

EBERHARD KARLS
UNIVERSITÄT
TÜBINGEN



**Ortslernen und Routenlernen
bei Ratten -
Versuche auf erhöhten Labyrinthen**

Diplomarbeit

der Fakultät für Biologie
der Eberhard Karls Universität Tübingen

vorgelegt von

Dominik Seffer

Tübingen, Februar 2009

Erstgutachter: **Prof. Dr. Hanspeter A. Mallot**

(Lehrstuhl Kognitive Neurowissenschaften, Zoologisches Institut, Universität Tübingen)

Zweitgutachter: **Dr. Andreas von Ameln-Mayerhofer**

(Abteilung Neuropharmakologie, Zoologisches Institut, Universität Tübingen)

Erklärung

Hiermit erkläre ich, dass ich diese Arbeit selbst verfasst und keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt habe.

Tübingen, den 02. Februar 2009

Dominik Seffer

*“When an organism acts upon the environment in which it lives,
it changes that environment in ways that often affect the organism itself.*

*Some of these changes are what the layman calls rewards, or what are generally referred to technically as reinforcers:
When they follow behavior in this way they increase the likelihood that the organism will behave in the same way again.”*

(aus „Schedules of reinforcement“ von Ferster und Skinner, 1957)

Zusammenfassung

Nahrungssuchende Tiere sind in der Lage sich an die Orte zu erinnern, an welchen sie zuvor mit Futter belohnt wurden. Diese Voraussetzung wird für Studien, die das Lernverhalten analysieren, umfangreich genutzt und hat zu einer Vielfalt räumlicher Aufgabenstellungen für Tiere geführt. Dennoch bleibt die Frage weiterhin bestehen, wie Orte und Routen im Gehirn eines Tieres repräsentiert sind.

In der vorliegenden Arbeit wird ein neues experimentelles Modell unter Verwendung von einem erhöhten Labyrinthaufbau mit automatischen Futterspendern vorgestellt, welches den Vergleich von Orts- und Routenlernen bei Ratten ermöglicht. In der Ortsbedingung wurden Ratten trainiert, zwei Orte anhand der Futtermenge zu unterscheiden, die sie an diesen Plätzen erhielten. In der Routenbedingung konnten Ratten einen einzelnen belohnten Platz über zwei verschiedene Routen erreichen. Die Futtermenge war abhängig vom gewählten Weg, über den sie zum Futterspender gelangten. Dieses Paradigma erlaubte die Frage zu beantworten, ob die Lernraten bei Ortsbedingungen und Routenbedingungen unterschiedlich sind. Es wurde angenommen, dass sich die Lernraten für beide Bedingungen, trotz identischer Routenkomplexität, unterscheiden würden, wenn sich auch die mentale Repräsentation für Orte und Wege unterscheidet.

Die Ergebnisse unterstützen diese Hypothese, aber es bleibt ungeklärt, ob Ratten überhaupt in der Lage sind, eine Route mit einer Information über den Platz, zu dem sie führt, zu versehen.

Abstract

Foraging animals are capable of remembering the locations at which they have previously received food reward. This condition is used extensively for behavioral analysis of learning and has led to a great variety of spatial tasks for animals. However, the question how locations and routes are represented in the animals brain remains to be elucidated.

In this thesis a novel experimental paradigm using an elevated maze setup with automatic feeders is presented, that allows comparing place learning and route learning in rats. In the place learning condition, rats were trained to distinguish two places according to the amount of food reward they obtained at these places respectively. In the route learning condition, rats could reach a single rewarded place along two different routes. Food reward depended on which route they took to get to the feeder. This paradigm allowed answering the question, whether the learning rates in a place learning task and a route learning task are different. It was hypothesized that the mental representations of places and routes are different resulting in different learning rates when route complexity is constant in both tasks.

The results support this assumption, but it remains obscure, whether rats are even capable of labeling a route with information about the place to which it guides.

Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung.....	4
Abstract.....	5
Inhaltsverzeichnis.....	6
1. Einleitung.....	8
1.1 Verhalten und Kognition.....	8
1.1.1 Verhaltensforschung.....	8
1.1.2 Kognition und Raumkognition.....	10
1.2 Die Ratte als Versuchstier.....	11
1.3 Labyrinthversuche.....	12
1.4 Fragestellungen dieser Diplomarbeit.....	16
1.4.1 Versuch 1: Ermittlung der optimalen Wegsteigung.....	16
1.4.2 Versuch 2: Einfluss der Winkelgeometrie auf das Laufverhalten.....	17
1.4.3 Versuch 3: Ortspräferenz in Abhängigkeit der Futterzeigedauer.....	19
1.4.4 Versuch 4: Ortslernen vs. Routenlernen.....	19
2. Material und Methoden allgemein.....	21
2.1 Versuchsaufbau.....	21
2.2 Versuchsraum.....	21
2.3 Hardware.....	22
2.3.1 Lichtschranken.....	22
2.3.2 Futterspender.....	22
2.4 Software.....	23
2.5 Versuchstiere.....	23
2.6 Datenaufzeichnung und -auswertung.....	24
3. Experimente.....	26
3.1 Versuch 1: Ermittlung der optimalen Wegsteigung.....	26
3.1.1 Ziel.....	26
3.1.2 Aufbau: Steigungs-Konfiguration.....	26
3.1.3 Methodik.....	27
3.1.4 Ergebnisse.....	28
3.1.5 Diskussion.....	31

3.2 Versuch 2: Einfluss der Winkelgeometrie auf das Laufverhalten.....	32
3.2.1 Ziel.....	32
3.2.2 Aufbau: Rauten-Konfiguration.....	32
3.2.3 Methodik.....	34
V2a Zufallsreihenfolge.....	34
V2b erschwerte Zufallsreihenfolge	34
3.2.4 Ergebnisse.....	35
3.2.5 Diskussion.....	38
3.3 Versuch 3: Ortspräferenz in Abhängigkeit der Futterzeigedauer.....	40
3.3.1 Ziel.....	40
3.3.2 Aufbau: Radial-Konfiguration.....	40
3.3.3 Methodik.....	41
3.3.4 Ergebnisse.....	43
3.3.5 Diskussion.....	55
3.4 Versuch 4: Ortslernen vs. Routenlernen.....	57
3.4.1 Ziel.....	57
3.4.2 Aufbau: Orts- bzw. Routen-Konfiguration.....	57
3.4.3 Methodik.....	58
V4a Ortsbedingung.....	58
V4b Routenbedingung.....	58
3.4.4 Ergebnisse.....	59
3.4.5 Diskussion.....	63
4. Allgemeine Diskussion.....	65
Ausblick.....	66
Literaturverzeichnis.....	68
Danksagung.....	72

1. Einleitung

1.1 Verhalten und Kognition

Die Frage nach der Existenz tierischer Intelligenz wurde bereits 1871 von Charles Darwin [*The descent of man and selection in relation to sex*, nachzulesen in Pearce, 2008] gestellt. Von der Idee überzeugt, dass die Evolution ein Prozess von stetig fortschreitender Entwicklung der Intelligenz sei, welche in der menschlichen Intelligenz münden würde, sammelte Romanes in seinem Buch *Animal intelligence* von 1882 diverse Anekdoten über intelligentes Verhalten verschiedener Spezies. Für seine unwissenschaftliche Herangehensweise und seine unbegründete Annahme, dass Evolutionsprozesse zwangsläufig in einer gemeinsamen, gleichartigen Intelligenz münden würden, wurde Romanes scharf kritisiert. Dennoch gab er den ersten Anstoß für Untersuchungen auf diesem Gebiet.

1.1.1 Verhaltensforschung

Gegen Ende des 19. Jahrhunderts veröffentlichte Edward Lee Thorndike Studien über Katzen, die in der Lage waren sich aus sogenannten Rätselkisten zu befreien. Zusammen mit John B. Watson (1914), welcher Thorndikes Erkenntnisse und die Pavlov'schen Prinzipien der klassischen Konditionierung (Verhaltensweisen stellen in erster Linie Reaktionen auf äußere Reize dar) von der Tier- auf die Humanpsychologie übertrug, legte er den Grundstein für den Behaviorismus. Dieser stellte das Beobachten von Verhalten unter standardisierten Laborbedingungen in den Vordergrund und wurde in den 50er Jahren von Burrhus F. Skinner maßgeblich beeinflusst, der als Verfechter des radikalen Behaviorismus galt. Skinner prägte den Begriff der operanten Konditionierung, welche Verhaltensweisen verstärken oder abschwächen kann. Im Gegensatz zum Reiz-Reaktions-Prinzip der klassischen Konditionierung, basiert dieser Typ der Konditionierung auf Prinzipien von Versuch und Irrtum. Ein häufig verwendetes Versuchsparadigma ist die Skinner-Box, in der eine Ratte lernt, einen Hebel zu betätigen, um eine Futterbelohnung zu bekommen. Das Futter dient hierbei als positiver Verstärker für das Verhalten den Hebel zu drücken, was dazu führt, dass sie ihn wiederholt drücken wird. Die vorher zufällige Bewegung wird nun gezielt ausgeführt.

Nach einer bestimmten Lernzeit ist das Verhalten so stark ausgeprägt, dass die Ratte unaufhörlich den Hebel drückt, bis ihre Motivation, in diesem Fall der Hunger, nicht mehr vorhanden ist. Es gibt auch negative Verstärker, bei denen das Versuchstier lernt einem aversiven Reiz (z. B. Stromschock, Luftstoß, Licht) zu entgehen, indem es ein bestimmtes Verhalten zeigt.

Neben dem in Nordamerika vorherrschenden Behaviorismus, entwickelte sich in Europa die Ethologie aus einem Bereich der Zoologie, mit wichtigen Vertretern wie Konrad Lorenz und Nikolaas Tinbergen (1963). Im Gegensatz zu den Behavioristen waren sie der Meinung, dass Verhalten nicht ausschließlich erlernt wird. Sie beschrieben im Erbgut verankerte Instinkthandlungen, die durch einen Schlüsselreiz ausgelöst werden und der Arterhaltung dienen. Ein klassisches Beispiel ist die Eirollbewegung der Graugans. Wird ihr ein Ei als Schlüsselreiz dargeboten, versucht sie dieses mit ihrem Schnabel in ihr Nest zu rollen. Sie führt diese stereotype Bewegung immer bis zum Ende aus, auch wenn das Ei während der Ausführung entfernt wurde. Diese arteigene Triebhandlung wurde von Lorenz als Erbkoordination bezeichnet (engl. „fixed action pattern“).

Inzwischen ist man davon überzeugt, dass sowohl Lernen als auch Instinkte zur Arterhaltung beitragen. In den 60er Jahren hat sich aus dem Behaviorismus unter Einfluss der Ethologie der Kognitivismus entwickelt, der davon ausgeht, dass Lernen von Prozessen beeinflusst wird, die zwischen Reiz und Reaktion liegen. Edward Tolman (1948) bildete mit seiner „Zeichen-Gestalt-Theorie“ (nachzulesen bei Stangl, 2009) den Übergang zwischen verhaltensorientierten Lerntheorien zu den kognitiven Konzepten. Demnach laufe das Lernen zielgerichtet ab und der Lernende erlernt nicht die Bewegung, sondern die Bedeutung. Dabei werden drei Ebenen beschrieben: bedingte Reflexe, Versuch und Irrtum, sowie Lernen durch Einsicht. Tolman und Hoznik (1930) konnten in einem Versuch nachweisen, dass Lernen auch latent stattfinden kann. Dabei wurden hungrige Ratten für mehrere Durchgänge in ein Labyrinth gesetzt und sollten einen Weg finden, ohne dass ein Verstärker (z. B. Futter) vorhanden war. Ab dem elften Durchgang wurde Futter präsentiert, wodurch sich die Leistung der Tiere erheblich verbesserte. Die Tiere hatten offensichtlich schon in den vorherigen Durchgängen, trotz Abwesenheit eines Verstärkers, Wissen über die Umgebung erlangt. Sie konnten dies unmittelbar anwenden, als es einen Anreiz für ein bestimmtes Verhalten gab, in diesem Fall den richtigen Weg zu finden.

1.1.2 Kognition und Raumkognition

Nach Edelman (1955) versteht man unter Kognition "[...] jene Vorgänge, durch die ein Organismus Kenntnis von seiner Umwelt erlangt. Im menschlichen Bereich sind dies besonders: Wahrnehmung, Vorstellung, Denken, Urteilen, Sprache. Durch Kognition wird Wissen erworben."

Shettleworth (1998) definiert Kognition als Summe aller Wege, auf denen ein Tier Informationen durch die Sinne aufnimmt, verarbeitet, abspeichert und im Verhalten einsetzt. Bei einem Informationswechsel zwischen Umwelt und Organismus (Kreislauf von Wahrnehmung und Verhalten) wird die Bedeutung eines Reizes durch seine Relevanz für das Verhalten bestimmt (Uexküll, 1956). Mallot (2006) stellt unterschiedliche Komplexitätsstufen des Verhaltens dar. Ab einem bestimmten Niveau werden Reiz und Reaktion assoziiert (Lernen als Anpassung, Verstärkungslernen, prozedurales Lernen, imperatives Gedächtnis). Kognition findet auf einer höheren Ebene statt und wird von Mallot als zielabhängige Flexibilität des Verhaltens definiert. Auf diesem Niveau ist Planung von Verhalten und latentes Lernen ohne unmittelbare Belohnung möglich, was ein Wissensgedächtnis (deklaratives Gedächtnis) voraussetzt.

Im Tierreich ist die Raumkognition die am weitesten verbreitete kognitive Leistung. Es wurden bereits viele Studien durchgeführt, die zur Aufklärung des Zusammenhangs zwischen Ortsgedächtnis, Navigationsaufgaben und den zugrunde liegenden neuronalen Prozessen beitragen sollten. Häufig werden Dissoziationsstudien (Läsionen, pharmakologische oder genetische Beeinträchtigungen) dazu eingesetzt, Rückschlüsse vom neuronalen Substrat auf den Kognitionsprozess zu ziehen. Allerdings gestaltet sich eine einheitliche Interpretation der Daten als sehr problematisch, da sich trotz ähnlicher Ergebnisse keine eindeutigen Aussagen treffen lassen (Sutherland und Hamilton, 2004). Auch bei der Raumkognition unterscheidet man zwischen unterschiedlichen Komplexitätsstufen (Trullier et al., 1997). Während Zielfahrt und Zielführung (Guidance¹) von geringer kognitiver Last sind, erfordert die Orts-Aktions-Verknüpfung (Place Recognition – Triggered Response) höhere Fähigkeiten. Plätze können dabei mit zielführenden Reaktionen in Form von Motorkommandos verknüpft sein („an der Kirche rechts“). Dabei befindet man sich noch auf einer Reiz-Reaktions-Ebene.

1) entspricht einem Schnappschuss-Algorithmus, der von Cartwright und Collett (1982) bei Bienen und Ameisen nachgewiesen wurde

Enthält das Ortsgedächtnis zudem noch zielabhängiges Aussagewissen („Um nach Hause zu kommen, muss ich an der Kirche rechts abbiegen, zur Uni jedoch links.“), erreicht man das kognitive Niveau im engeren Sinne. Man spricht dann von topologischer Navigation, das deklarative Ortsgedächtnis bezeichnet man als kognitive Karte. Sie ermöglicht die Verwendung von Routen, die aus Teilstrecken bereits bekannter Routen bestehen. Bei der metrischen Navigation werden zusätzlich die metrischen Informationen zu den Orten abgespeichert. So können neue, unbekannte Teilstrecken zwischen zwei Orten generiert werden, z. B. Abkürzungen.

Bis heute sind sich die Experten nicht einig, ob Tiere eine kognitive Karte besitzen. Während Tolman (1948) und O'Keefe und Nadel (1978) Hinweise auf eine mögliche Existenz kognitiver Karten bei Ratten lieferten, wird das von anderen Forschern vehement in Frage gestellt (Bennett, 1996). Eine weitere Frage beschäftigt sich mit der Art und Weise, wie Orte und deren Verbindungen mit Informationen verknüpft werden. Mallot und Basten (2008, in press) schlagen ein hierarchisches Graphenmodell für das räumliche Gedächtnis vor.

1.2 Die Ratte als Versuchstier

Über 80% der eingesetzten Versuchstiere in der Europäischen Union sind Ratten und Mäuse (Burn, 2008). Ratten sind nachtaktiv und leben in ihrer natürlichen Umgebung in dunklen Höhlensystemen unter der Erde. So mag man sich zunächst fragen, warum diese Tiere in den meist hellen, sauberen und vor allem tagsüber durchgeführten Versuchen bevorzugt werden. Dies hat mehrere Gründe: Ratten sind leicht zu halten und benötigen im Vergleich zu anderen Versuchstieren, Affen beispielsweise, wesentlich weniger Platz. Sie besitzen eine hohe Reproduktionsrate (Barnett, 1975) und einen sehr kurzen Generationszyklus, was bei der Zucht eine wichtige Rolle spielt. Um bei Versuchen die individuellen Unterschiede zwischen den einzelnen Tieren gering zu halten, stammen Versuchsratten aus Inzuchtstämmen. Dadurch sind sie sich genetisch so ähnlich, wie eineiige Zwillinge. Auch für die Untersuchung verschiedener Krankheiten gibt es spezielle Stämme, die über mehrere Generationen gezüchtet wurden und die jeweiligen Symptome (z. B. Diabetes) zeigen. In der Pharmaindustrie werden Ratten häufig verwendet, da die Körperfunktionen von Ratten und Menschen sehr ähnlich sind und eine etwa 90-prozentige Übereinstimmung der Gene vorliegt.

Da Ratten schon lange als Versuchstiere in der Verhaltensforschung eingesetzt werden, hat sich im Laufe der Jahre eine gute Kenntnis ihrer Wahrnehmungs- und Bewegungsleistungen angesammelt (Burn, 2008), die man in weiteren Experimenten berücksichtigen sollte.

Im Rahmen dieser Arbeit wurden Ratten der Spezies *Rattus norvegicus* vom Stamm Long-Evans eingesetzt, die sich durch eine schwarze Pigmentierung des Fells im Kopf-, Schulter- und Rückenbereich auszeichnen. Dieser Stamm wurde 1915 von Long und Evans entwickelt, indem sie ein Wildtyp Männchen mit mehreren Wistar Weibchen (Albinos) kreuzten (Long und Evans, 1922, zitiert in Weisbroth, 1969).

1.3 Labyrinthversuche

Warner und Warden (1927) definierten ein Labyrinth als „[...] eine Apparatur ohne Rätselvorrichtung, die so gebaut ist, dass sie zur Lösung die Auswahl der kürzesten Route (räumlich oder zeitlich) zu einem Ziel, welches an konstanter Position bleibt, erfordert.“ Die Arbeiten von Tolman zählten zu den ersten Labyrinthversuchen und die Ergebnisse lieferten Hinweise zu einer möglichen Existenz kognitiver Karten. Tolman und Hoznik (1930) zeigten, dass Ratten in der Lage waren, Abkürzungen oder alternative Routen zu einem Ziel zu finden, wenn der ursprüngliche Weg nicht länger zugänglich war. Auch bei Hamstern (*Mesocricetus auratus*) wurde die Fähigkeit gefunden, Abkürzungen zu nehmen (Chapuis und Scardigli, 1993). Im Sonnenstrahl-Labyrinth zeigten Tolman et al. (1946 I) das Lernen räumlicher Zusammenhänge. Die Versuchstiere konnten dabei ihr räumliches Wissen, welches sie in einem Labyrinth sammelten, auf ein neues, völlig unbekanntes Labyrinth übertragen. Des Weiteren fanden Tolman et al. (1946 II) zwei unterschiedliche Lernarten in einem T-Labyrinth (siehe Abb. 1A). Eine Gruppe von Ratten sollte dabei eine Position im Raum lernen (Ortslernen, „place learning“) und wurde im Labyrintharm immer an diesem Ort belohnt, auch wenn sich der Startpunkt änderte. Eine weitere Gruppe sollte immer das gleiche Motorprogramm zeigen, z. B. immer den rechten Arm vom Startpunkt aus nehmen (Reaktionslernen, „response learning“). Bei beiden Gruppen konnte man einen Lerneffekt finden, allerdings waren die Ortslerner wesentlich schneller. Das könnte damit zusammenhängen, dass es im Tierreich natürlicher ist, bestimmte Plätze zu lernen als bestimmte Reaktionen.

Ähnliche Resultate fanden auch Packard und McGaugh (1996), die zeigen konnten, dass der Hippocampus beim Ortslernen und die Basalganglien, speziell der Nucleus caudatus als Teil des Striatums, eine Rolle für das Reaktionslernen spielen. Das entspricht auch dem Gedächtnismodell nach Squire (2004), bei dem das Striatum für prozedurales Lernen zuständig ist. Bei ihren Versuchen beobachteten Packard und McGaugh zudem, dass sich die Versuchstiere zunächst anhand visueller Landmarken orientierten und im späteren Verlauf nur noch eine simple Motorantwort zeigten. Durch Glutamatinfusion in die o.g. Hirnareale nach den Trainingsläufen kann man sogar beeinflussen, welche der beiden Lernarten stattfinden soll (Packard, 1999). Ob eine der beiden Lernarten besser als die andere sein könnte, ist bis heute noch unklar. Auf diesem Gebiet wurden bereits viele Experimente mit gegensätzlichen Ergebnissen durchgeführt. Cole et al. (2007) tragen mit neuen Erkenntnissen teilweise zur Klärung bei und zeigen, dass bei verschiedenen Studien die Struktur der Plätze nicht eindeutig definiert war.

Im Bereich des kognitiven Lernens gibt es neben dem T-Labyrinth noch weitere Versuchsparadigmen. Ein klassischer Versuchsaufbau in der Verhaltensforschung ist das Radial-8-Arm-Labyrinth (siehe Abb. 1B). Olton und Samuelson (1976) konnten zeigen, dass Ratten bei der Futtersuche nur selten in bereits besuchte Arme liefen. Die Experimente wurden von Olton et al. (1977) in einem 17-armigen, erhöhten Labyrinth wiederholt und es wurde gezeigt, dass innerhalb der ersten 17 Entscheidungen 14 verschiedene Arme besucht wurden. Geruchsmarkierungen oder andere Hinweise im Labyrinth für die Versuchstiere wurden ausgeschlossen. Nach Timberlake (2002) könnten taktile Reize¹ zu Beginn einer Explorationsphase eine wichtige Rolle für das Armfolgeverhalten spielen.

Vor allem in der Angstforschung wird das Erhöhte-Plus-Labyrinth (siehe Abb. 1C) eingesetzt, auf dem die Ratten in eine Konfliktsituation zwischen Exploration und Sicherheit geraten (Schulz-Klaus, Fendt und Schnitzler, 2005; Review von Hogg, 1996). Jeweils zwei der vier Arme besitzen Wände, die anderen sind offen. Wenn man Futter an verschiedenen Punkten im Labyrinth präsentiert, wird die Ratte es, abhängig vom Angstzustand, es sich holen oder nicht. Dabei kann man z. B. durch eine Pharmakon-Applikation das Verhältnis zwischen Angst und Explorationsdrang verschieben, um anhand des gezeigten Verhaltens Rückschlüsse über die Wirkung des Pharmakons oder auf die Funktion einer bestimmten Gehirnregion zu ziehen.

1) Stimulierung der Schnurrhaare durch die Wände im Labyrinth

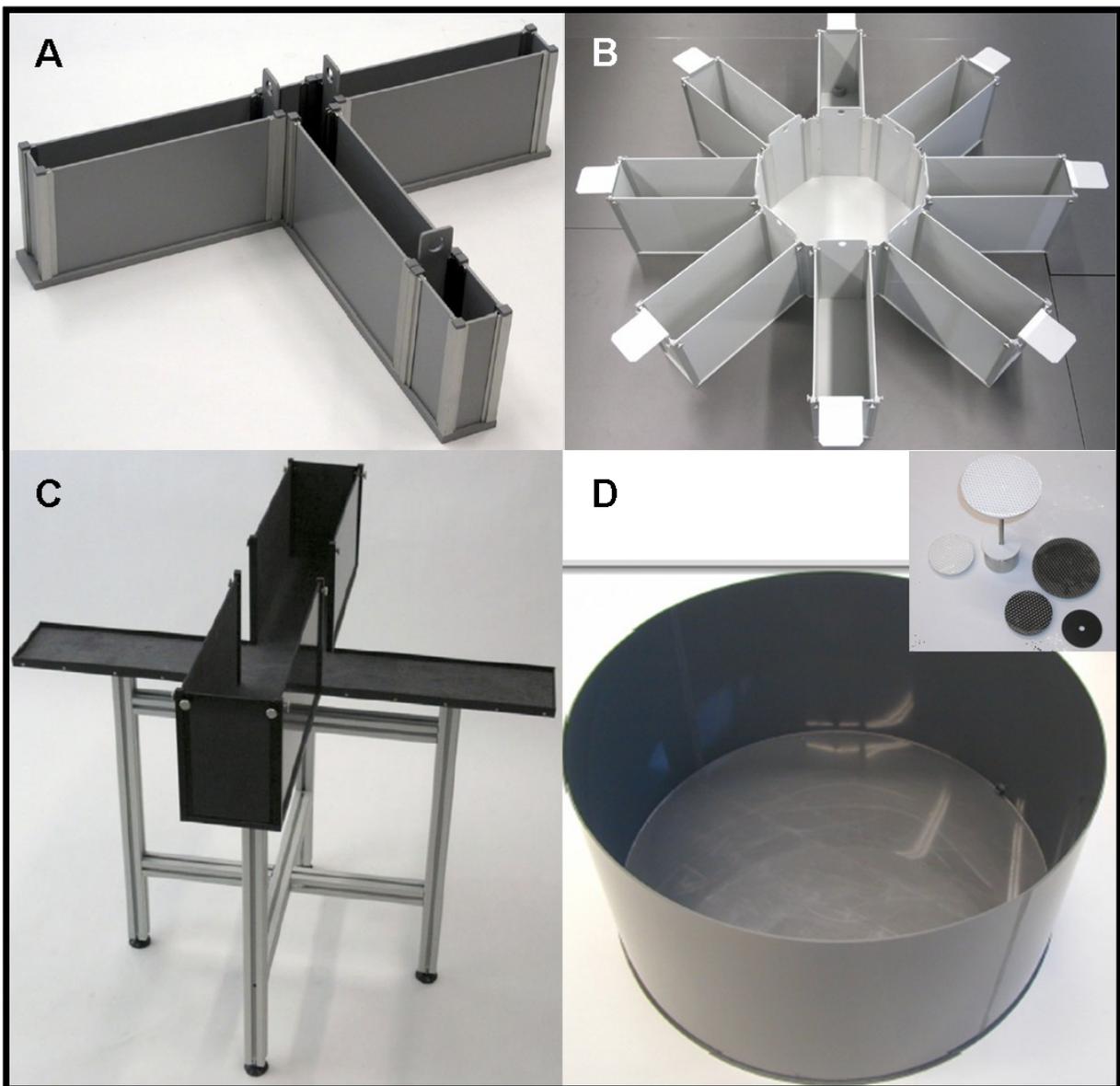


Abbildung 1: Verschiedene Labyrinthsysteme für Ratten (verändert nach TSE-Systems, 2008)
A – T-Labyrinth, **B** – Radial-8-Arm-Labyrinth,
C – Erhöhtes-Plus-Labyrinth, **D** – Wasserlabyrinth mit verschiedenen Plattformen (kleines Bild)

Ein vor allem für die Raumkognition interessantes Versuchsparadigma ist das Wasserlabyrinth nach Morris (siehe Abb. 1D; Morris 1981). In dieser Arena lernen die Versuchstiere, verborgene Plattformen unterhalb einer undurchsichtigen Wasseroberfläche aufzufinden, um nicht länger schwimmen zu müssen. Es gab auch schon erste Versuche diese Aufgabe in virtueller Realität zu simulieren (Schnee, 2008). Hamilton et al. (2008, in press) konnten im Wasserlabyrinth die Ergebnisse von Tolman et al. (1976 II) und Packard und McGaugh (1996) hinsichtlich Orts- und Reaktionslernen bestätigen.

1. Einleitung

Zum Verständnis der neuronalen Basis von Navigation wurden bisher viele Versuche in horizontalen, zweidimensionalen Umgebungen gemacht. Neue Studien mit einem Stecktafellabyrinth (siehe Abb. 2) von Jovalekić et al. (2008) untersuchen die Navigation in vertikaler Dimension. Es konnte gezeigt werden, dass die Versuchstiere den direkten Weg zum Ziel fanden, was in diesem Fall eine diagonale Trajektorie¹ zur Folge hatte. Wurde jedoch eine Barriere zwischen Startpunkt und Ziel platziert, beobachtete man zunächst eine Initialpräferenz für vertikale Abschnitte, um zum Ziel zu gelangen (Tiere liefen zuerst nach oben, dann nach rechts). Nach einigen Durchgängen fand allerdings ein Wechsel statt und es wurde zuerst die horizontale Komponente gelöst. Außerdem konnte gezeigt werden, dass Ratten in der Lage sind je nach Position der Barriere den kürzesten Weg zum Ziel zu wählen.

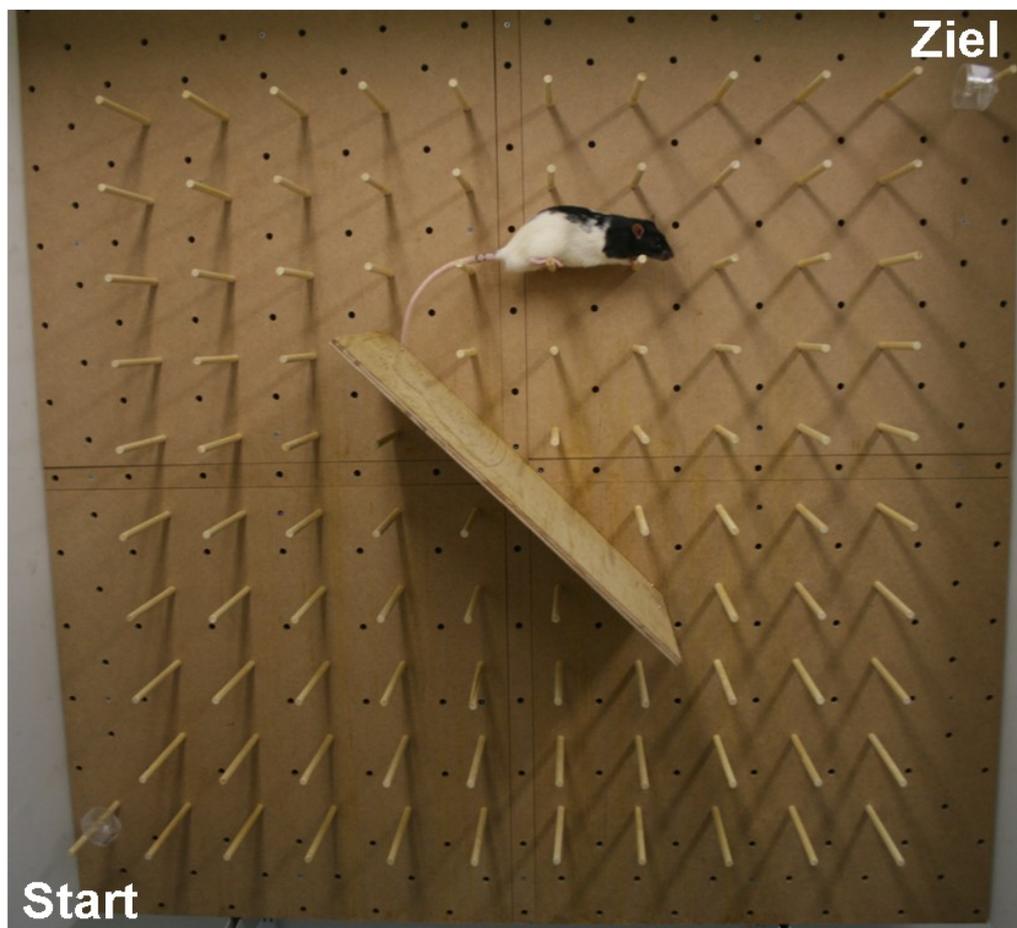


Abbildung 2: Vertikal ausgerichtetes Stecktafellabyrinth (verändert nach Jovalekić et al.)
Während der Versuche wurden Barrieren zwischen Startpunkt und Zielposition platziert.

1) Flugbahn oder Bewegungspfad eines Objekts

1.4 Fragestellungen dieser Diplomarbeit

In der vorliegenden Arbeit wurden Verhaltensversuche mit Ratten auf einem erhöhten Labyrinth durchgeführt. Die erste Aufgabe war die Konstruktion des Labyrinthsystems, welches Langzeitversuche ohne ständige Präsenz des Experimentators ermöglichen sollte. Eine weitere Anforderung an den Versuchsaufbau war eine bestimmte Variabilität, so dass geometrische Strukturen von unterschiedlicher Komplexität gebaut werden konnten. Ein sechseckiger Aufbau mit einer Zwischenplattform, die von allen Ecken zugänglich war, wurde als Grundkonzept verwendet. Durch Änderung der Eckpunkteanzahl und unterschiedliche Anordnungen der Verbindungswege, konnten verschiedene Labyrinth erzeugt werden. Einen ganz ähnlichen Versuchsaufbau benutzten auch Poucet und Herrmann (2001), die Unterschiede im Explorationsmuster der Ratten bei Licht und Dunkelheit fanden. Uster et al. (1976) untersuchten das Explorationsverhalten in Abhängigkeit von der geometrischen Komplexität in einem sechseckigen Labyrinth.

1.4.1 Versuch 1: Ermittlung der optimalen Wegsteigung

Das Ziel bei Navigationsexperimenten ist in der Regel das Finden einer optimalen Route, z. B. den kürzesten Weg. Bei Wegen gleicher Länge gilt der Weg als optimal, der mit geringerem Aufwand (Kosten) verbunden ist. In den folgenden Versuchen sollten auf- und absteigende Wegstrecken die Navigationsleistung der Ratten verbessern, indem sie die Kosten für das Laufen auf dem Labyrinth erhöhten. Nur durch eine effiziente Routenplanung konnten diese minimiert werden. In einem Experiment von Grobéty und Schenk (1992) wurde gezeigt, dass das Einführen von Steigungen sich nicht negativ auf die Leistung der Versuchstiere auswirkt. In ihrem Versuch verwendeten sie unterschiedliche Steigungen von 5° bis 25° , was dazu führte, dass die Ratten die Steigung als internen Labyrinthhinweis benutzten und sich die Lernkurven, im Vergleich zu einer Kontrollgruppe ohne Steigungen, weiter verbesserten. Diese Befunde konnten von Brown und Lesniak-Karpiak (1993) bestätigt werden.

In diesem Versuch sollte eine Steigung gefunden werden, die möglichst hohe Kosten verursachte, ohne die Leistung der Versuchstiere und das natürliche Laufverhalten negativ zu beeinflussen.

1.4.2 Versuch 2: Einfluss der Winkelgeometrie auf das Laufverhalten

Die Anregung zu diesem Versuch gaben die Experimente von Gallistel und Cramer (Cramer, 1995; Review von Gallistel und Cramer, 1996), die Hinweise für die Existenz kognitiver Karten bei Grünen Meerkatzen (Vervet Monkeys, *Chlorocebus pygerythrus*) fanden, die ein sogenanntes Traveling Salesman Problem¹ (TSP) lösen mussten. Dabei wurde beobachtet, dass die Affen abhängig vom Zielpunkt, zwei unterschiedliche Routen bei der Futtersuche nutzten. Blieben sie nach dem Fressen am Futterort, liefen sie eine Z-Route. Kehrtten sie direkt zum Startpunkt zurück, wurde eine Raute abgelaufen. Diese Ergebnisse demonstrierten, dass Grüne Meerkatzen in der Lage waren, mehrere Schritte im Voraus zu planen. Bureš et al. (1992) konnten zeigen, dass auch Ratten dazu im Stande sind, einfache Versionen des TSP zu lösen. Sie schlussfolgerten daraus allerdings keine zwangsläufige Verwendung einer kognitiven Karte, sondern das Anwenden einer einfachen Regel: „Gehe immer zum nächsten, noch nicht besuchten, Futterplatz.“ („Nearest Neighbor“-Algorithmus).

In diesem Versuch sollten die Ratten ursprünglich das gleiche TSP lösen, wie es den Grünen Meerkatzen präsentiert wurde. Dabei sollte es zwei verschiedene Belohnungssequenzen geben: Gruppe A wäre nach Besuch der beiden Zwischenplattformen und des Zielhauses direkt am Zielhaus belohnt worden. Gruppe B wäre nach Besuch der beiden Zwischenplattformen und des anderen Hauses am Starthaus belohnt worden. Bei optimaler Aufsuche der Futterplätze² hätte man zwei unterschiedlichen Routentypen (Z-Form und Raute) beobachten sollen (siehe Abb. 3). Bei Gruppe A wäre die optimale Route Z-förmig (Starthaus H1, Mittelplattform 1, Mittelplattform 2, Zielhaus H2). Der kürzeste Weg für Gruppe B wäre das Ablaufen einer Raute (Start-/Zielhaus H1, Mittelplattform 1, Haus H2, Mittelplattform 2, Start-/Zielhaus H1).

Dieses Versuchsparadigma hat allerdings einen Nachteil. Für eine Z-förmige Route müssten die Versuchstiere, nachdem sie auf der ersten Zentralplattform angekommen sind, in einem 60° Winkel auf die zweite Zentralplattform abbiegen. Beim Ablaufen einer Raute müssten sie sich am gleichen Entscheidungspunkt für einen 120° Winkel entscheiden. Experimente von Schenk et al. (1990) und Grobéty und Schenk (1991) zeigten, dass Ratten dazu tendieren, jene Arme weniger zu besuchen, zu denen sie in spitzen Winkeln abbiegen müssen.

1) Problem des Handlungsreisenden: Finde die kürzeste Route, die eine bestimmte Anzahl von Städten verbindet

2) kürzester Weg, der alle Futterplätze verbindet

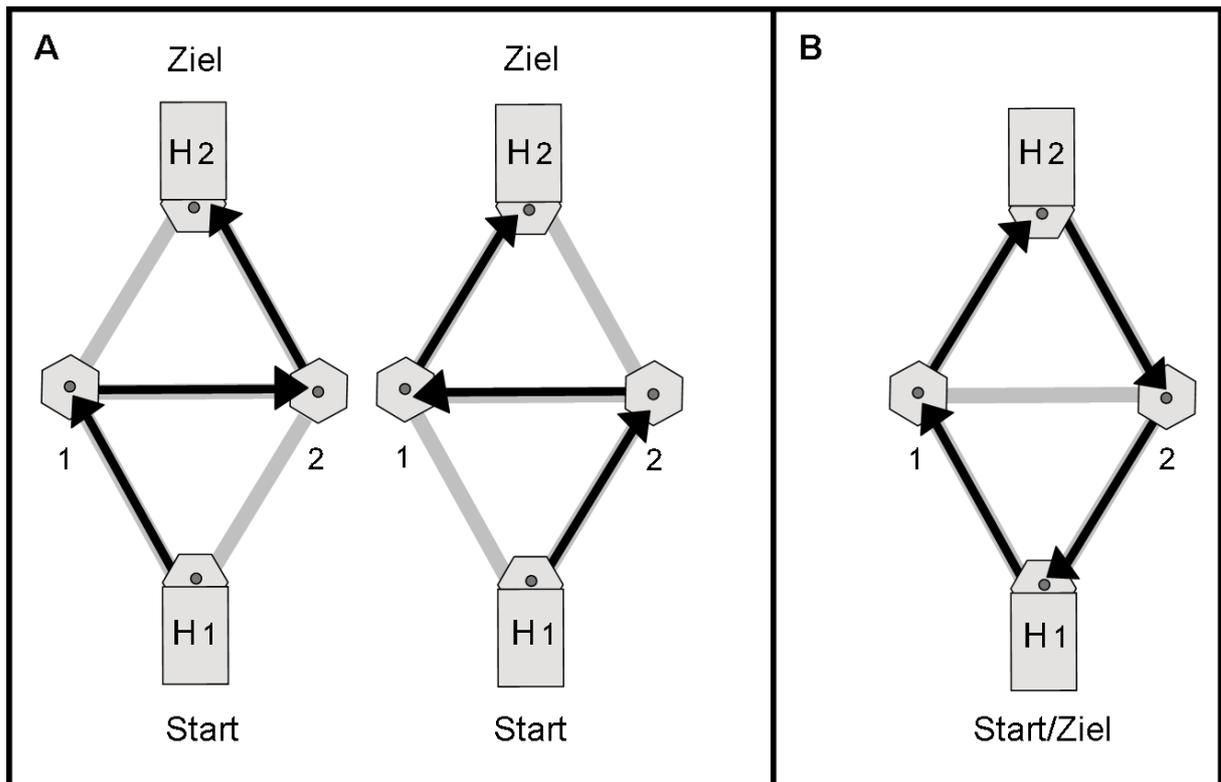


Abbildung 3: Zwei Routentypen für den TSP-Versuch im Rautenlabyrinth

A – Z-förmige Route, B – rautenförmige Route, auch gegen den Uhrzeigersinn möglich

(Plattformen und Stege sind hellgrau dargestellt, H kennzeichnet die Häuschen,

dunkelgraue Punkte markieren Futterspenderpositionen, schwarze Pfeile geben die jeweilige Route an)

Aus diesem Grund wurde zunächst ein Vorversuch durchgeführt, der den Einfluss der Winkelgeometrie auf das Laufverhalten untersuchte. Dabei wurde den Ratten auf dem Rautenlabyrinth in pseudorandomisierter Reihenfolge Futter an allen vier Futterspendern präsentiert und beobachtet, welche Wege gewählt wurden.

Aufgrund der eindeutigen Ergebnisse wurde davon abgesehen den TSP-Versuch durchzuführen.

1.4.3 Versuch 3: Ortspräferenz in Abhängigkeit der Futterzeigedauer

In Versuchen mit Futterbelohnungen wird die Qualität der Belohnung meist durch die Anzahl an Futterstücken (Pellets, Obstscheiben) bestimmt. Bei Ratten wurde beobachtet, dass die Reihenfolge der Armbesuche in einem Labyrinth mit der absteigenden Futtermenge in diesen Armen korrelierte (Hulse und O'Leary, 1982; Ash und Roberts, 1992). Im Rahmen dieser Diplomarbeit sollte in einem Radiallabyrinth bestimmt werden, inwiefern sich unterschiedliche Futterpräsentationszeiten auf die Präferenz für den jeweiligen Ort auswirkten. Dabei wurden Futterspender verwendet, die für eine bestimmte Zeitdauer Futterzugang gewährten. In diesem Versuch wurde untersucht, ob die zeitliche Verfügbarkeit des Futters, anstelle der absoluten Futtermenge, ebenso als Qualitätsmerkmal eingestuft wurde.

Zusätzlich mussten die Ratten lernen, auf unterschiedliche Lichtverhältnisse während des Versuchs zu reagieren. Es gab zwei Beleuchtungsbedingungen: gedimmtes Licht während der Futtersuche und sehr helles Licht während der Ruhephase. Verschiedene Studien mit einer Light/Dark-Box konnten zeigen, dass es bei Nagetieren eine angeborene Aversion gegen stark beleuchtete Bereiche gibt (Bruneau et al., 1980; Review von Hascoët et al., 2001). Damit die ursprüngliche Helligkeit wieder hergestellt wurde, musste sich das Versuchstier für eine bestimmte Zeit im Häuschen aufhalten. Erst dann gab es auch wieder Futter im Labyrinth zu finden. Während das Futter also als positiver Verstärker für das Verhalten eine Suche zu beginnen diente, fungierte das Licht als negativer Verstärker für das Verhalten wieder ins Häuschen zurück zu laufen und auf den nächsten Exkursionsbeginn zu warten.

1.4.4 Versuch 4: Ortslernen vs. Routenlernen

Obwohl bereits zahlreiche Studien im Bereich der Raumkognition bei Mensch und Tier durchgeführt wurden, ist bisher ungeklärt, wie Orte und Routen im Gehirn repräsentiert sind. Mallot und Basten (2008, in press) schlagen ein hierarchisches Graphenmodell für das räumliche Gedächtnis vor, das für verschiedene Komplexitätsstufen Gültigkeit besitzt. Dabei werden Plätze als Knoten eines Graphen angenommen, die über Kanten miteinander verbunden sein können. Die Plätze tragen mehrere sogenannte Label (Etiketten), die lokale Positionsinformationen, globale metrische Koordinaten und die Funktionalität des Platzes (z. B. Futterquelle) angeben.

Verbindungswege zwischen den Knoten werden mit Motorkommandos bzw. Aktionsregeln versehen, die lokale metrische Informationen beinhalten (z. B. „Drehe dich um 90° und laufe 500 Meter.“).

In diesem Versuch wurde das Lernen eines Ortes mit dem Lernen eines Weges verglichen. Es sollte getestet werden, ob ein Ortslabel, das die Futterqualität beschrieb, anstatt an den Ort auch an die hinführende Route assoziiert werden konnte. Bei der Ortsbedingung gab es zwei Plätze, die sich anhand ihrer Futterzeigedauer unterschieden. Wie bereits in Versuch 3 im Radiallabyrinth, sollte sich auch hier eine Ortspräferenz für den stärker belohnten Platz ausprägen. In der Routenbedingung gab es nur einen belohnten Platz, der über zwei verschiedene Wege erreicht werden konnte, wobei die Futterzeigedauer abhängig von der Wegwahl war. Es gab somit eine stärker und eine schwächer belohnte Route, was zur Ausprägung einer Routenpräferenz für erstere führen sollte. Dabei wurde angenommen, dass sich die Lernraten für beide Bedingungen, trotz identischer Routenkomplexität, unterscheiden würden, wenn sich auch die mentale Repräsentation für Orte und Wege unterscheidet. Zudem handelte es sich bei der Routenbedingung um eine unnatürliche Situation, wohingegen das Lernen eines Ortes sehr häufig vorkommt. Es stellte sich die Frage, ob Ratten überhaupt in der Lage sind, eine Route mit einer Information über den Platz, zu dem sie führt, zu versehen. Diese Befunde erlauben Rückschlüsse auf die Struktur von kognitiven Karten bei Ratten.

2. Material und Methoden allgemein

2.1 Versuchsaufbau

Für alle Versuche wurde ein erhöhtes Labyrinth (Elevated Maze) verwendet, um bei den geplanten Langzeitversuchen zu verhindern, dass die Versuchstiere die Apparatur verlassen konnten. Die Höhe von einem Meter hat sich bewährt, da das genau die Grenze zu sein scheint, ab welcher Ratten nicht mehr hinunter springen, obwohl ein Sprung aus dieser Höhe in der Regel unkritisch verläuft. Für die Futtersversorgung wurden automatisierte Futterspender eingesetzt und es gab ein Häuschen mit unbegrenztem Wasserzugang. Das Labyrinth wurde vom Experimentator eigenhändig gebaut und für die verschiedenen Versuche modifiziert. Als Material wurden verschiedene Holzelemente und MDF-Platten verwendet.

2.2 Versuchsraum

Der Versuchsraum (L: 5,9m, B: 3,4m, H: 2,17m) befand sich im 11. Stock des Biologiegebäudes (E11) auf der Morgenstelle in Tübingen. Die Raumtemperatur wurde konstant auf 21°C und die relative Luftfeuchtigkeit auf 40% reguliert. Die Maße des Labyrinths wurden so gewählt, dass die Grundfläche möglichst komplett ausgenutzt wurde (siehe Abb. 4). Während aller Versuche wurde der Raum von sechs Glühbirnen (25 W, Philips) beleuchtet, die 0,7m oberhalb der äußeren Plattformen hexagonal angebracht wurden. Versuchsaufbauten, die nur zwei (Versuch 1) bzw. vier (Versuch 2) Plattformen beinhalteten, wurden so im Raum positioniert, dass jede Plattform von einer Glühbirne beleuchtet wurde. Die Beleuchtungsstärke wechselte je nach Versuchsparadigma.

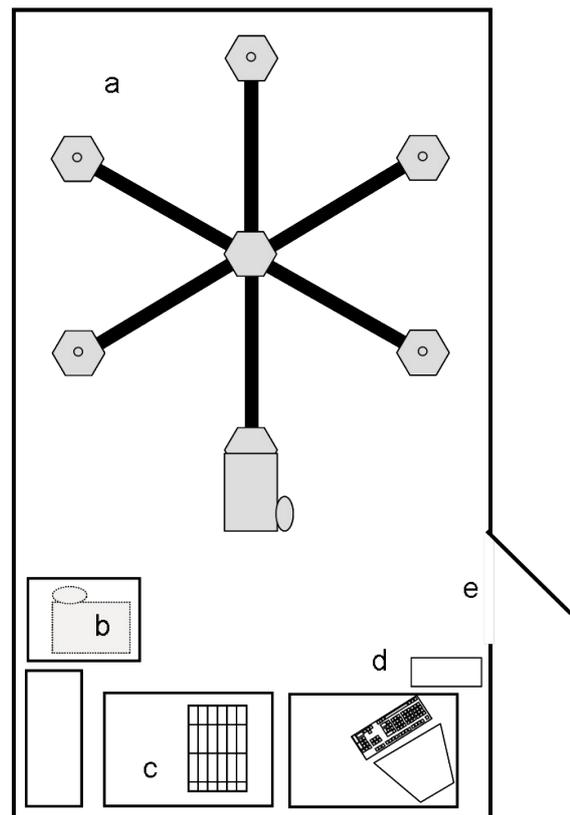


Abbildung 4: Grundriss des Versuchsraums
a – Labyrinth aus Versuch 3, b – Häuschen,
c – Transportkäfig, d – PC und Monitor, e – Tür

2. Material und Methoden allgemein

In einer Ecke des Raumes befand sich, unter einem Tisch, ein identisches Häuschen, wie es auch im Labyrinth integriert war. Es stand für den Fall bereit, dass ein Tier während der Versuche vom Labyrinth gefallen wäre und bot ebenfalls Zugang zu Wasser und Futter.

2.3 Hardware

Die Datenaufnahme und die Versuchssteuerung erfolgte durch einen handelsüblichen PC mit Pentium-III-Prozessor und einem SuSe Linux 9.3 Betriebssystem. Der Rechner war über die Parallele Schnittstelle mit einer Platine verbunden, auf welcher sich die Ein- und Ausgänge der Lichtschranken, der Futterspender und des Dimmers für die Beleuchtung befanden.

2.3.1 Lichtschranken

Das adäquate Design der Lichtschranken war im Rahmen dieser Arbeit eine große Herausforderung. Nachdem das erste System, bestehend aus einem Potentiometer und zwei photosensitiven Widerständen, nach wenigen Experimenten verworfen wurde, setzte sich letztendlich ein IR-LED-System durch. Die Infrarot-Leuchtdiode wurde im Laufsteg, ca. 17cm von dessen Beginn nach innen versetzt, mittig eingelassen. In einem weiteren Loch, ca. 2cm dahinter, befand sich der Sensor. Beim Passieren der Lichtschranke wurde der Lichtstrahl auf den Sensor reflektiert und dieser gab ein Signal an die Platine ab. Im Häuschen war diese Konstruktion leicht modifiziert. LED und Sensor waren jeweils in den gegenüberliegenden Wänden eingelassen und das Signal wurde bei Unterbrechung des Lichtstrahls abgegeben. Das Versetzen der Lichtschranken nach innen war notwendig, da die Ratten den Laufsteg nicht immer genau von vorne betraten, sondern den Weg leicht schräg abkürzten.

2.3.2 Futterspender

Die Futterspender (siehe Abb. 5) wurden einer Futterapparatur für Mäuse nachempfunden, die von Neuhäusser-Wespy und König (2000) entwickelt wurde. Die Teile wurden in der Technikwerkstatt der Biologie der Universität Tübingen gefertigt.

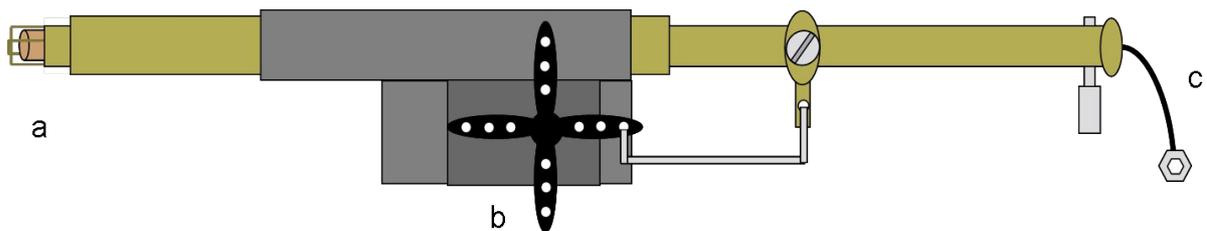


Abbildung 5: Schematische Zeichnung eines Futterspenders

a – Messinggitter und Futterpellet, **b** – Servomotor und Drehkreuz, **c** – skaliertes Kabel

2. Material und Methoden allgemein

Ein Futterspender bestand aus zwei Messingrohren, die ineinander verschiebbar waren. Das innere Rohr konnte, durch ein von einem Servomotor angetriebenes Drehkreuz, im äußeren Rohr axial bewegt werden. Im Innenrohr befanden sich Futterpellets (Ø: 10mm), die durch eine eingebaute Sprungfeder nach vorne in ein Messinggitter gedrückt wurden. Dies war der Futterzugang für die Versuchstiere, die, solange das Innenrohr herausgefahren war, am nun zugänglichen Pellet nagen konnten. Ein skaliertes Kabel am anderen Ende des Rohrs zeigte die noch vorhandene Futtermenge an. Mit Ausnahme von Versuch 1 wurden die Futterspender so angebracht, dass sie nach unten zeigten, was ein Verstopfen mit kleinen Pelletkrümeln verhinderte. Es hat sich zudem als Vorteil erwiesen, die Futterspender mit handverlesenen Pellets zu bestücken, da diese keine einheitliche Größe aufwiesen und es trotz Aufhängung und Sprungfeder im Futterspender zu Verstopfungen des Rohres kommen konnte.

2.4 Software

Die Steuerung der Hardware für die Versuche, sowie die Datenaufzeichnung, erfolgte mittels diverser C-Programme, die von Johannes Thiele zur Verfügung gestellt wurden.

2.5 Versuchstiere

Als Versuchstiere wurden sechs männliche Ratten der Spezies *Rattus norvegicus* (Stamm Long-Evans, Charles River Laboratories, Sulzfeld) eingesetzt. Die Tiere waren zu Beginn der Versuche (Januar 2008) ca. 6 Wochen alt und wogen zwischen 150 und 250g. Sie wurden in der Tierhaltung der Biologie (E11) jeweils zu zweit in einem Makrolonkäfig gehalten und wurden täglich mit Futterpellets und Wasser ad libitum versorgt. Nachdem die Ratten ein Gewicht von ca. 300g erreichten, wurden sie nur noch mit 20g/Tier/Tag gefüttert. Das Gewicht der Ratten wurde wöchentlich kontrolliert, um mögliche ungleichmäßige Nahrungsaufteilung zwischen zwei unterschiedlich dominanten Tieren, durch individuelles Füttern, ausgleichen zu können. Nach sechs Monaten wogen die Tiere zwischen 320 und 450g, nach 12 Monaten zwischen 380 und 500g. Während des Versuchszeitraums wurden zwei Ratten nach einem Kampf für den Rest der Versuchszeit getrennt gehalten. Es konnten keinerlei Verhaltensauffälligkeiten, bedingt durch die Einzelhaltung, festgestellt werden. Im Tierhaltungsraum, in welchem auch Ratten anderer Arbeitsgruppen untergebracht waren, wurden Luftfeuchtigkeit und Temperatur reguliert und die Beleuchtung unterlag einem 12h/12h Hell/Dunkel-Rhythmus (Licht von 7-19 Uhr).

2. Material und Methoden allgemein

Vor Beginn der Versuche wurden die Tiere eine Woche lang täglich für zwei Stunden gehandhabt, um sie an den Umgang mit Menschen, im Speziellen mit dem Versuchsleiter, zu gewöhnen. Während der ersten Versuchsreihen, die primär zum Testen und Anpassen des Labyrinths und seiner Technik dienten, wurden die Tiere langsam an den Versuchsaufbau, der mit der Zeit zunehmend komplexer wurde, gewöhnt. Dabei wurden die ersten Explorationsphasen zunächst in Zweiergruppen absolviert und es gab an allen Futterstationen unbegrenzt Futter.

Die gefressene Futtermenge wurde während aller Experimente erfasst. Fraß ein Tier weniger als die reguläre Tagesration, wurde es in einem separaten Käfig entsprechend nachgefüttert, bevor es zum anderen Tier in den Heimkäfig gesetzt wurde.

2.6 Datenaufzeichnung und -auswertung

Die Daten wurden vom Programm, welches auch den jeweiligen Versuch ansteuerte, in einer Textdatei (siehe Tab. 1) auf dem Rechner abgespeichert.

Tabelle 1: Auszug aus einer Textdatei (r005d081114h1131)

a)	b)	c)	d)	e)	f)
1	8397734	5	1	0	0
0	8397734	15	7551	1	0
1	8407734	5	0	1	10000
1	8407734	6	1	1	0
0	8484239	15	915	2	0

Folgende Parameter wurden aufgezeichnet:

- Spalte a) **Ereignistyp**
Futter- oder Lichtereignisse =1;
Lichtschrankenereignisse (LS) =0
- Spalte b) **fortlaufende Zeit (in ms)**
(seit Versuchsstart)

- Spalte c) **System-Kanal**
Lichtschraken- oder Plattformnummer;
bei Lichtereignis Plattform 6
- Spalte d) **Dauer I (in ms)**
Lichtereignis oder Futter gezeigt =1;
Futter versteckt =0;
LS-Unterbrechung
- Spalte e) **Phase**
Suche =0;
Gefunden =1;
Warten =2
- Spalte f) **Dauer II (in ms)**
Futter gezeigt, Licht an, LS-Ereignis =0;
Futterzeigedauer;
Lichtphasendauer

Der Dateiname (hier als Beispiel r005d081114h1131) ergibt sich aus folgenden Bestandteilen:

- Tiernummer (Ratte 005)
- Datum (14.11.2008)
- Uhrzeit beim Versuchsstart (11:31 Uhr)

Die Textdateien wurden mit MatLab (The MathWorks Inc., Version 7.7 R2008b) in ein MatLab-Format umgewandelt und ausgewertet. Die Auswertung einiger Ergebnisse erfolgte zusätzlich mit Excel (Microsoft Office, 2003).

3. Experimente

3.1 Versuch 1: Ermittlung der optimalen Wegsteigung

3.1.1 Ziel

Die Versuchstiere konnten sich frei auf dem Labyrinth bewegen. Da Ratten mitunter gerne laufen, sollten die Stege eine Steigung beinhalten, um mehr Aufwand für das Umherlaufen zu verursachen. Eine Minimierung dieser Kosten sollte eine effizientere Routenplanung erfordern. In diesem Versuch sollte die Steigung gefunden werden, die den besten Kompromiss zwischen Machbarkeit und Aufwand für das Versuchstier bot.

3.1.2 Aufbau: Steigungs-Konfiguration

Das erste Labyrinth (siehe Abb. 6) bestand aus zwei quadratischen Plattformen (Fläche: $0,2\text{m}^2$), die auf einem Pfosten (Höhe: 1m) angebracht waren. Die Plattformen waren über einen Steg (Länge: $2,5\text{m}$, Breite: 8cm) miteinander verbunden, welcher am Mittelstück durch ein Stativ mit einem Scharnier stufenlos in der Höhe verstellt werden konnte.

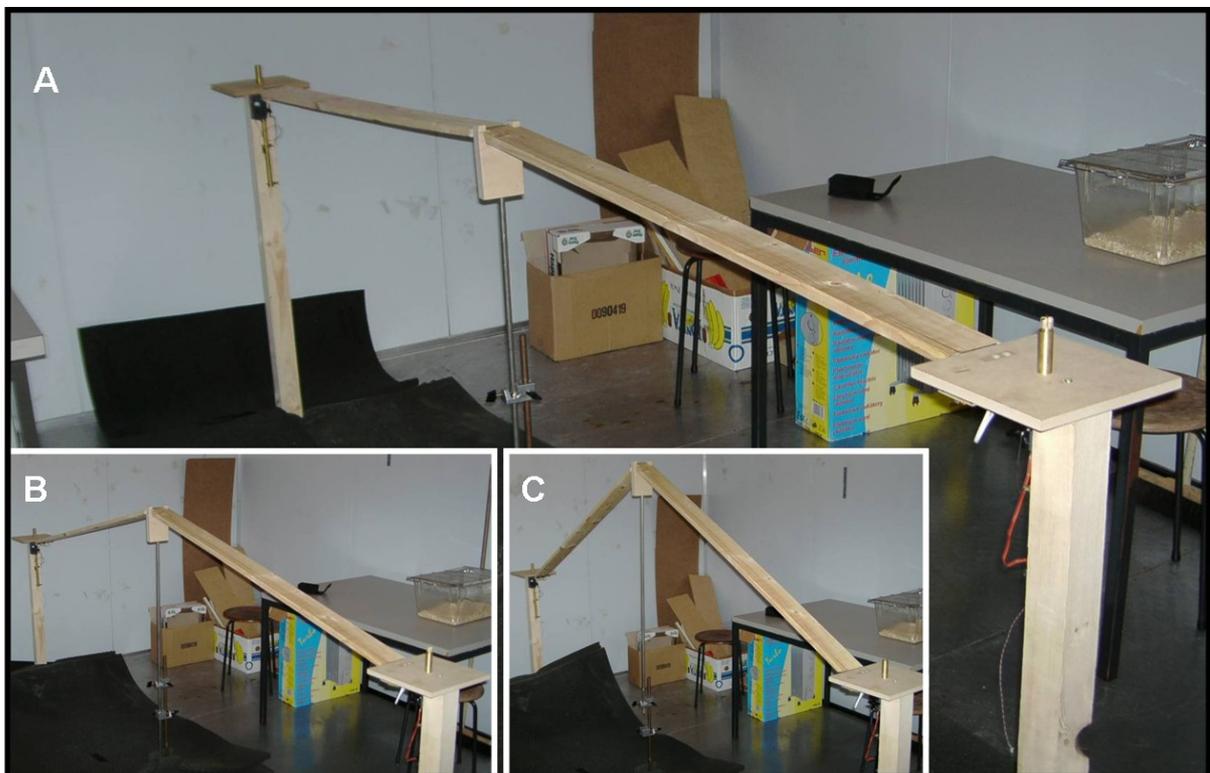


Abbildung 6: Labyrinth aus Versuch 1

A – keine Steigung (0° , Höhe des Scheitelpunkts: 1m), B – mittlere Steigung ($11,5^\circ$, Höhe des Scheitelpunkts: $1,25\text{m}$), C – starke Steigung (37° , Höhe des Scheitelpunkts: $1,75\text{m}$)

Da der Steg eine glatte Oberfläche aufwies, wurden die Außenkanten des Stegs mit Heißkleber präpariert. Dadurch wurden diese Kanten griffiger, was die Gefahr des Abrutschens der Versuchstiere verminderte. In der Mitte der Plattformen wurde jeweils ein Futterspender von unten kommend angebracht, sodass dessen Futterrohr 5cm aus der Plattform ragte. Der Boden unterhalb des Labyrinths wurde mit Schaumstoffmatten ausgelegt, da zu Beginn der Versuche, die jungen und noch unerfahrenen Ratten Probleme mit der Balance auf dem Steg hatten und vereinzelt hinunter fielen.

3.1.3 Methodik

Die Ratten wurden trainiert sich zwischen den beiden Plattformen zu bewegen. Beim Erreichen einer Plattform wurde eine Lichtschranke überschritten, der Futterspender aktiviert und für 30 Sekunden Futter gezeigt. Nachdem ein Futterspender belohnt hatte, konnte er kein zweites mal ausgelöst werden. Um weitere Belohnungen zu erhalten, musste das Tier zur anderen Plattform navigieren, um den zweiten Futterspender zu aktivieren. Das Licht im Raum war auf schwache Beleuchtungsstärke gedimmt (photometrische Messung¹: Zentralplattform 0,6nW/cm²; Außenplattform 1nW/cm²). Ein Versuchsdurchgang dauerte 30 Minuten, pro Tag gab es einen Durchgang pro Tier. Folgende Anzahl an Versuchen wurde gemacht:

- Steigung: 0° (Höhe Scheitelpunkt: 1m) 7 Durchgänge/Tier
- Steigung: 9° (Höhe Scheitelpunkt: 1,2m) 1 Durchgang/Tier
- Steigung 14° (Höhe Scheitelpunkt: 1,3m) 1 Durchgang/Tier
- Steigung 11° (Höhe Scheitelpunkt: 1,25m) 6 Durchgänge/Tier

1) Newport Optical Power Meter, Modell 840; Messung mit Diffusor

3.1.4 Ergebnisse

Im ersten Labyrinthversuch sollten sich die Ratten an das Laufen auf dem Steg gewöhnen. Der Weg wurde zunächst ohne eine Steigung zwischen den zwei Plattformen eingebaut. Es zeigte sich jedoch, dass die Tiere, aufgrund der glatten Oberfläche des Steges, des öfteren abrutschten und das Laufen unnatürlich wirkte. Vereinzelt fielen sie auch vom Labyrinth. Um dem entgegen zu wirken, wurden die Außenkanten des Steges mit Heißkleber präpariert, was dem Steg mehr Griffigkeit einbrachte. Das Laufverhalten verbesserte sich durch diese Maßnahme und die Tiere rutschten deutlich weniger ab. Des Weiteren sollten die Tiere mit der Funktion der Futterspender vertraut gemacht werden und lernen, am dort angebotenen Pellet zu nagen. Das Ausfahren des Futterspenders durch den Servomotor erzeugte ein Geräusch, welches zunächst aversiv auf die Versuchstiere wirkte und bei ihnen ein sogenanntes „Freezing“-Verhalten¹ hervorrief. Nach einigen Durchgängen waren die Tiere jedoch an dieses Geräusch habituiert und begannen das Gebiet um den Futterspender und selbigen zu explorieren. Bereits nach wenigen Minuten schafften sie es, sich kleine Futterbrocken vom Pellet abzunagen.

Um bei den Versuchstieren in den folgenden Versuchen mehr Kosten pro zurückgelegter Wegstrecke zu verursachen, wurden die Stege pro Plattformverbindung jeweils auf- und absteigend angebracht. Dadurch sollten die Ratten dazu gebracht werden ihre Routen zielstrebig zu laufen. In diesem Versuch wurde nach der Explorationsphase für das Labyrinth ermittelt, wie steil die optimale Wegsteigung sein sollte. Dabei wurde die Anzahl der Plattformtransfers (siehe Abb. 7) und die gefressene Futtermenge (siehe Abb. 8) ausgewertet (Anmerkung: Die gefressene Futtermenge wurde die ersten zwei Tage aus technischen Gründen nicht erfasst). Die gemittelten Daten über alle sechs Versuchstiere sind Abbildung 9 zu entnehmen. Es ist zu erkennen, dass ohne eingebaute Steigung eine Transferrate zwischen 20 und 40 (Mittelwert 35, siehe Abb. 10) erreicht wurde und die gefressene Futtermenge durchschnittlich 5,5g betrug. Bei einer Steigung von 9° ging die Transferrate nur geringfügig zurück und es wurde genau so viel Futter gefressen. Beide Werte brachen jedoch bei einer Steigung von 14° ein. Es wurden im Schnitt nur noch 22 Plattformtransfers getätigt und die durchschnittliche gefressene Futtermenge betrug nur noch 3,5g. Außerdem war zu beobachten, dass die Ratten auf dem Steg kaum laufen konnten, sondern vielmehr den Steg entlang rutschten.

1) absolute Körperstarre, welche häufig als Anzeichen von Furcht gezeigt wird

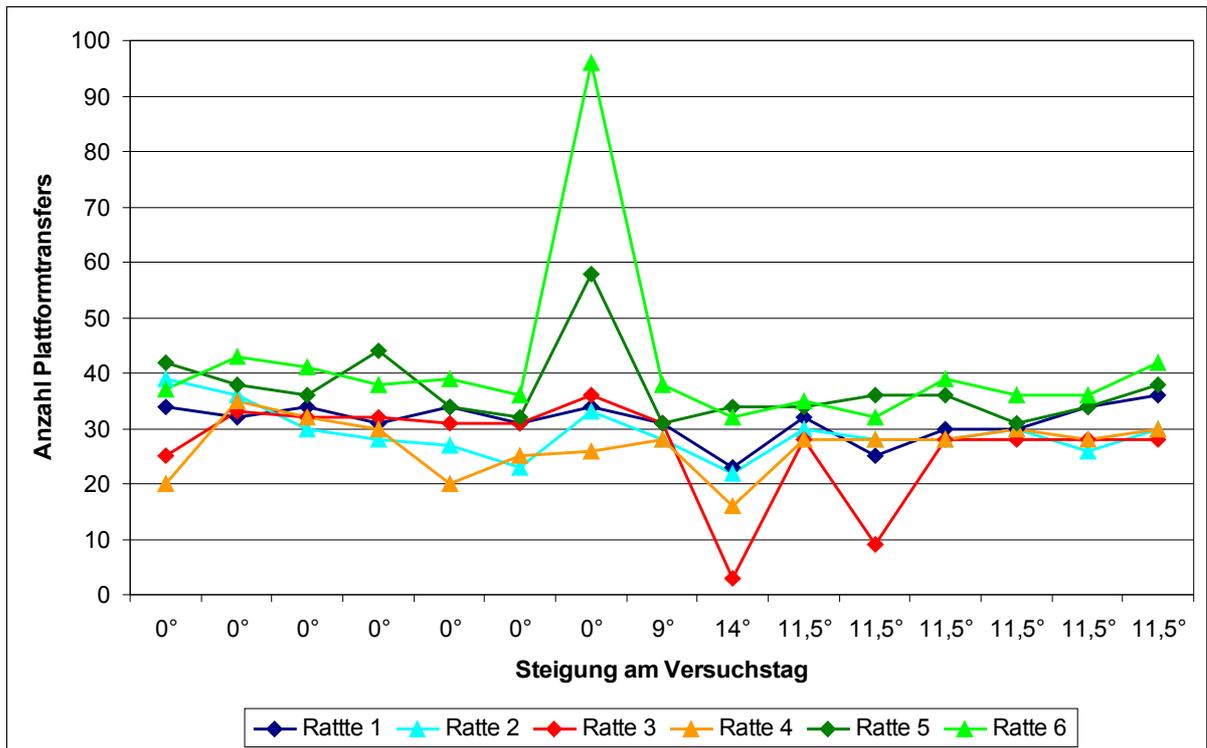


Abbildung 7: Anzahl der Plattformtransfers in Abhängigkeit zur Wegsteigung

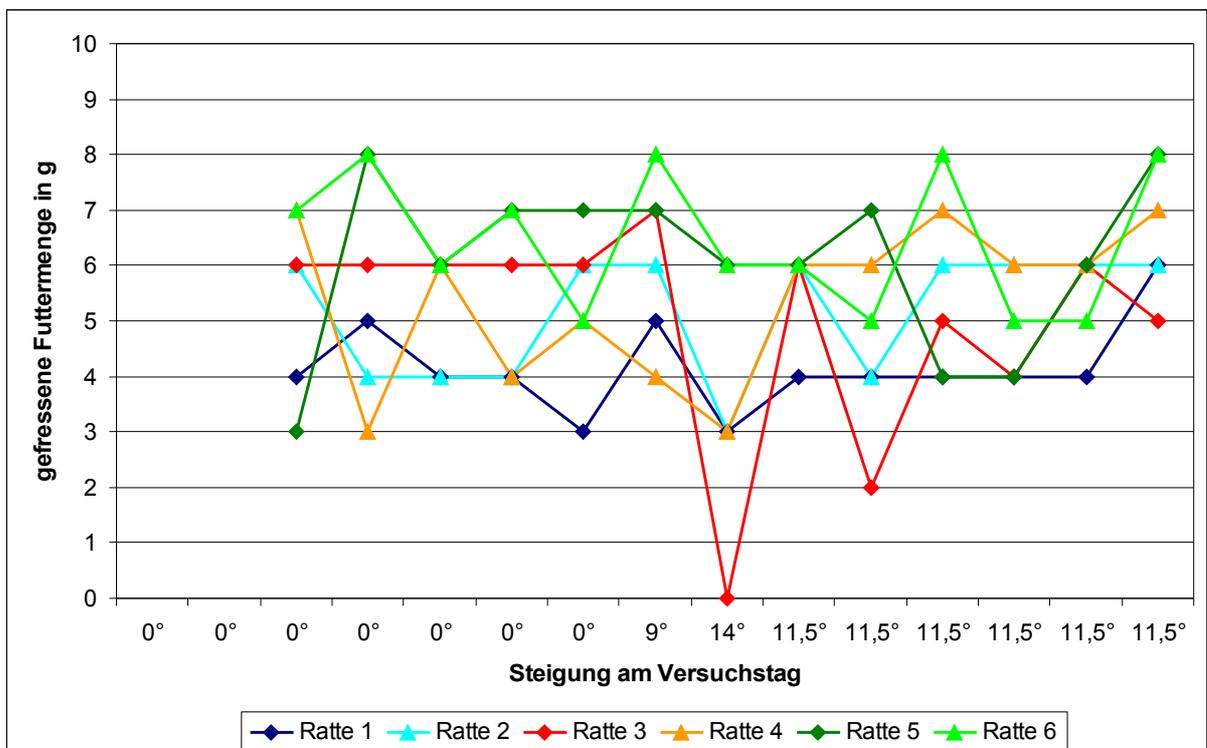


Abbildung 8: Gefressene Futtermenge in Abhängigkeit zur Wegsteigung
(aus technischen Gründen wurde die gefressene Futtermenge während der ersten 2 Durchgänge nicht erfasst)

3. Experimente

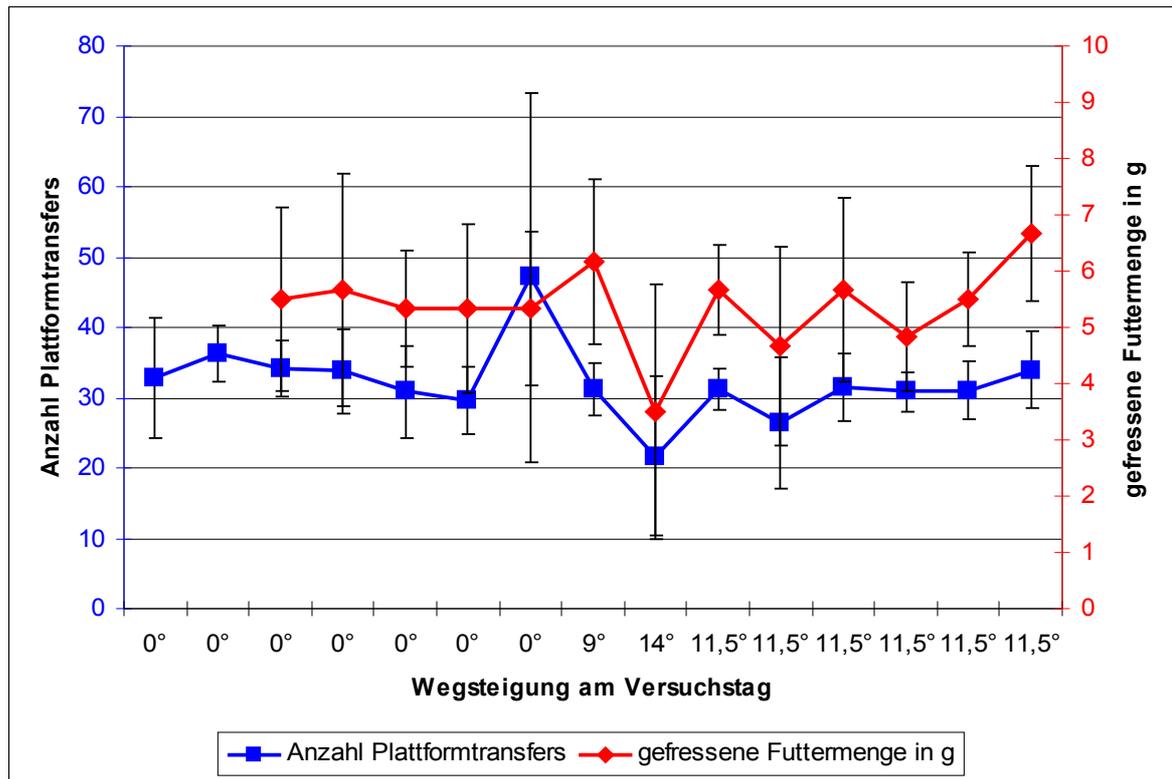


Abbildung 9: Über alle sechs Ratten gemittelten Daten der Plattformtransferrate und gefressener Futtermenge für die jeweilige Wegsteigung Fehlerbalken geben Standardabweichungen an

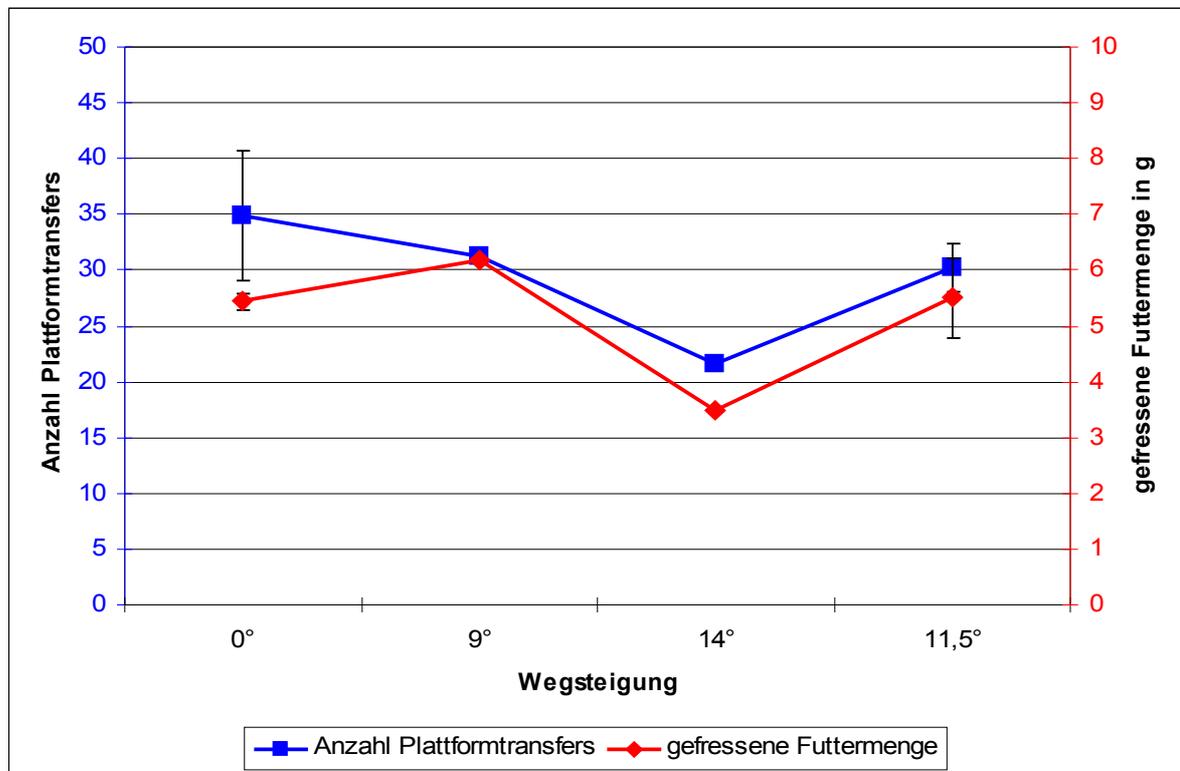


Abbildung 10: Über die einzelnen Durchgänge pro Wegsteigung gemittelten Daten der Plattformtransferrate und gefressener Futtermenge Fehlerbalken geben Standardabweichungen an (Anmerkung: bei 9° und 14° gab es nur einen Durchgang)

Um die Gesundheit der Versuchstiere nicht zu gefährden und aufgrund der schlechten Leistungen wurde die Steigung etwas verringert. Die Leistungen normalisierten sich bei einer Steigung von $11,5^\circ$. Die Ratten tätigten durchschnittlich 30 Plattformtransfers, also einem pro Minute und die gefressene Futtermenge lag wieder bei 5,5g.

3.1.5 Diskussion

Es wurde die Hypothese aufgestellt, dass das Einführen einer Steigung zwischen den Plattformen und der damit verbundene Anstieg der Kosten pro zurückgelegter Wegstrecke, einen optimierenden Einfluss auf die Auswahl der Routen haben sollte. In diesem Versuch sollte die maximale Steigung ermittelt werden, bei welcher die Leistung der Versuchstiere nicht negativ beeinflusst wurde und das Laufverhalten natürlich blieb. Eine Steigung von $11,5^\circ$ schien für dieses Labyrinth den besten Kompromiss zwischen Aufwand und Machbarkeit zu bieten, weshalb sie in den folgenden Versuchen mit komplexeren Labyrinthstrukturen verwendet wurde. Dabei wurden allerdings keine Kontrollexperimente ohne Steigung gemacht, wodurch ein Effekt der Steigung weder verifiziert noch widerlegt werden konnte.

3.2 Versuch 2: Einfluss der Winkelgeometrie auf das Laufverhalten

3.2.1 Ziel

In diesem Versuch sollte untersucht werden, ob es einen Einfluss der Winkelgeometrie auf die Auswahl der Wege im Labyrinth gab. Würde bei Ratten eine Präferenz für stumpfere Winkel vorliegen, dann sollten sie den Verbindungsweg der beiden Zwischenplattformen seltener nutzen als die vier übrigen Wege.

3.2.2 Aufbau: Rauten-Konfiguration

Das zweite Labyrinth (siehe Abb. 11) bestand aus vier sechseckigen Plattformen (Kantenlänge: 0,2m), die jeweils auf einem Pfosten (Höhe: 1m) angebracht waren. Die Plattformen waren über Stege (Länge: 1,10m, Breite: 8cm) miteinander verbunden, welche aus je zwei Einzelstücken von 0,55m Länge bestanden und in einem Winkel von $11,5^\circ$ am Scheitelpunkt (Höhe: 1,13m) miteinander verbunden waren. So ergaben sich Stege mit steigenden und fallenden Abschnitten.

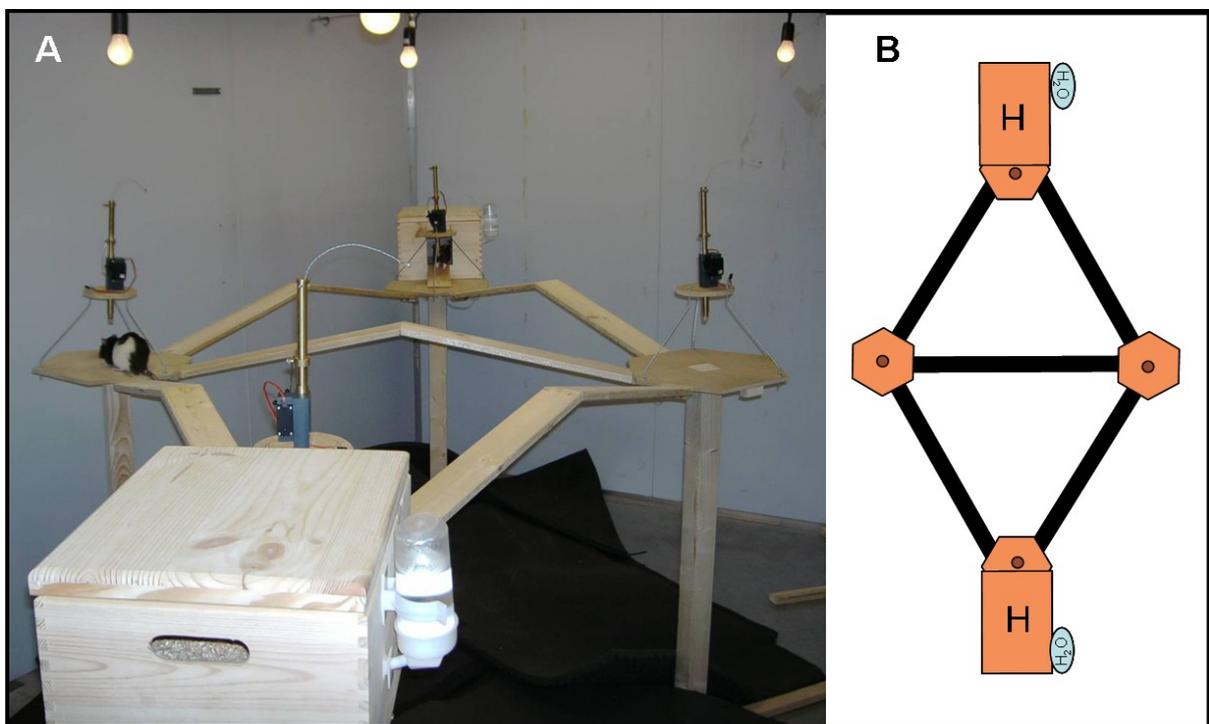


Abbildung 11: Labyrinth aus Versuch 2

A – Foto vom Versuchsaufbau, B – Schematische Zeichnung

(Plattformen sind orange und Stege schwarz dargestellt, H kennzeichnet die Häuschen, H₂O zeigt die Wassertränken an, rote Punkte markieren Futterspenderpositionen)

3. Experimente

An den zwei gegenüberliegenden Plattformen, die nicht direkt über einen Steg verbunden waren, wurde jeweils ein Häuschen (siehe Abb. 12) angebaut, das aus einer Holzkiste (Maße: L:0,4m, B:0,3m, H:0,23m) mit Klappdeckel gefertigt wurde. An der Rückseite befand sich ein Sehschlitz (Länge: 0,1m) und an der Vorderseite eine Aussparung (Länge: 0,1m, Höhe: 0,13m), die als Eingang diente. Ein kleine Rampe glich den erhöhten Boden vom Häuschen zur Plattform aus. Im Häuschen gab es unbegrenzten Zugang zu Wasser und der Boden wurde mit Tierstreu bedeckt. Auf allen vier Plattformen wurde ein Dreifußgestell mit einem Futterspender befestigt (siehe Abb. 12). Die drei Streben wurden aus M4-Gewindestangen angefertigt und so gebogen, dass der Abstand von Holzscheibe (Ø: 0,13m) zu Plattform 0,17m betrug. Durch die Mitte der Holzscheibe wurde der Futterspender eingesetzt, dessen Abstand zur Plattform 0,12m (am Haus 0,1m, bedingt durch die Rampe) betrug.



Abbildung 12: Häuschen mit Rampe und Dreifußgestell mit Futterspender

3.2.3 Methodik

Um das Laufverhalten nicht zu beeinflussen, wurden die Versuchstiere auf dem Labyrinth an zufällig ausgewählten Plätzen belohnt, damit es keine festen Regeln gab, die die Ratten hätten lernen können. Für die Auswertung der Trajektorien waren die Entscheidungspunkte relevant, an denen die Ratte die Wahl hatte, sowohl in einem spitzen Winkel von 60° als auch in einem stumpfen Winkel von 120° weiterlaufen zu können. Dies war der Fall, wenn sie von einem Häuschen aus kommend, eine Zwischenplattform betrat. Wenn sie zum gleichen Häuschen zurück lief, wurde der Weg als 180° Rückweg gewertet. Es wurden folgende zwei Versuche durchgeführt:

V2a Zufallsreihenfolge

Das Versuchstier startete in einem der beiden Häuschen. Vom Versuchsprogramm wurde pseudorandomisiert einer der vier möglichen Futterspender ausgewählt. Dieser zeigte Futter und wurde nach 30s wieder eingefahren. Ein weiterer Zufallsgenerator bestimmte die Zeit bis zur nächsten Futterspenderauswahl, die zwischen 90 und 210s lag. Dadurch sollten die Ratten lernen, sich länger auf dem Labyrinth aufzuhalten, um dort einen großen Anteil ihrer täglichen Futterration zu bekommen. Dazu mussten sie den aktiven Futterspender lokalisieren und möglichst zügig dort hin laufen, ehe das Futter wieder unzugänglich war. Ein Versuchsdurchgang dauerte drei Stunden, pro Tier wurden vier Durchgänge absolviert.

V2b erschwerte Zufallsreihenfolge

Dieser Versuch war identisch zu Versuch 2a mit einer Ausnahme: Die Ratten konnten nun nicht mehr an einem Ort belohnt werden, an dem sie sich zum Zeitpunkt der Belohnung befanden. Dadurch sollte das Warten auf Belohnung im Häuschen unterbunden und die Tiere zum Laufen motiviert werden. Ein Versuchsdurchgang dauerte drei Stunden, pro Tier wurden vier Durchgänge absolviert.

3.2.4 Ergebnisse

Während des ersten Versuchs (V2a) konnte beobachtet werden, dass sich die Versuchstiere überwiegend in einem der Häuschen aufhielten (siehe Abb. 13A) und auf die Futterpräsentation an diesem Ort warteten. Sie mussten also für eine moderate Futtermenge relativ wenig laufen. Des Weiteren war zu erkennen, dass sie den Verbindungsweg der Zwischenplattformen kaum benutzten und einen direkten Haus-zu-Haus-Transfer (über eine Zwischenplattform) bevorzugten (siehe Abb. 13A). An den Entscheidungspunkten wählten die Ratten im Mittel zu 85% den 120° Winkel (bei der Auswertung wurden die 180° Rückwege nicht berücksichtigt, womit das Zufallslevel bei 50% lag, siehe Abb. 14). Die Einzeldaten sind Tabelle 2 zu entnehmen.

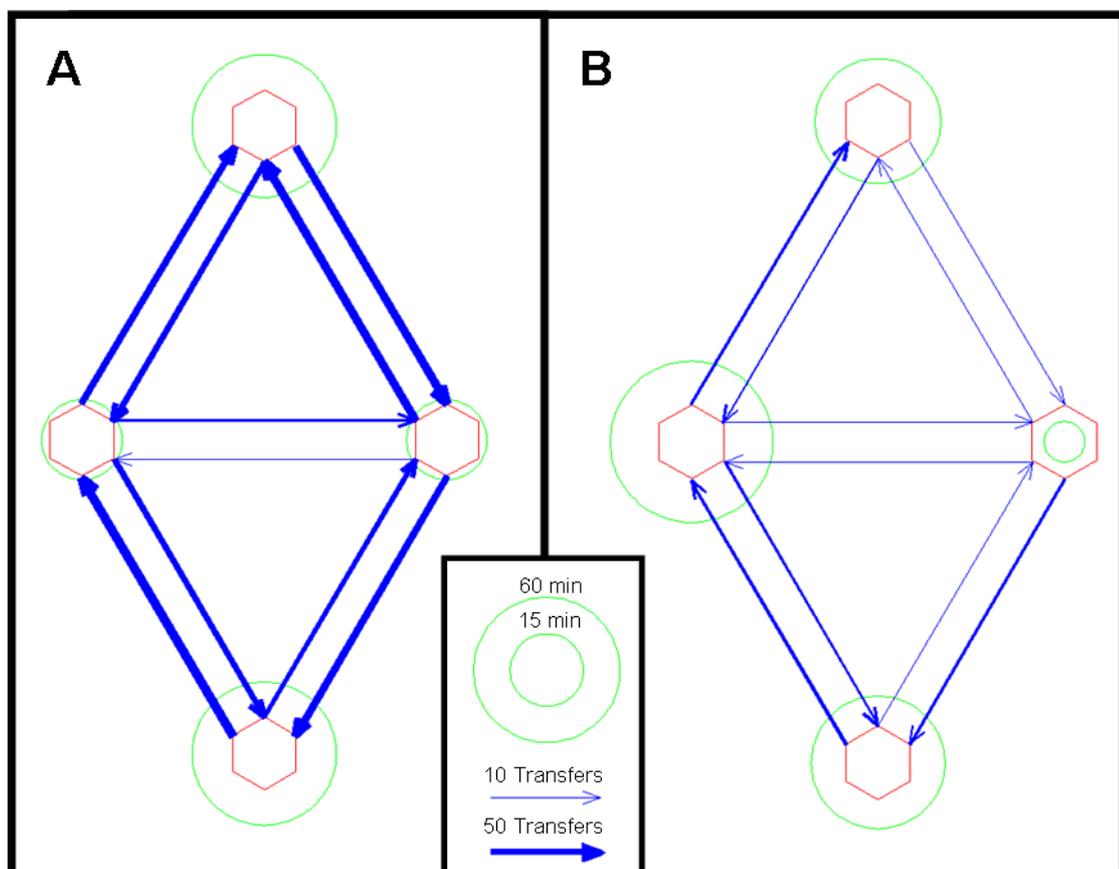


Abbildung 13: Darstellung repräsentativer Versuchsdurchgänge

A – V2a, Ratte 5, Versuchssitzung 1, N=214 Transfers. Details zu den Transferzahlen: siehe Tab. 2;
B – V2b, Ratte 1, Versuchssitzung 4, N=72 Transfers. Details zu den Transferzahlen: siehe Tab. 3;
 rote Sechsecke symbolisieren die Plattformen;
 blaue Pfeile stellen benutzte Transferwege dar (die Pfeildicke korreliert mit der Transferhäufigkeit),
 Legende: dünner Pfeil entspricht 10 Transfers, dicker Pfeil entspricht 50 Transfers;
 grüne Kreise markieren Aufenthaltsort der Ratte (die Kreisfläche korreliert mit der Aufenthaltsdauer),
 Legende: kleiner Kreis entspricht 15 Minuten, großer Kreis entspricht 60 Minuten

3. Experimente

Tabelle 2: Ergebnisse der einzelnen Durchgänge von V2a
 MW – Mittelwert, SD – Standardabweichung

n	Ratte	Durchgang	Anzahl Entscheidungen	gelaufener Winkel			Verhältnis 120°/(120°+60°)
				60°	120°	180°	
1	1	1	103	10	75	18	0,88
2		2	125	7	100	18	0,93
3		3	110	16	85	9	0,84
4		4	96	16	70	10	0,81
5	2	1	123	19	89	15	0,82
6		2	99	4	90	5	0,96
7		3	80	9	68	3	0,88
8		4	65	5	58	2	0,92
9	3	1	122	22	81	19	0,79
10		2	180	25	138	17	0,85
11		3	109	17	83	9	0,83
12		4	222	48	154	20	0,76
13	4	1	95	13	75	7	0,85
14		2	114	18	91	5	0,83
15		3	78	6	67	5	0,92
16		4	94	12	79	3	0,87
17	5	1	214	38	155	21	0,80
18		2	212	34	170	8	0,83
19		3	178	28	135	15	0,83
20		4	162	27	117	18	0,81
21	6	1	179	22	132	25	0,86
22		2	156	20	119	17	0,86
23		3	159	28	124	7	0,82
24		4	170	25	134	11	0,84
		MW	135,21	19,54	103,71	11,96	0,85
		SD	50,13	10,95	32,46	6,71	0,05

Um die Laufleistung der Ratten zu steigern, wurde der Versuchsablauf etwas modifiziert, was die Futteraufnahme erschwerte (V2b). Der erwünschte Effekt blieb jedoch aus und die durchschnittliche Anzahl der Winkel-Entscheidungen pro Versuchsdurchgang veränderte sich nicht (t-Test, $t(46) = 0.13$, $p = 0.8535$) Auch die Präferenz für das Laufen des 120° Winkels lag bei 82% (siehe Abb. 14), was bedeutete, dass der Verbindungsweg weiterhin kaum genutzt wurde.

3. Experimente

Es konnte bei manchen Ratten zusätzlich eine Bevorzugung für die linke Zwischenplattform beobachtet werden (siehe Abb. 13B). Die Einzeldaten sind Tabelle 3 zu entnehmen.

Tabelle 3: Ergebnisse der einzelnen Durchgänge von V2b
 MW – Mittelwert, SD – Standardabweichung

n	Ratte	Durchgang	Anzahl Entscheidungen	gelaufener Winkel			Verhältnis 120° / (120°+60°)
				60°	120°	180°	
1	1	1	90	15	63	12	0,81
2		2	86	13	63	10	0,83
3		3	90	25	52	13	0,68
4		4	72	9	50	13	0,85
5	2	1	99	6	79	14	0,93
6		2	40	4	30	6	0,88
7		3	98	10	75	13	0,88
8		4	55	3	40	12	0,93
9	3	1	276	66	185	25	0,74
10		2	294	65	208	21	0,76
11		3	134	26	98	10	0,79
12		4	179	49	100	30	0,67
13	4	1	113	25	82	6	0,77
14		2	124	24	96	4	0,80
15		3	113	20	73	20	0,78
16		4	106	15	79	12	0,84
17	5	1	139	25	100	14	0,80
18		2	138	32	97	9	0,75
19		3	169	20	130	19	0,87
20		4	162	12	119	31	0,91
21	6	1	175	32	135	8	0,81
22		2	125	13	104	8	0,89
23		3	194	17	168	9	0,91
24		4	126	19	94	13	0,83
		MW	133,21	22,71	96,67	13,83	0,82
		SD	67,78	16,69	43,94	7,14	0,07

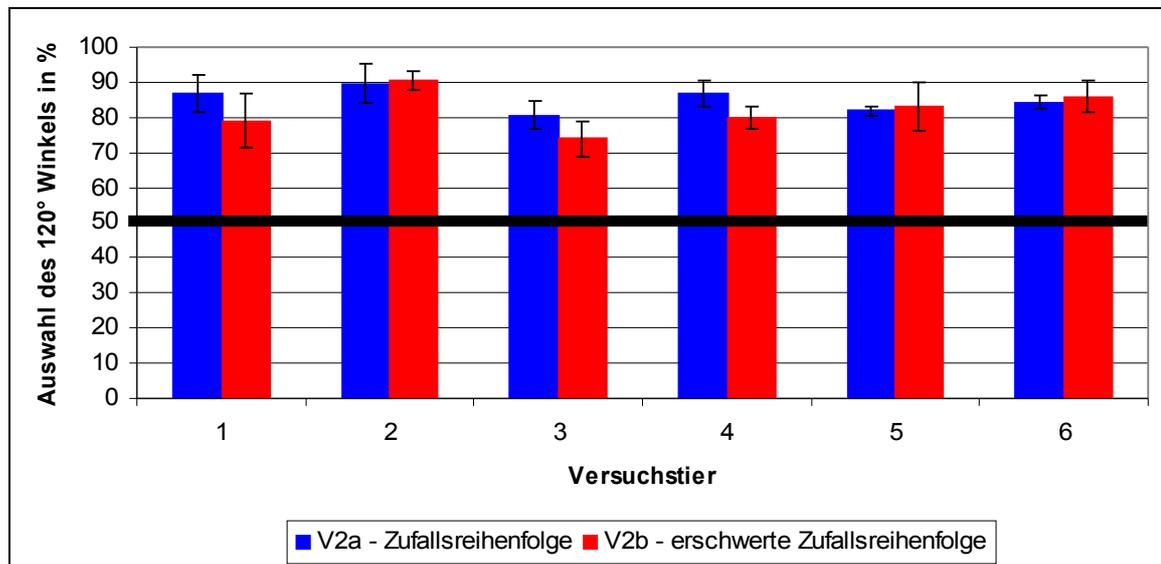


Abbildung 14: Präferenz des 120° Winkels der einzelnen Ratten in V2a und V2b
 schwarze Linie markiert Zufallslevel bei 50%, Fehlerbalken geben Standardabweichungen an

3.2.5 Diskussion

Im ersten Versuch (V2a) bevorzugten die Versuchstiere schnelle Transfers zwischen den beiden Häuschen, in denen sie sich auch die meiste Zeit aufhielten. Die Häuschen boten der Ratte mehrere Gründe für eine Präferenz. Zum einen war es darin wärmer und dunkler als an anderen Stellen im Labyrinth, es verbreitete vertraute olfaktorische Reize und gewährte unbegrenzten Zugang zu Wasser. Außerdem schützte es das Versuchstier vor potentiellen Prädatoren. Um an Futter zu gelangen musste die Ratte das Häuschen verlassen und ein gewisses Risiko in Kauf nehmen, eventuell entdeckt zu werden. Das Risiko wurde minimiert, wenn sie die Zeitspanne, in der sie sich nicht im Häuschen aufhielt, möglichst gering hielt. Während des Versuchs kam es vor, dass direkt vor dem Haus belohnt wurde, in dem sich die Ratte befand. So war es die sicherste Strategie, im Haus auf das Futter zu warten. Der Nachteil dieser Strategie war allerdings, dass es unter Umständen für einen längeren Zeitraum kein Futter an diesem Ort gab. Wenn die Ratte aber an beiden Häuschen frisst, dann verdoppelte sich die Wahrscheinlichkeit an einem der beiden Orte Futter zu finden. Es war also die beste Strategie, sowohl hinsichtlich der Sicherheit als auch der Futteraufnahme, in einem der beiden Häuschen zu warten und gegebenenfalls die Seite zum Fressen zu wechseln.

Der kürzeste Weg führt dabei über eine Zwischenplattform, wohingegen eine Z-förmige Trajektorie 50% länger ist. Dies könnte erklären, warum sich die Versuchstiere im ersten Versuch überwiegend in den Häuschen aufhielten und den Verbindungsweg der Zwischenplattformen kaum benutzten.

Im zweiten Versuch (V2b) konnte nicht länger auf das Futter am Aufenthaltsort gewartet werden. Ein Teil der Versuchstiere wechselte auch in diesem Versuch zwischen den beiden Häuschen hin und her. Einige Ratten bevorzugten aber auch die linke Plattform zum Warten. Anscheinend fühlten sie sich auf dem Labyrinth sicher und optimierten ihre Futteraufnahme. Dabei war es die beste Strategie auf einer Zwischenplattform auf die Futterpräsentation an einem der drei anderen Orte zu warten, da alle Wege von diesem Ort aus gleich lang waren. Man würde dann jedoch erwarten, dass auch der Verbindungsweg gelaufen wird und es keine Präferenz für eine der beiden Zwischenplattformen gibt. Die Ergebnisse widersprachen dem aber in beiden Punkten. Eine mögliche Erklärung für die Präferenz der linken Plattform könnte die Positionierung des Labyrinths im Raum sein. Während sich die linke Plattform nah an einer Raumwand befand, ragte die rechte Zwischenplattform in den Raum hinein. Es ist bekannt, dass Ratten tendenziell Orte meiden, die sehr offen sind und keine Wände in der Nähe haben, z. B. in „Open-Field“-Studien (Denenberg, 1969). Aus diesem Grund wurde ein schwarzes Tuch in der Nähe der rechten Plattform aufgehängt, um eine künstliche Wand zu simulieren. Dies hatte aber keinerlei Einfluss auf die Ergebnisse.

Die Ergebnisse beider Versuche zeigten, dass die Ratten nur sehr selten den Verbindungsweg der Zwischenplattformen benutzten und bevorzugt außen entlang liefen. Damit wurden die Ergebnisse von Grobóty und Schenk (1991) bestätigt, die zeigen konnten, dass Ratten ein Abbiegen im spitzen Winkel überwiegend vermieden.

Da das Laufen auf dem Verbindungsweg allerdings ein elementarer Bestandteil des geplanten TSP-Versuchs war, wurde dieser nicht mehr durchgeführt. Das Versuchsdesign ist aufgrund der Winkelgeometrie in dieser Form nicht für Experimente mit Ratten geeignet.

Eventuell wäre ein Design hilfreich, bei dem die Ratten an den Zwischenplattformen immer für einen kurzen Zeitraum belohnt werden. Das hätte eine Unterbrechung des Laufes zur Folge, um fressen zu können. Wenn der Lauf dann aus einer ruhenden Position fortgesetzt wird, sollte der Winkeleinfluss eine geringere Rolle spielen, da kein scharfes Abbiegen mehr erforderlich wäre.

3.3 Versuch 3: Ortspräferenz in Abhängigkeit der Futterzeigedauer

3.3.1 Ziel

In diesem Versuch sollte bestimmt werden, ob sich bei unterschiedlicher Futterpräsentationsdauer auf den Labyrintharmen eine Präferenz für besser belohnende Orte entwickelt.

3.3.2 Aufbau: Radial-Konfiguration

Das dritte Labyrinth bestand aus sechs Plattformen (PF), die radialsymmetrisch um eine Zentralplattform angeordnet wurden (siehe Abb. 15 und Abb. 16). Die Konstruktion der Verbindungsstege, Häuschen und Dreifußgestelle war identisch zu jener in Labyrinth zwei. Es gab in diesem Versuch nur ein Häuschen auf einer der Außenplattformen (PF0). Die anderen fünf Außenplattformen (PF1-5) besaßen ein Dreifußgestell mit einem Futterspender, die Zentralplattform (PF6) nicht. Während des Versuchs wurde auf Schaumstoffmatten auf dem Boden verzichtet, da die Ratten inzwischen nicht mehr vom Labyrinth fielen. In einer Raumecke gab es zur Sicherheit ein Ersatzhäuschen mit Futter und Wasserzugang.

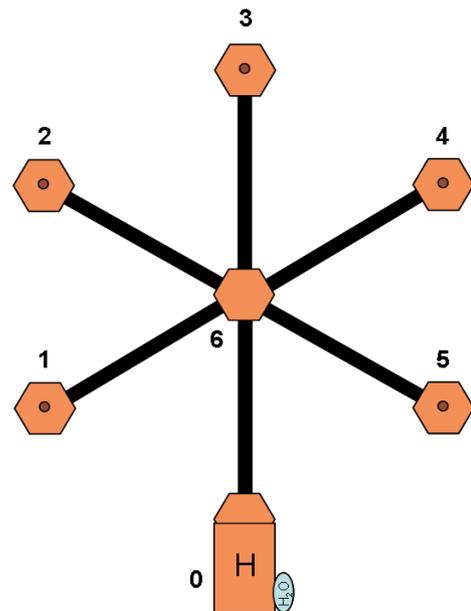


Abbildung 15: Labyrinth aus Versuch 3
Schematische Zeichnung
(Plattformen sind orange und Stege schwarz dargestellt, H kennzeichnet das Häuschen, H₂O zeigt die Wassertränke an, rote Punkte markieren die Futterspenderpositionen)



Abbildung 16: Labyrinth aus Versuch 3
Foto vom Versuchsaufbau

3.3.3 Methodik

Das Programm wählte pseudorandomisiert einen von fünf möglichen Futterspendern aus. Betrat die Ratte die zugehörige Plattform, fuhr der Spender das Futter heraus und belohnte für eine für die jeweilige Plattform festgelegte Zeitdauer (0, 10, 20, 30 oder 40s). Die Zeiten für die Futterspender wurden bei jedem neuen Versuchsdurchgang verändert. Nach Ablauf dieser Zeit fuhr der Futterspender herein und gleichzeitig veränderte sich die Beleuchtung von schwach (siehe Versuch 1) zu sehr hell (photometrische Messung: Zentralplattform $2,8\text{nW/cm}^2$; Außenplattform $4,2\text{nW/cm}^2$ ¹⁾). In dieser Phase waren alle Futterspender inaktiv. Erst wenn das Versuchstier insgesamt mindestens 60s im Haus, oder auf der zugehörigen Plattform 0, verbracht hatte, wurde das Licht wieder dunkler gedimmt und das Programm wählte einen neuen Futterspender aus. Verließ das Tier den erwähnten Bereich vor Ablauf der 60 Sekunden, also noch während der Hellphase, wurde der Zähler angehalten. Erneutes betreten der Wartezone führte dazu, dass dieser vom letzten Zeitpunkt weiter zählte. Die Ratte sollte lernen, dass sie in der Lichtphase für eine bestimmte Zeit ins Haus zurückkehren musste, bevor es weitere Belohnungen gab. Somit wurden innerhalb eines Versuchsdurchgangs sowohl Beginn als auch Ende einer Exkursion definiert. Zudem sollte ausgewertet werden, wie sich die unterschiedlichen Futterzeigezeiten auf die gefressene Menge auswirken. Ein Versuchsdurchgang dauerte sechs Stunden, pro Tier wurden sechs Durchgänge (jeweils drei vor und drei nach einem später beschriebenen Spezialtraining) absolviert. Aus technischen Gründen wurden von Ratte 3 nur zwei gültige Durchgänge absolviert.

Eine genaue Übersicht der einzelnen Versuchsdurchgänge mit jeweiligen Futterpräsentationszeiten pro Labyrintharm ist Tabelle 4 zu entnehmen.

Spezialtraining

Zwei Ratten (Nr. 1 und 2) bekamen aufgrund schlechter Leistungen während der ersten drei Durchgänge ein Spezialtraining. Das Programm wählte pseudorandomisiert einen von fünf möglichen Futterspendern aus und belohnte dort mit einer Zufallsdauer (10, 20, 30 oder 40s). Ein Versuchsdurchgang dauerte 24 Stunden, pro Tier wurden vier Durchgänge absolviert.

1) über der Zentralplattform hing keine Glühbirne

3. Experimente

Tabelle 4: Versuchsdurchgänge mit jeweiligen Futterpräsentationszeiten pro Tier

n	Ratte	Durchgang	Futterzeigedauer (in Sekunden) pro Labyrintharm				
			1	2	3	4	5
1	1	1	20	0	40	30	10
2		2	40	30	10	20	0
3		3	0	20	30	10	40
4		4	30	10	0	40	20
5		5	10	40	20	0	30
6		6	20	0	40	30	10
7	2	1	40	30	10	20	0
8		2	0	20	30	10	40
9		3	30	10	0	40	20
10		4	10	40	20	0	30
11		5	20	0	40	30	10
12		6	40	30	10	20	0
13	3	1	30	10	0	40	20
14		2	10	40	20	0	30
15	4	1	30	10	0	40	20
16		2	10	40	20	0	30
17		3	20	0	40	30	10
18		4	40	30	10	20	0
19		5	0	20	30	10	40
20		6	30	10	0	40	20
21	5	1	10	40	20	0	30
22		2	20	0	40	30	10
23		3	40	30	10	20	0
24		4	0	20	30	10	40
25		5	30	10	0	40	20
26		6	10	40	20	0	30
27	6	1	30	10	0	40	20
28		2	0	20	30	10	40
29		3	40	30	10	20	0
30		4	20	0	40	30	10
31		5	10	40	20	0	30
32		6	30	10	0	40	20

3.3.4 Ergebnisse

Wartezeiten zwischen einzelnen Exkursionen

Alle Versuchstiere lernten, dass sie nach jeder Exkursion wieder ins Häuschen laufen und dort mindestens eine Minute warten mussten, ehe sie neue Belohnungen vorfinden konnten. Es gab allerdings individuelle Unterschiede hinsichtlich der Lerngeschwindigkeit. Einige Ratten benötigten mehrere Versuchsdurchgänge für das Lernen dieses Zusammenhangs (siehe Abb.17A und 17B), wohingegen besonders die Versuchstiere mit hoher Laufaktivität und vielen Exkursionen in der Lage waren, es bereits während des ersten Durchgangs zu lernen (siehe Abb. 17C).

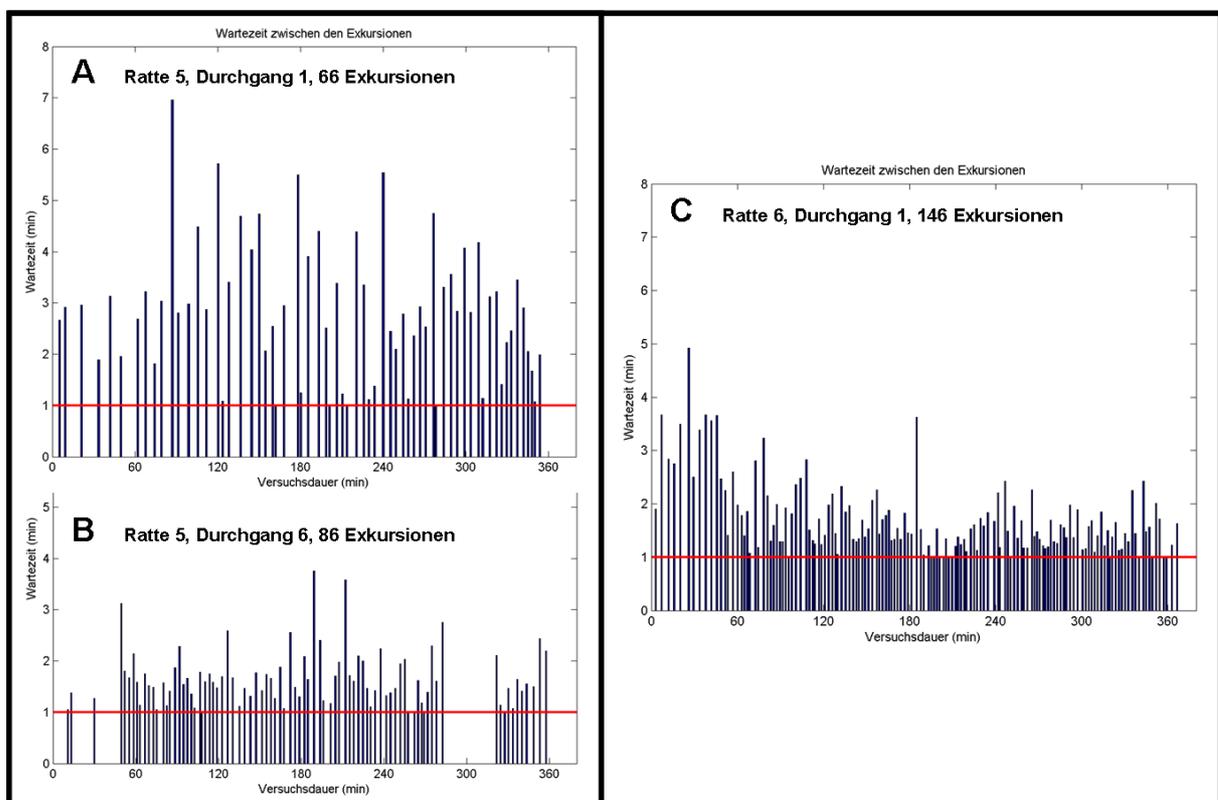


Abbildung 17: Wartezeit zwischen den Exkursionen – repräsentative Versuchsdurchgänge
 jeder blaue Balken steht für eine einzelne Exkursion innerhalb eines sechsständigen Versuchsdurchgangs;
 die rote Linie markiert die Mindestwartezeit von einer Minute;
 A – Ratte 5, Durchgang 1, 66 Exkursionen, meist lange Wartezeiten;
 B – Ratte 5, Durchgang 6, 86 Exkursionen, kürzere Wartezeiten;
 C – Ratte 6, Durchgang 1, 146 Exkursionen, überwiegend kurze Wartezeiten

3. Experimente

Der über alle Versuchstiere und Versuchsdurchgänge ermittelte Median für die Wartezeit zwischen den Exkursionen liegt bei 1,47 Minuten. Individuelle Mediane für jede Ratte über alle Durchgänge sind Abbildung 18 zu entnehmen.

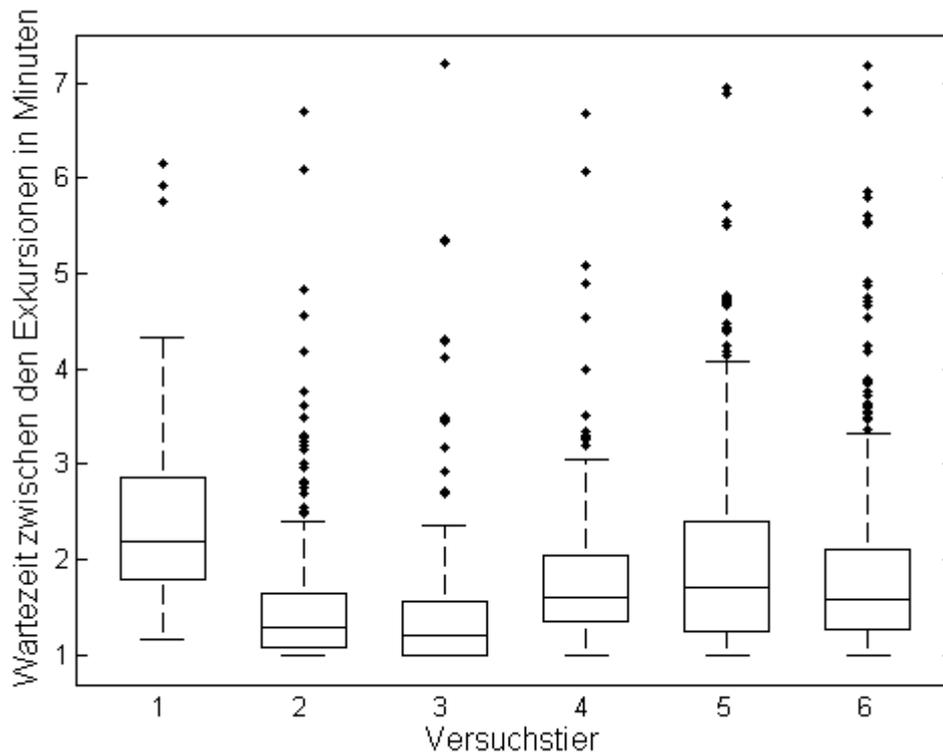


Abbildung 18: Wartezeit zwischen den Exkursionen – Boxplot über alle Versuchsdurchgänge pro Ratte

Anmerkung: Mindestwartezeit betrug eine Minute

Mediane: Ratte 1 – 2,16; Ratte 2 – 1,25; Ratte 3 – 1,20; Ratte 4 – 1,55; Ratte 5 – 1,71; Ratte 6 – 1,49

Mit Ausnahme von Ratte 1 lagen die Wartezeiten nur geringfügig über der Mindestwartezeit von einer Minute, die durch den Zähler vom Programm vorgegeben wurde.

Mehrfachbesuche während einer Exkursion

Wiederholte Besuche bereits aufgesuchter Labyrintharme innerhalb der selben Exkursion wurden selten beobachtet. Ein Lerneffekt diesbezüglich ist nur bei Ratte 2 von Durchgang 2 zu Durchgang 3 zu erkennen (siehe Abb. 19), allerdings blieb bei diesem Tier die absolute Zahl an Mehrfachbesuchen nahezu gleich, während die Laufaktivität zunahm. Der über alle Versuchstiere und Versuchsdurchgänge bestimmte Mittelwert für Wiederholungsbesuche innerhalb einer Exkursion liegt bei 14,2%. Individuelle Mittelwerte für jede Ratte über alle Durchgänge, sowie die absolute Anzahl an Exkursionen und Wiederholungsbesuchen sind Abbildung 20 zu entnehmen.

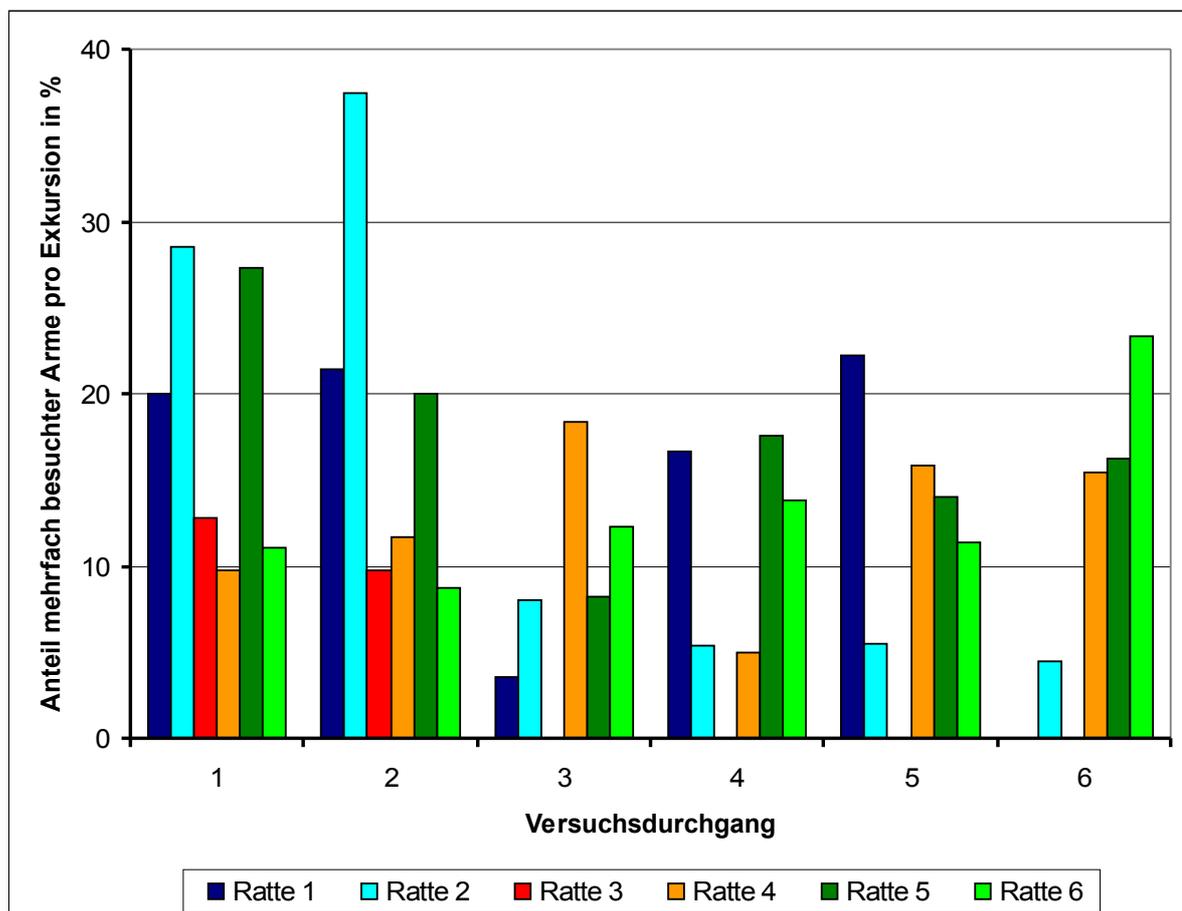


Abbildung 19: Prozentualer Anteil mehrfach besuchter Armen pro Durchgang pro Ratte

Anmerkung: für Ratte 3 gab es nur zwei gültige Durchgänge

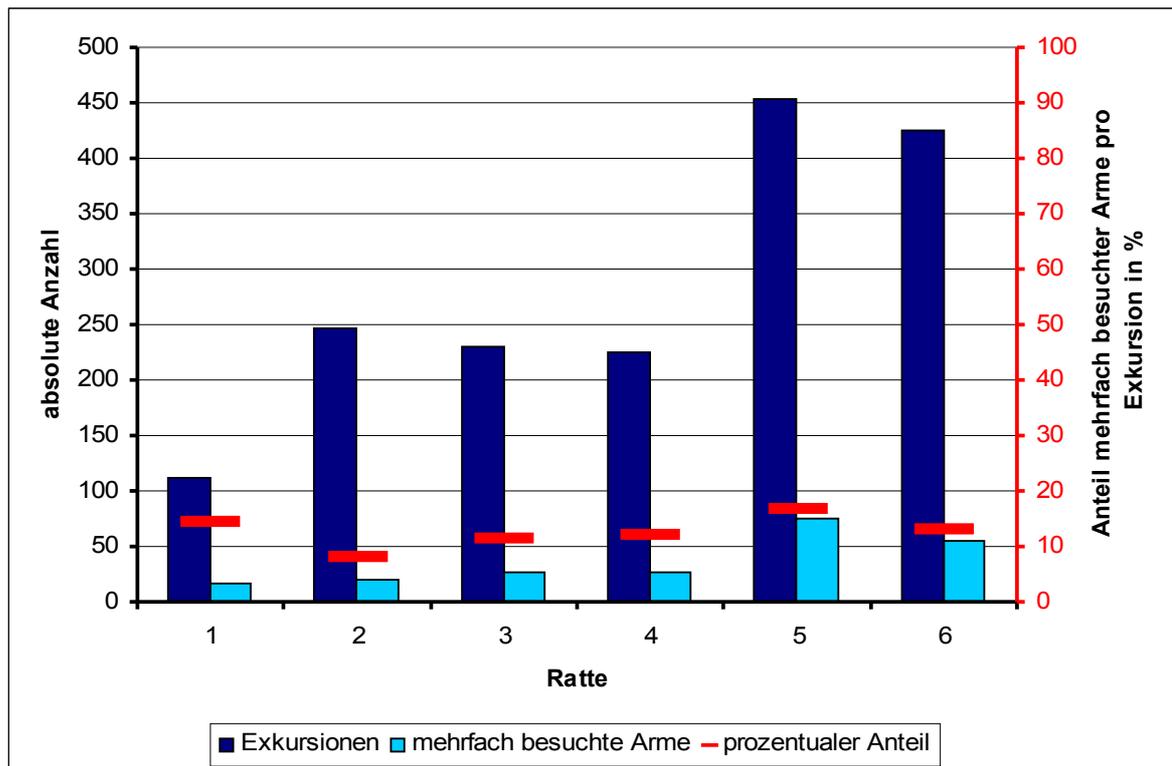


Abbildung 20: Prozentualer Anteil an Wiederholungsbesuchen pro Exkursion, absolute Anzahl an Exkursionen und Wiederholungsbesuchen

Präferenzen für Futterspender mit langen Belohnungsdauern

Bei Betrachtung der jeweils ersten Armbesuche pro Exkursion ist eine eindeutige Präferenz für den Labyrintharm zu erkennen, an welchem sich der Futterspender mit 40-sekündiger Futterzeigedauer befand (siehe Abb. 21). Dann folgten erwartungsgemäß in absteigender Reihenfolge der 30s-, 20s-, 10s- und 0s-Futterspender, wobei sich nur letzterer deutlich gegenüber den anderen drei in der Bevorzugung unterscheidet. Es ist zu beachten, dass mit der Auswahl des ersten Arms die Wahrscheinlichkeit sank, dass der selbe Arm während der jeweiligen Exkursion auch als zweites, drittes, usw. besucht wurde. Dadurch sollte der 30s-Futterspender häufig als 2., der 20s-Futterspender als 3., der 10s-Futterspender als 4. und der 0s-Futterspender überhaupt nicht aufgesucht werden. In Abbildung 21 ist ein solcher Trend zu erkennen.

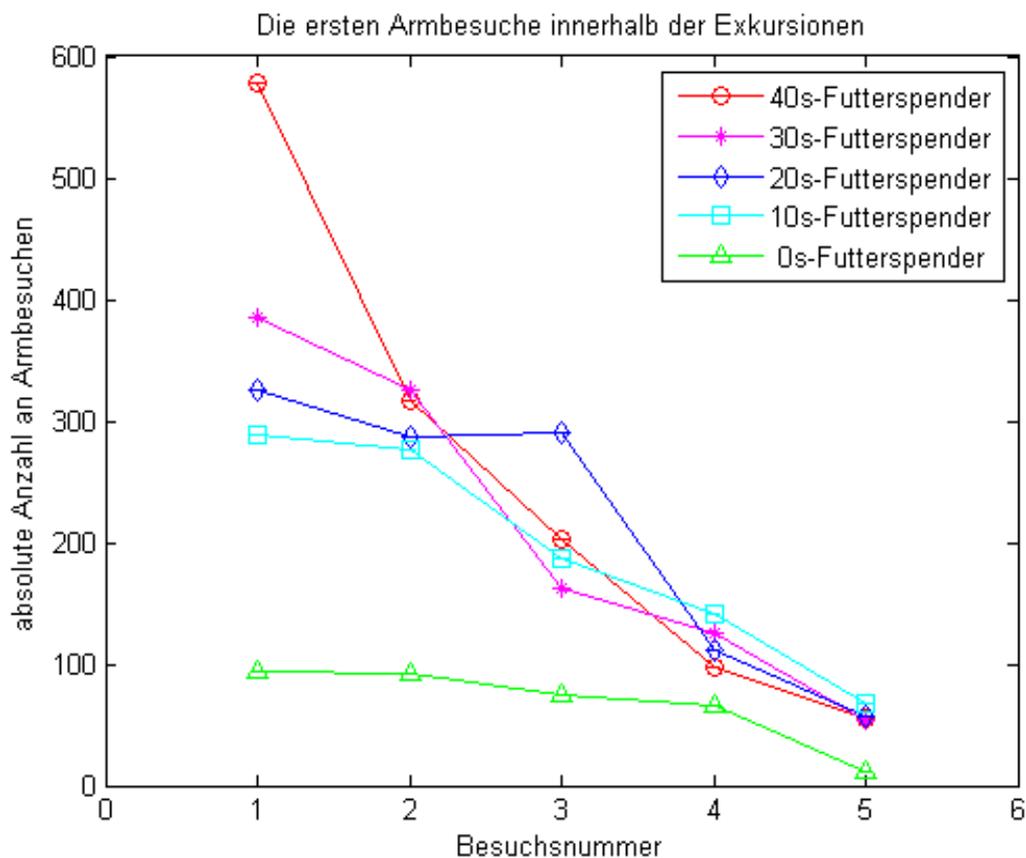


Abbildung 21: Auswahl der Futterspender mit unterschiedlicher Futterzeigedauer während der ersten Armbesuche innerhalb der Exkursionen

Werte über alle Versuchsdurchgänge und Ratten summiert

Um Aussagen darüber treffen zu können, ob die Versuchstiere gelernt haben die unterschiedlichen Futterzeigedauern zu unterscheiden und die Futterspender mit längeren Zeigedauern zu bevorzugen, wurden Lernkurven (siehe Abb. 22-27) erstellt. Es wurde das Auswahlverhältnis vom 40s- und 30s-Futterspender zu den anderen drei Spendern ausgewertet. Das Zufallsniveau für einen Armbesuch dieser Qualitäten lag daher bei 40%. Die Datenpunkte wurden mit einem „Time-sample“ Algorithmus ermittelt: Dabei wurden alle Erstentscheidungen für einen Labyrintharm, die jeweils innerhalb einer Zeitspanne von 30 Minuten stattfanden, zu einem Datenpunkt zusammengefasst. Der Wert des Punkts berechnete sich aus der Anzahl der Besuche am 40s- und 30s- Futterspender, geteilt durch die Gesamtzahl an Erstbesuchen. Fanden innerhalb einer halben Stunde weniger als 5 Erstbesuche statt, wurde kein Datenpunkt ermittelt.

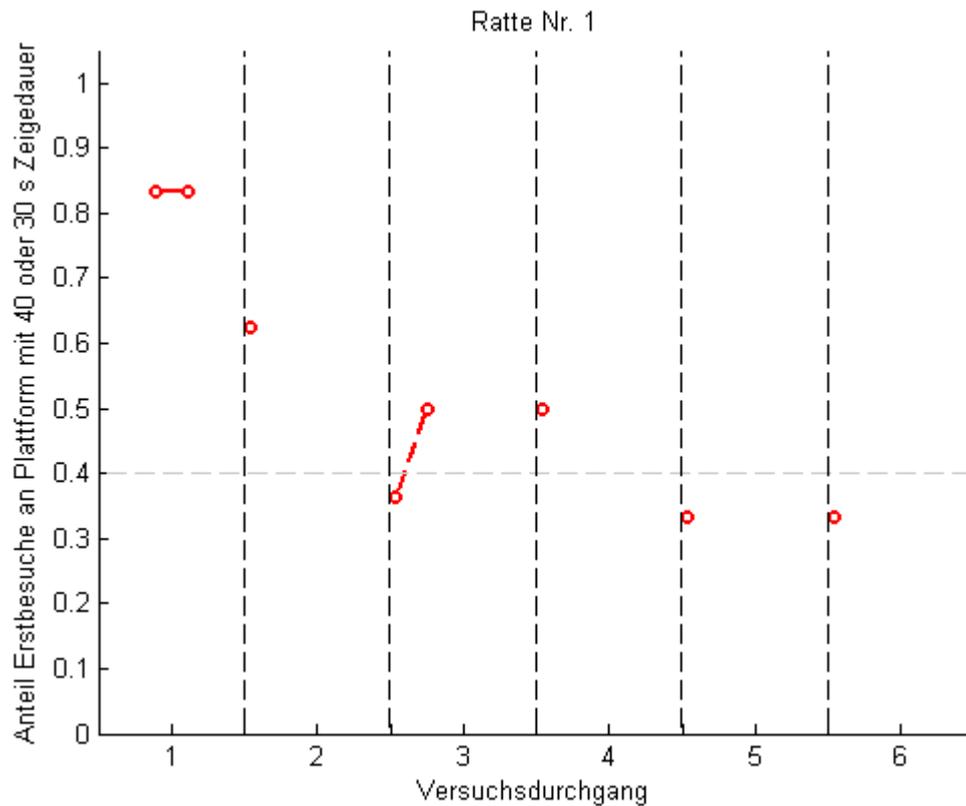


Abbildung 22: Lernkurve von Versuchstier 1 (gestrichelte Linie bei 0,4 gibt Zufallsniveau an)
Anzahl der Exkursionen pro Durchgang: 1 – 35, 2 – 14, 3 – 28, 4 – 18, 5 – 9, 6 – 8

Die Leistung von Ratte 1 war über alle Durchgänge konstant schlecht. Es ist zu erkennen, dass die Anzahl an Exkursionen pro Versuchsdurchgang sehr gering war und es nur im ersten Durchgang eine Präferenz für die 40s- und 30s-Futterspender gab.

Auch das Sondertraining zwischen dem dritten und vierten Durchgang brachte keine Verbesserung der Laufleistung. Aus diesem Grund wurde die Ratte im letzten Experiment (Versuch 4) nicht mehr eingesetzt.

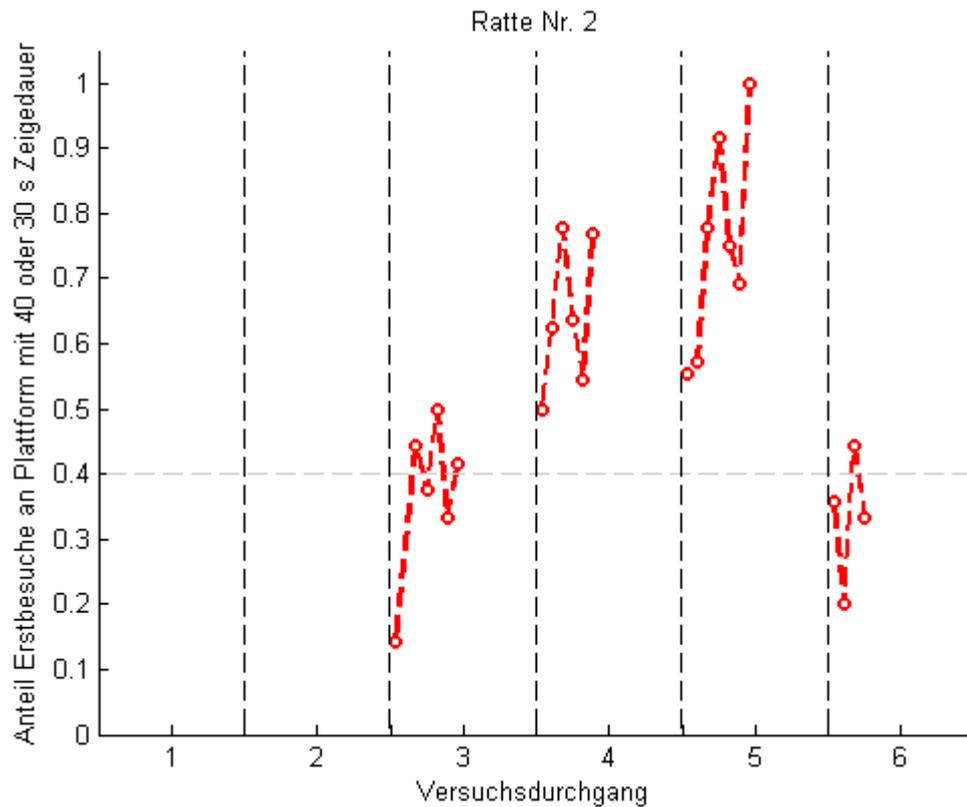


Abbildung 23: Lernkurve von Versuchstier 2 (gestrichelte Linie bei 0.4 gibt Zufallsniveau an)
Anzahl der Exkursionen pro Durchgang: 1 – 14, 2 – 8, 3 – 50, 4 – 56, 5 – 73, 6 – 45

Die Leistung von Ratte 2 war innerhalb der ersten drei Durchgänge schlecht. Während Durchgang eins und zwei gab es nur sehr wenig Exkursionen und innerhalb des dritten Durchgangs lag die Wahl der Futterspender auf Zufallsniveau. Nach dem Sondertraining zwischen dem dritten und vierten Durchgang verbesserte sich die Leistung und es gab einen Lerneffekt. Am sechsten Versuchstag brach die Leistung aus unbekanntem Grund jedoch wieder ein und die Laufbereitschaft war verringert.

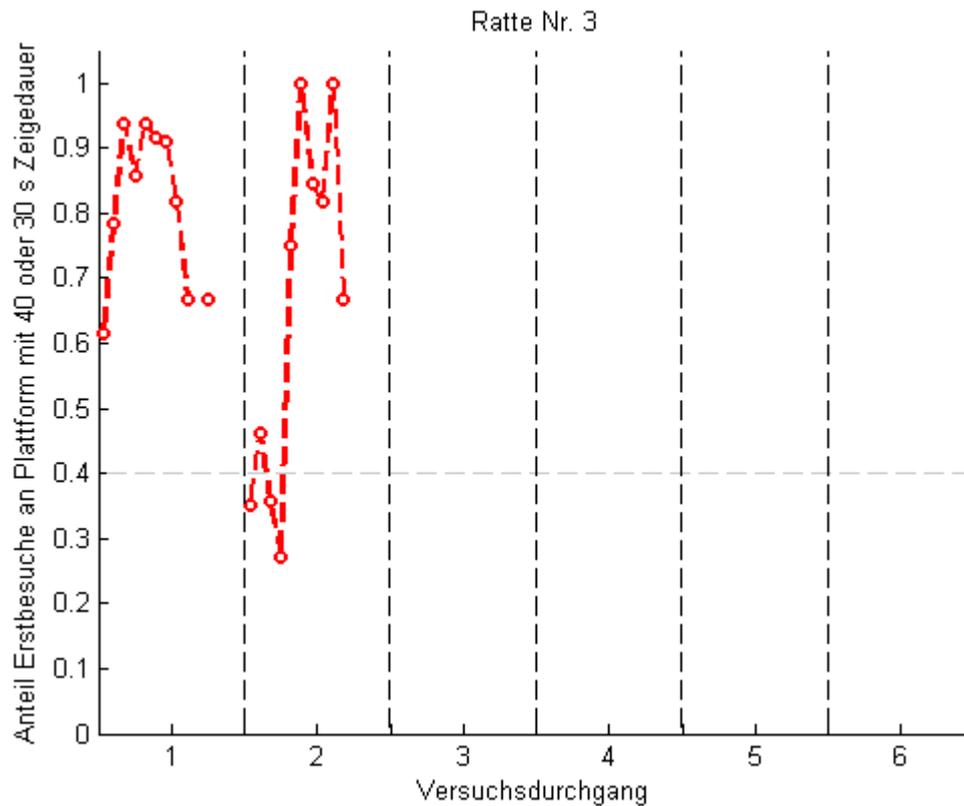


Abbildung 24: Lernkurve von Versuchstier 3 (gestrichelte Linie bei 0.4 gibt Zufallsniveau an)
 Anzahl der Exkursionen pro Durchgang: 1 – 117, 2 – 113
 (aus technischen Gründen existieren für Ratte 3 nur zwei gültige Versuchsdurchgänge)

Versuchstier 3 hat in beiden Durchgängen sehr schnell eine Präferenz für die 40s- und 30s-Futterspender ausgeprägt, die sich eindeutig oberhalb des Zufallsniveaus bewegt. Auch die Laufleistung war sehr gut, es gab viele Exkursionen pro Durchgang.

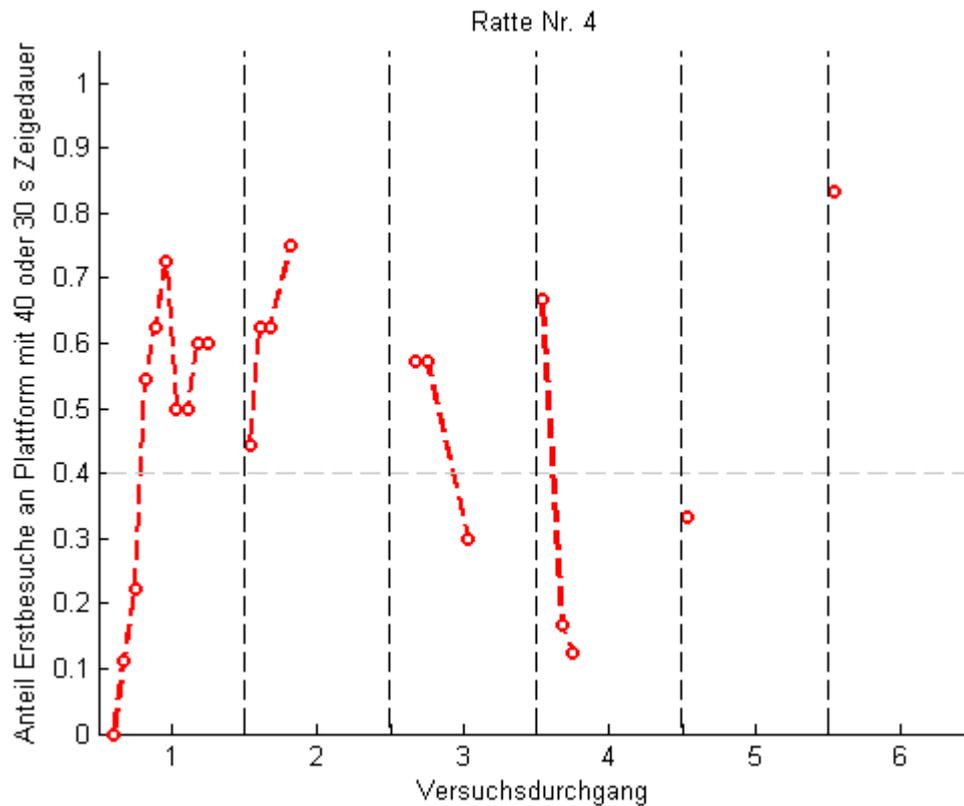


Abbildung 25: Lernkurve von Versuchstier 4 (gestrichelte Linie bei 0,4 gibt Zufallsniveau an)
Anzahl der Exkursionen pro Durchgang: 1 – 92, 2 – 43, 3 – 38, 4 – 20, 5 – 19, 6 – 13

Die anfänglich gute Laufleistung von Versuchstier 4 nahm aus unbekanntem Gründen wieder ab. Auch eine Präferenz für einen Futterspender wurde nicht ausgeprägt.

Aufgrund der schlechten Leistungen wurde die Ratte im letzten Experiment (Versuch 4) nicht mehr eingesetzt.

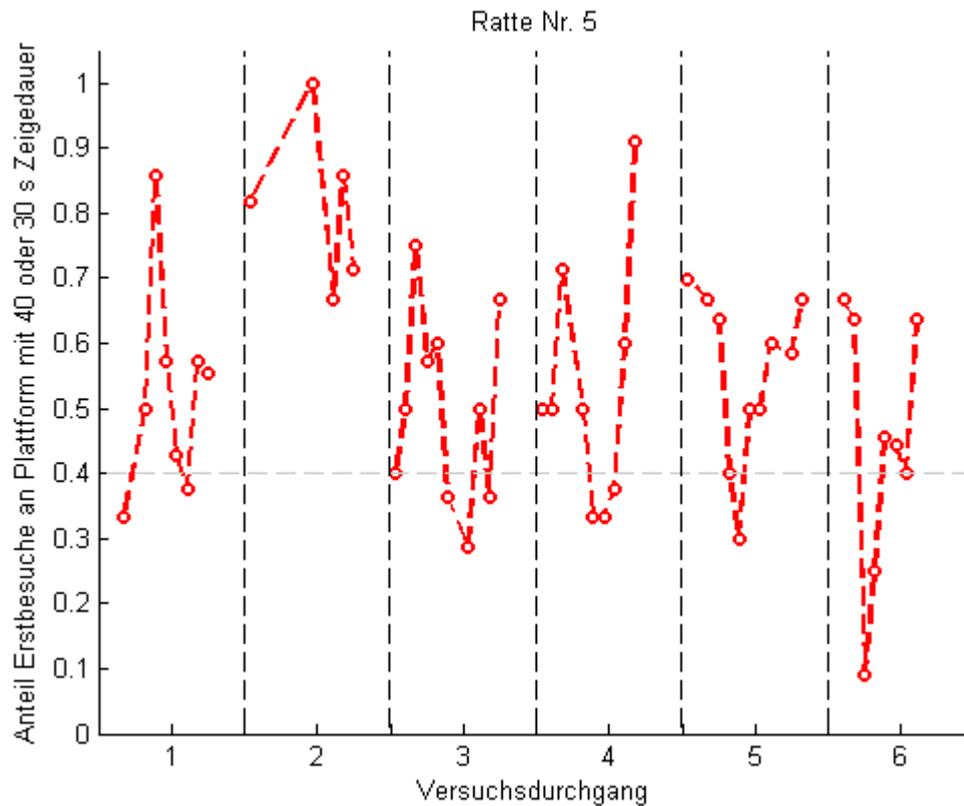


Abbildung 26: Lernkurve von Versuchstier 5 (gestrichelte Linie bei 0.4 gibt Zufallsniveau an)
Anzahl der Exkursionen pro Durchgang: 1 – 66, 2 – 50, 3 – 85, 4 – 74, 5 – 93, 6 – 86

Die Laufleistung von Versuchstier 5 war sehr gut, es gab viele Exkursionen. Während der einzelnen Durchgänge gab es eine kurzzeitige Präferenz, die allerdings zwischendurch stets einbrach. Ein Lerneffekt zwischen den Durchgängen konnte nicht gefunden werden, die Armauswahl befand sich überwiegend auf Zufallsniveau.

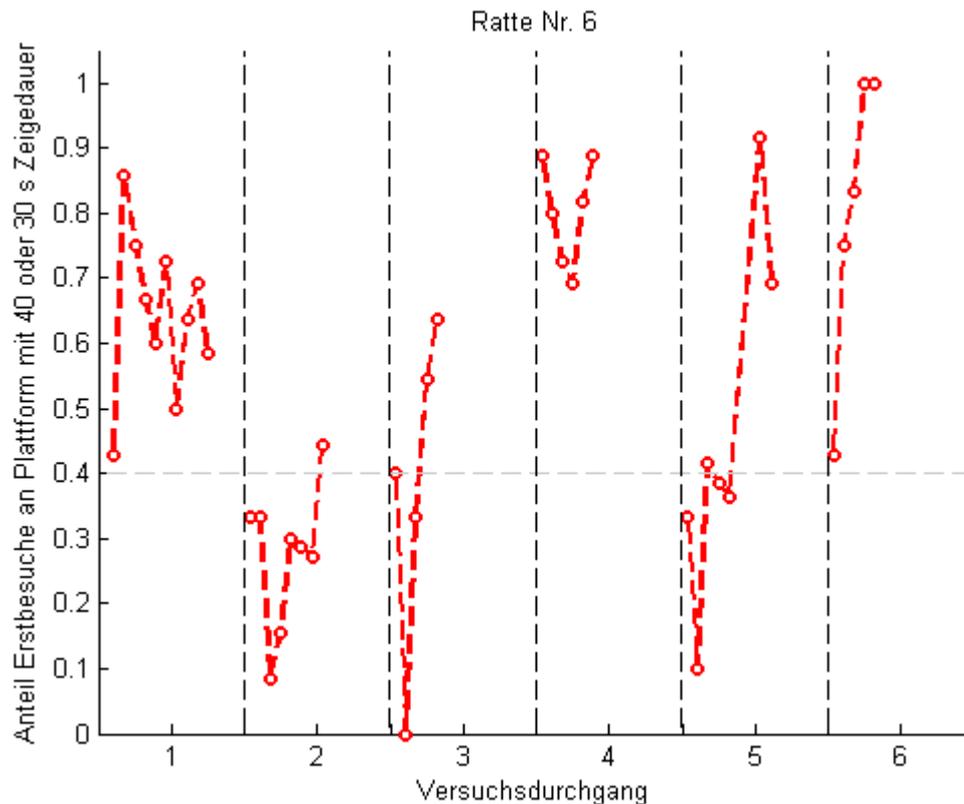


Abbildung 27: Lernkurve von Versuchstier 6 (gestrichelte Linie bei 0.4 gibt Zufallsniveau an)
Anzahl der Exkursionen pro Durchgang: 1 – 99, 2 – 80, 3 – 49, 4 – 58, 5 – 79, 6 – 60

Die Laufleistung von Versuchstier 6 war sehr gut, es gab viele Exkursionen. Bei dieser Ratte bildete sich während des ersten Durchgangs eine Präferenz für den Arm des 40s-Futterspenders aus (Labyrintharm Nr. 4). Diese Ortspräferenz blieb auch bei wechselnder Futterzeigedauer konstant. Im zweiten, dritten und vierten Durchgang wurde dadurch der 10s-, 20s- bzw. 30s-Futterspender bevorzugt, was die drei Kurven erklärt. Am fünften Versuchstag gab es an diesem Ort kein Futter und das Tier lernte den neuen Standort innerhalb dieses Durchgangs. Am letzten Versuchstag war der 40s-Futterspender wieder am alten Ort vorzufinden. Auch in diesem Fall stellte sich die Ratte rasch auf die Veränderung ein.

Ortspräferenzen

Aufgrund der beobachteten Ortspräferenz bei Versuchstier 6 wurden die Versuchsdurchgänge der einzelnen Ratten nach einer eventuellen Ortspräferenz oder -abneigung untersucht, die unabhängig von der Futterzeigedauer war (siehe Abb. 28). Dabei wurden bei jeder Ratte die absolute Anzahl an Armbesuchen betrachtet. Die Werte aus dem ersten und sechsten Durchgang wurden gemittelt, da sie die gleiche Futterspenderkonfiguration aufwiesen. Da es bei Ratte 3 nur zwei Durchgänge gab, wurde bei ihr auf diese Auswertung verzichtet. Bei ihr war die Präferenz für den 40s- und 30s-Futterspender ohnehin am stärksten ausgeprägt.

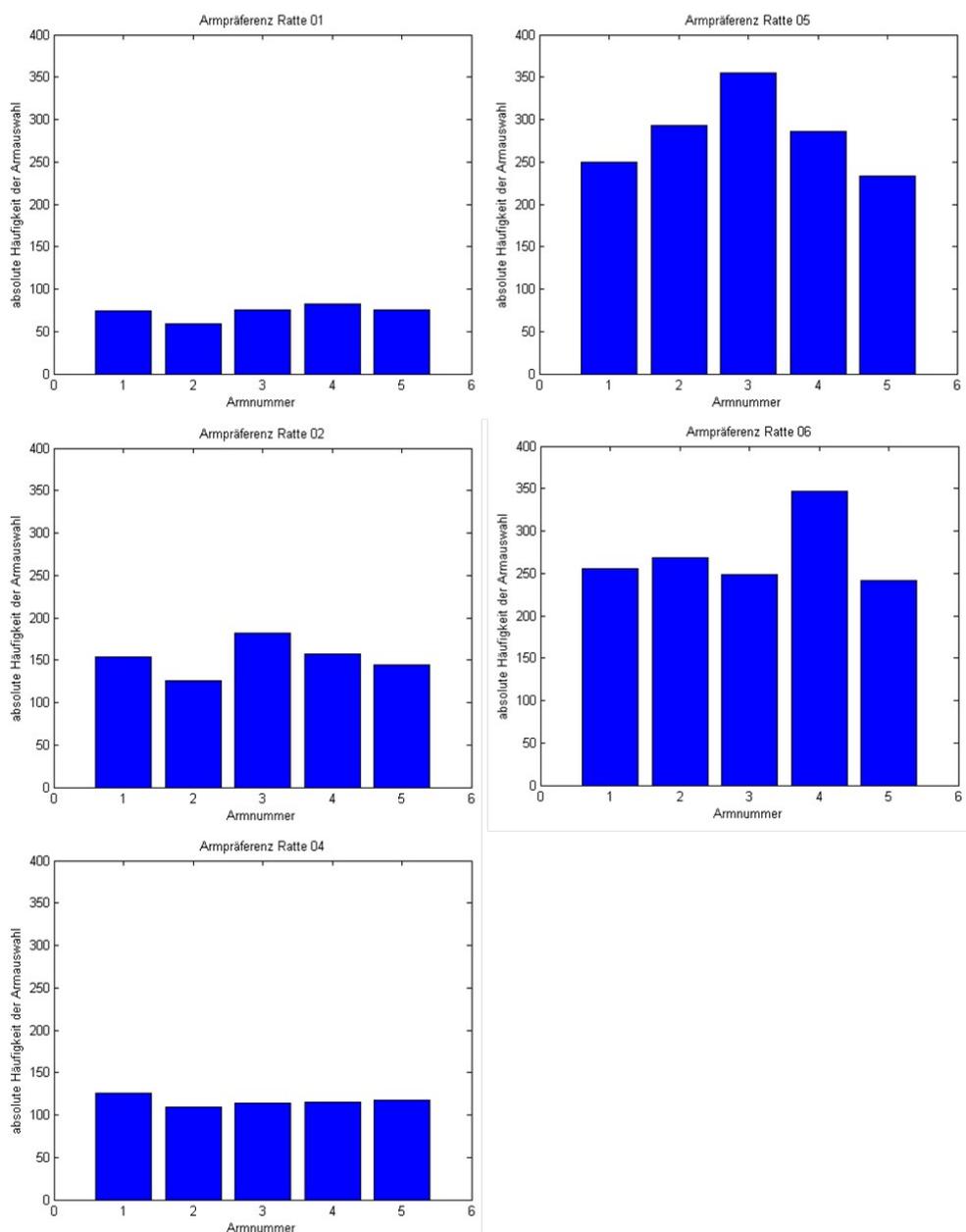


Abbildung 28: absolute Häufigkeit der Labyrintharmauswahl als Präferenztest

Es konnte kein Effekt einer Armpräferenz oder -abneigung gefunden werden. Als statistischer Test wurde bei jeder Ratte eine einfaktorielle ANOVA¹ durchgeführt, deren Ergebnisse Tabelle 5 zu entnehmen sind.

Tabelle 5: Ergebnisse des statistischen Tests auf Armpräferenzen

Ratte	Ergebnis der einfaktoriellen ANOVA
1	F(4,20) = 0.332, p = 0.853, nicht signifikant
2	F(4,20) = 0.204, p = 0.933, nicht signifikant
4	F(4,20) = 0.037, p = 0.997, nicht signifikant
5	F(4,20) = 0.711, p = 0.594, nicht signifikant
6	F(4,20) = 0.541, p = 0.707, nicht signifikant

3.3.5 Diskussion

Die Ratten lernten die Bedeutung der zwei unterschiedlichen Beleuchtungsbedingungen. Dadurch konnte ein langer Versuchsdurchgang in viele Einzelereignisse zerlegt werden, wobei Beginn und Ende einer Exkursion klar festgelegt wurde. Aktive Ratten lernten diesen Zusammenhang schneller, was zu erwarten war, da sie in gleicher Zeit mehr Erfahrung sammeln konnten. Da bei ihnen die Wartezeiten kürzer waren, verblieb natürlich auch wiederum mehr Zeit für die Futtersuche.

Auch die Beobachtungen von Olton et al. (1976) konnten bestätigt werden. Die Wiederbesuchsrate bereits aufgesuchter Labyrintharme innerhalb einer Exkursion war gering, was auf ein intaktes räumliches Arbeitsgedächtnis der Versuchstiere rückschließen lässt.

Die Ausbildung einer Ortspräferenz anhand der Futterzeigedauer funktionierte nur teilweise. Im Radiallabyrinth waren alle Orte vom Zentrum aus gleich weit entfernt. Eine unspezifische Präferenz für bestimmte Labyrintharme konnte ausgeschlossen werden. Somit sollte sich die Attraktivität eines Ortes über die Futtermenge bestimmen lassen, was auch in vielen Experimenten so gehandhabt wird. In diesem Versuch wurde die Futtermenge durch eine Zeitspanne vorgegeben, in der ein Futterspender Zugang zur Belohnung gewährte. Das Fressverhalten der Ratten an den Futterspendern wurde genau beobachtet und es zeigte sich, dass sie sich einen kleinen Brocken (ca. 0,1 g) vom Pellet abbrachen und dann verzehrten.

1) Analysis of Variance

3. Experimente

Dies hatte zur Folge, dass es für die Ratte meist unerheblich war, ob der Futterspender für 10 oder 20 Sekunden Futter zeigte, da sie es meist nur einmalig schaffte sich ein Stückchen heraus zu brechen. Es konnte folglich nicht davon ausgegangen werden, dass ein 40s-Futterspender für ein Versuchstier viermal so ergiebig war, wie ein 10s-Futterspender. Allerdings schienen etwa 30-40 Sekunden genau auszureichen, um sich zweimal ein Futterstückchen vom Pellet abzubrechen. Die absolute Anzahl an zuerst gewählten Armen spricht ebenfalls dafür, dass ein 30s- bzw. 40s-Futterspender von den Ratten als qualitativ hochwertiger bewertet wurde. Um die Frage eindeutig klären zu können, ob Ratten eine Ortspräferenz bei längerer Futterzeigedauer entwickeln, müssten jedoch weitere Versuche mit unterschiedlichen Zeigedauern durchgeführt werden. Da kaum Lerneffekte zu beobachten waren, sollte man dabei die Bandbreite dieser Zeigedauern erhöhen, um eine bessere Unterscheidung zu ermöglichen.

3.4 Versuch 4: Ortslernen vs. Routenlernen

3.4.1 Ziel

In diesem Versuch sollte das Lernen eines Ortes mit dem Lernen einer Route verglichen werden. Dabei wurden die Lernraten für beide, in ihrer Routenkomplexität identischen, Bedingungen verglichen, um Rückschlüsse auf die mentale Repräsentation für Orte und Wege ziehen zu können.

3.4.2 Aufbau: Orts- bzw. Routen-Konfiguration

Beim vierten Labyrinth (siehe Abb. 29) wurde, im Vergleich zum vorherigen Versuchsaufbau, die Anzahl der Futterspender und die Anordnung der Verbindungsstege geändert. Es waren nur noch drei Plattformen (PF) mit Dreifußgestell und Futterspender (PF 1, PF 3 und PF 5) vorhanden. Von der Zentralplattform (PF 6) führten nur noch zwei mögliche Wege zu jeweils einer Zwischenplattform (PF 2 und PF 4). An den Zwischenplattformen gab es wieder zwei Entscheidungsmöglichkeiten, wobei ein Weg zur selben hinteren Plattform (PF 3) führte und der andere zu jeweils einer der beiden vorderen Plattformen (PF 1 bzw. PF 5).

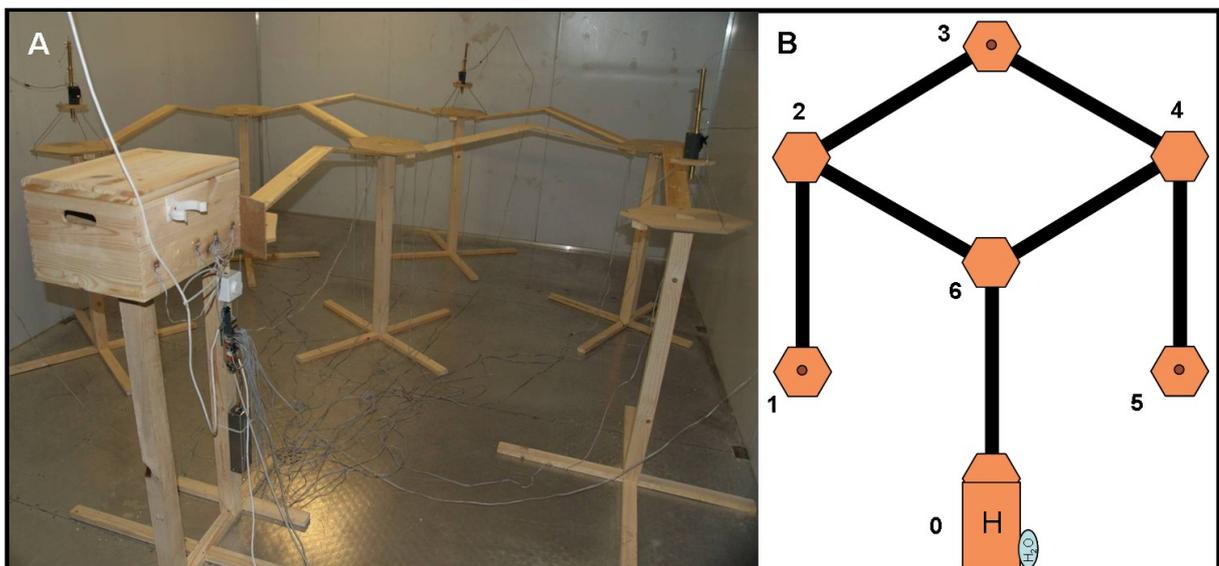


Abbildung 29: Labyrinth aus Versuch 4

A – Foto vom Versuchsaufbau, B – Schematische Zeichnung
(Plattformen sind orange und Stege schwarz dargestellt, H kennzeichnet das Häuschen, H₂O zeigt die Wassertränke an, rote Punkte markieren die Futterspenderpositionen)

3.4.3 Methodik

Im folgenden Versuch wurden nur noch vier der sechs Ratten eingesetzt. Da die Laufleistungen von Ratte 1 (trotz Spezialtraining) und Ratte 4 nach sechs Durchgängen im Radial-Labyrinth sehr schlecht waren, wurde beschlossen, sie aus dem Versuch zu nehmen.

V4a Ortsbedingung

Das Versuchsprogramm wählte mit einer 50:50 Wahrscheinlichkeit einen von zwei möglichen Orten aus. Der Futterspender auf Plattform 1 gab bei Betreten für 40s Futter, der Futterspender auf Plattform 5 für 10s Futter (Ort_40/10-Bedingung). Wie bereits in Versuch 3 veränderte sich die Beleuchtung unmittelbar nach der Belohnung und wurde nach Ablauf des 60s-Zählers wieder hergestellt. Die Ratten sollten den stärker belohnenden Ort nach einer bestimmten Lernzeit zuerst aufsuchen, also eine Ortspräferenz entwickeln. Dieser Versuch wurde mit vier Ratten (Nr. 2, 3, 5 und 6) durchgeführt, wobei die Ratten 5 und 6 zuerst in V4b eingesetzt wurden. Ein Versuchsdurchgang dauerte sechs Stunden, pro Tier wurden 3 Durchgänge absolviert. Beim dritten Durchgang wechselte an den beiden Plattformen die Futterzeigedauer (PF1: 10s; PF5: 40s; Ort_10/40-Bedingung), um ein Umlernen des Ortes zu testen.

V4b Routenbedingung

Im Gegensatz zur Ortsbedingung wurde nur an Plattform 3 belohnt. Es gab für 40s Futter, wenn die Ratte über Plattform 2 kam und für 10s Futter, wenn sie über Plattform 4 an diesen Ort kam (Route_40/10-Bedingung). Die Ratten sollten die stärker belohnende Route nach einer bestimmten Lernzeit bevorzugen, also eine Routenpräferenz entwickeln. Dieser Versuch wurde mit vier Ratten (Nr. 2, 3, 5 und 6) durchgeführt, wobei die Ratten 2 und 3 zuerst in V4a eingesetzt wurden. Ein Versuchsdurchgang dauerte sechs Stunden, pro Tier wurden 2 Durchgänge absolviert. Bei Ratte 3 gab es zusätzlich einen dritten Durchgang, bei dem die Futterzeigedauer wechselte (PF3 via PF2: 10s; PF3 via PF4: 40s; Route_10/40-Bedingung), um ein Umlernen der Route zu testen.

Eine genaue Übersicht der Versuchsdurchgänge ist Tabelle 6 zu entnehmen.

Tabelle 6: Reihenfolge der jeweiligen Versuchsbedingungen pro Tier

n	Ratte	Durchgang	Bedingung
1	2	1	Ort_40/10
2		2	Ort_40/10
3		3	Ort_10/40
4		4	Route_40/10
5		5	Route_40/10
6	3	1	Ort_40/10
7		2	Ort_40/10
8		3	Ort_10/40
9		4	Route_40/10
10		5	Route_40/10
11		6	Route_10/40
12	5	1	Route_40/10
13		2	Route_40/10
14		3	Ort_40/10
15		4	Ort_40/10
16		5	Ort_10/40
17	6	1	Route_40/10
18		2	Route_40/10
19		3	Ort_40/10
20		4	Ort_40/10
21		5	Ort_10/40

3.4.4 Ergebnisse

Wartezeiten zwischen einzelnen Exkursionen

Die Wartezeiten der Versuchstiere haben sich im Vergleich zu denen in Versuch 3 nicht geändert. Sie liegen weiterhin sehr nah an der Mindestwartezeit von einer Minute. Der über alle Versuchstiere und Versuchsdurchgänge ermittelte Median für die Wartezeit zwischen den Exkursionen liegt bei 1,27 Minuten. Individuelle Mediane für jede Ratte über alle Durchgänge sind Abbildung 30 zu entnehmen.

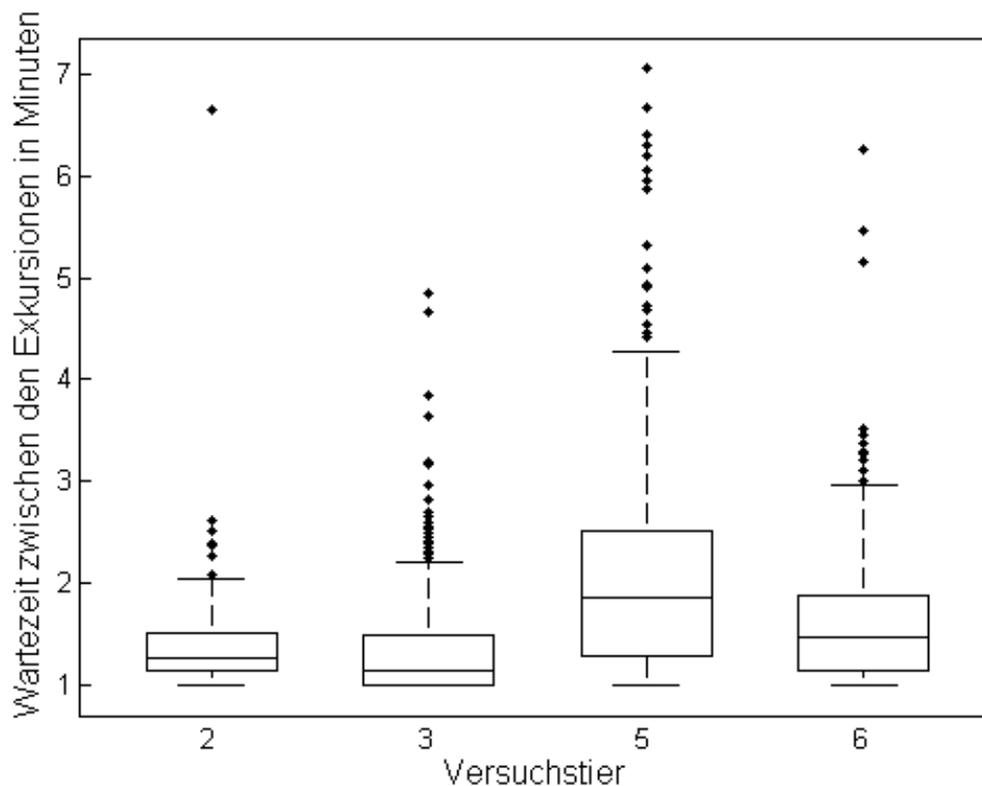


Abbildung 30: Wartezeit zwischen den Exkursionen – Boxplot über alle Versuchsdurchgänge pro Ratte

Anmerkung: Mindestwartezeit betrug eine Minute

Mediane: Ratte 2 – 1,24; Ratte 3 – 1,11; Ratte 5 – 1,85; Ratte 6 – 1,39

Ortslernen vs. Routenlernen

In Abbildung 31 sind die Lernkurven der einzelnen Versuchstiere dargestellt. Es wurde das Auswahlverhältnis vom 40s- zum 10s-Futterspender (bzw. 40s- zu 10s-Route) ausgewertet. Das Zufallsniveau für einen 40s-Armbesuch lag daher bei 50% (in Abb. 30 durch die gestrichelte Linie dargestellt). Die Datenpunkte wurden mit einem „Time-sample“ Algorithmus ermittelt: Dabei wurden alle Erstentscheidungen, die jeweils innerhalb einer Zeitspanne von 30 Minuten stattfanden, zu einem Datenpunkt zusammengefasst. Der Wert des Punkts berechnete sich aus der Anzahl der Besuche am 40s-Futterspender (bzw. Nutzung der 40s-Route), geteilt durch die Gesamtzahl an Exkursionen in diesem Zeitraum. Fanden innerhalb einer halben Stunde weniger als 5 Exkursionen statt, wurde kein Datenpunkt ermittelt. Die Anzahl an Exkursionen pro Versuchsdurchgang ist Tabelle 7 zu entnehmen.

3. Experimente

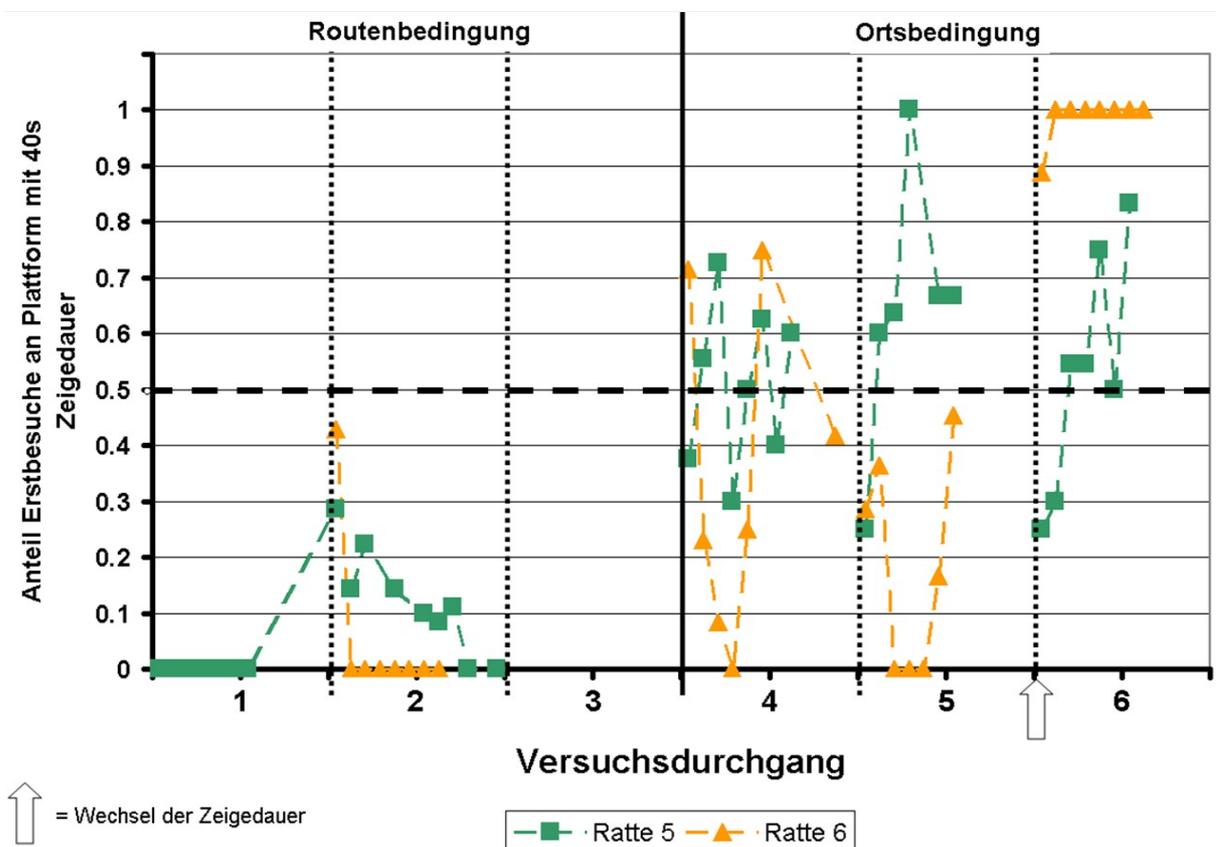
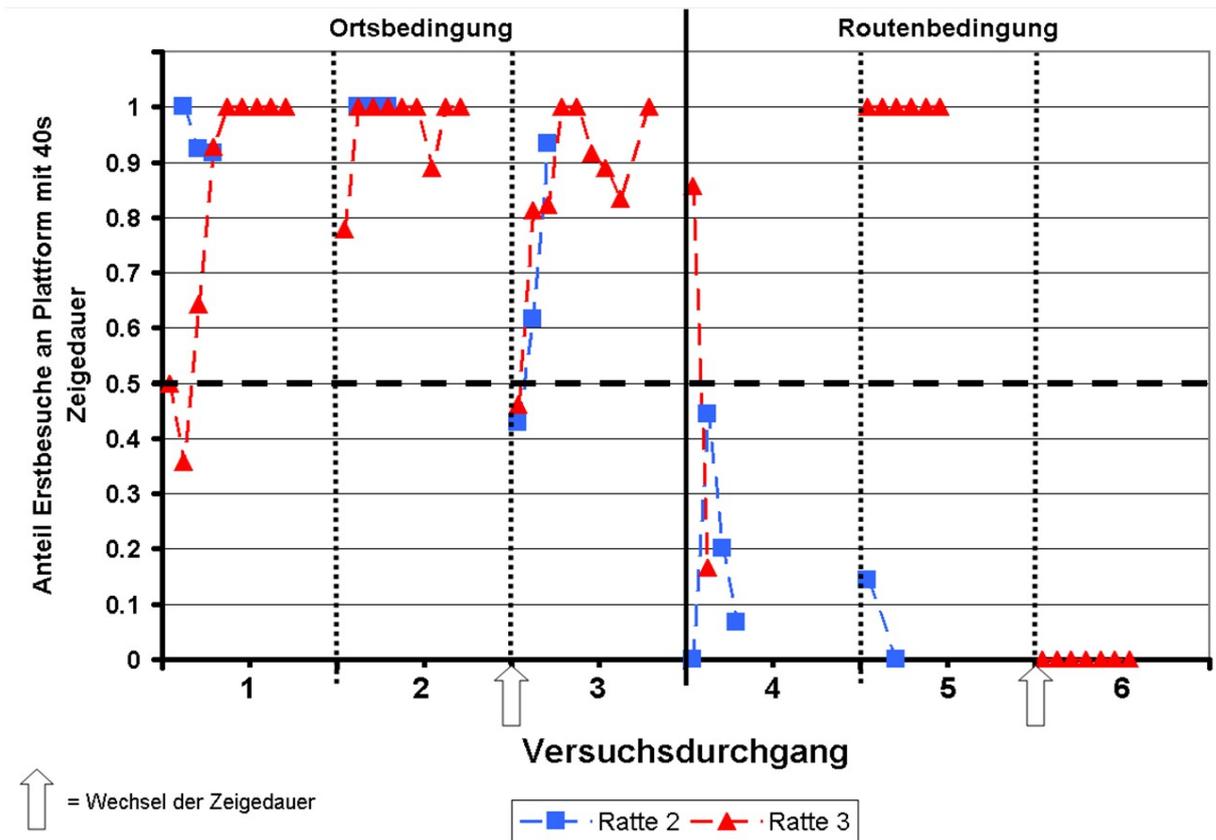


Abbildung 31: Lernkurven der Ratten für jeweilige Versuchsbedingungen (genaue Beschreibung s. Text)

Tabelle 7: Anzahl an Exkursionen pro Versuchsdurchgang

Ratte	Durchgang					
	1	2	3	4	5	6
2	39	31	39	47	22	nicht durchgeführt
3	104	99	117	20	78	124
5	57	74	nicht durchgeführt	74	58	73
6	19	103	nicht durchgeführt	79	79	89

Versuchstier 2 und 3 lernten zuerst die Ortsbedingung. Beide bildeten nach wenigen Exkursionen im ersten Versuchsdurchgang eine eindeutige Ortspräferenz für den 40s-Futterspender aus. Bei Ratte 2 wird der ansteigende Teil der Lernkurve nicht angezeigt, da zu wenig Exkursionen innerhalb der ersten halbstündigen Zeitintervalle getätigt wurden. Die Präferenz blieb auch im zweiten Durchgang bestehen. Beim letzten Durchgang der Ortsbedingung (Durchgang 3) wurden die Futterpräsentationszeiten der beiden Orte getauscht. Es ist klar zu erkennen, dass ein Umlernen stattfand und sich die Präferenz für den 40s-Futterspender auch am neuen Ort ausbildete.

In der Routenbedingung zeigte Ratte 2 eine Initialpräferenz für die Route, die die 10s-Futterzeigedauer an Futterspender 3 auslöste. Auch in Durchgang 5 änderte sie sich nicht. Das Versuchstier hatte in dieser Bedingung nichts gelernt und es wurde auf den dritten Durchgang der Routenbedingung (Durchgang 6) verzichtet, da folglich auch kein Umlernen möglich war. Ratte 3 zeigte im ersten Durchgang der Routenbedingung eine schwache Laufleistung mit lediglich 20 Exkursionen. Im nächsten steigerte sich diese wieder und die Ratte bildete eine Routenpräferenz für die 40s-Route aus. Wie sich beim Umlernen in Durchgang 6 allerdings zeigte, hat auch dieses Versuchstier lediglich eine feste Bevorzugung für eine Route ausgebildet, die unabhängig von der ausgelösten Futterzeigedauer an Plattform 3 war.

Versuchstier 5 und 6 lernten zuerst die Routenbedingung. Beide Ratten bildeten in den zwei Durchgängen, ebenso wie Ratte 2, eine initiale Routenpräferenz für die 10s-Route aus. Aus diesem Grund wurde auch hier auf das Umlernen der Route verzichtet.

Auch in der Ortsbedingung scheiterten beide Ratten. Während sich Versuchstier 5 in allen 3 Durchgängen (Durchgang 4-6) bei der Ortswahl überwiegend auf Zufallsniveau bewegte, bildete sich bei Versuchstier 6 wieder eine von der Futterzeigedauer unabhängige Ortspräferenz aus. Bereits in Experiment 3 wurde bei diesem Tier eine Bevorzugung für Plattform 4 gefunden, die größtenteils in allen 5 Durchgängen von Experiment 4 bestehen blieb.

Verhaltensbeobachtung

Eine interessante Beobachtung wurde bei Ratte 3 gemacht. Sie suchte bei der Ortsbedingung immer zunächst den 40s-Futterspender auf. Zeigte dieser kein Futter wählte sie immer den Weg über Plattform 3, auf welcher sich in dieser Bedingung ein inaktiver Futterspender befand, um zum 10s-Futterspender zu gelangen. Die Route über Zentralplattform 6 wäre genauso lang gewesen. Es kam dabei häufiger vor, dass die Ratte den inaktiven Futterspender kontrollierte.

3.4.5 Diskussion

Zwei von vier Ratten bildeten bei der Ortsbedingung eine Präferenz für den ergiebigeren Futterplatz aus. Beide Ratten gehörten zu der Gruppe, die die Routenbedingung erst anschließend lernen sollten. Bei dieser geringen Stichprobe ist es nicht möglich Aussagen darüber zu treffen, ob die Reihenfolge der beiden Versuchsbedingungen einen Effekt auf die Lernrate hatte, zumal Ratte 6 eine vollkommen unabhängige Präferenz für Plattform 4 ausbildete. Keine der vier Ratten schaffte es, die Routenbedingung optimal zu lösen. Das kann damit zusammenhängen, dass bei dieser Bedingung immer Futter gezeigt wurde, wenn das Versuchstier Plattform 3 erreichte. Der Weg vom Häuschen zum Futterspender war unter Umständen nicht lang genug, um ein optimierendes Verhalten auszulösen. Bei der Ortsbedingung musste das Versuchstier in seine Planung mit einbeziehen, dass es bei etwa jeder zweiten Exkursion am nicht zuerst gewählten Ort die Belohnung bekommt. Dabei ist es die beste Vorgehensweise sich für einen festen Ort zu entscheiden, idealerweise für den ergiebigeren, und diesen immer zuerst anzusteuern.

Eine solche Strategie bezeichnet man als rationale Wahl. Würde man die beiden Orte alternierend anlaufen steigt die Wahrscheinlichkeit, dass man öfter den nicht aktivierten Ort mit der ersten Entscheidung aufsucht. Diese Strategie wird Wahrscheinlichkeits-Anpassung genannt. Shanks et al. (2002) führten Studien beim Menschen zu dieser Thematik durch. Dabei konnten die Probanden, bei Anwendung der richtigen Strategie, ihren Verdienst maximieren. Frühere Studien konnten belegen, dass es Versuchspersonen in der Regel nicht gelang ihren Gewinn zu maximieren, da sie die Strategie der Wahrscheinlichkeitsanpassung wählten. Die Ergebnisse von Shanks zeigten, dass für das Erlernen der optimalen Strategie sehr viele Durchgänge notwendig waren. Durch Resonanz vom Versuchsleiter während der Experimente konnten die Lernraten zusätzlich verbessert werden. Des Weiteren beobachtete man einen Einfluss der Höhe der möglichen Gewinnsumme und dem finanziellen Hintergrund der Versuchspersonen.

Eine weitere Erklärung für das Scheitern des Routenlernens ist die Tatsache, dass die Routenbedingung eine sehr unnatürliche Situation ist. Normalerweise ändert die Auswahl einer Route nicht die Gegebenheiten am Zielort. Es ist daher möglich, dass Ratten nicht in der Lage sind, eine Route mit einer Information über den Platz, zu dem sie führt, zu versehen.

Für die Verhaltensbeobachtung bei Ratte 3 gibt es mehrere Erklärungen. Natürliche Umgebungen sind nicht statisch sondern dynamisch. Das Nahrungsangebot an Futterplätzen beispielsweise kann sich ständig ändern. Aus diesem Grund ist eine Kontrolle der Umgebung (Explorationsverhalten) sinnvoll, um adäquat auf Veränderungen reagieren zu können. Es gibt aber auch noch zwei weitere Erklärungsmöglichkeiten. Zum einen liegt Plattform 3 nah an der Raumwand, während der Weg über Zentralplattform 6 direkt durch die Mitte führt. Es ist bekannt, dass Ratten das Laufen an einer Wand bevorzugen, da sie ihnen mehr Schutz bietet, als das offene Feld. Zum anderen gab es hier unter Umständen auch wieder einen Winkeleinfluss. Während die Route über Plattform 3 einen 120° Winkel enthielt, musste für den Weg über Zentralplattform 6 ein 60° Winkel gelaufen werden. Die Ergebnisse aus Experiment 2 zeigten, dass es eine Abneigung gegenüber diesen spitzen Winkel gab.

4. Allgemeine Diskussion

Im Rahmen dieser Arbeit wurden Verhaltensversuche auf einem erhöhten Labyrinth mit Wegsteigungen durchgeführt. Im ersten Experiment wurde die Höhe der optimalen Steigung ermittelt, die einerseits die Kosten pro Wegstrecke erhöhen sollte, ohne andererseits das Laufverhalten auf dem Labyrinth zu beeinträchtigen. Die ermittelte Steigung von $11,5^\circ$ wurde in allen folgenden Experimenten eingesetzt. Da keine Kontrollexperimente ohne Steigungen durchgeführt wurden, kann ein Effekt der Steigung auf das Routenplanungsverhalten bei Ratten weder ausgeschlossen noch bestätigt werden.

In Experiment 2 wurde auf dem Rautenlabyrinth ein Einfluss der Winkelgeometrie auf das Laufverhalten gefunden. Die Ergebnisse unterstützen die Befunde von Grobóty und Schenk (1991), die zeigen konnten, dass Ratten beim Laufen eine Abneigung gegenüber spitzen Winkeln besitzen. Bei verschiedenen Routen identischer Länge, die zum gleichen Zielpunkt führen, werden also diejenigen bevorzugt, bei denen die Winkel zwischen den Teilstrecken größer sind.

Im dritten Experiment auf dem Radiallabyrinth konnte gezeigt werden, dass die Versuchstiere die Bedeutung der zwei unterschiedlichen Beleuchtungsbedingungen lernen konnten. Sobald der Raum erhellt wurde, suchten sie das Häuschen auf und warteten bis es wieder dunkel wurde. Die Ergebnisse unterstützen die Beobachtungen von Poucet und Herrmann (2001), die ein gesteigertes Explorationsverhalten bei Dunkelheit auf einem komplexen erhöhten Labyrinth fanden. Auch die Ergebnisse von Olton et al. (1976) konnten bestätigt werden. Es wurden nur sehr wenige Mehrfachbesuche des gleichen Labyrintharmes innerhalb einer Exkursion gefunden. Daraus lässt sich schließen, dass die Ratten die einzelnen Arme unterscheiden konnten und dass das räumliche Arbeitsgedächtnis intakt war. Die Ausbildung einer Ortspräferenz anhand der Futterpräsentationszeiten konnte nur teilweise beobachtet werden. Einige Versuchstiere zeigten ein schwaches Explorationsverhalten und kamen nur auf wenige Exkursionen pro Versuchsdurchgang. Diese reichten nicht aus, um die Qualität der einzelnen Futterplätze lernen zu können. Bei einem Tier bildete sich nach dem ersten Versuchsdurchgang eine Ortspräferenz aus, die sich mit wechselnder Qualität dieses Ortes nicht änderte. Erst als es an diesem Ort kein Futter mehr gab fand ein Umlernen statt. Doch sobald dieser Ort wieder Futter präsentierte, bildete sich die Präferenz wieder aus.

Da jedoch zwei Tiere eine Ortspräferenz für den ergiebigsten Ort entwickelten ist davon auszugehen, dass Ratten die Futterzeigedauer als Qualitätsmerkmal für einen Ort benutzen können, wenn sie vorher genug Erfahrung sammeln konnten.

Im vierten Experiment sollten die Lernraten für Orts- und Routenlernen verglichen werden. Zwei von vier Ratten bildeten eine Ortspräferenz für den ertragreicheren Futterplatz aus und waren auch in der Lage, den Ort umzulernen. Bei einem Tier war die Präferenz für einen Arm aus Experiment 3 weiterhin vorhanden, welche sich auch im Laufe der Versuche nicht mehr änderte. Keine der vier Ratten war erfolgreich beim Lösen der Routenbedingung. Das kann unter Umständen daran liegen, dass diese Bedingung eine sehr unnatürliche Situation schaffte. Normalerweise ändert die Auswahl einer Route nicht die Gegebenheiten am Zielort. Es ist daher möglich, dass Ratten nicht in der Lage sind, eine Route mit einer Information über den Platz, zu dem sie führt, zu versehen.

Ausblick

Die Versuche konnten zeigen, dass es einen Unterschied zwischen dem Lernen eines Ortes und dem Lernen einer Route gibt. Leider konnte im Rahmen dieser Arbeit die Frage nicht beantwortet werden, ob Ratten eine Route mit einer Information über den Zielort versehen können. Bei der Routenbedingung gab es bei jedem Besuch eine Belohnung, so dass es für das Versuchstier eventuell nicht zwingend notwendig gewesen ist, eine bestimmte Strategie zu entwickeln. Man könnte in einem weiteren Experiment die Distanz vom Häuschen zum Futterplatz erhöhen, um den Aufwand bei jeder Exkursion zu steigern. Man könnte auch eine Trainingsphase einführen, bei der immer nur eine der beiden Routen zugänglich ist. Dadurch können die Ratten diese separat lernen und eventuell mit der Futterzeigedauer am Zielort verknüpfen. Bei der Testbedingung wären dann beide Routen passierbar.

Eine weitere interessante Fragestellung ist der Vergleich von egozentrischen und allozentrischen Strategien beim Lernen von Orten und Routen. Man könnte beispielsweise den Startpunkt rotieren lassen, wobei die Futterzeigedauern der Orte bei der egozentrischen Bedingung ebenfalls rotieren, wohingegen sie bei allozentrischer Bedingung stationär bleiben. Hierbei könnten zusätzliche Ableitungen hippocampaler Ortszellen interessante Ergebnisse liefern.

4. Allgemeine Diskussion

Da es sich bei dieser Art von Experimenten um Belohnungs- und Entscheidungsversuche handelt scheint ebenso die neuronale Charakterisierung bzw. Beeinflussung ventral tegmentaler Bereiche (Belohnung) und striataler Bereiche (Entscheidung, Planung) sehr interessant zu sein. Dafür könnte man Studien mit Pharmakoninjektionen oder Läsionen in den betroffenen Hirnarealen durchführen.

Die Geometrie dieses Labyrinths bietet auch die Möglichkeit nicht nur das Lernen von Orten zu untersuchen, sondern auch das Planen einer Route in komplexen Labyrinthstrukturen. Eine Idee, die im Rahmen dieser Arbeit nicht mehr verwirklicht werden konnte, war der Einfluss von Wahrscheinlichkeiten auf die Routenplanung. Diese Versuche zählen zum Bereich des risikosensitiven Fouragierens, in dem es zahlreiche Studien bei vielen Tierarten gibt. In einem sehr ausführlichen Review geben Kacelnik und Bateson (1996) einen Überblick. Kirshenbaum et al. (2000) zeigten einen Einfluss von Aufwand und Belohnungsmenge auf die Wahl einer risikoreichen Strategie bei Ratten, abhängig von deren Energiehaushalt. Man könnte untersuchen, ob sich unterschiedliche Wahrscheinlichkeiten an den jeweiligen Futterplätzen im Labyrinth auf die Auswahl für bestimmte Routen auswirken. Wiener et al. (2008) konnten eine Berücksichtigung von Wahrscheinlichkeiten bei der Routenplanung in einer Studie mit Menschen nachweisen. Es wäre interessant, ob sich ein solcher Effekt auch bei Ratten beobachten lässt. Karsh und Suppes (1964) zeigten, dass Ratten zumindest in der Lage sind Wahrscheinlichkeiten abzuschätzen.

Literaturverzeichnis

- Ash M., Roberts W.A. (1992). Central-place foraging by rats on the radial maze: The effects of patch size, food distribution, and travel time. *Animal Learning & Behavior*, 20(2), 127-134.
- Barnett, S.A. (1975). *Reproductive behaviour in the rat: A study in behaviour*, Chicago: University Press, 138.
- Bennett, A.T.D. (1996). Do animals have cognitive maps? *Journal of Experimental Biology*, 199, 219-224.
- Brown M.F., Lesniak-Karpiak K.B. (1993). Choice criterion effects in the radial-arm maze: Maze- arm incline and brightness. *Learning and Motivation*, 24, 23-39.
- Bruneau N., Simon H., Le Moal M. (1980). A dark-light emergence test: Study at two times of the nycthemeral cycle in four- and twelve-week-old rats. *Behavioural Processes*, 5, 281-285
- Bureš J., Burešová O., Nerad L. (1992). Can rats solve a simple version of the traveling salesman problem? *Behavioural Brain Research*, 52(2), 133-142.
- Burn, C.C. (2008). What is it like to be a rat? Rat sensory perception and its implications for experimental design and rat welfare. *Applied Animal Behaviour Science*, 112, 1-32.
- Cartwright B.A., Collett T.S. (1982). How honey bees use landmarks to guide their return to a food source. *Nature*, 295, 560-564.
- Chapuis N., Scardigli P. (1993). Shortcut ability in hamsters (*Mesocricetus auratus*): The role of environmental and kinesthetic information. *Animal Learning & Behavior*, 21(3), 255-265.
- Cole M.R., Clipperton A., Walt C. (2007). Place versus response learning in rats. *Learning & Behavior*, 35(4), 214-224.
- Cramer, A.E. (1995). Computations on metric cognitive maps: How vervet monkeys solve the traveling salesman problem. PhD thesis, University of California, Los Angeles.
- Denenberg, V.H. (1969). Open-field behavior in the rat: What does it mean? *Annals of the New York Academy of Sciences*, 159: 852-859.
- Edelmann, W. (1995). *Lernpsychologie*, Weinheim: Psychologie-Verlags-Union.
- Gallistel C.R., Cramer A.E. (1996). Computations on metric maps in mammals: Getting oriented and choosing a multi-destination route. *Journal of Experimental Biology*, 199(1), 211-217.

- Grobéty M.-C., Schenk F. (1992). The influence of spatial irregularity upon radial-maze performance in the rat. *Animal Learning & Behavior*, 20(4), 393-400.
- Hamilton D.A., Akers K.G., Johnson T.E., Rice J.P., Candelaria F.T., Redhead E.S. (2008, in press). Evidence for a shift from place navigation to directional responding in one variant of the Morris water task. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*.
- Hascoët M., Bourin M., Nic Dhonnchadha B.A. (2001). The mouse light-dark paradigm: A review. *Prog. Neuropsychopharmacol. & Biol. Psychiatry*, 25, 141-166.
- Hogg, S. (1996). A review of the validity and variability of the elevated plus-maze as an animal model of anxiety. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, 54(1), 21-30.
- Hulse S.H., O'Leary D.K. (1982). Serial pattern learning: Teaching an alphabet to rats. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 8, 260-273.
- Jovalekić A., Reid H., Jeffery K. (2008). Spatial learning and navigation in the vertical dimension. Posterbeitrag auf dem IBN Christmas Symposium 2008 des Institutes of Behavioural Neurosciences, UCL, London.
- Kacelnik A., Bateson M. (1996). Risky theories – The effect of variance on foraging decisions. *American Zoologist*, 36, 402-434.
- Karsh E.B., Suppes P. (1964). Probability learning of rats in continuous-time experiments. *Psychonomic Science*, 1, 361-362.
- Kirshenbaum A.P., Szalda-Petree, A.D., Haddad N.F. (2000). Risk-sensitive foraging in rats: The effects of response-effort and reward-amount manipulations on choice behavior. *Behavioural Processes*, 50, 9-17.
- Mallot, H.A. (2007). *Kognitive Neurobiologie, Vorlesungsskript Wintersemester 2006 / 2007*.
- Mallot H.A., Basten K. (2008, in press). Embodied spatial cognition: Biological and artificial systems. *Image and Vision Computing*, doi:10.1016/j.imavis.2008.09.001
- Morris, R.G.M. (1981). Spatial localization does not require the presence of local cues. *Learning and Motivation*, 12, 239-260.
- Neuhäusser-Wespy F., König B. (2000). Living together, feeding apart: How to measure individual food consumption in social house mice. *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, 32(1), 169-172.
- O'Keefe J., Nadel L. (1978). *The hippocampus as a cognitive map*, Oxford: Clarendon Press.
- Olton D.S., Collison C., Werz M.A. (1977). Spatial memory and radial arm maze performance of rats. *Learning and Motivation*, 8, 289-314.

- Olton D.S., Samuelson R.J. (1976). Remembrance of places passed: Spatial memory in rats. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 2(2), 97-116.
- Packard, M.G. (1999). Glutamate infused posttraining into the hippocampus or caudate-putamen differentially strengthens place and response learning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99, 12881-12886.
- Packard M.G., McGaugh J.L. (1996). Inactivation of hippocampus or caudate nucleus with lidocaine differentially affects expression of place and response learning. *Neurobiology of Learning and Memory*, 65, 65-72.
- Pearce, J.M. (2008). *Animal Learning & Cognition: An Introduction*, Third Edition, New York, USA.
- Poucet B., Herrman T. (2001). Exploratory patterns of rats on a complex maze provide evidence for topological coding. *Behavioural Processes*, 53, 155-162.
- Romanes, G.J. (1882). *Animal intelligence*, London: Kegan, Paul, Trench & Co.
- Schenk F., Contant B., Grobéty M.-C. (1990). Angle and directionality affect rat's organization of visit sequences and spatial learning in modular mazes. *Learning and Motivation*, 21, 164-189.
- Schnee, A. (2008). Rats in Virtual Reality: The Development of an Advanced Method to Study Animal Behaviour. Dissertation Universität Tübingen.
- Schulz-Klaus B., Fendt M., Schnitzler H.U. (2005). Temporary inactivation of the perirhinal cortex induces an anxiolytic-like effect on the elevated plus-maze and on the yohimbine-enhanced startle response. *Behavioural Brain Research*, 163(2), 168-173.
- Shanks D.R., Tunney R.J., McCarthy J.D. (2002). A re-examination of probability matching and rational choice. *Journal of Behavioral Decision Making*, 15, 233-250.
- Shettleworth, S.J. (2001). Animal cognition and animal behaviour. *Animal Behaviour*, 61, 277-286.
- Skinner B.F., Ferster C.B. (1957). *Schedules of reinforcement*.
- Stangl, W. (Stand 2009). Arbeitsblätter zu Behaviorismus und und kognitiven Ansätzen.
<http://arbeitsblaetter.stangl-taller.at/LERNEN/Behaviorismus.shtml>
<http://arbeitsblaetter.stangl-taller.at/LERNEN/LerntheorienKognitive.shtml>
- Sutherland R.J., Hamilton D.A. (2004). Rodent spatial navigation: at the crossroads of cognition and movement, *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 28 ,687-697.
- Squire, L.R. (2004). Memory systems of the brain: A brief history and current perspective. *Neurobiology of Learning and Memory*, 82, 171-177.

- Thorndike, E.L. (1898). Animal intelligence: An experimental study of the associative processes in animals. *Psychological Monographs*, 2 (4, Whole No. 8).
- Timberlake, W. (2002). Niche-related learning in laboratory paradigms: the case of maze behavior in Norway rats. *Behavioural Brain Research*, 134, 355-374.
- Tinbergen, N. (1963). On aims and methods of ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 20, 410-433.
- Tolman, E.C.(1948). Cognitive maps in rats and men. *Psychological Review*, 55(4), 189-208.
- Tolman E.C., Honzik C.H. (1930). Introduction and removal of reward, and maze performance in rats. *University of California Publications in Psychology*, 4, 257-275.
- Tolman E.C., Ritchie B.F., Kalish D. (1946). Studies in spatial learning: I. Orientation and short-cut. *Journal of Experimental Psychology*, 36, 13-24.
- Tolman E.C., Ritchie B.F., Kalish D. (1946). Studies in spatial learning: II. Place learning versus response learning. *Journal of Experimental Psychology*, 36, 221-229.
- Trullier O., Wiener S.I., Berthoz A., Meyer J.-A. (1997). Biologically-based Artificial Navigation Systems: Review and Prospects. *Progress in Neurobiology*, Volume 51, Issue 5, April, 483-544.
- TSE Maze Systems (Stand 10.11.2008). *Multi-purpose learning & memory testing systems for small laboratory animals*.
- Uexküll (1956). *Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen*. Rowohlt, Hamburg.
- Uster H.J., Bättig K., Nägeli H.N. (1976). Effects of maze geometry and experience on exploratory behavior in the rat. *Animal Learning & Behavior*, 4(1A), 84-88.
- Warner L.H., Warden C.J. (1927). The development of a standardized animal maze. *Archives of Psychology*, 92, 1-35.
- Watson, J.B. (1914). *Behavior: An introduction to comparative psychology*. Henry Holt: New York.
- Weisbroth, S.H. (1969). The origin of the Long-Evans rat and a review of the inheritance of coat colors in rats (*Rattus norvegicus*). In A. M. Leash (Ed.), *Laboratory Animal Care*, 19, 733-737. Joliet, IL: American Association for Laboratory Animal Science.
- Wiener J.M., Lafon M., Berthoz A. (2008). Path planning under spatial uncertainty. *Memory & Cognition*, 36(3), 495-504.

Danksagung

Diese Seite ist sämtlichen Personen gewidmet, die zum Gelingen dieser Arbeit auf irgendeine Weise beigetragen haben.

Ich bedanke mich bei Herrn Professor Mallot dafür, dass ich meine Diplomarbeit an seinem Lehrstuhl anfertigen durfte und für die Unterstützung von Konferenzteilnahmen.

Andreas von Ameln-Mayerhofer danke ich für das Zweitgutachten.

Besonders großer Dank gilt Johannes Thiele für die intensive Betreuung dieser Arbeit, vor allem für den Bau der Technik und die C++-Programme für den Versuch, Unterstützung bei der Datenauswertung und das Lösen vieler Probleme, die uns erwarteten!

Des Weiteren möchte ich mich bei Jan Wiener bedanken, der an der Idee zu dieser Arbeit beteiligt war und mir mit Rat zur Seite stand.

Ich danke allen anderen Mitarbeitern des Lehrstuhls für Kognitive Neurowissenschaften für die tolle Zeit und (ent)spannende Kickerduelle, besonders Stefan Blazek für seine handwerkliche Kompetenz, Deniz Bahadir für seine Programmierhilfen und Aleksandar Jovalekić, Kai Basten, Gregor Hardieß und Hansjürgen Dahmen für den wissenschaftlichen Austausch.

Für das Korrekturlesen und viel hilfreiches Feedback bedanke ich mich bei Hannes, Aleks, Kai, Stefan, Deniz, Jan, Sabine, Markus, meinem Bruder Oliver und meinen Eltern.

Ich bedanke mich beim Tierpflegepersonal, das sich stets sehr gut um meine Ratten kümmerte.

Meinen Eltern gilt der größte Dank, denn ohne ihre Unterstützung in jederlei Hinsicht wäre mein Studium so nicht möglich gewesen.

Zu guter Letzt danke ich Sabine Kugel, die mir durch permanentes Antreiben und vielen Diskussionen die Kraft gab, das alles so gut zu überstehen.