgabe, einzeln am Blütenfeld Nektar zu suchen. Ein Tier konnte pro Versuchsdurchlauf (siehe Definitionen) an 32 der 64 Blüten einmal eine Belohnung erhalten. Belohnende Blüten waren entweder mit Lochbällen (Versuchsbedingung „Echo“, Abb. 2 A, links), weißen Scheiben (Versuchsbedingung „visuell“, Abb. 2 C, links) oder gar nicht (Versuchsbedingung „ohne Stimuli“ = Kontrolle, Abb. 2 B) gekennzeichnet. Nicht belohnende Blüten waren entweder mit Tripelspiegeln („Echo“, Abb. 2 A, rechts), schwarzen Scheiben („visuell“, Abb. 2 C, rechts) oder ebenfalls gar nicht („ohne Stimuli“, Abb. 2 B) gekennzeichnet. Die Lochbälle (Übungsgolfbälle) hatten einen Durchmesser von 40mm, die Tripelspiegel eine Seitenlänge von 40mm und die Scheiben einen Durchmesser von 35mm. Die Verteilung der Blüten war pseudozufällig (siehe Definitionen, Abb. 1). Jedes Tier bekam dieselbe Versuchsbedingung in 4 aufeinander folgenden Nächten mit je 20 Versuchsdurchläufen präsentiert. In der zweiten und der vierten Nacht wurden in den Versuchsbedingungen „Echo“ und „visuell“ die Stimuli nach dem 10. Versuchsdurchlauf der Nacht für die dann folgenden 10 Versuchsdurchläufe abgenommen, bei der Versuchsbedingung „ohne Stimuli“ wurden die Schwenkarme quergestellt. Die drei Versuchsbedingungen wurden für jede Gruppe von Tieren direkt aufeinanderfolgend präsentiert, jeweils beginnend in den Nächten 1, 5 und 9. Die 3 Gruppen von je 3 Tieren erhielten die verschiedenen Versuchsbedingungen in unterschiedlichen Reihenfolgen (Tab. 1). Die Versuche begannen eine halbe Stunde nach Beginn der Dunkelphase (14:30 MEZ).

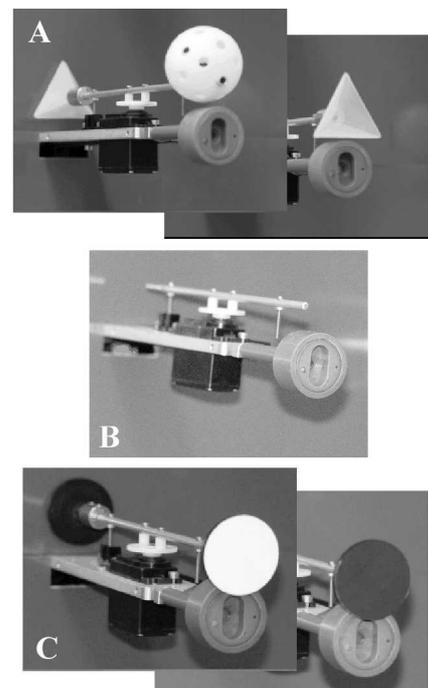


Abb. 2: Ansicht einzelner Kunstblüten am Blütenfeld in den verschiedenen Versuchsbedingungen. A: Echo: Kunstblüte mit Lochball (links, belohnende Blüte) bzw. Tripelspiegel (rechts, nicht belohnende Blüte), B: ohne Stimuli: Kunstblüte ohne Stimulus, C: Visuell: Kunstblüte mit weißer Scheibe (links, belohnende Blüte) bzw. schwarzer (rechts, nicht belohnende Blüte).

Käfige

Zwischen den Versuchsdurchläufen kehrten die Fledermäuse in ihre Käfig zurück. Dort war die Futtergabe limitiert, indem an jeder Kunstblüte aufeinanderfolgende Futterrationen

(9,6µl) frühestens nach einer Wartezeit von 90sec gegeben wurde. Die Tiere mussten mindestens 10min in ihrem Käfig verbringen, bevor sie für den nächsten Versuchsdurchlauf wieder freigelassen wurden. Dies sollte eine gute Motivation der Tiere bei der Nahrungssuche am Blütenfeld gewährleisten. Vor und nach dem Versuch gab es keine Beschränkung der Belohnungen, tagsüber keine Belohnungen. Die Käfigblüten wurden streng alternierend belohnt.

Tab. 1: Reihenfolge der Versuchsbedingungen für die 9 Versuchstiere der 3 Gruppen				
Gruppe	Tier	1. Versuchsbedingung	2. Versuchsbedingung	3. Versuchsbedingung
1	1, 2 und 3	„ohne Stimuli“	„Echo“	„visuell“
2	4, 5 und 6	„visuell“	„ohne Stimuli“	„Echo“
3	7, 8 und 9	„Echo“	„visuell“	„ohne Stimuli“

Die Unterbringung der Tiere in computergesteuerten Einzelkäfigen während der Versuche ermöglichte kontinuierliche Versuche mit mehreren Tieren pro Nacht, ohne dass ein Handhaben oder sonstige Störungen der Tiere notwendig war. Im Gegensatz zu vorhergehenden Versuchen (Kapitel 2, 3 und 4) kehrten manche Tiere jedoch oft über längere Zeit nicht in ihren Käfig zurück. Wenn die Tiere innerhalb der ersten 2 Versuchsstunden weniger als 4 Versuchsdurchläufe pro Tier absolviert hatten, und nach Beendigung eines Versuchsdurchlaufs nicht in den Käfig zurückkehrten, betrat ich jeweils 5 Minuten nach Beendigung des Versuchsdurchlaufs den Versuchsraum und verfolgte das Tier mit dem Licht einer Taschenlampe, bis es in seinen Käfig zurückflog. Nach wenigen Versuchsdurchläufen reichte meist ein Betreten des Raumes, um das jeweilige Tier zur Rückkehr in seinen Käfig zu bewegen. Dieses „Nachhelfen“ war nur zeitweise und nicht bei allen Tieren notwendig.

Training

Dem eigentlichen Versuch gingen mehrere Trainingsphasen voraus.

1. Gewöhnung an den Käfig (ein bis zwei Nächte)

Jedes Tier verbrachte mindestens eine Nacht im eigenen Käfig, bis es sich dort gut zurecht fand und die Kunstblüten problemlos als Futterquelle annahm. Die Blüten waren zunächst voll gefüllt mit Zuckerwasser und mit Honig geruchlich markiert, um das Auffinden und Erkennen als Futterquelle zu erleichtern.

2. Raumerkundung (eine Nacht)

In der Nacht nach der Gewöhnung an die Käfige wurden nach etwa 2 Stunden, wenn alle Tiere deutlich mehr als 100 Anflüge an ihren Käfigblüten absolviert hatten, alle Käfigtüren geöffnet, so dass die Tiere gemeinsam den Raum erkunden konnten. Das Blütenfeld war mit Plastikfolie abgedeckt.

3. Flug am Blütenfeld I (eine Nacht)

Die Tiere konnten das Blütenfeld abwechselnd einzeln ausbeuten. Ein Tier konnte pro Versuchsdurchlauf aus allen 64 Blüten einmal Nektar erhalten. Die Tiere sollten lernen, dass sie am Blütenfeld Nektar bekommen konnten, dies aber nur einmal pro Blüte und Versuchsdurchlauf. Die einmalige Belohnung pro Versuchsdurchlauf sollte die Tiere dazu veranlassen, möglichst viele verschiedene Blüten anzufliegen, anstatt sich auf wenige zu beschränken.

4. Flug am Blütenfeld II (eine Nacht)

Die Tiere konnten das Blütenfeld abwechselnd einzeln ausbeuten. Ein Tier konnte pro Versuchsdurchlauf aus 32 der 64 Blüten einmal Nektar erhalten. Die Blütenverteilung war pseudozufällig. Die Tiere sollten lernen, dass nur die Hälfte der Blüten ergiebig waren, diese jedoch ortsfest waren und pro Versuchsdurchlauf nur einmal Nektar gaben.

Definitionen und Erläuterungen

Versuchsdurchlauf

Ein Versuchsdurchlauf begann mit dem ersten Blütenanflug am Feld und endete, sobald ein Tier entweder 64 beliebige Anflüge am Blütenfeld gemacht oder alle belohnenden Blüten mindestens einmal besucht hatte oder 5min seit Beginn des Versuchsdurchlaufs vergangen waren. Während eines Versuches absolvierte ein Tier pro Versuchsbedingung 80 Versuchsdurchläufe (20 Versuchsdurchläufe pro Nacht an 4 aufeinanderfolgenden Nächten).

Tagesdurchlauf

Nummer eines Versuchsdurchlaufs während einer einzelnen Nacht (von 1 bis 20). Mit diesem Parameter wurde in der Datenanalyse die Verhaltensabhängigkeit der Tiere von der Nachtzeit modelliert.

Pseudozufällige Blütenverteilung

Pseudozufällige Verteilungen der 32 belohnenden Blüten (vgl. Abb. 1) wurden unter folgenden Einschränkungen per Zufallsgenerator ermittelt:

- a) In einer vertikalen oder horizontalen Reihe maximal 3 direkt aufeinander folgende belohnende oder nicht belohnende Blüten.
- b) In einer Diagonalen maximal 4 direkt aufeinander folgende belohnende oder nicht belohnende Blüten.
- c) In einem Quadrat aus 4 direkt benachbarten Blüten maximal 3 belohnende oder nicht belohnende Blüten.

Mit diesen Regeln wurden räumliche Häufungen von belohnenden oder nicht belohnenden Blüten in der Blütenverteilung vermieden. So waren die Blütenverteilungen in gleichartiger Weise unregelmäßig.

Langzeitgedächtnis:

In der vorliegenden Arbeit wurde davon ausgegangen, dass die Ortspositionen belohnender Blüten über verschiedene Versuchsdurchläufe hinweg gelernt und damit im Langzeitgedächtnis gespeichert wurden.

Arbeitsgedächtnis:

Der Begriff „Arbeitsgedächtnis“ ist ein anderes Wort für Kurzzeitgedächtnis (Birbaumer und Schmid 1991). Information wird im Arbeitsgedächtnis nur für kurze Zeit gespeichert und geht dann entweder ins Langzeitgedächtnis über oder wird vergessen (Birbaumer und Schmid 1991, Olton 1979). Die Fledermäuse konnten sich theoretisch merken, welche Blüten sie am Feld bereits geleert hatten und diese Information im Arbeitsgedächtnis speichern.

Wiederbesuch:

Jeder erneute Anflug an eine im aktuellen Versuchsdurchlauf bereits besuchte belohnende Blüte war ein Wiederbesuch. Der Anteil Wiederbesuche wurde als Anteil Wiederbesuche von allen Anflügen an prinzipiell belohnende Blüten bis zum 32. Erstanflug berechnet (Begründung für den 32. Erstanflug siehe Anteil Korrektwahlen).

Anteil Korrektwahlen

Der Anteil Korrektwahlen ist der Anteil belohnte Anflüge von 32 Erstanflügen. Ein nur auf Erstanflügen beruhendes Maß erlaubt die Beurteilung des Langzeitgedächtnisses unbeeinflusst durch das Arbeitsgedächtnis.

Es wurden nur die ersten 32 Erstanflüge betrachtet, da ein Tier bis zum 32. Erstanflug theoretisch alle 32 belohnenden Blüten hätte leertrinken können. Danach hätte sich der Anteil Korrektwahlen nur noch verschlechtern können, egal wie gut das Langzeitgedächtnis der Fledermaus ist.

Datenanalyse

Gedächtnis

Die statistische Analyse des Korrektwahlenanteils sowie des Anteils Wiederbesuche wurde mit Hilfe allgemeiner linearer Modelle (GLM, Procedure Genmod) durchgeführt. Da der Korrektwahlenanteil mit Hilfe binomialer Daten ermittelt wurde (korrekt oder falsch, Wiederbesuch ja/nein), erfolgte die Anpassung der Modelle mit einer Binomialverteilung und der logit-Linkfunktion. Als abhängige Variable wurde der explizit angegebene Quotient „Anzahl belohnte Erstanflüge/ Anzahl Erstanflüge“ bzw. „Anzahl Wiederbesuche/ Anzahl Anflüge an belohnende Blüten“ verwendet (beides berechnet bis zum 32. Erstanflug). Die Tiere wurden als „repeated subject“ behandelt, die Korrelationsstruktur als Autoregression (AR(1)) angegeben. Es wurde die dscale-Option verwendet, um eine Überdispersion zu korrigieren, wenn die Devianz von 1 abwich. Zur Beurteilung der Unterschiede zwischen allen Versuchsbedingungen wurden die Werte für die Unterschiede zwischen den Versuchsbedingungen „ohne Stimuli“ und „Echo“ mit Hilfe der Estimate-Funktion geschätzt. Die im Folgenden gezeigten Ergebnisse entsprechen dem minimal adäquaten Modell. Letzteres wurde bestimmt durch systematische rückwärtsgerichtete Eliminierung der in der Typ 3-Analyse nicht signifikanten Faktoren aus dem Modell (GLM, Chi-Quadrat, $p > 0,05$), d.h., es wurde mit dem höchsten Interaktionsterm mit dem höchsten p-Wert begonnen und rückwärts bis zu den Haupteffekten alle nicht signifikanten Faktoren einzeln aus dem Modell entfernt. Die in den Ergebnissen angegebenen nicht signifikanten p- und Chi-Quadrat-Werte wurden durch einzelnes Wiedereinfügen des entsprechenden Faktors in das minimale Modell ermittelt, da die in der rückwärtsgerichteten Eliminierung erhaltenen Werte in den meisten Fällen von Modellen ausgehen, die nicht dem minimalen Modell entsprechen. Dabei wurden für Interaktionsterme die zugehörigen Haupt- und Interaktionseffekte niedrigerer Ordnung mit berücksichtigt.

Einfluss von Licht

Die statistischen Analyse der Anflugdauern erfolgte ebenfalls mit Hilfe generalisierter linearer Modelle (s.o.). Die Anpassung des GLMs erfolgte hier aufgrund der Zeitdaten mit Gamma-Verteilung und log-Linkfunktion. Die abhängige Variable war die Anflugdauer. Die übrigen Angaben waren identisch mit den oben genannten.

Für die Analyse wurde das Programm „The SAS System for Windows“, Release 8.02, TS Level 02M0, verwendet.

Ergebnisse

Die Tiere beendeten knapp 83% der Versuchsdurchläufe mit dem Ablauf der 5min, 17% der Versuchsdurchläufe mit dem 64. Anflug und 0,002% mit dem Besuch der 32. belohnten Blüte. Der letzte Anflug eines Versuchsdurchlaufs erfolgte im Schnitt nach knapp 4min.

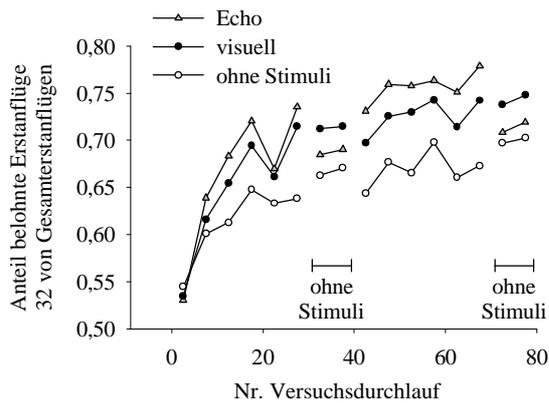


Abb. 3: Lernkurve. Anteil Korrektwahlen von n=9 Tieren als Mittelwerte über je 5 Versuchsdurchläufe. Versuchsbedingung „Echo“: graue Dreiecke, Versuchsbedingung „visuell“: schwarze Kreise, Versuchsbedingung „ohne Stimuli“: weiße Kreise. Leistungsminima traten zu Beginn eines neuen Tages auf (Versuchsdurchläufe 1, 21, 41 und 61). Während der Versuchsdurchläufe 31 bis 40 und 71 bis 80 waren die Stimuli abgenommen (Versuchsbedingungen „Echo“ und „visuell“) bzw. die Schwenkarme quergestellt (Versuchsbedingung „ohne Stimuli“). Es fehlen folgende Versuchsdurchläufe: Tier 1, 2 und 3: Versuchsdurchläufe 20, 39, 40, 59 und 60, Tier 2 Versuchsdurchlauf 58. Die Abbildung umfasst 90383 Anflüge.

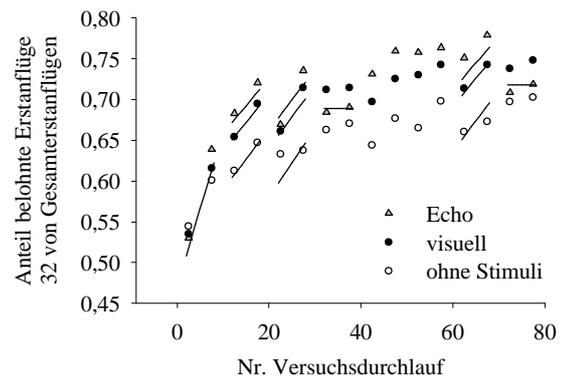


Abb. 4: Darstellung unten genannter generalisierter linearer Modelle und der gemessenen Werte als Mittelwerte über alle 9 Tiere und je 5 Versuchsdurchläufe. VDL: Versuchsdurchlauf

Gleichungen der generalisierten linearen Modelle:

VDL 1 bis 10: $y = 0,0781 * VDL - 0,1233$

VDL 11 bis 20: $y = 0,0320 * VDL + x * \text{Sinnesmodalität} + 0,2386$, wobei $x = 0,0934$ für Versuchsbedingung „Echo“ und $x = -0,1991$ für „visuell“ und „ohne Stimuli“

VDL 21 bis 30 und 61 bis 70: $y = 0,0347 * \text{Tagesdurchlauf} + x * \text{Sinnesmodalität} - 0,2250 * \text{Nacht} + 0,8002$, wobei $x = 0,0977$ für Versuchsbedingung „Echo“ und $x = -0,24822$ für „visuell“ und „ohne Stimuli“

VDL 31 bis 40 und 71 bis 80: $y = -0,1363 * \text{Nacht} + 0,9337$

Stimuli – temporäre oder permanente Orientierungshilfe?

Die Fledermäuse begannen in allen Versuchsbedingungen bei einem Korrektwahlenanteil von 50% (Zufallswahl) und verbesserten diesen innerhalb der ersten 10 Versuchsdurchläufe signifikant (Abb. 3 bis Abb. 5, Tab. 2, Tab. 3, GLM, Versuchsdurchlauf, $Z = 8,21, p < 0,0001$). Sie erreichten in den Versuchsbedingungen mit Stimuli („Echo“ und „visuell“) innerhalb der ersten 20 Versuchsdurchläufe einen signifikant höheren Korrektwahlenanteil als in der Versuchsbedingung „ohne Stimuli“, wobei zwischen „Echo“ und „visuell“ kein signifikanter Unterschied nachzuweisen war (Abb. 3 bis Abb. 5, Tab. 5, GLM, Sinnesmodalität, $\text{Chi-Quadrat}=11,15, p < 0,001, Z=-3,45, p < 0,0001$ und $Z=1,13, p > 0,05$). Die Unterschiede im Korrektwahlenanteil blieben bis zur ersten Abnahme der Stimuli (nach Versuchsdurchlauf 30) bestehen (Abb. 3 und 4, Tab. 6, Tab. 7). Nach Abnahme der Stimuli für die Versuchsdurchläufe 31 bis 40 waren keine signifikanten Unterschiede zwischen den Versuchsbedingungen mehr nachzuweisen (GLM, Versuchsbedingung, $\text{Chi-Quadrat}=4,35, \text{DF}=2, p > 0,05, \text{Tab. 8}$).

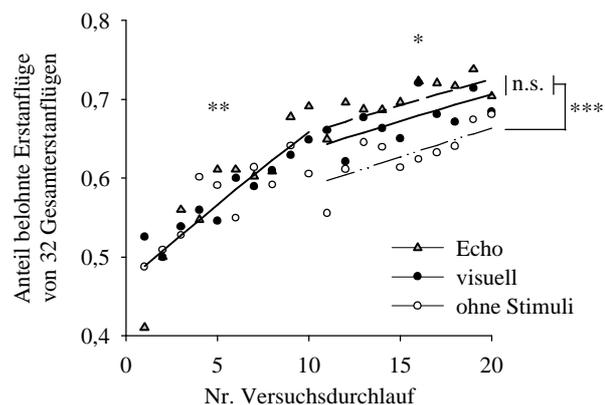


Abb. 5: Darstellung der generalisierten linearen Modelle sowie der gemessenen Daten als Mittelwerte über alle 9 Tiere und je 5 Versuchsdurchläufe für die Versuchsdurchläufe 1 bis 10 und 11 bis 20. *: $p < 0,05$, **: $p < 0,01$, GLM (Tab. 2, Tab. 4), n.s.: nicht signifikant, ***: $p < 0,001$, Posthoc-Test (Tab. 5).

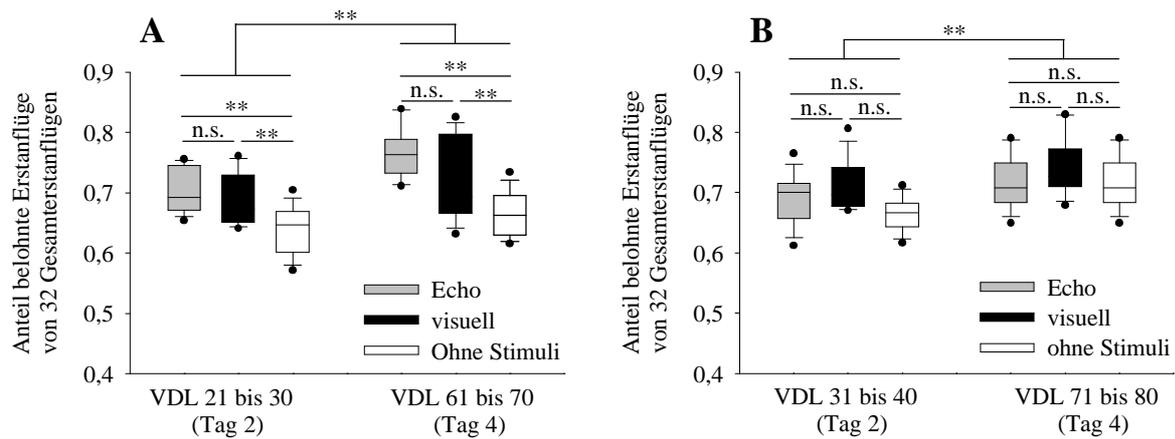


Abb. 6: Mittelwerte des Korrektwahlenanteils für die 10 Versuchsdurchläufe vor Abnahme der Stimuli (A, Versuchsdurchlauf 21 bis 30 sowie 61 bis 70) und nach Abnahme der Stimuli (B, Versuchsdurchlauf 31 bis 40 und 71 bis 80). Grau: Versuchsbedingung „Echo“, schwarz: Versuchsbedingung „visuell“, weiß: Versuchsbedingung „ohne Stimuli“. Generalisierte lineare Modelle, n.s.: nicht signifikant, $p > 0,05$, **: $p < 0,001$ (s. Tab. 6 bis Tab. 9).

Auch wenn in den Versuchsdurchläufen 31 bis 40, also nach der ersten Abnahme der Stimuli, keine signifikanten Unterschiede im Korrektwahlenanteil zwischen den Versuchsbedingungen auftraten, ist in Abb. 3 und 5 ein interessanter Trend zu erkennen. Solange Stimuli über den Blüten angebracht waren (bis Versuchsdurchlauf 30), lag der Korrektwahlenanteil in der Versuchsbedingung „Echo“ tendenziell höher als bei „visuell“. Nach Abnahme der Stimuli war es umgekehrt. Dies war dadurch bedingt, dass der Korrektwahlenanteil der Tiere bei der Versuchsbedingung „Echo“ nach Abnahme der Stimuli drastisch sank, bei „visuell“ etwa gleich blieb und bei „ohne Stimuli“ zunahm (Abb. 7). Diese Veränderung des Korrektwahlenanteils war signifikant verschieden zwischen „Echo“ und „visuell“, während sich zwischen „ohne Stimuli“ und „visuell“ kein signifikanter Unterschied ergab (Tab. 10, Tab. 11, GLM, Versuchsbedingung* Mit/Ohne Stimuli, $Z = -0,81$, $p > 0,0001$ bzw. $Z = 1,44$, $p = 0,15$).

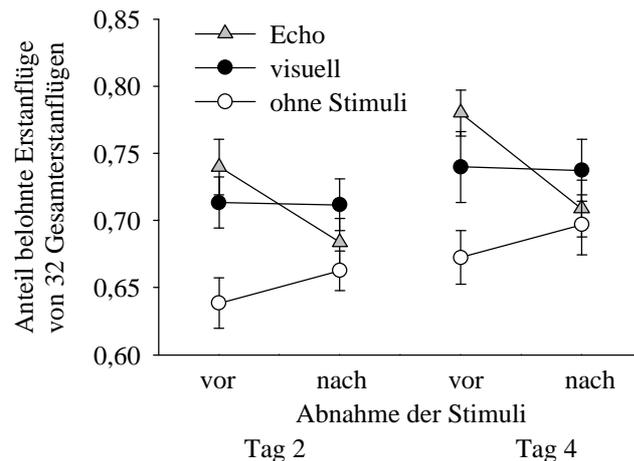


Abb. 7: Änderung des Korrektwahlenanteils von vor der Abnahme der Stimuli (Versuchsbedingung „vor Abnahme“) zu nach der Abnahme (Versuchsbedingung „nach Abnahme“). Dargestellt sind Mittelwerte über alle 6 Tiere und je 5 Versuchsdurchläufe vor und nach Abnahme der Stimuli an Tag 2 und Tag 4 (Versuchsdurchlauf 26 bis 30, 31 bis 35, 66 bis 70 und 71 bis 75) für die Sinnesmodalitäten „Echo“ (graue Dreiecke), „visuell“ (schwarze Kreise) und „ohne Stimuli“ (weiße Kreise). Fehlerbalken bezeichnen Standardfehler. Die Änderung des Korrektwahlenanteils bei „Echo“ ist signifikant verschieden von „visuell“ (GLM, Sinnesmodalität* Versuchsbedingung „Echo“ getestet gegen „visuell“, $Z = -6,81$, $p < 0,0001$). Der Unterschied der Änderung zwischen „visuell“ und „ohne Stimuli“ ist nicht signifikant (GLM, Sinnesmodalität* Versuchsbedingung „ohne Stimuli“ getestet gegen „visuell“, $Z = 1,44$, $p < 0,15$, Tab. 11).

Die vierte Nacht verlief genauso wie die zweite (Abb. 3, Abb. 4, Abb. 6, Abb. 7, Tab. 6 bis 11). Allerdings lag der Korrektwahlenanteil in der vierten Nacht signifikant höher als in der zweiten (Abb. 6, Abb. 7, Tab. 7, Tab. 9, GLM, Nacht, $Z = -7,46$, $p < 0,0001$).

Die Tiere erreichten also mit Stimuli innerhalb von 20 Versuchsdurchläufen ein signifikant höheres Korrektwahlenniveau als ohne. Die Abnahme der Stimuli resultierte in beiden Fällen in einer unterschiedlichen Veränderung des Korrektwahlenteils für die verschiedenen Versuchsbedingungen. Der Korrektwahlenteil unterschied sich nach Abnahme der Stimuli für keine der Versuchsbedingungen mehr signifikant. Die Tiere verbesserten ihren Korrektwahlenteil bis zum Ende des Versuchs.

Tab. 2: Korrektwahlenteil: Ergebnisse der Signifikanztests der in den berechneten generalisierten linearen Modellen enthaltenen Parameter für die Versuchsdurchläufe 1 bis 10. VDL: Versuchsdurchlauf, *: signifikantes Ergebnis. Schätzwerte der Parameter siehe Tab. 5 oder Legende der Abb. 4.

Parameter	DF	Chi-Quadrat	P
Sinnesmodalität	2	0,07	0,9639
VDL	1	7,66	0,0057 *
Sinnesmodalität*VDL	2	2,58	0,2753
VDL*VDL	1	2,99	0,0835
VDL*VDL*VDL	1	1,39	0,2381

Tab. 4: Korrektwahlenteil: Ergebnisse der Signifikanztests der in den berechneten generalisierten linearen Modellen enthaltenen Parameter für die Versuchsdurchläufe 11 bis 20. VDL: Versuchsdurchlauf, *: signifikantes Ergebnis. Schätzwerte der Parameter siehe Tab. 5 oder Legende der Abb. 4.

Parameter	DF	Chi-Quadrat	p
Sinnesmodalität	2	6,00	0,0497 *
VDL	1	5,95	0,0148 *
Sinnesmodalität*VDL	2	3,31	0,1912
VDL*VDL	1	1,78	0,1822
VDL*VDL*VDL	1	0,23	0,6313

Tab. 3: Korrektwahlenteil: Ergebnisse des Post hoc-Tests für die Versuchsdurchläufe 1 bis 10. SF: Standardfehler

Parameter	Wert	SF	95% Konfidenzintervall		Z	p
Allgemeiner y-Achsenabschnitt	-0,1233	0,0436	-0,2089	-0,0378	-2,83	0,0047
Versuchsdurchlauf	0,0781	0,0095	0,0595	0,0968	8,21	<0,0001

Tab. 5: Korrektwahlenteil: Ergebnisse der Post hoc-Tests für die Versuchsdurchläufe 11 bis 20. SF: Standardfehler

Parameter	Wert	SF	95% Konfidenzintervall		Z	p
Allgemeiner y-Achsenabschnitt	0,2386	0,1072	0,0284	0,4488	2,23	0,0261
Sinnesmodalität „ohne Stimuli“ getestet gegen „visuell“	-0,1991	0,0576	-0,3121	-0,0861	-3,45	0,0006
Sinnesmodalität „Echo“ getestet gegen „visuell“	0,0934	0,0826	-0,0686	0,2554	1,13	0,2585
Versuchsdurchlauf	0,0320	0,0083	0,0158	0,0483	3,87	0,0001
Sinnesmodalität „ohne Stimuli“ geschätzt gegen „Echo“	-0,2925	0,0876	-0,4642	-0,1208	Chi-Quadrat: 11,15	0,0008

Tab. 6: Korrektwahlenanteil: Ergebnisse der Signifikanztests der in den berechneten generalisierten linearen Modellen enthaltenen Parameter für die Versuchsdurchläufe 21 bis 30 und 61 bis 70. TDL: Tagesdurchlauf, SM: Sinnesmodalität, *: signifikantes Ergebnis. Schätzwerte der Parameter siehe Tab. 7 oder Legende der Abb. 4.

Parameter	DF	Chi-Quadrat	p
SM	2	7,22	0,0270 *
Tagesdurchlauf	1	7,45	0,0064 *
Nacht	1	7,34	0,0068 *
SM*TDL	2	3,14	0,2082
SM*Nacht	2	3,94	0,1385
TDL *Nacht	1	2,98	0,0842
SM* TDL *Nacht	2	1,18	0,5548
SM* TDL * TDL	3	4,16	0,2444
TDL * TDL	1	3,44	0,0636
TDL * TDL * TDL	1	0,53	0,4670

Tab. 8: Korrektwahlenanteil: Ergebnisse der Signifikanztests der in den berechneten generalisierten linearen Modellen enthaltenen Parameter für die Versuchsdurchläufe 31 bis 40 und 71 bis 80. TDL: Tagesdurchlauf, SM: Sinnesmodalität, *: signifikantes Ergebnis. Schätzwerte der Parameter siehe Tab. 9 oder Legende der Abb. 4.

Parameter	DF	Chi-Quadrat	p
SM	2	4,35	0,1134
Tagesdurchlauf	1	0,59	0,4420
Nacht	1	7,60	0,0058 *
SM*TDL	2	0,81	0,6662
SM*Nacht	2	0,40	0,8172
TDL *Nacht	1	0,13	0,7183
SM* TDL *Nacht	2	0,37	0,8307
SM* TDL * TDL	2	0,69	0,7088
TDL * TDL	1	1,23	0,2665
TDL * TDL * TDL	1	0,20	0,6547

Tab. 7: Korrektwahlenanteil: Ergebnisse der Post hoc-Tests für die Versuchsdurchläufe 21 bis 30 und 61 bis 70. SF: Standardfehler

Parameter	Wert	SF	95% Konfidenzintervall		Z	p
Allgemeiner y-Achsenabschnitt	0,8002	0,1147	0,5754	1,0250	6,98	<0,0001
Sinnesmodalität „ohne Stimuli“ gegen „visuell“	-0,2482	0,0728	-0,3910	-0,1054	-3,41	0,0007
Sinnesmodalität „Echo“ gegen „visuell“	0,1165	0,0977	-0,0750	0,3080	1,10	0,2332
Tagesdurchlauf	0,0347	0,0052	0,0245	0,0448	6,69	<0,0001
Nacht 2 gegen Nacht 4	-0,2250	0,0347	-0,2931	-0,1569	-6,48	<0,0001
Sinnesmodalität „ohne Stimuli“ gegen „Echo“ (geschätzt)	-0,3647	0,0671	-0,4961	-0,2332	Chi-Quadrat: 29,57	<0,0001

Tab. 9: Korrektwahlenanteil: Ergebnisse des Post hoc-Tests für die Versuchsdurchläufe 31 bis 40 und 71 bis 80. SF: Standardfehler

Parameter	Estimate	SE	95% Konfidenzintervall		Z	p
Intercept	0,9337	0,0497	0,8363	1,0310	18,79	<0,0001
Nacht 2 gegen Nacht 4	-0,1363	0,0183	-0,1721	-0,1005	-7,46	<0,0001

Tab. 10: Korrektwahlenanteil: Ergebnisse der Signifikanztests der im berechneten generalisierten linearen Modell enthaltenen Parameter für die Versuchsdurchläufe 26 bis 35 und 66 bis 75. *: signifikantes Ergebnis. Schätzwerte der Parameter siehe Tab. 11. Der Parameter „Mit/Ohne Stimuli“ ist der zweistufige Faktor, der die Bedingung „vor Abnahme“ bzw. „nach Abnahme“ der Stimuli bezeichnet.

Parameter	DF	Chi-Quadrat	P
Versuchsbedingung	2	6,58	0,0373 *
Mit/Ohne Stimuli	1	1,14	0,2859
Tag	1	7,50	0,0062 *
Versuchsbedingung *Mit/Ohne Stimuli	2	7,90	0,0192 *
Versuchsbedingung *Tag	2	0,74	0,6895
Mit/Ohne Stimuli*Tag	1	0,37	0,5412
Sinnesmodalität* Mit/Ohne Stimuli*Tag	2	1,96	0,3760

Tab. 11: Korrekturwahlenanteil: Ergebnisse des Post hoc-Tests für die Versuchsdurchläufe 26 bis 35 und 66 bis 75. SF: Standardfehler. Der Parameter Mit/Ohne Stimuli ist der zweistufige Faktor, der die Bedingung „vor Abnahme“ bzw. „nach Abnahme“ der Stimuli bezeichnet.

Parameter	Wert	SF	95% Konfidenzintervall		Z	p
Allgemeiner y-Achsenabschnitt	1,0387	0,0897	0,8629	1,2145	11,58	<0,0001
Versuchsbedingung „ohne Stimuli“ getestet gegen „visuell“	-0,3332	0,0975	-0,5243	-0,1421	-3,42	0,0006
Versuchsbedingung „Echo“ getestet gegen „visuell“	0,1596	0,0981	-0,0327	0,3520	1,63	0,1039
Nacht 2 gegen Nacht 4	-0,1532	0,0214	-0,1951	-0,1112	-7,16	<0,0001
Versuchsbedingung*Mit/Ohne Stimuli „ohne Stimuli“ getestet gegen „visuell“	0,1107	0,0767	-0,0396	0,2610	1,44	0,1489
Versuchsbedingung*Mit/Ohne Stimuli „Echo“ getestet gegen „visuell“	-0,3047	0,0448	-0,3925	-0,2170	-6,81	<0,0001

Stimuli – Einfluss auf das Arbeitsgedächtnis?

Die Tiere machten im vorliegenden Versuch bis zum 32. Erstanflug eines Versuchsdurchlaufs 51693 Anflüge an belohnende Blüten, wovon insgesamt 8616 (17%) nicht belohnt und somit Wiederbesuche waren. Der Anteil der Wiederbesuche lag bis auf eine Ausnahme im Durchschnitt zwischen 13% und 21% (Abb. 8). Die Tiere machten in keinem der betrachteten Versuchsabschnitte in einer der drei Versuchsbedingungen signifikant mehr oder weniger Wiederbesuche als in einer anderen Versuchsbedingung (GLM, Versuchsbedingung, $Z=5,68, 4,07, 3,62$ bzw. $1,72, p>0,05$, Tab. 12). Auch zwischen Nacht 2 und Nacht 4 gab es keinerlei signifikante Unterschiede zwischen den Versuchsbedingungen (GLM, Nacht, $\text{Chi-Quadrat}=0,21$, bzw. $0,32, \text{DF}=1, p>0,05$, Tab. 12).

Die echoakustischen und visuellen Stimuli hatten also keinen Einfluss auf das Arbeitsgedächtnis.

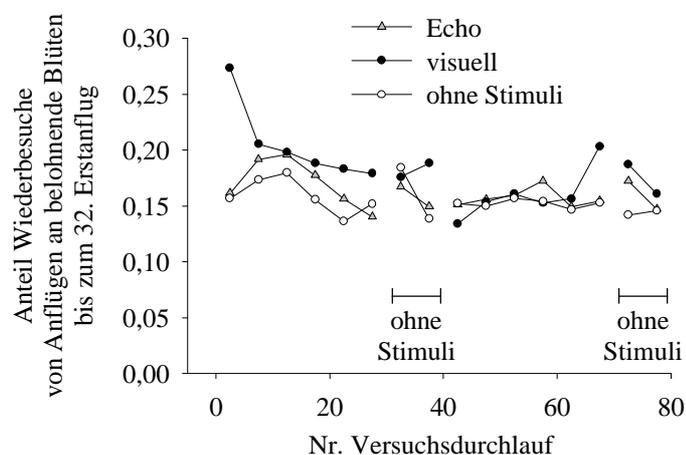


Abb. 8: Anteil Wiederbesuche von allen Anflügen an belohnende Blüten bis zum 32. Erstanflug. Versuchsbedingung „Echo“: graue Dreiecke, „visuell“: schwarze Kreise, „ohne Stimuli“: weiße Kreise. Datenpunkte sind Mittelwerte über 9 Tiere und je 5 Versuchsdurchläufe. Die Abbildung umfaßt 8616 Anflüge an prinzipiell belohnende Blüten, die jedoch bereits leer getrunken waren, davon 2750 in der Versuchsbedingung „Echo“, 3347 in der Versuchsbedingung „visuell“ und 2519 in der Versuchsbedingung „ohne Stimuli“.

Tab. 12: Wiederbesuche: Ergebnisse der Signifikanztests der in den berechneten generalisierten linearen Modellen enthaltenen Parameter für die angegebenen Versuchsdurchläufe.

Versuchsdurchlauf	Parameter	DF	Chi-Quadrat	p
1 bis 10	Versuchsbedingung	2	5,68	0,0586
11 bis 20	Versuchsbedingung	2	4,07	0,1309
21 bis 30 und 61 bis 70	Versuchsbedingung	2	3,62	0,1640
	Nacht	1	0,21	0,6446
31 bis 40 und 71 bis 80	Versuchsbedingung	2	1,72	0,4222
	Nacht	1	0,32	0,5720

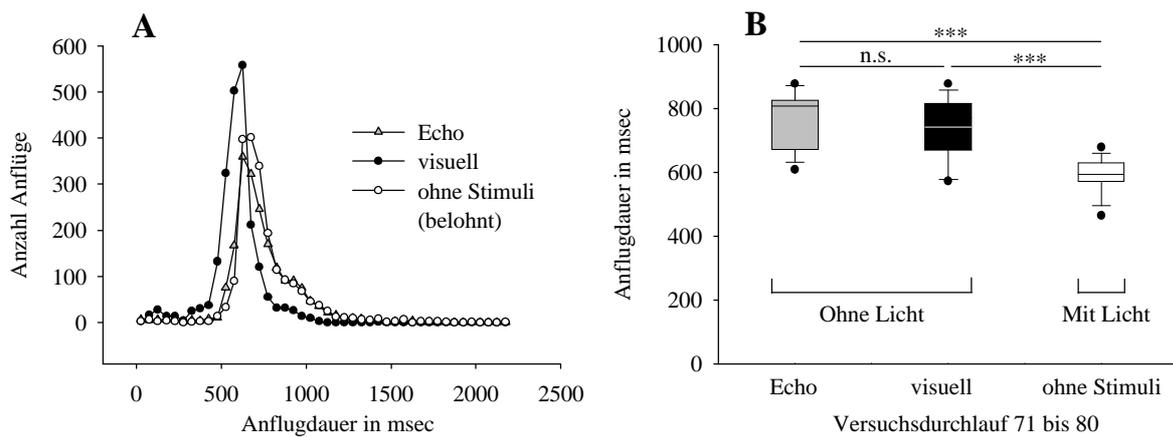


Abb. 9: Anflugdauern belohnter Anflüge in den verschiedenen Versuchsbedingungen für alle 9 Tiere in den Versuchsdurchläufen 71 bis 80. A: Histogramm zur Verteilung der Anflugdauer für belohnte Anflüge in den Versuchsbedingungen „Echo“ (graue Dreiecke), „visuell“ (schwarze Kreise) und „ohne Stimuli“ (weiße Kreise). B: Mittlere Anflugdauer für die Versuchsbedingungen „Echo“ (grau), „visuell“ (schwarz) und „ohne Stimuli“ . Während den berücksichtigten Versuchsdurchläufe waren in keiner Versuchsbedingung Stimuli über den Blüten. Bei der Versuchsbedingung „ohne Stimuli“ war das Blütenfeld beleuchtet, bei den anderen Versuchsbedingungen nicht. Jede Abbildung umfaßt 6155 belohnte Anflüge, davon 1934 bei „Echo“, 2191 bei „visuell“ und 2030 bei „ohne Stimuli“. Generalisiertes lineares Modell, n.s.: nicht signifikant ($p > 0,05$), ***: $p < 0,0001$.

Einfluss von Licht?

Der Einfluss von Licht auf das Verhalten der Tiere bei der Ausbeutung des Blütenfeldes wurde am letzten Versuchstag nach Abnahme der Stimuli betrachtet (Versuchsdurchlauf 71 bis 80). Die Anzahl der Anflüge insgesamt war in diesem Zeitraum bei der Versuchsbedingung „visuell“ mit 3908 geringfügig höher als bei „Echo“ (3445) und „ohne Stimuli“ (3622). Die Anflugdauern waren in der Versuchsbedingung mit Licht („visuell“) signifikant niedriger als in denen ohne (Versuchsbedingung „visuell“, GLM, Versuchsbedingung, $Z = -6,32$ bzw. $-6,16$, $p < 0,0001$, Tab. 14, Abb. 9). Es gab keinen signifikanten Unterschied zwischen den Anflugdauern in den Versuchsbedingungen ohne Licht (Versuchsbedingung „ohne Stimuli“ getestet gegen „Echo“, GLM, Versuchsbedingung, $\text{Chi-Quadrat} = 1,51$, $p > 0,05$, Tab. 14, Abb. 9).

Tab. 13: Anflugdauern: Ergebnis des Signifikanztests des im berechneten generalisierten linearen Modell enthaltenen Parameters „Versuchsbedingungen“ für die Versuchsdurchläufe 71 bis 80. *: signifikantes Ergebnis. Schätzwerte der Parameter siehe Tab. 14.

Parameter	DF	Chi-Quadrat	p
Versuchsbedingung	2	7,25	0,0267 *

Das Licht veranlasste somit die Fledermäuse, ihre Anflugdauer an Blüten zu verkürzen, nicht jedoch, ihre Besuchshäufigkeit zu reduzieren.

Tab. 14: Ergebnisse der Post hoc-Tests für die Versuchsdurchläufe 71 bis 80. SF: Standardfehler

Parameter	Wert	SF	95% Konfidenzintervall		Z	p
Allgemeiner y-Achsenabschnitt	0,0017	0,0001	0,0016	0,0018	31,73	<0,0001
Versuchsbedingung „ohne Stimuli“ getestet gegen „visuell“ (ohne gegen mit Licht)	-0,0004	0,0001	-0,0005	-0,0005	-6,32	<0,0001
Versuchsbedingung „Echo“ getestet gegen „visuell“ (ohne gegen mit Licht)	-0,0003	0,0001	-0,0004	-0,0002	-6,16	<0,0001
Versuchsbedingung „ohne Stimuli“ geschätzt gegen „Echo“ (ohne gegen ohne Licht)	-0,0000	0,0000	-0,0001	0,0000	Chi-Quadrat: 1,51	0,2186

Diskussion

Ziel der Studie war, die Bedeutung echoakustischer und visueller Stimuli für die Lokalisation von Blüten sowie für das Ortsgedächtnis von *Glossophaga soricina* näher zu bestimmen.

Stimuli – Permanente Orientierungshilfen

Die Fledermäuse wählten nach einer kurzen Lernphase in den Versuchsbedingungen mit Stimuli signifikant mehr belohnende Blüten als in denen ohne. Nach Abnahme der Stimuli unterschied sich der Korrektwahlenanteil für keine der drei Bedingungen mehr signifikant. Die Stimuli dienten den Tieren also offensichtlich als permanente Orientierungshilfe, ohne die sie einen Teil ihrer Präzision beim Besuch einer bestimmten Blüte einbüßten. Zwar waren die Tiere durchaus in der Lage, sich den Ort belohnender Blüten auch ohne nektaranzeigende Stimuli einzuprägen (Versuchsbedingung „ohne Stimuli“, siehe auch Kapitel 2 und 3), doch halfen die Stimuli ihnen anscheinend, die jeweilige Blüte an dieser glatten Wand mit 64 (bis auf die Stimuli) identischen Kunstblüten präziser wiederzufinden.

Zwischen den Stimuli verschiedener Versuchsbedingungen zeigte sich in der vorliegenden Studie kein signifikanter Unterschied. Allerdings kann man daraus nicht schlussfolgern, die beiden Sinne hätten für die Nahrungssuche die gleiche Bedeutung, denn es gibt keinerlei Anhaltspunkte über den Grad der Unterscheidbarkeit der Stimuli. Möglicherweise waren die visuellen Stimuli leichter zu unterscheiden als die echoakustischen oder umgekehrt. *Anoura geoffroy* und *Carollia perspicillata* (beides Phyllostomiden) können sehr ähnliche Formen problemlos visuell unterscheiden (Suthers et al. 1969), und eine auf die hier verwendeten visuellen Stimuli trainierte *Glossophaga soricina* erreichte in einer Zweifachwahl-Aufgabe dauerhaft zwischen 90 und 100 Prozent Richtigwahlen (Stich, unveröffentlichte Daten), konnte die Stimuli also einwandfrei auseinanderhalten. Auf die echoakustischen Stimuli trainierte Tiere erreichten vergleichbare Werte (Stich, unveröffentlichte Daten), allerdings in wesentlich kürzerer Zeit (s.u.).

Aufschlussreicher ist, dass die Tiere mit Stimuli bei der Versuchsbedingung „Echo“ einen tendenziell höheren Korrektwahlenanteil zeigten als bei „visuell“, sich dieses Verhältnis jedoch mit Abnahme der Stimuli umkehrte. Dabei unterschied sich die Änderung des Korrektwahlenanteils zwischen der Versuchsbedingung „Echo“ und der Versuchsbedingung „visuell“ signifikant, wobei der Korrektwahlenanteil bei „Echo“ augenscheinlich mit Abnahme der Stimuli sank, bei „visuell“ etwa auf gleichem Niveau blieb und bei „ohne Stimuli“ leicht stieg. Dies lässt darauf schließen, dass die verschiedenen Versuchsbedingungen für die Tiere in dieser Aufgabe möglicherweise tatsächlich von unterschiedlicher Bedeutung waren.

Der Abfall des Korrektwahlenanteils bei „Echo“ unterstützt das Hauptergebnis; die echoakustischen Stimuli dienten den Tieren als dauerhafte Orientierungshilfen und verbesserten nicht das Ortslernen. Der Korrektwahlenanteil änderte sich im Gegensatz zur Versuchsbedingung „Echo“ bei der Versuchsbedingung „visuell“ kaum, was dafür spricht, dass visuelle Stimuli nicht nur als Orientierungshilfe dienten, sondern eventuell auch das Ortslernen verbesserten. Dies könnte damit zusammenhängen, dass sich die visuelle und die echoakustische Orientierung in den durch sie erzeugten Bildern der Umgebung stark voneinander unterscheiden. In kleinräumigen Dimensionen ist dies zwar anscheinend kein Hindernis, denn eine *Megaderma lyra*, die gelernt hatte, optisch zwischen einem waagerechten und einem senkrechten Balken (3x6cm) zu unterscheiden, konnte diese Entscheidung spontan auch echoakustisch korrekt treffen (Neuweiler 1993), doch bei einem 2x2m großen Blütenfeld könnte der Unterschied von großer Bedeutung sein.

Das Sehen ermöglicht auf einen Blick ein zusammenhängendes Bild der Umgebung. Bei der Echoortung dagegen sind wegen der geringen Weite der Schallkeule viele Rufe nötig, um ein entsprechendes Bild aufzubauen, und die Tiere müssen für ein dem visuellen Bild entsprechendes echoakustisches Gegenstück viele einzelne Echobilder wie ein dreidimensionales Puzzles zusammensetzen (siehe Helversen und Helversen 2003, Neuweiler 1993). Wie begrenzt das echoakustische „Sehfeld“ in Bezug auf das Erkennen von Blütenmerkmalen ist, zeigen folgende Beobachtungen. Helversen und Helversen (2003) berichten, dass *Glossophaga* zwei verschiedene Objekte (Abstand: 46cm, Durchmesser etwa 2cm) erst aus einer Entfernung von 15 bis 50cm unterscheiden konnten. Auch Ellenberg (2003) gibt für eine Unterscheidung einer Blüte mit Objekt (Durchmesser etwa 5cm) gegen eine ohne durch *Glossophaga soricina* eine Entfernung von 25 bis 40cm an. In Vorversuchen (Stich, unveröffentlichte Daten) hatten Blütenfledermäuse gelernt, am Blütenfeld echoakustische Stimuli mit Nektar zu assoziieren. Daraufhin wurden am Blütenfeld nur noch 8 der 64 Blüten mit diesen Stimuli versehen, die von Versuchsdurchlauf zu Versuchsdurchlauf den Ort wechselten. Die Tiere flogen langsam horizontal die Blütenreihen entlang, bis sie eine Blüte mit einem entsprechenden Stimulus fanden – ein bis dato trotz ausgedehnter Beobachtungen nie gesehenes Verhalten, das sie auch bald aufgaben und nur noch zufällig anfliegen. Diese Ergebnisse lassen vermuten, dass die Tiere nicht in der Lage waren, bereits beim Anflug auf das Feld aus wenigen Metern Entfernung mehrere Blüten mit echoakustischen Stimuli zu unterscheiden und sich in kurzer Zeit ein echoakustisches Gesamtbild des Blütenfeldes zu machen. Im Gegensatz dazu sind im visuellen Bild des Blütenfeldes für die Fledermäuse wahrscheinlich wie für uns Menschen mindestens mehrere Blüten oder sogar das ganze Blütenfeld abgebildet. Damit beinhaltet das visuelle Bild vor allem auch die räumlichen Beziehungen der Blüten zueinander sowie zu den Rändern des Feldes und anderen Objekten der Umgebung. Diese räumlichen Beziehungen, die im visuellen Bild sofort enthalten sind, in der echoakustischen Information jedoch nur „über Umwege“ aufgebaut werden können, unterstützen möglicherweise die Erinnerung an Blütenpositionen im betrachteten Raum zusätzlich.

Die unterschiedliche Bedeutung echoakustischer und visueller Orientierung für Fledermäuse zeigte sich auch in anderen Versuchen. Wenn visuelle und echoakustische Informationen widersprüchlich sind – zum Beispiel bei Fensterscheiben oder Netzen – ignorieren die Tiere die echoakustische Information und fliegen gegen Hindernisse, die sie bei völliger Dunkelheit problemlos meiden (Eklöf et al. 2002). Allgemein besteht die Auffassung, dass die visuelle Orientierung bei Fledermäusen der Fernorientierung dient, die Echoorientierung der Nahorientierung. Die geringe Reichweite der Echoorientierung und das Sehvermögen von Fledermäusen bestätigen dies (Neuweiler 1993, Suthers und Wallis 1970). Trotzdem ist die im vorliegenden Versuch festgestellte Bedeutung des Sehens für die Futtersuche kein Einzelfall, und noch nicht einmal beschränkt auf die im Vergleich zu vielen insektivoren Fledermausarten relativ gut sehenden Phyllostomiden. Eklöf und Jones (2003) stellten beispielsweise fest, dass Braune Langohrfledermäuse Mehlwürmer in Petrischalen am häufigsten attackierten, wenn sie diese sehen und per Echoortung wahrnehmen konnten, weniger, wenn sie sie nur sehen konnten, und wesentlich seltener, wenn sie nur ihre Echoortung zur Verfügung hatten. Sie vermuteten sogar, dass die Tiere die Mehlwürmer mit der Echoortung allein kaum wahrnehmen konnten. *Eptesicus nilssonii* nutzt zur Jagd im Gras visuelle Orientierung, obwohl sie nur relativ große Objekte erkennen kann und vermutlich hauptsächlich echoorientiert jagt (Eklöf et al. 2002, Rydell und Eklöf 2003).

Interessanterweise lernten die Tiere hier sowohl die echoakustischen als auch die visuellen Stimuli innerhalb der ersten Versuchsnacht (und damit maximal 1280 Anflügen) zur effizienten Nahrungssuche zu nutzen. In Zweifachwahlversuchen brauchten Tiere der

gleichen Art für echoakustische Stimuli ein bis zwei Nächte (Kapitel 4), für visuelle Stimuli weit über 2 Wochen (und mehrere 10000 Anflüge), um einen überzufälligen Korrektwahlanteil zu erreichen (Stich, unveröffentlichte Daten). Der vorliegende Versuch entsprach eher der natürlichen Situation der Tiere bei der Futtersuche als Zweifachwahlversuche. Die Tiere hatten hier ortsfeste Nahrungsquellen mit bestimmten visuellen und echoakustischen Eigenschaften, während Zweifachwahlversuche die Tiere dazu zwingen, ihre deutliche Präferenz für den Ort einer Blüte (Thiele und Winter, im Druck) zu ignorieren und sich rein auf eine Objekteigenschaft der Blüte zu verlassen. Im Zweifachwahlversuch entsteht so der Eindruck, die Tiere würden visuelle Stimuli bei der Nahrungssuche nicht nutzen. Das vorliegende Experiment widerlegt diese Annahme eindeutig und unterstreicht, wie wichtig eine Orientierung von Verhaltensexperimenten am natürlichen Verhalten der Tiere ist, wenn man die Leistungsfähigkeit der Tiere realistisch beurteilen möchte.

Blütenfledermäuse nutzen also zur Nahrungssuche auch bei bekannten Nahrungsquellen nicht nur ihr Ortsgedächtnis, sondern auch deren echoakustische und visuelle Eigenschaften. Während die echoakustischen Stimuli anscheinend lediglich die Präzision der Lokalisation einer bestimmten Blüte am Feld erhöhte, scheinen die visuellen Stimuli zusätzlich das Ortslernen zu verbessern.

Stimuli – Kein Einfluss auf das Arbeitsgedächtnis

Die Tiere flogen in allen Versuchsbedingungen immer wieder bereits besuchte und damit leere, prinzipiell jedoch belohnende Blüten an. Der Anteil dieser Wiederbesuche unterschied sich für keine der drei Versuchsbedingungen. Anscheinend halfen den Tieren weder die echoakustischen noch die visuellen Stimuli dabei, bereits besuchte Blüten für die Dauer des Versuchsdurchlaufs zu meiden.

Es ist unklar, warum die Tiere in den ersten 5 Versuchsdurchläufen bei der Versuchsbedingung „visuell“ einen verhältnismäßig hohen Anteil an Wiederbesuche zeigten, später jedoch auf nahezu exakt gleichem Niveau lagen wie in den anderen Versuchsbedingungen. Möglicherweise waren die visuellen Stimuli belohnender Blüten für die Tiere besonders attraktiv. Oder die Fledermäuse waren zu Beginn des Versuchs wegen der ungewohnten Beleuchtung irritiert, so dass sie zunächst mehr Wiederbesuche durchführten.

Einfluss von Licht

Die Fledermäuse machten bei der Versuchsbedingung „visuell“ sogar geringfügig mehr Anflüge als bei den beiden anderen Versuchsbedingungen. Es war also definitiv keine Einschränkung der Anzahl der Blütenbesuche aufgrund des Lichts zu beobachten. Während sich die Anflugdauern für belohnte Anflüge in den beiden Versuchsbedingungen ohne Licht („Echo“ und „ohne Stimuli“) nicht signifikant unterschieden, waren sie in der Versuchsbedingung mit Licht („visuell“) signifikant kürzer als in denen ohne Licht. Es gab bei Licht kaum Anflüge über 750msec, wogegen in der Dunkelheit sogar der Mittelwert der Anflugdauern über 750msec lag. Im Gegensatz zu Beobachtungen zur Lichtmeidung bei tropischen Fledertieren (Elangovan und Marimuthu 2001, Fleming 1988, Morrison 1987, Nair et al. 1998, Usman et al. 1980) verringerten die Tiere im vorliegenden Versuch also nicht ihre Nahrungssuchaktivität, sondern verminderten die Dauer ihrer Anflüge. Lunarphobie wird meist mit erhöhtem Prädationsdruck seitens visuell orientierter Jäger wie zum Beispiel Eulen oder fledermausfressenden Fledertieren in Zusammenhang gebracht (Elangovan und Marimuthu 2001, Karlsson et al. 2002). Gannon und Willig (1997) fanden jedoch kein Aktivitätsabhängigkeit der beobachteten tropischen Fledertiere von den Mondlichtverhältnissen. Interessanterweise waren in diesem Gebiet jedoch kaum fliegende,

visuell orientierte Prädatoren vorhanden, während sie in den anderen Studiengebieten durchaus vorkamen. Es wäre möglich, dass die Tiere ihr Verhalten im Bezug auf die Nahrungssuchaktivität nicht nur von den Lichtverhältnissen sondern auch vom tatsächlichen Prädationsdruck abhängig machen. Die Fledermäuse im vorliegenden Versuch konnten im Versuchsraum sicherlich keine Prädatoren wahrnehmen (Rufe von Eulenvögeln außerhalb des Gebäudes drangen wohl kaum in den Versuchsraum vor), was das fehlende Vermindern der für uns meßbaren Nahrungssuchaktivität erklären könnte. Dass die Tiere die Dauer ihrer Anflüge verminderten, könnte ein Hinweis auf eine angeborene Angst vor sogenannten „sit-and-wait“-Prädatoren sein. Es gibt anekdotische Beobachtungen von Schlangen und anderen Tieren, die an einer Blüte auf besuchende Fledermäuse warteten und diese angriffen (Winter, persönliche Kommunikation). Im Gegensatz zu anderen fliegenden Prädatoren wären „sit-and-wait“-Prädatoren für die Fledermäuse schwerer auszumachen, da sie sich verstecken und nicht bewegen. Das würde ein generelles Vermindern solcher Situationen unabhängig vom tatsächlichen Prädationsdruck und somit die verkürzten Anflugdauern bei Licht erklären.

Schlussfolgerungen

Die Blütenfledermäuse der Art *Glossophaga soricina* nutzten neben ihrem Ortsgedächtnis sowohl echoakustische als auch visuelle Information zur Nahrungssuche. Stimuli beider Versuchsbedingungen halfen den Tieren, Nektar gebende Blüten, deren Ort sie sich gemerkt hatten, präzise zu lokalisieren. Während echoakustische Stimuli die Präzision anscheinend nur verbesserten, solange sie vorhanden waren, deutet einiges daraufhin, dass visuelle Stimuli den Tieren halfen, außerdem ein besseres Ortsgedächtnis für diese Blüten aufzubauen.

Die Tiere verkürzten die Dauer ihrer Blütenanflüge, wenn die Umgebung erleuchtet war. Dieses Verhalten könnte eine Anpassung an die Gefahr durch visuell orientierte „sit-and-wait“-Prädatoren darstellen.

Literatur

- Bestmann, H. J., L. Winkler, and O.v. Helversen. 1997. Headspace analysis of volatile flower scent constituents of bat-pollinated plants. *Phytochemistry* **46**:1169-1172.
- Biedinger, N., and W. Barthlott. 1993. Untersuchungen zur Ultraviolettreflexion von Angiospermenblüten. I. Monocotyledoneae. *Trop. Subtrop. Pflanzenwelt* **86**, 1-122.
- Birbaumer, N., and R.F. Schmidt. 1991. *Biologische Psychologie*. 2. Auflage, Springer Verlag.
- Brodbeck, D. R. 1994. Memory for spatial and local cues: a comparison of a storing and a non-storing species. *Animal Learning and Behaviour* **22**:119-133.
- Dobat, K., and T. Peikert-Holle. 1985. *Blüten und Fledermäuse*. Senckenberg-Buch, Kramer-Verlag.
- Edwards, G. R., J. A. Newman, A. J. Parsons, and J. Krebs. 1996. The use of spatial memory by grazing animals to locate food patches in spatially heterogeneous environments: An example with sheep. *Applied-Animal-Behaviour-Science* **50**:147-160.
- Eklöf, J., and G. Jones. 2003. Use of vision in prey detection by brown long-eared bats, *Plecotus auritus*. *Animal Behaviour* **66**:949-953.

- Eklöf, J., A. M. Svensson, and J. Rydell. 2002a. Northern bats, *Eptesicus nilssonii*, use vision but not flutter-detection when searching for prey in clutter. *Oikos* **99**:347-351.
- Eklöf, J., T. Tranefors, and L. B. Vazquez. 2002b. Precedence of visual cues in the emballonurid bat *Balantiopteryx plicata*. *Mammalian Biology* **67**:42-46.
- Elangovan, V., and G. Marimuthu. 2001. Effect of moonlight on the foraging behaviour of a megachiropteran bat *Cynopterus sphinx*. *Journal of Zoology* **253**:347-350.
- Ellenberg K. Untersuchungen zur Wahrnehmung des Blütenumfeldes bei der Blütenfledermaus *Glossophaga soricina*. Diplomarbeit, Universität München. 2003.
- Fleming, T. H., and E. R. Heithaus. 1986. Seasonal Foraging Behavior of the Frugivorous Bat *Carollia-Perspicillata*. *Journal of Mammalogy* **67**:660-671.
- Gannon, M. R., and M. R. Willig. 1997. The effect of lunar illumination on movement and activity of the red fig-eating bat (*Stenoderma rufum*). *Biotropica* **29**:525-529.
- Healy, S. 1995. Memory for Objects and Positions: Delayed Non-matching-to-sample in Storing and Non-storing Tits. *The quarterly Journal of experimental Psychology* **48B**:179-191.
- Healy, S., and T. Hurly. 1998. Rufous hummingbirds' (*Selasphorus rufus*) memory for flowers: Patterns or actual spatial locations? *Journal of Experimental Psychology-Animal Behavior Processes* **24**:396-404.
- Healy, S. D., and T. Hurly. 1995. Spatial memory in rufous hummingbirds (*Selasphorus rufus*): A field test. *Animal-Learning-and-Behavior* **23**:63-68.
- Helversen O.v. Adaptations of flowers to the pollination by glossophagine bats. In: Barthlott, W., Naumann, C.M., Schmidt-Loske, K. and K.-L. Schuchmann (Hrsg.). *Plant-Animal Interactions in Tropical Environments*. Museum Koenig, Bonn. 1993.
- Helversen, D.v., and O.v. Helversen. 1999. Acoustic guide in bat-pollinated flower. *Nature* **398**:759-760.
- Helversen, D.v., and O.v. Helversen. 2003. Object recognition by echolocation: a nectar-feeding bat exploiting the flowers of a rain forest vine. *Journal of Comparative Physiology A-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology* **189**:327-336.
- Helversen, O.v., L. Winkler, and H. J. Bestmann. 2000. Sulphur-containing „perfumes“ attract flower-visiting bats. *Journal of Comparative Physiology A-Sensory Neural and Behavioral Physiology* **186**:143-153.
- Karlsson, B. L., J. Eklof, and J. Rydell. 2002. No lunar phobia in swarming insectivorous bats (family *Vespertilionidae*). *Journal of Zoology* **256**:473-477.
- McQuade, D. B., E. H. Williams, and H. B. Eichenbaum. 1986. Cues Used for Localizing Food by the Gray Squirrel (*Sciurus-Carolinensis*). *Ethology* **72**:22-30.
- Morrison, D. W. 1978. Lunar Phobia in A Neotropical Fruit Bat, *Artibeus-Jamaicensis* (*Chiroptera Phyllostomidae*). *Animal Behaviour* **26**:852-855.

- Nair, N. G., V. Elangovan, and R. Subbaraj. 1998. Influence of moonlight on the foraging behaviour of the Indian short-nosed fruit bat *Cynopterus sphinx*: Radio-telemetry studies. *Current Science* **74**:688-689.
- Neuweiler, G. 1993 *Biologie der Feldermäuse*. Thieme Verlag .
- Olton, D. S. 1979. Mazes, Maps, and Memory. *American Psychologist* **34**:583-596.
- Orth, A.I., and K.D. Waddington. 1997. Hierarchical use of information by nectar-foraging carpenter bees on vertical inflorescences: Floral color and spatial position. *Israel Journal of Plant Sciences* **45**:213-221.
- Rydell, J., and J. Eklöf. 2003. Vision complements echolocation in an aerial-hawking bat. *Naturwissenschaften* **90**:481-483.
- Suthers R., Chase J. & Braford B. Visual form discrimination by echolocating bats. 137, 535-546. 1969.
- Suthers, R. A., and N. E. Wallis. 1970. Optics of Eyes of Echolocating Bats. *Vision Research* **10**:1165-1173.
- Thiele, H., and Y. Winter. In press. Hierarchical strategy for relocation of food targets in flower bats: spatial memory versus cue-directed search. *Animal Behaviour*.
- Tschapka, M. 1993. Untersuchungen zur Ökologie neotropischer Fledermausblumen und ihrer Bestäubung. Diplomarbeit, Institut für Zoologie II, Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg .
- Tschapka, M. 1998. Koexistenz und Ressourcennutzung in einer Artengemeinschaft von Blumenfledermäusen (Phyllostomidae: Glossophaginae) im atlantischen Tieflandregenwald Costa Ricas. Doktorarbeit der Universität Erlangen Nürnberg .
- Usman, K., J. Habersetzer, R. Subbaraj, G. Gopalkrishnaswamy, and K. Paramanandam. 1980. Behavior of Bats During A Lunar Eclipse. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **7**:79-81.
- Winter, Y., J. Lopez, and O.v. Helversen. 2003. Ultraviolet vision in a bat. *Nature* **425**:612-614.

Danksagung

Die Zeit meiner Promotion ist für mich zu einem unvergesslichen und wunderbaren Abschnitt meines Lebens geworden. Dies habe ich vor allem York Winter zu verdanken, der mir diese Arbeit ermöglicht hat und mit seiner steten Diskussionsbereitschaft und großartigen Unterstützung in jeder Hinsicht sehr geholfen hat. Dafür bin ich zutiefst dankbar. Lee Gass danke ich für ausgedehnte Diskussionen und dafür, dass er es wie kein anderer verstand, mich zu motivieren. Hans-Ulrich „Huki“ Kleindienst hat mir besonders mit technischen Fragen sehr geholfen und war stets eine Quelle der Ruhe und Hilfe. Angelika Denk, Luke Verbugt, Ursula Büttner, Denisse Tafur, Franz Schmidbauer und Eckhardt Franz haben jeder auf seine Weise zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen. Danke auch an meine Eltern und Geschwister.

Für Beratung in Statistikfragen danke ich Helmut Küchenhoff. Für die Arbeit standen mir Räume der Max-Planck-Forschungsstelle für Ornithologie zur Verfügung. Von dieser Seite wurde ich nach Ablauf meiner Stelle an der Universität München außerdem kurzzeitig finanziell unterstützt.

Lebenslauf

Persönliche Daten

Name: Kai Petra Stich
Geburtsdatum: 05. Dez.1972
Geburtsort: Delmenhorst

Schulbildung

8/1979 – 7/1983: Grundschule Süd, Rinteln
8/1983 – 7/1985: Orientierungsstufe II, Rinteln
8/1985 – 7/1992: Gymnasium Ernestinum, Rinteln, Abschluß: Abitur (Note 2,0),
Leistungskurse: Mathematik und Physik

Hochschulstudium

14.09.1992: Immatrikulation an der Westfälischen Wilhelms-Universität Münster
Fach: Biologie (Diplom), Hauptfach: Zoologie, Nebenfächer: Botanik und Technik
Diplomarbeit: Sensorische Leistungen kalifornischer Seelöwen
17.09.1998: Erhalt des Diplomzeugnisses (Note: sehr gut)
05.04.2000: Immatrikulation an der Ludwig-Maximilians-Universität München
Fach: Biologie (Promotion)

Jugendarbeit

1984 – 1992: Kirche: Kindergottesdienstmitarbeiter, Leiter der Jugendgruppe, Betreuer auf Konfirmandenfreizeiten
DLRG: Trainer für Kinder und Jugendliche, Betreuer in Pfingszeltlagern
Landessportbund: Betreuer auf Jugendfreizeiten
28.05.1992 – 28.08.1992: Camp EWALU, Iowa, USA: Betreuer im Sommercamp, Thema: ‚Peace in creation‘, Heranführung der Kinder an die Natur.

Praktika

01.08.1995 – 01.10.1995: Testen eines neuen Biomonitoring-Systems: Universität Lund, Schweden
19.02.1996 – 08.03.1996: Voluntariat Tierpflege: Allwetterzoo Münster, Deutschland
15.08.1996 – 31.08.1996: Wiederbewaldungsprojekt: Workcamp ‚Sureste Verde‘, Madrid, Spanien
01.09.1996 – 31.09.1996: Artenschutz: Gesellschaft zum Schutze der Meeresschildkröten, Chania, Griechenland
17.02.1997 - 13.03.1998: Mitarbeit im Delphinarium: Delphinarium, Münster, Deutschland:
Mitarbeit im Zuge der Diplomarbeit (Sinnesleistungen bei Seelöwen)
20.03.1999 - 18.04.1999: Meeresbiologie: Institut für Marine Biologie, Giglio, Italien

Berufserfahrung

7/1997 – 12/1999: Zooführerin im Allwetterzoo Münster
5/1999 – 12/1999: Angestellte bei GP Umweltmanagement, Gesellschaft für Planung, Beratung und Sanierung mbH, Münster, Deutschland
1/2000 – 12/2002, 2/2002 – 3/2003: Wissenschaftliche Angestellte, Ludwig-Maximilians-Universität München, Deutschland: Verhaltensbiologische Untersuchungen zum Ortsgedächtnis von Blütenfledermäusen, Betreuung von Studenten

Publikationen

Gerhardt, A., Carlsson, A., Ressemann, C., and Stich, K.P., 1998: New Online Biomonitoring System for *Gammarus pulex* (L.) (Crustacea): *In situ* Test Below a Copper Effluent in South Sweden. Environmental Science and Technology, Vol. 32, No. 1, pp. 150-156, 1998.

Stich, K.P., Dehnhardt, G., and Mauck, G., 2003: Mental Rotation of Perspective Stimuli in a California Sea Lion (*Zalophus californianus*). Brain, Behavior and Evolution, Vol. 61, No. 2, pp. 102-112, 2003.

Erklärung

Hiermit versichere ich, dass ich die vorliegende Arbeit selbstständig verfasst und keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt habe.

Seewiesen, den 8. März 2004

(Kai Petra Stich)

Anhang

Dateienübersicht:

Inhaltsverzeichnis der Daten-CD

Abbildungsübersicht:

Verzeichnis der Abbildungen mit Angabe
der Abbildungs- und zugehörigen Daten-Dateien

Tabellenübersicht:

Verzeichnis der Tabellen mit Angabe der zugehörigen Daten-Dateien

Dateienübersicht

Ordner	Datei	Tabellenblatt	Inhalt
	AusLiteratur.doc		Zusammenfassungen/ Gedanken zu verschiedenen papers
	Dateiuebersicht.xls	Dateiuebersicht	Dateiauflistung mit Angabe der Dateiinhalte
	Dateiuebersicht.xls	Abbildungsuebersicht	Auflistung der Abbildungen mit Angabe der Abbildungsquelle und Quelle der Daten
	Dateiuebersicht.xls	Tabelleneuebersicht	Auflistung der Tabellen mit Angabe der Quelle der Daten
	Versuchsverzeichnis.doc	Tiere	Auflistung der Versuchstiere mit Ringnummer und Versuchserfahrung
	Versuchsverzeichnis.doc	Daten	Auflistung der Versuchstage mit Datum, Tiernummern, Versuchsbedingungen etc.
1Methode	Blütenfeld.jpg		Foto des Bluetenfeldes (Abb. 1)
1Methode	Kaefigabc.cdr		Schematische Darstellung eines Kaefigs (Abb. 2)
1Methode	Blütenaufbau.tif		Zeichnung einer Kunstblüte (Abb. 3)
1Methode	Blütenaufbau2.tif		Zeichnung eines Kunstblütenkopfes (Abb. 4)
1Methode	blütenbauteilePhDAbb.cdr		Schaltpläne der Kunstblütenbauteile (Abb. 5)
1Methode	Schlauchsystem.cdr		Schlauchsystem Blütenfeld und Kaefige (Abb. 6)
1Methode	Datenleitungen.cdr		Blockschaltbilder Kunstblüte und Gesamtsystem (Abb. 7)
1Methode	Methodenbeispiel.cdr		Schematische Darstellung des Versuchsablaufes (Abb. 8)
2Langzeitgedaechtnis	Chunks.cdr		Original CorelDraw 6.0-Datei mit (Abb. 1)
2Langzeitgedaechtnis	Langzeitgedaechtnis.jnb		SigmaPlotdatei mit allen Daten-Abbildungen für Kapitel 2
2Langzeitgedaechtnis/Auswertung	02VLGPhD.xls	VDL 91	Korrektwahlenanteil im Versuchsdurchlauf 91 (direkt nach Verteilungsinvertierung) (Abb. 10)
2Langzeitgedaechtnis/Auswertung	02VLGPhD.xls	LernkurveEAFs	Lernkurve (Abb. 4):Korrektwahlenanteil berechnet über die ersten 32 Erstanfluege
2Langzeitgedaechtnis/Auswertung	Allgemein.xls		Anzahl Anflüge im Versuch, durchschnittliche Dauer von Versuchsdurchläufen etc.
2Langzeitgedaechtnis/Auswertung	gelernte Blüten2.xls		Anteil belohnte Anflüge innerhalb VDL, "geklumpt", "zufällig", erwartet (Abb. 14)
2Langzeitgedaechtnis/Auswertung	gelernte Blüten3.xls	Viertel EAF	Anzahl gelernte Blüten für die Plateauphasen bei der Verteilung geklumpt (Abb. 13)
2Langzeitgedaechtnis/Auswertung	gelernte Blüten3.xls	Zufall EAF	Anzahl gelernte Blüten für die Plateauphasen bei der Verteilung zufällig (Abb. 13)
2Langzeitgedaechtnis/Auswertung	Lerngeschwindigkeit.xls		Berechnung und Vorzeichentest zur Anzahl Versuchsdurchläufe, bis die Tiere eine Verteilung gelernt hatten (Abb. 12)
2Langzeitgedaechtnis/Auswertung	Praezision.xls		Berechnung und Erklärung des Näheindex, Tabellen für SAS etc.
2Langzeitgedaechtnis/Auswertung	SPSSVLGPHD.doc		Ergebnisse der T-Tests für Unterschiede zwischen Versuchsbedingungen bzw. von 50% für den VDL vor und nach der Verteilungsinvertierung aus SPSS (Abb. 9 und 10)
2Langzeitgedaechtnis/Auswertung	VLGLernphase.doc		Ergebnisse der GLMs für den Korrektwahlenanteil während der Lernphase
2Langzeitgedaechtnis/Auswertung	VLGPlateauphase.doc		Ergebnisse der GLMs für den Korrektwahlenanteil während der Plateauphase
2Langzeitgedaechtnis/Auswertung	VLGPraezisionNaeheindex3.doc		Ergebnisse der GLMs für die Korrelation zwischen der Anzahl Anflüge an nicht belohnende Blüten und der Anzahl und Nähe umgebender belohnender Blüten
2Langzeitgedaechtnis/Auswertung	VLGschematischePlotsausSAS.xls	Lernphase	Berechnung der Kurvengleichungen für die generalisierten linearen Modelle der Lernphase (Abb. 5, 6 und 11)
2Langzeitgedaechtnis/Auswertung	VLGschematischePlotsausSAS.xls	Plateauphase	Berechnung der Kurvengleichungen für die generalisierten linearen Modelle der Plateauphase (Abb. 5, 7 und 8)
2Langzeitgedaechtnis/Auswertung	VLGschematischePlotsausSAS.xls	für SigmaPlot	Werte für SigmaPlot-Abbildungen
2Langzeitgedaechtnis/Datendateien	PraezisionViertel.csv		Daten fuer SAS zur Berechnung der Korrelation Bluetenanfluege-Naeheindex, "geklumpt"
2Langzeitgedaechtnis/Datendateien	PraezisionZufall.csv		Daten fuer SAS zur Berechnung der Korrelation Bluetenanfluege-Naeheindex, "zufaellig"
2Langzeitgedaechtnis/Datendateien	Ulf02VLG.csv		Feldanflüge aussortiert, beide Versuchsgruppen (6 Tiere), zur Auswertung mit Ulfs Makro
2Langzeitgedaechtnis/Datendateien	Ulf02VLGGr2DatenFeld.csv		Feldanflüge aussortiert, erste Versuchsgruppe von 3 Tieren, zur Auswertung mit Ulfs Makro
2Langzeitgedaechtnis/Datendateien	Ulf02VLGGr2DatenFeld.xls		Feldanflüge aussortiert, erste Versuchsgruppe von 3 Tieren, zur Auswertung mit Ulfs Makro
2Langzeitgedaechtnis/Datendateien	Ulf02VLGGr3DatenFeldohne.csv		Feldanflüge aussortiert, zweite Versuchsgruppe von 3 Tieren, zur Auswertung mit Ulfs Makro, ohne Spaltenueberschriften
2Langzeitgedaechtnis/Datendateien	Ulf02VLGGr3DatenFeld.xls		Feldanflüge aussortiert, zweite Versuchsgruppe von 3 Tieren, zur Auswertung mit Ulfs Makro
2Langzeitgedaechtnis/Datendateien	VLGSAS32VDL1bis10ind91bis100.csv		Daten zur Auswertung mit SAS, Lernphasen
2Langzeitgedaechtnis/Datendateien	VLGSAS32VDL21bis80und121bis180.csv		Daten zur Auswertung mit SAS, LPlateauphasen

Dateienübersicht

Ordner	Datei	Tabellenblatt	Inhalt
2Langzeitgedächtnis/Datendateien/OriginaleGruppe2	A....csv		Originaldaten von Versuchscomputer, erste Versuchsgruppe von 3 Tieren
2Langzeitgedächtnis/Datendateien/OriginaleGruppe2	Al....csv		Protokolldateien von Versuchscomputer, erste Versuchsgruppe von 3 Tieren
2Langzeitgedächtnis/Datendateien/OriginaleGruppe2	B....csv		Originaldaten von Versuchscomputer, Fortsetzung von Datei A...., erste Versuchsgruppe von 3 Tieren
2Langzeitgedächtnis/Datendateien/OriginaleGruppe2	Bl....csv		Protokolldateien von Versuchscomputer, Fortsetzung von Datei Al...., erste Versuchsgruppe von 3 Tieren
2Langzeitgedächtnis/Datendateien/OriginaleGruppe3	A....csv		Originaldaten von Versuchscomputer, zweite Versuchsgruppe von 3 Tieren
2Langzeitgedächtnis/Datendateien/OriginaleGruppe3	Al....csv		Protokolldateien von Versuchscomputer, zweite Versuchsgruppe von 3 Tieren
2Langzeitgedächtnis/Datendateien/OriginaleGruppe3	B....csv		Originaldaten von Versuchscomputer, Fortsetzung von Datei A...., zweite Versuchsgruppe von 3 Tieren
2Langzeitgedächtnis/Datendateien/OriginaleGruppe3	Bl....csv		Protokolldateien von Versuchscomputer, Fortsetzung von Datei Al...., zweite Versuchsgruppe von 3 Tieren
3Arbeitsgedächtnis	Arbeitsgedächtnis.jnb		Sigmaplotdatei mit allen Abbildungen für Kapitel 3
3Arbeitsgedächtnis	Strategien.cdr		Original CorelDraw 6.0-Datei mit (Abb. 1)
3Arbeitsgedächtnis/Auswertung	Recency.xls		Berechnung der Recency-Daten, mit und ohne Flugsequenzen (Abb. 13)
3Arbeitsgedächtnis/Auswertung	VLGAGHukiUebersicht.xls		Zusammenfassung der Ergebnisse von Flugrichtung, Distanz zwischen Blüten, Anzahl Belohnungen pro Anflugsequenz und Art der Flugsequenz
3Arbeitsgedächtnis/Auswertung	VLGAGWMEs.xls	WME bis Anflug bel BLuete 35	Berechnung der Wiederanflüge bis zum 35. Anflug an belohnende Blüten pro VDL
3Arbeitsgedächtnis/Auswertung	VLGAGWMEs.xls	Für SAS WMEbel35 VDL...	Daten fuer die Auswertung mit SAS zur Beurteilung der Unterschiede zwischen "geklumpt" und "zufaellig" (Abb. 4, Tab. 3, 4 und 5)
3Arbeitsgedächtnis/Auswertung	VLGAGWMEs.xls	Anteil WME in VDL nur bel Blue	Anteil Wiederbesuche belohnender Blüten innerhalb eines VDLs gemessen und erwartet (Abb. 3)
3Arbeitsgedächtnis/Auswertung	VLGAGWMEs.xls	Erwarteter Anteil WME	Berechnung des erwarteten Anteils Wiederbesuche innerhalb eines VDLs (Abb. 3)
3Arbeitsgedächtnis/Auswertung	VLGAGWMEStatistik.xls	Anteil WME in VDL nur bel Blue	Anteil Wiederbesuche belohnender Blüten innerhalb eines VDLs gemessen und erwartet (Abb. 3)
3Arbeitsgedächtnis/Auswertung	VLGAGWMEStatistik.xls	Erwarteter Anteil WME	Berechnung des erwarteten Anteils Wiederbesuche innerhalb eines VDLs (Abb. 3)
3Arbeitsgedächtnis/Auswertung	VLGAGWMEStatistik.xls	Vergleich gemessen erwartet	Vergleich des Anteils Wiederbesuche gemessen/ erwartet per Chi-Quadrat-Test (Abb. 3)
3Arbeitsgedächtnis/Auswertung	VLGAGWMEVDL1bis10und91bis100.doc		Ergebnisse der GLMs für den Anteil Wiederbesuche während der Lernphasen
3Arbeitsgedächtnis/Auswertung	VLGAGWMEVDL1bis10und91bis100bis35.doc		Ergebnisse der GLMs für den Anteil Wiederbesuche bis zum 35. Anflug an belohnende Blüten während der Lernphasen
3Arbeitsgedächtnis/Auswertung	VLGAGWMEVDL21bis80und121bis180.doc		Ergebnisse der GLMs für den Anteil Wiederbesuche während der Plateauphasen
3Arbeitsgedächtnis/Auswertung	VLGAGWMEVDL21bis80und121bis180bis35.doc		Ergebnisse der GLMs für den Anteil Wiederbesuche bis zum 35. Anflug an belohnende Blüten während der Plateauphasen
3Arbeitsgedächtnis/Auswertung	VLGAGZeitzwAnfl.xls	Anz Anfl gesamt	Überblick Anzahl Anfluege gesamt
3Arbeitsgedächtnis/Auswertung	VLGAGZeitzwAnfl.xls	Zeit zw 2 Anfl (Ende-Beginn)	Histogramm Daten Zeit zwischen zwei aufeinander folgenden Anfluegen (Abb. 5)
3Arbeitsgedächtnis/Auswertung	VLGLiebblingsblueten.xls	Ueberblick (restliche: Berechnung)	Bestimmung der bevorzugten Reihenfolge von Blueten (beginnen mit 2 bestimmten etc., (Abb. 14)
3Arbeitsgedächtnis/Auswertung	VLGR ReihenfolgeBlueten.xls	Überblick Tier 7	Anzahl Anflüge für Tier 7 in Blöcken von 8 Anflügen innerhalb eines VDL (Plateauphase, Abb. 16)
3Arbeitsgedächtnis/Auswertung	VLGR ReihenfolgeBlueten.xls	2, 3, 4, ...	Anzahl Anflüge für alle 6 in Blöcken von 8 Anflügen innerhalb eines VDL (Plateauphase)
3Arbeitsgedächtnis/Auswertung	VLGSequenzundStellenwertBlueten.xls	xer-Sequenzen Plateaus	Verteilung der Anflugsequenzen über den Versuchsdurchlauf (Abb. 12)
3Arbeitsgedächtnis/Auswertung	VLGSequenzundStellenwertBlueten.xls	MW Anfnr. pro Bluete EAF bel	Anflugreihenfolge belohnter Blüten
3Arbeitsgedächtnis/Auswertung	VLGSequenzundStellenwertBlueten.xls	Einzelanfluege Anflugseq	Anteil Anflüge an prinzipiell belohnende Blüten, "geklumpt", "zufaellig", Einzelanfluege und Anflugsequenzen

Dateienübersicht

Ordner	Datei	Tabellenblatt	Inhalt
3Arbeitsgedaechntis/Auswertung/Huki	HukiViertel.....xls		für die endgültige Auswertung verwendete Dateien von Huki in xls-Datei sowie dazugehörige Auswertung für die Verteilung geklumpt, Versuchsdurchläufe siehe Dateinamen. Zusammenfassung in VLGAGHukiUebersicht.xls.
3Arbeitsgedaechntis/Auswertung/Huki	HukiZufall.....xls		für die endgültige Auswertung verwendete Dateien von Huki in xls-Datei sowie dazugehörige Auswertung für die Verteilung zufällig, Versuchsdurchläufe siehe Dateinamen. Zusammenfassung in VLGAGHukiUebersicht.xls.
3Arbeitsgedaechntis/Auswertung/Huki	Ordner Huki....		Diese Ordner enthalten die Originalausgabedateien aus Hukis Programm gloseq, die für die Auswertung verwendet wurden.
3Arbeitsgedaechntis/Datendateien	Huki.....csv		csv-Dateien für Hukis Programm gloseq aus Datei Huki02VLGDatenfuerglosso.xls, Versuchsdurchläufe siehe Dateinamen.
3Arbeitsgedaechntis/Datendateien	Huki02VLGDatenfuerglosso.xls		Daten aufbereitet für Hukis Programm gloseq, altes Dateiformat, jedes Tabellenblatt eine csv-Datei. Versuchsdurchläufe nach Tabellenblattnamen
3Arbeitsgedaechntis/Datendateien	SASVLGAG35VDL....csv		Datendateien für SAS (Berechnung der GLMs), Wiederanflüge bis zum 35. Anflug, VDLs siehe Dateinamen
4Generalisierung	BluetenfeldabgedecktmittlereQualitaet.jpg		Foto des abgedeckten Blütenfeldes (Abb. 2)
4Generalisierung	FeldblueteLochballgedreht.jpg		Foto eines Blütenkopfes mit Lochball (Abb. 1)
4Generalisierung	FeldblueteTripelspiegelgedrehtauschnitt.jpg		Foto eines Blütenkopfes mit Tripelspiegel (Abb. 1)
4Generalisierung	Transfer.JNB		Sigmatplotdatei mit allen Daten-Abbildungen für Kapitel 4
4Generalisierung/Auswertung	0209VTransferErgebnisseGr1.xls		Allgemeine Auswertung der Kaefigdaten aus Versuchsphase I, erste Gruppe von 3 Tieren
4Generalisierung/Auswertung	0209VTransferErgebnisseGr2.xls		Allgemeine Auswertung der Kaefigdaten aus Versuchsphase I, zweite Gruppe von 3 Tieren
4Generalisierung/Auswertung	0209VTransferErgebnisseGr3.xls		Allgemeine Auswertung der Kaefigdaten aus Versuchsphase I, dritte Gruppe von 3 Tieren
4Generalisierung/Auswertung	0209VTransferWechselErgebnisseGr1.xls		Allgemeine Auswertung der Kaefig- und Felddaten aus Versuchsphase II, erste Gruppe von 3 Tieren
4Generalisierung/Auswertung	0209VTransferWechselErgebnisseGr2.xls		Allgemeine Auswertung der Kaefig- und Felddaten aus Versuchsphase II, zweite Gruppe von 3 Tieren
4Generalisierung/Auswertung	0209VTransferWechselErgebnisseGr3.xls		Allgemeine Auswertung der Kaefig- und Felddaten aus Versuchsphase II, dritte Gruppe von 3 Tieren
4Generalisierung/Auswertung	UlfErgebnisVTransfer.xls	Allgemein	Anzahl Anflüge
4Generalisierung/Auswertung	UlfErgebnisVTransfer.xls	Ant RW über 100 Anflüge Käfig	Anteil belohnte Anflüge über je 100 Anflüge Käfig
4Generalisierung/Auswertung	UlfErgebnisVTransfer.xls	Ant RW über 100 Anflüge Feld	Anteil belohnte Anflüge über je 100 Anflüge Feld
4Generalisierung/Auswertung	UlfErgebnisVTransfer.xls	Berechnung für SAS	Berechnungen für SAS-Dateien
4Generalisierung/Auswertung	UlfErgebnisVTransfer.xls	für SAS...	Daten aufbereitet für SAS-Auswertung
4Generalisierung/Auswertung	UlfErgebnisVTransferWechsel.xls	Überblick	Anzahl Anflüge, belohnt/ unbelohnt, Feld/ Käfig, pro Tier, pro VDL, Anzahl Anflüge bis zum ersten mal über 70% (Abb. 4)
4Generalisierung/Auswertung	UlfErgebnisVTransferWechsel.xls	Versuch VDLs	Anteil belohnte Anflüge im Käfig und am Feld (Abb. 3)
4Generalisierung/Auswertung	UlfErgebnisVTransferWechsel.xls	Versuch Nr. Anflug	Anteil belohnte Anflüge pro 100 VDLs, Feld/ Käfig (Abb. 5 und 6)
4Generalisierung/Auswertung	UlfErgebnisVTransferWechsel.xls	Versuch VDLs endgueltig	Anzahl Anflüge pro VDL, Markierung nicht mit einbezogener VDLs
4Generalisierung/Auswertung	UlfErgebnisVTransferWechsel.xls	für SAS...	Daten für SAS-Auswertung
4Generalisierung/Auswertung	VTransferWechsel.doc		Ergebnisse der GLMs für den Anteil belohnte Anflüge
4Generalisierung/Datendateien	SASAnfluegevonKaefigundFeldxxxx.csv		Dateien für SAS von Käfig- und Felddaten bis xxxxAnflüge
4Generalisierung/Datendateien	UlfVTransfer.csv		Datei zur Datenauswertung mit Ulfs Makro aus UlfVTransfer.xls, Versuchsphase I
4Generalisierung/Datendateien	UlfVTransfer.xls		Daten aufbereitet zur Auswertung mit Ulfs Makro
4Generalisierung/Datendateien	UlfVTransfer1Wechsel.csv		Datei zur Datenauswertung mit Ulfs Makro aus UlfVTransfer.xls, Versuchsphase II, Teil 1, aus UlfVTransferWechsel.xls
4Generalisierung/Datendateien	UlfVTransfer2Wechselohne.csv		Datei zur Datenauswertung mit Ulfs Makro aus UlfVTransfer.xls, Versuchsphase II, Teil 2 ohne Spaltenueberschriften, aus UlfVTransferWechsel.xls
4Generalisierung/Datendateien	UlfVTransferWechsel.csv		Datei zur Datenauswertung mit Ulfs Makro aus UlfVTransfer.xls, Versuchsphase II, gesamt, aus UlfVTransferWechsel.xls
4Generalisierung/Datendateien	UlfVTransferWechsel.xls		Daten aufbereitet zur Auswertung mit Ulfs Makro

Dateienübersicht

Ordner	Datei	Tabellenblatt	Inhalt
4Generalisierung/Datendateien	VTransferWechselbisXXVDLs.csv		Dateien zur Auswertung mit SAS, Versuchsphase II, bis zum XX. Anflug
4Generalisierung/Datendateien/Originale Gruppe 1	A....csv		Originaldaten von Versuchscomputer, erste Versuchsgruppe von 3 Tieren
4Generalisierung/Datendateien/Originale Gruppe 1	Al....csv		Protokolldateien von Versuchscomputer, erste Versuchsgruppe von 3 Tieren
4Generalisierung/Datendateien/Originale Gruppe 1	B....csv		Originaldaten von Versuchscomputer, Fortsetzung von Datei A...., erste Versuchsgruppe von 3 Tieren
4Generalisierung/Datendateien/Originale Gruppe 1	Bl....csv		Protokolldateien von Versuchscomputer, Fortsetzung von Datei Al...., erste Versuchsgruppe von 3 Tieren
4Generalisierung/Datendateien/Originale Gruppe 2	A....csv		Originaldaten von Versuchscomputer, zweite Versuchsgruppe von 3 Tieren
4Generalisierung/Datendateien/Originale Gruppe 2	Al....csv		Protokolldateien von Versuchscomputer, zweite Versuchsgruppe von 3 Tieren
4Generalisierung/Datendateien/Originale Gruppe 2	B....csv		Originaldaten von Versuchscomputer, Fortsetzung von Datei A...., zweite Versuchsgruppe von 3 Tieren
4Generalisierung/Datendateien/Originale Gruppe 2	Bl....csv		Protokolldateien von Versuchscomputer, Fortsetzung von Datei Al...., zweite Versuchsgruppe von 3 Tieren
4Generalisierung/Datendateien/Originale Gruppe 3	A....csv		Originaldaten von Versuchscomputer, dritte Versuchsgruppe von 3 Tieren
4Generalisierung/Datendateien/Originale Gruppe 3	Al....csv		Protokolldateien von Versuchscomputer, dritte Versuchsgruppe von 3 Tieren
4Generalisierung/Datendateien/Originale Gruppe 3	B....csv		Originaldaten von Versuchscomputer, Fortsetzung von Datei A...., dritte Versuchsgruppe von 3 Tieren
4Generalisierung/Datendateien/Originale Gruppe 3	Bl....csv		Protokolldateien von Versuchscomputer, Fortsetzung von Datei Al...., dritte Versuchsgruppe von 3 Tieren
5Sinnesmodalitaeten	FeldbluetekomplettmitBlitz.JPG		Foto einer Feldbluete
5Sinnesmodalitaeten	Feldbluetevissschwarzunscharf.JPG		Foto einer Feldbluete mit schwarzer Scheibe als visueller Stimulus
5Sinnesmodalitaeten	Feldbluetevisweissunscharf.JPG		Foto einer Feldbluete mit weisser Scheibe als visueller Stimulus
5Sinnesmodalitaeten	Feldblüte Lochball unscharf.JPG		Foto einer Feldbluete mit Lochball als echoakustischer Stimulus
5Sinnesmodalitaeten	FeldblüteTripelspiegelunscharf.JPG		Foto einer Feldbluete mit Tripelspiegel als echoakustischer Stimulus
5Sinnesmodalitaeten	Sinnesmodalitaeten.JNB		Sigmaplotdatei mit allen Daten-Abbildungen für Kapitel 5
5Sinnesmodalitaeten	Stimuli.cdr		Zusammengesetztes Bild aus den verschiedene Feldbluetenfotos (Abb. 2)
5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	AllgemeinVSM.xls	Abb	Abbildungen zur Anzahl VDLs beendet mit 64. Anflug oder alle 32 Blueten leer getrunken
5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	AllgemeinVSM.xls	Anteil VDLs mit 64 Anfluegen	Berechnung der Daten für Tabellenblatt Abb (Anzahl VDLs beendet mit 64. Anflug)
5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	AllgemeinVSM.xls	Ant VDLs mit allen bel Blü gef	Berechnung der Daten für Tabellenblatt Abb (Anzahl VDLs mit allen 32 Blueten geleert)
5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	AllgemeinVSM.xls	VDL Dauer	Durchschnittliche Dauer der VDLs
5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	AllgemeinVSM.xls	Anzahl Anflüge gesamt	Anzahl Anflüge gesamt
5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	VSM1bis20.doc		Ergebnisse der GLMs für den Anteil Korrektwahl in den 3 Versuchsbedingungen
5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	VSMAnflugdauer.doc		Ergebnisse der GLMs für die Anflugdauer in den 3 Versuchsbedingungen
5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	VSMAnflugdauer.xls	Verteilung Anflugdauer bel unbe	Histogramm Anflugdauer für belohnte bzw. unbelohnte Anflüge in den 3 Versuchsbedingungen (Abb. 9)
5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	VSMAnflugdauer.xls	MW Anflugdauer pro Tier	Mittelwerte der Anflugdauer pro Tier und Versuchsbedingung (Abb. 9)
5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	VSMAnflugdauer71bis80.xls	Verteilung Anflugdauer	Histogramm Anflugdauer für belohnte bzw. unbelohnte Anflüge in den 3 Versuchsbedingungen, nur VDL 71 bis 80
5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	VSMAnflugdauer71bis80.xls	MW Anflugdauer pro Tier	Mittelwerte der Anflugdauer pro Tier und Versuchsbedingung, nur VDL 71 bis 80 (ohne Stimuli)
5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	VSMLeistungAG.xls	MW WMEs von Anfl bel BI 5VDLs	Anteil Wiederanflüge von Anfluegen an belohnende Blüten im Verlauf des Versuches, a) alle Anfluege, b) bis zum 32. Erstanflug, c) bis zum 32. Anflug als Mittelwerte über je 5 VDLs.

Dateienübersicht

Ordner	Datei	Tabellenblatt	Inhalt
5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	VSMLeistungAG.xls	Anz Anflüge an bel BI	Anzahl Anfluege an belohnende Blüten im Verlauf eines VDL fuer die 3 Versuchsbedingungen
5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	VSMLeistungAG.xls	Anteil WME von Anfl bel BI	Anteil Wiederanflüge von Anfluegen an belohnende Blüten im Verlauf des Versuches, a) alle Anfluege, b) bis zum 32. Erstanflug, c) bis zum 32. Anflug (Abb. 8)
5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	VSMLeistungLG.xls	Leistung	Verschiedene Leistungskriterien (Anteil Korrektwahlen) als Mittelwert über 10 VDLs im Verlauf des Versuches
5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	VSMLeistungLG.xls	Leistung Detail	Anteil Korrektwahlen im Verlauf des Versuches fuer jeden VDL
5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	VSMLeistungLG.xls	EAFs	Anteil Korrektwahlen (belohnt von EAF) im Verlauf des Versuches fuer jeden VDL
5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	VSMLeistungLG.xls	MW EAFs XVDLs	Anteil Korrektwahlen (belohnt von EAF) im Verlauf des Versuches als Mittelwerte ueber je X VDLs (Abb. 3 und 4, x=5)
5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	VSMLeistungLG.xls	MW für Abb	Aenderung des Korrektwahlenanteils von vor Entfernung zu nach Entfernung der Stimuli (Abb. 6 und 7)
5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	VSMschematischePlotsausSAS.xls		Berechnungen der Generalisierten Linearen Modelle fuer die Abbildungen (Abb. 4 und 5)
5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	VSMVDL21bis30_61bis70SMTDLTag.doc		Ergebnisse der GLMs fuer den Korrektwahlenanteil vor Entfernung der Stimuli fuer die 3 Versuchsbedingungen
5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	VSMVDL26bis35_66bis75SMTDLTag.doc		Ergebnisse der GLMs fuer die Aenderung des Korrektwahlenanteils von vor zu nach Entfernung der Stimuli fuer die 3 Versuchsbedingungen
5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	VSMVDL31bis40_71bis80SMTDLTag.doc		Ergebnisse der GLMs fuer den Korrektwahlenanteil nach Entfernung der Stimuli fuer die 3 Versuchsbedingungen
5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	VSMVDL31bis40_71bis80SMTDLTaganders.doc		Ergebnisse der GLMs fuer den Korrektwahlenanteil nach Entfernung der Stimuli fuer die 3 Versuchsbedingungen in anderer Reihenfolge, um Unterschiede zwischen Versuchsbedingungen besser beurteilen zu koennen.
5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	VSMWME.doc		Ergebnisse der GLMs fuer den Anteil Wiederbesuche
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien	02VSMAnflugdauerDaten.xls		Daten aufbereitet fuer die Auswertung mit SAS (s. AnflugdauerDateneinTabblatt.xls)
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien	02VSMEchoDatenFeld.xls		Daten aufbereitet fuer die Auswertung mit Ulfs Makro, Teil Echo
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien	02VSMEchoDatenFeldohne.csv		Datei fuer die Auswertung mit Ulfs Makro, Teil Echo (aus 02VSMEchoDatenFeld.xls), ohne Spaltenüberschriften
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien	02VSMGesamtDatenFeld.csv		Datei fuer die Auswertung mit Ulfs Makro, gesamt
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien	02VSMGr1EchoDatenFeld.xls		Daten aufbereitet fuer die Auswertung mit Ulfs Makro, Teil Echo, erste Gruppe von 3 Tieren
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien	02VSMGr1OrtDatenFeld.xls		Daten aufbereitet fuer die Auswertung mit Ulfs Makro, Teil Ort, erste Gruppe von 3 Tieren
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien	02VSMGr1visDatenFeld.xls		Daten aufbereitet fuer die Auswertung mit Ulfs Makro, Teil visuell, erste Gruppe von 3 Tieren
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien	02VSMGr2EchoDatenFeld.xls		Daten aufbereitet fuer die Auswertung mit Ulfs Makro, Teil Echo, zweite Gruppe von 3 Tieren
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien	02VSMGr2OrtDatenFeld.xls		Daten aufbereitet fuer die Auswertung mit Ulfs Makro, Teil Ort, zweite Gruppe von 3 Tieren
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien	02VSMGr2visDatenFeld.xls		Daten aufbereitet fuer die Auswertung mit Ulfs Makro, Teil visuell, zweite Gruppe von 3 Tieren
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien	02VSMGr3EchoDatenFeld.xls		Daten aufbereitet fuer die Auswertung mit Ulfs Makro, Teil Echo, dritte Gruppe von 3 Tieren
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien	02VSMGr3OrtDatenFeld.xls		Daten aufbereitet fuer die Auswertung mit Ulfs Makro, Teil Ort, dritte Gruppe von 3 Tieren
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien	02VSMGr3visDatenFeld.xls		Daten aufbereitet fuer die Auswertung mit Ulfs Makro, Teil visuell, dritte Gruppe von 3 Tieren
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien	02VSMOrtDatenFeld.csv		Datei fuer die Auswertung mit Ulfs Makro, Teil Ort (aus 02VSMOrtDatenFeld.xls), ohne Spaltenüberschriften
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien	02VSMOrtDatenFeld.xls		Daten aufbereitet fuer die Auswertung mit Ulfs Makro, Teil Ort
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien	02VSMvisDatenFeldohne.csv		Datei fuer die Auswertung mit Ulfs Makro, Teil visuell (aus 02VSMvisuellDatenFeld.xls), ohne Spaltenüberschriften
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien	02VSMvisDatenFeld.xls		Daten aufbereitet fuer die Auswertung mit Ulfs Makro, Teil visuell
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien	AnflugdauerDateneinTabblatt.xls		Daten aufbereitet fuer die Auswertung mit SAS (ein Tabellenblatt)

Dateienübersicht

Ordner	Datei	Tabellenblatt	Inhalt
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien	AnflugdauerVDL71bis80.csv		Daten aufbereitet fuer die Auswertung mit Ulfs Makro, Anflugdauern
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien	AnflugdauerVDL71bis80belohnt.csv		Daten aufbereitet fuer die Auswertung mit Ulfs Makro, Anflugdauern, nur belohnte Anfluege
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien	SASVSM32Vs031217.xls		Daten aufbereitet fuer die Auswertung mit SAS
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien	SASVSMgesamt.csv		Datei fuer die Auswertung mit SAS, alle Daten
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien	SASVSMVDL.....csv		Datei fuer die Auswertung mit SAS, jeweils fuer die angegebenen VDLs
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe1/Echo2	02VSMErgebnisseGr1Echo.xls		Tägliche Standardauswertung der Daten, erste Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung Echo
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe1/Echo2	02VSMGr1Echo.xls		Originaldaten von Versuchscomputer zusammengefasst in Exceldatei, erste Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung Echo
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe1/Echo2	02VSMGr1ProtokollEcho.xls		Protokolldateien von Versuchscomputer zusammengefasst in Exceldatei, erste Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung Echo
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe1/Echo2	A....csv		Originaldaten von Versuchscomputer, erste Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung Echo
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe1/Echo2	Al....csv		Protokolldateien von Versuchscomputer, erste Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung Echo
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe1/Echo2	B....csv		Originaldaten von Versuchscomputer, Fortsetzung von Datei A...., erste Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung Echo
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe1/Echo2	Bl....csv		Protokolldateien von Versuchscomputer, Fortsetzung von Datei Al...., erste Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung Echo
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe1/Ort1	02VSMErgebnisseGr1Ort.xls		Tägliche Standardauswertung der Daten, erste Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung Ort
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe1/Ort1	02VSMGr1Ort.xls		Originaldaten von Versuchscomputer zusammengefasst in Exceldatei, erste Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung Ort
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe1/Ort1	02VSMGr1ProtokollOrt.xls		Protokolldateien von Versuchscomputer zusammengefasst in Exceldatei, erste Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung Ort
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe1/Ort1	A....csv		Originaldaten von Versuchscomputer, erste Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung Ort
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe1/Ort1	Al....csv		Protokolldateien von Versuchscomputer, erste Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung Ort
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe1/Ort1	B....csv		Originaldaten von Versuchscomputer, Fortsetzung von Datei A...., erste Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung Ort
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe1/Ort1	Bl....csv		Protokolldateien von Versuchscomputer, Fortsetzung von Datei Al...., erste Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung Ort
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe1/Training	A....csv		Originaldaten von Versuchscomputer, erste Versuchsgruppe von 3 Tieren, Training
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe1/Training	Al....csv		Protokolldateien von Versuchscomputer, erste Versuchsgruppe von 3 Tieren, Training
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe1/vis3	02VSMErgebnisseGr1Vis.xls		Tägliche Standardauswertung der Daten, erste Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung visuell
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe1/vis3	02VSMGr1ProtokollVis.xls		Originaldaten von Versuchscomputer zusammengefasst in Exceldatei, erste Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung visuell
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe1/vis3	02VSMGr1Vis.xls		Protokolldateien von Versuchscomputer zusammengefasst in Exceldatei, erste Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung visuell
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe1/vis3	A....csv		Originaldaten von Versuchscomputer, erste Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung visuell
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe1/vis3	Al....csv		Protokolldateien von Versuchscomputer, erste Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung visuell
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe1/vis3	B....csv		Originaldaten von Versuchscomputer, Fortsetzung von Datei A...., erste Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung visuell

Dateienübersicht

Ordner	Datei	Tabellenblatt	Inhalt
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe1/vis3	Bl....csv		Protokolldateien von Versuchscomputer, Fortsetzung von Datei Al...., erste Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung visuell
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe2/Echo3	02VSMErgebnisseGr2Echo.xls		Tägliche Standardauswertung der Daten, zweite Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung Echo
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe2/Echo3	02VSMGr2Echo.xls		Originaldaten von Versuchscomputer zusammengefasst in Exceldatei, zweite Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung Echo
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe2/Echo3	02VSMGr2ProtokollEcho.xls		Protokolldateien von Versuchscomputer zusammengefasst in Exceldatei, zweite Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung Echo
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe2/Echo3	A....csv		Originaldaten von Versuchscomputer, zweite Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung Echo
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe2/Echo3	Al....csv		Protokolldateien von Versuchscomputer, zweite Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung Echo
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe2/Echo3	B....csv		Originaldaten von Versuchscomputer, Fortsetzung von Datei A...., zweite Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung Echo
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe2/Echo3	Bl....csv		Protokolldateien von Versuchscomputer, Fortsetzung von Datei Al...., zweite Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung Echo
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe2/Ort2	02VSMErgebnisseGr2Ort.xls		Tägliche Standardauswertung der Daten, zweite Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung Ort
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe2/Ort2	02VSMGr2Ort.xls		Originaldaten von Versuchscomputer zusammengefasst in Exceldatei, zweite Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung Ort
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe2/Ort2	02VSMGr2ProtokollOrt.xls		Protokolldateien von Versuchscomputer zusammengefasst in Exceldatei, zweite Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung Ort
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe2/Ort2	A....csv		Originaldaten von Versuchscomputer, zweite Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung Ort
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe2/Ort2	Al....csv		Protokolldateien von Versuchscomputer, zweite Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung Ort
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe2/Ort2	B....csv		Originaldaten von Versuchscomputer, Fortsetzung von Datei A...., zweite Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung Ort
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe2/Ort2	Bl....csv		Protokolldateien von Versuchscomputer, Fortsetzung von Datei Al...., zweite Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung Ort
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe2/Training	A....csv		Originaldaten von Versuchscomputer, zweite Versuchsgruppe von 3 Tieren, Training
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe2/Training	Al....csv		Protokolldateien von Versuchscomputer, zweite Versuchsgruppe von 3 Tieren, Training
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe2/visuell1	02VSMErgebnisseGr2Vis.xls		Tägliche Standardauswertung der Daten, zweite Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung visuell
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe2/visuell1	02VSMGr2ProtokollVis.xls		Originaldaten von Versuchscomputer zusammengefasst in Exceldatei, zweite Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung visuell
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe2/visuell1	02VSMGr2Vis.xls		Protokolldateien von Versuchscomputer zusammengefasst in Exceldatei, zweite Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung visuell
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe2/visuell1	A....csv		Originaldaten von Versuchscomputer, zweite Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung visuell
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe2/visuell1	Al....csv		Protokolldateien von Versuchscomputer, zweite Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung visuell
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe2/visuell1	B....csv		Originaldaten von Versuchscomputer, Fortsetzung von Datei A...., zweite Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung visuell
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe2/visuell1	Bl....csv		Protokolldateien von Versuchscomputer, Fortsetzung von Datei Al...., zweite Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung visuell
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe3/Echo1	02VSMErgebnisseGr3Echo.xls		Tägliche Standardauswertung der Daten, dritte Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung Echo

Dateienübersicht

Ordner	Datei	Tabellenblatt	Inhalt
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe3/Echo1	02VSMGr3Echo.xls		Originaldaten von Versuchscomputer zusammengefasst in Exceldatei, dritte Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung Echo
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe3/Echo1	02VSMGr3ProtokollEcho.xls		Protokolldateien von Versuchscomputer zusammengefasst in Exceldatei, dritte Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung Echo
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe3/Echo1	A....csv		Originaldaten von Versuchscomputer, dritte Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung Echo
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe3/Echo1	Al....csv		Protokolldateien von Versuchscomputer, dritte Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung Echo
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe3/Echo1	B....csv		Originaldaten von Versuchscomputer, Fortsetzung von Datei A...., dritte Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung Echo
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe3/Echo1	Bl....csv		Protokolldateien von Versuchscomputer, Fortsetzung von Datei Al...., dritte Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung Echo
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe3/Ort3	02VSMErgebnisseGr3Ort.xls		Tägliche Standardauswertung der Daten, dritte Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung Ort
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe3/Ort3	02VSMGr3Ort.xls		Originaldaten von Versuchscomputer zusammengefasst in Exceldatei, dritte Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung Ort
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe3/Ort3	02VSMGr3ProtokollOrt.xls		Protokolldateien von Versuchscomputer zusammengefasst in Exceldatei, dritte Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung Ort
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe3/Ort3	A....csv		Originaldaten von Versuchscomputer, dritte Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung Ort
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe3/Ort3	Al....csv		Protokolldateien von Versuchscomputer, dritte Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung Ort
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe3/Ort3	B....csv		Originaldaten von Versuchscomputer, Fortsetzung von Datei A...., dritte Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung Ort
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe3/Ort3	Bl....csv		Protokolldateien von Versuchscomputer, Fortsetzung von Datei Al...., dritte Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung Ort
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe3/Training	A....csv		Originaldaten von Versuchscomputer, dritte Versuchsgruppe von 3 Tieren, Training
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe3/Training	Al....csv		Protokolldateien von Versuchscomputer, dritte Versuchsgruppe von 3 Tieren, Training
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe3/visuell2	02VSMErgebnisseGr3Vis.xls		Tägliche Standardauswertung der Daten, dritte Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung visuell
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe3/visuell2	02VSMGr3ProtokollVis.xls		Originaldaten von Versuchscomputer zusammengefasst in Exceldatei, dritte Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung visuell
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe3/visuell2	02VSMGr3Vis.xls		Protokolldateien von Versuchscomputer zusammengefasst in Exceldatei, dritte Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung visuell
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe3/visuell2	A....csv		Originaldaten von Versuchscomputer, dritte Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung visuell
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe3/visuell2	Al....csv		Protokolldateien von Versuchscomputer, dritte Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung visuell
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe3/visuell2	B....csv		Originaldaten von Versuchscomputer, Fortsetzung von Datei A...., dritte Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung visuell
5Sinnesmodalitaeten/Datendateien/Original eGruppe3/visuell2	Bl....csv		Protokolldateien von Versuchscomputer, Fortsetzung von Datei Al...., dritte Versuchsgruppe von 3 Tieren, Versuchsbedingung visuell

Abbildungsübersicht

Kapitel	Kapitelname (kurz)	Abb.	Inhalt der Abb.	Abb. aus:		Daten aus		
				Pfad	Dateiname	Pfad	Datei	Tabellenblatt
1	Methode	1	Foto des Blütenfeldes	1Methode	Blütenfeld.jpg			
1	Methode	2	Schematische Darstellung eines Käfigs	1Methode	Kaefigabc.cdr			
1	Methode	3	Zeichnung einer Kunstblüte	1Methode	Blütenaufbau.tif			
1	Methode	4	Zeichnung eines Kunstblütenkopfes	1Methode	Blütenaufbau2.tif			
1	Methode	5	Schaltpläne der Kunstblütenbauteile	1Methode	blütenbauteilePhDAbb.cdr			
1	Methode	6	Schlauchsystem Blütenfeld und Käfige	1Methode	Schlauchsystem.cdr			
1	Methode	7	Blockschaltbilder Kunstblüte und Gesamtsystem	1Methode	Datenleitungen.cdr			
1	Methode	8	Schematische Darstellung des Versuchsablaufes	1Methode	Methodenbeispiel.cdr			
2	Langzeitgedächtnis	1	Illustration Chunking	2Langzeitgedächtnis	Chunks.cdr			
2	Langzeitgedächtnis	2	Blütenverteilungen	2Langzeitgedächtnis	Langzeitgedächtnis.jnb			
2	Langzeitgedächtnis	3	Illustration Näheindex	2Langzeitgedächtnis	Langzeitgedächtnis.jnb			
2	Langzeitgedächtnis	4	Lernkurve	2Langzeitgedächtnis	Langzeitgedächtnis.jnb	2Langzeitgedächtnis/Auswertung	02VLGPhD.xls	Lernkurve EAFs
2	Langzeitgedächtnis	5	Modell Lernkurve	2Langzeitgedächtnis	Langzeitgedächtnis.jnb	2Langzeitgedächtnis/Auswertung	VLGsschematischePlotsausSAS.xls	Lernphase, Plateauphase
2	Langzeitgedächtnis	6	Modell Lernkurven Lernphase	2Langzeitgedächtnis	Langzeitgedächtnis.jnb	2Langzeitgedächtnis/Auswertung	VLGsschematischePlotsausSAS.xls	Lernphase
2	Langzeitgedächtnis	7	Modell Lernkurven Plateauphase	2Langzeitgedächtnis	Langzeitgedächtnis.jnb	2Langzeitgedächtnis/Auswertung	VLGsschematischePlotsausSAS.xls	Plateauphase
2	Langzeitgedächtnis	8	Modell Lernkurven Plateauphase	2Langzeitgedächtnis	Langzeitgedächtnis.jnb	2Langzeitgedächtnis/Auswertung	VLGsschematischePlotsausSAS.xls	Plateauphase
2	Langzeitgedächtnis	9	VDL 90, 91 Leistung vor und nach Verteilungsinvertierung	2Langzeitgedächtnis	Langzeitgedächtnis.jnb	2Langzeitgedächtnis/Auswertung	02VLGPhD.xls	VDL90_91
2	Langzeitgedächtnis	10	Leistung innerhalb des VDL 91	2Langzeitgedächtnis	Langzeitgedächtnis.jnb	2Langzeitgedächtnis/Auswertung	02VLGPhD.xls	VDL 91
2	Langzeitgedächtnis	11	Modell Lernkurven Lernphase	2Langzeitgedächtnis	Langzeitgedächtnis.jnb	2Langzeitgedächtnis/Auswertung	VLGsschematischePlotsausSAS.xls	Lernphase
2	Langzeitgedächtnis	12	Anzahl Versuchsdurchläufe bis Lernkriterium	2Langzeitgedächtnis	Langzeitgedächtnis.jnb	2Langzeitgedächtnis/Auswertung	Lerngeschwindigkeit.xls	VDL 1-20, VDL 91-120
2	Langzeitgedächtnis	13	Anzahl gelernte Blüten	2Langzeitgedächtnis	Langzeitgedächtnis.jnb	2Langzeitgedächtnis/Auswertung	gelernteBlueten3.xls	Viertel EAF
2	Langzeitgedächtnis	14	Anteil belohnter EAFs pro VDL gemessen/ erwartet	2Langzeitgedächtnis	Langzeitgedächtnis.jnb	2Langzeitgedächtnis/Auswertung	gelernteBlueten2.xls	Überblick
2	Langzeitgedächtnis	15	Illustration Blütenanflüge am Feld (Viertel)	2Langzeitgedächtnis	Langzeitgedächtnis.jnb	2Langzeitgedächtnis/Auswertung	Praezision.xls	Bluetenanfluege 2
2	Langzeitgedächtnis	16	Näheindex	2Langzeitgedächtnis	Langzeitgedächtnis.jnb	2Langzeitgedächtnis/Auswertung	Praezision.xls	Praxis
3	Arbeitsgedächtnis	1	Illustration Bewegungsregeln	3Arbeitsgedächtnis	Strategien.cdr			
3	Arbeitsgedächtnis	2	Blütenverteilungen	2Langzeitgedächtnis	Langzeitgedächtnis.jnb			
3	Arbeitsgedächtnis	3	Anteil Wiederbesuche belohnender Blüten innerhalb eines VDLs gemessen und erwartet	3Arbeitsgedächtnis	Arbeitsgedächtnis.jnb	3Arbeitsgedächtnis/Auswertung	VLGAGWMEs.xls	Anteil WME in VDL nur bel Blue

Abbildungsübersicht

Kapitel	Kapitelname (kurz)	Abb.	Inhalt der Abb.	Abb. aus:		Daten aus		
				Pfad	Dateiname	Pfad	Datei	Tabellenblatt
3	Arbeitsgedächtnis	4	Anteil Wiederbesuche Viertel/ Zufall	3Arbeitsgedaechntis	Arbeitsgedächtnis.jnb	3Arbeitsgedaechntis/Auswertung	VLGAGWMEs.xls	WME bis Anflug bel BLuete 35
3	Arbeitsgedächtnis	5	Häufigkeitsverteilung der Zeitintervalle zwischen zwei Anflügen	3Arbeitsgedaechntis	Arbeitsgedächtnis.jnb	3Arbeitsgedaechntis/Auswertung	VLGAGZeitwAnfl.xls	Zeit zw 2 Anfl (Ende- Beginn)
3	Arbeitsgedächtnis	6	Flugrichtungen	3Arbeitsgedaechntis	Arbeitsgedächtnis.jnb	3Arbeitsgedaechntis/Auswertung/Huki	Huki....xls (Zsfg. VLGAGHukiUebersicht)	Richtung (jmp)
3	Arbeitsgedächtnis	7	Entfernung zwischen zwei nacheinander angeflogenen Blueten	3Arbeitsgedaechntis	Arbeitsgedächtnis.jnb	3Arbeitsgedaechntis/Auswertung/Huki	Huki....xls (Zsfg. VLGAGHukiUebersicht)	Richtung (jmp)
3	Arbeitsgedächtnis	8	Verteilung Anflugkategorien (belohnt, Wiederanflug, unbelohnt)	3Arbeitsgedaechntis	Arbeitsgedächtnis.jnb	3Arbeitsgedaechntis/Auswertung/Huki	Huki....xls (Zsfg. VLGAGHukiUebersicht)	(seq)
3	Arbeitsgedächtnis	9	Durchschnittliche Zahl von Belohnungen pro Anflugsequenz	3Arbeitsgedaechntis	Arbeitsgedächtnis.jnb	3Arbeitsgedaechntis/Auswertung	VLGAGHukiUebersicht.xls	Anz Bel in Sequenzen
3	Arbeitsgedächtnis	10	Anteil Anfluege an prinzipiell belohnende Blueten (Einzelanfluege/ Anflugsequenzen)	3Arbeitsgedaechntis	Arbeitsgedächtnis.jnb	3Arbeitsgedaechntis/Auswertung	VLGSequenzundStellenwertBLueten. xls	Einzelanfluege Anflugseq
3	Arbeitsgedächtnis	11	Anteil verschiedener Kategorien von Anflugsequenzen	3Arbeitsgedaechntis	Arbeitsgedächtnis.jnb	3Arbeitsgedaechntis/Auswertung/Huki	Huki....xls (Zsfg. VLGAGHukiUebersicht)	(seq)
3	Arbeitsgedächtnis	12	Auftreten von Einzelanfluegen und Anflugsequenzen innerhalb eines VDLs	3Arbeitsgedaechntis	Arbeitsgedächtnis.jnb	3Arbeitsgedaechntis/Auswertung	VLGSequenzundStellenwertBLueten. xls	xer Sequenzen Plateaus
3	Arbeitsgedächtnis	13	Recency	3Arbeitsgedaechntis	Arbeitsgedächtnis.jnb	3Arbeitsgedaechntis/Auswertung	Recency.xls	Recency
3	Arbeitsgedächtnis	14	Beginn bevorzugt mit zwei bestimmten Blueten	3Arbeitsgedaechntis	Arbeitsgedächtnis.jnb	3Arbeitsgedaechntis/Auswertung	VLGLiebingsblueten.xls	
3	Arbeitsgedächtnis	15	Wurden bestimmte Blueten zu bestimmten Zeiten angeflogen?	3Arbeitsgedaechntis	Arbeitsgedächtnis.jnb	3Arbeitsgedaechntis/Auswertung	VLGSequenzundStellenwertBLueten. xls	MW Anfnr. pro Bluete EAF bel
3	Arbeitsgedächtnis	16	Anflüge ans Feld Tier 7 gestaffelt	3Arbeitsgedaechntis	Arbeitsgedächtnis.jnb	3Arbeitsgedaechntis/Auswertung	VLGReihenfolgeBlueten.xls	Überblick Tier 7
4	Generalisierung	1	Fotos Blütenköpfe mit Lochball/ Tripelspiegel	4Generalisierung	FeldblueteLochballgedreh t.jpg und FeldblueteTripelspiegelge drehtauschnitt.jpg			
4	Generalisierung	2	Foto Blütenfeld abgedeckt	4Generalisierung	Bluetenfeldabgedecktmittl ereQualitaet.jpg			
4	Generalisierung	3	Anteil Korrektwahlen Versuchsphase II	4Generalisierung	Transfer.jnb	3Transfer/Auswertung	UlfErgebnisVTransferWechsel.xls	Versuch VDLs

Abbildungsübersicht

Kapitel	Kapitelname (kurz)	Abb.	Inhalt der Abb.	Abb. aus:		Daten aus		
				Pfad	Dateiname	Pfad	Datei	Tabellenblatt
4	Generalisierung	4	Anzahl Entscheidungen bis Korrektwahlanteil über 70%	4Generalisierung	Transfer.jnb	3Transfer/Auswertung	UlfErgebnisVTransferWechsel.xls	Überblick
4	Generalisierung	5	Lernkurven mit/ohne Vorerfahrung	4Generalisierung	Transfer.jnb	3Transfer/Auswertung	UlfErgebnisVTransfer.xls	Ant RW über 100 Anflüge Käfig, Ant RW über 100 Anflüge Feld
4	Generalisierung	6	Lernkurven Kaefig/ extern	4Generalisierung	Transfer.jnb	3Transfer/Auswertung	UlfErgebnisVTransfer.xls	Ant RW über 100 Anflüge Käfig, Ant RW über 100 Anflüge Feld
5	Einfluss von Stimuli	1	Verteilung	5Sinnesmodalitaeten	Sinnesmodalitaeten.jnb			
5	Einfluss von Stimuli	2	Fotos Feldblüten mit und ohne Stimuli	5Sinnesmodalitaeten	Stimuli.cdr		Originale: FeldbluetekomplettmitBlitz.JPG, Feldbluetevissschwarzunscharf.JPG, Feldbluetevisweissunscharf.JPG, Feldblüte Lochball unscharf.JPG, FeldblüteTripelspiegelunscharf.JPG	
5	Einfluss von Stimuli	3	Lernkurven	5Sinnesmodalitaeten	Sinnesmodalitaeten.jnb	5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	VSMLeistungLG.xls	MW EAFs 5VDLs
5	Einfluss von Stimuli	4	Modelle Lernkurven	5Sinnesmodalitaeten	Sinnesmodalitaeten.jnb	5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	VSMLeistungLG.xls und VSMschematischePlotsausSAS.xls	MW EAFs 5VDLs
5	Einfluss von Stimuli	5	Modelle Lernkurven VDL 1-20	5Sinnesmodalitaeten	Sinnesmodalitaeten.jnb	5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	VSMLeistungLG.xls und VSMschematischePlotsausSAS.xls	Leistung Detail
5	Einfluss von Stimuli	6	Korrektwahlenniveaus vor und nach Abnahme der Stimuli	5Sinnesmodalitaeten	Sinnesmodalitaeten.jnb	5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	VSMLeistungLG.xls	MW für Abb
5	Einfluss von Stimuli	7	Änderung des Korrektwahlenniveaus durch Abnahme der Stimuli	5Sinnesmodalitaeten	Sinnesmodalitaeten.jnb	5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	VSMLeistungLG.xls	MW für Abb
5	Einfluss von Stimuli	8	Anteil Wiederbesuche	5Sinnesmodalitaeten	Sinnesmodalitaeten.jnb	5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	VSMLeistungAG	Anteil WME von Anfl bel Bl
5	Einfluss von Stimuli	9	Schwirrflugdauern	5Sinnesmodalitaeten	Sinnesmodalitaeten.jnb	5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	VSMAnflugdauern71bis80.xls	Verteilung Anflugdauern, Anflugdauern pro Tier

Tabellenübersicht

Kapitel	Kapitelname (kurz)	Tab.	Inhalt der Tab.	Pfad	Dateiname	Bemerkungen
2	Langzeitgedächtnis	1	Reihenfolge der Versuchsbedingungen für verschiedene Tiere		PhDKPstich.pdf	
2	Langzeitgedächtnis	2	Aufteilung der Versuchsdurchläufe in Lern- und Plateauphasen		PhDKPstich.pdf	
2	Langzeitgedächtnis	3	Ergebnisse der Tests auf Normalverteilung des Korrektwahlenanteils in VDL 90 und 91	2Langzeitgedächtnis/Auswertung	SPSSVLGPhD.doc	
2	Langzeitgedächtnis	4	Korrektwahlenanteil: Ergebnisse Signifikanztests GLM Lernphasen	2Langzeitgedächtnis/Auswertung	VLGLernphase.doc	Achtung! Berechnung der Werte nicht signifikanter Parameter in dieser Datei möglicherweise nicht aktuell.
2	Langzeitgedächtnis	5	Korrektwahlenanteil: Ergebnisse Posthoc-Tests Lernphasen	2Langzeitgedächtnis/Auswertung	VLGLernphase.doc	
2	Langzeitgedächtnis	6	Korrektwahlenanteil: Ergebnisse Signifikanztests GLM Plateauphasen	2Langzeitgedächtnis/Auswertung	VLGPlateauphase.doc	Achtung! Berechnung der Werte nicht signifikanter Parameter in dieser Datei möglicherweise nicht aktuell.
2	Langzeitgedächtnis	7	Korrektwahlenanteil: Ergebnisse Posthoc-Tests Plateauphasen	2Langzeitgedächtnis/Auswertung	VLGPlateauphase.doc	
2	Langzeitgedächtnis	8	Ergebnisse der Signifikanztests auf Unterschiede des Korrektwahlenanteils von 50% in VDL 90 und 91	2Langzeitgedächtnis/Auswertung	SPSSVLGPhD.doc	
2	Langzeitgedächtnis	9	Ergebnisse der Signifikanztests auf Unterschiede zwischen den Blütenverteilungen in VDL 90 und 91	2Langzeitgedächtnis/Auswertung	SPSSVLGPhD.doc	
2	Langzeitgedächtnis	10	Näheindex: Ergebnisse Signifikanztests GLM		VLGPräzisionNäheindex3.doc	Achtung! Berechnung der Werte nicht signifikanter Parameter in dieser Datei möglicherweise nicht aktuell.
3	Arbeitsgedächtnis	1	Reihenfolge der Versuchsbedingungen für verschiedene Tiere		PhDKPstich.pdf	
3	Arbeitsgedächtnis	2	Aufteilung der Versuchsdurchläufe in Lern- und Plateauphasen		PhDKPstich.pdf	
3	Arbeitsgedächtnis	3	Wiederbesuchsanteil: Ergebnisse Signifikanztests GLM Lernphasen	3Arbeitsgedächtnis/Auswertung	VLGAGWMEVDL1bis10und91bis100bis35.doc	Achtung! Berechnung der Werte nicht signifikanter Parameter in dieser Datei möglicherweise nicht aktuell.
3	Arbeitsgedächtnis	4	Wiederbesuchsanteil: Ergebnisse Signifikanztests GLM Plateauphasen	3Arbeitsgedächtnis/Auswertung	VLGAGWMEVDL21bis80und121bis180bis35.doc	Achtung! Berechnung der Werte nicht signifikanter Parameter in dieser Datei möglicherweise nicht aktuell.
3	Arbeitsgedächtnis	5	Wiederbesuchsanteil: Ergebnisse Posthoc-Tests Plateauphasen	3Arbeitsgedächtnis/Auswertung	VLGAGWMEVDL21bis80und121bis180bis35.doc	
4	Generalisierung	1	Korrektwahlenanteil Versuchsphase II: Ergebnisse der Signifikanztests GLM	4Generalisierung/Auswertung	VTransferWechsel.doc	Achtung! Berechnung der Werte nicht signifikanter Parameter in dieser Datei möglicherweise nicht aktuell.

Tabellenübersicht

Kapitel	Kapitelname (kurz)	Tab.	Inhalt der Tab.	Pfad	Dateiname	Bemerkungen
4	Generalisierung	2	Korrektwahlenanteil Versuchsphase II: Ergebnisse der Posthoc-Tests GLM	4Generalisierung/Auswertung	VTransferWechsel.doc	
5	Einfluss von Stimuli	1	Reihenfolge der Versuchsbedingungen für verschiedene Tiere		PhDKPstich.pdf	
5	Einfluss von Stimuli	2	Korrektwahlenanteil: Ergebnisse Signifikanztests GLM VDL 1-10	5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	VSM1bis20.doc	Achtung! Berechnung der Werte nicht signifikanter Parameter in dieser Datei moeglicherweise nicht aktuell.
5	Einfluss von Stimuli	3	Korrektwahlenanteil: Ergebnisse Posthoc-Tests VDL 1-10	5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	VSM1bis20.doc	
5	Einfluss von Stimuli	4	Korrektwahlenanteil: Ergebnisse Signifikanztests GLM VDL 11-20	5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	VSM1bis20.doc	Achtung! Berechnung der Werte nicht signifikanter Parameter in dieser Datei moeglicherweise nicht aktuell.
5	Einfluss von Stimuli	5	Korrektwahlenanteil: Ergebnisse Posthoc-Tests VDL 11-20	5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	VSM1bis20.doc	
5	Einfluss von Stimuli	6	Korrektwahlenanteil: Ergebnisse Signifikanztests GLM VDL 21-30 und 61-70	5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	VSMVDL21bis30_61bis70SMTDL Tag.doc	Achtung! Berechnung der Werte nicht signifikanter Parameter in dieser Datei moeglicherweise nicht aktuell.
5	Einfluss von Stimuli	7	Korrektwahlenanteil: Ergebnisse Posthoc-Tests VDL 21-30 und 61-70	5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	VSMVDL21bis30_61bis70SMTDL Tag.doc	
5	Einfluss von Stimuli	8	Korrektwahlenanteil: Ergebnisse Signifikanztests GLM VDL 31-40 und 71-80	5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	VSMVDL31bis40_71bis80SMTDL Tag.doc	Achtung! Berechnung der Werte nicht signifikanter Parameter in dieser Datei moeglicherweise nicht aktuell.
5	Einfluss von Stimuli	9	Korrektwahlenanteil: Ergebnisse Posthoc-Tests VDL 31-40 und 71-80	5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	VSMVDL31bis40_71bis80SMTDL Tag.doc	
5	Einfluss von Stimuli	10	Korrektwahlenanteil: Ergebnisse Signifikanztests GLM VDL 26 bis 35 und 66 bis 75	5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	VSMVDL26bis35_66bis75SMTDL Tag.doc	Achtung! Berechnung der Werte nicht signifikanter Parameter in dieser Datei moeglicherweise nicht aktuell.
5	Einfluss von Stimuli	11	Korrektwahlenanteil: Ergebnisse Posthoc-Tests VDL 26 bis 35 und 66 bis 75	5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	VSMVDL26bis35_66bis75SMTDL Tag.doc	
5	Einfluss von Stimuli	12	Wiederbesuche: Ergebnisse der Signifikanztests GLM für alle Versuchsabschnitte	5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	VSMWME.doc	Achtung! Berechnung der Werte nicht signifikanter Parameter in dieser Datei moeglicherweise nicht aktuell.
5	Einfluss von Stimuli	13	Anflugdauern: Ergebnisse Signifikanztests GLM VDL 71 bis 80	5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	VSMAnflugdauer.doc	Achtung! Berechnung der Werte nicht signifikanter Parameter in dieser Datei moeglicherweise nicht aktuell.
5	Einfluss von Stimuli	14	Anflugdauern: Ergebnisse Posthoc-Tests VDL 71 bis 80	5Sinnesmodalitaeten/Auswertung	VSMAnflugdauer.doc	