

**OBJEKTERKENNUNG UND –UNTERSCHIEDUNG BEI DER RATTE:
VERHALTENSVERSUCHE IN EINER VIRTUELLEN UMGEBUNG**

**Diplomarbeit
der Fakultät für Biologie
der Eberhard Karls Universität Tübingen**

vorgelegt von

Jan Regler

Tübingen, August 2006

Erklärung

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

Tübingen, den 31.08.2006

.....

(Jan Regler)

Danksagung

Alles wird gut! Ich danke allen, die dabei geholfen haben! Allen angehörigen des Lehrstuhls für kognitive Neurowissenschaft, insbesondere Alexander Schnee, Hansjürgen Dahmen und Prof. Dr. Mallot. Und vielen Freunden und Bekannten, insbesondere meinen Eltern, meiner WG – Elif Polat, Caroline Merkel und Katharina Brechensbauer – und Markus Wohlfrom, für die unschätzbare Unterstützung!

Danke für alles!

INHALTSVERZEICHNIS

1	EINLEITUNG	7
1.1	GRUNDLAGEN FÜR NAVIGATIONSEXPERIMENTE BEI RATTE	8
1.1.1	<i>Navigationsraum und Explorationsverhalten von Ratten</i>	8
1.1.2	<i>Das visuelle System von Ratten</i>	9
1.2	EIN VR-SETUP FÜR RATTEN	12
1.2.1	<i>Spezifikation des Setups</i>	12
1.2.2	<i>Versuchsparadigma</i>	13
1.3	FRAGESTELLUNG	15
2	MATERIAL UND METHODEN	17
2.1	APPARATUR: EIN NEUARTIGES VIRTUAL-REALITY-SETUP FÜR RATTEN	17
2.1.1	<i>Laufkugel</i>	17
2.1.2	<i>Belohnungssystem</i>	19
2.1.3	<i>Projektionssystem</i>	19
2.1.4	<i>Soft- und Hardware</i>	21
2.1.4.1	<i>Modellierungssoftware</i>	21
2.1.4.2	<i>Echtzeit-Computergrafik</i>	21
2.1.4.3	<i>Steuerungsprogramm und Treiber</i>	21
2.1.4.4	<i>Sonstiges</i>	22
2.2	VERSUCHSTIERE	23
2.2.1	<i>Tiere</i>	23
2.2.2	<i>Haltung</i>	23
2.2.3	<i>Handling</i>	23
2.3	DIE VERHALTENSVERSUCHE	25
2.3.1	<i>Virtuelle 3D-Umgebung</i>	25
2.3.2	<i>Versuchsdesign</i>	25
2.3.3	<i>Versuchsablauf</i>	27
2.3.4	<i>Auswertung der Rohdaten und Erstellung der Trajektorien-Diagramme</i>	27
2.3.5	<i>Operationalisierung der Verhaltensdaten: Säulentrefferrate (CH-R), Treffer-Strecke (CH-D) und Belohnungsrate (RH-R)</i>	29
2.4	HELLIGKEITSEINSTELLUNGEN UND LUMINANZMESSUNG	30
2.4.1	<i>CI-Werte in MultiGen</i>	30
2.4.2	<i>Messung der Luminanz</i>	31

3	EXPERIMENTE.....	35
3.1	TRAINING 1: LERNEN VON SÄULEN ALS BELOHNTE ORTE	35
3.1.1	Versuchsziel und Fragestellung.....	35
3.1.2	Versuchsparameter.....	36
3.1.3	Ergebnisse	36
3.1.3.1	Allgemeine Verhaltensbeobachtungen.....	36
3.1.3.2	Anzahl der Runs, zurückgelegte Strecke und Trefferstrecke	37
3.1.3.3	Säulentrefferrate.....	38
3.1.3.4	Trajektorien-Diagramme.....	40
3.1.4	Diskussion.....	41
3.1.4.1	Lernen, Navigieren und Laufen im VR-Setup	41
3.1.4.2	Lernen des Versuchsparadigmas.....	43
3.1.5	Zusammenfassung.....	45
3.2	DISKRIMINIERUNGSVERSUCH 1 (DT1): SÄULENPRÄFERENZ IN BEKANNTER UMGEBUNG.....	46
3.2.1	Versuchsziel und Fragestellung.....	46
3.2.2	Versuchsparameter.....	47
3.2.3	Ergebnisse	48
3.2.3.1	Präferenz für Säulen bestimmter Helligkeit.....	48
3.2.3.2	Anzahl der Runs und Säulentrefferrate.....	50
3.2.3.3	Allgemeine Verhaltensbeobachtungen.....	52
3.2.4	Diskussion.....	52
3.2.5	Zusammenfassung.....	54
3.3	DISKRIMINIERUNGSVERSUCH 2 (DT2): SÄULENPRÄFERENZ IN EINER UNBEKANNTEN UMWELT.....	55
3.3.1	Versuchsziel und Fragestellung.....	55
3.3.2	Versuchsparameter.....	55
3.3.3	Ergebnisse	56
3.3.3.1	Säulentrefferrate und Säulenpräferenz.....	56
3.3.3.2	Anzahl der Runs, zurückgelegte Strecke und Trajektorien-Diagramme	58
3.3.4	Diskussion.....	59
3.3.5	Zusammenfassung.....	60
3.4	TRAINING 2: ETABLIEREN UND STABILISIEREN DER PRÄFERENZ FÜR EINEN SÄULENTYP.....	63
3.4.1	Versuchsziel und Fragestellung.....	63
3.4.2	Versuchsparameter.....	63
3.4.3	Ergebnisse	63
3.4.3.1	Anzahl der Runs, Säulentrefferrate und Treffer-Strecke.....	63

INHALTSVERZEICHNIS

3.4.3.2	<i>Belohnungsrate</i>	66
3.4.4	<i>Diskussion</i>	66
3.4.5	<i>Zusammenfassung</i>	68
3.5	DISKRIMINIERUNGSVERSUCH 3 (DT3): PSYCHOMETRISCHE MESSUNG DER UNTERSCHIEDSSCHWELLE FÜR SÄULEN VERSCHIEDENER HELLIGKEIT	69
3.5.1	<i>Versuchsziel und Fragestellung</i>	69
3.5.2	<i>Versuchsparameter</i>	69
3.5.3	<i>Ergebnisse</i>	70
3.5.3.1	<i>Anzahl der Runs und Säulentrefferrate</i>	70
3.5.3.2	<i>Belohnungsrate</i>	72
3.5.3.3	<i>Ermittlung der Unterschiedsschwelle</i>	74
3.5.4	<i>Diskussion</i>	76
3.5.4.1	<i>Schwellenmessung mit dem 2AFC-Versuchparadigma</i>	76
3.5.4.2	<i>Unterschiedsschwellen in zwei verschiedenen Kontexten</i>	78
3.5.5	<i>Zusammenfassung</i>	79
3.6	KONTROLLEXPERIMENT: STABILITÄT DER SÄULENPRÄFERENZEN	81
3.6.1	<i>Versuchsziel und Fragestellung</i>	81
3.6.2	<i>Versuchsparameter</i>	81
3.6.3	<i>Ergebnisse</i>	82
3.6.3.1	<i>Anzahl der Runs, Treffer-Strecke und Säulentrefferrate</i>	82
3.6.3.2	<i>Belohnungsrate</i>	84
3.6.4	<i>Diskussion</i>	85
3.6.5	<i>Zusammenfassung</i>	87
3.7	EXPERIMENTÜBERGREIFENDE BETRACHTUNG DER VERHALTENS DATEN	88
3.7.1	<i>Vorzugsaufrichtung der Versuchstiere</i>	88
3.7.1.1	<i>Fragestellung</i>	88
3.7.1.2	<i>Berechnung des Richtungswinkels Phi und Kalibrierung</i>	88
3.7.1.3	<i>Vorzugsaufrichtung der Tiere</i>	89
3.7.1.4	<i>Diskussion</i>	90
3.7.2	<i>Unterschiede in der Laufleistung auf der Kugel</i>	91
3.7.2.1	<i>Fragestellung</i>	91
3.7.2.2	<i>Ergebnis und Diskussion</i>	91

4	ALLGEMEINE DISKUSSION UND AUSBLICK	93
4.1	MOTIVATION UND OPTIMALE FUTTERSUCHESTRATEGIE.....	93
4.2	AKUSTISCHE SIGNALE ALS HINWEISREIZE	94
4.3	ERKENNEN DER SÄULEN ALS OBJEKTE BEI 10° SEHWINKEL.....	94
4.4	AFC-VERSUCHSPARADIGMEN.....	95
4.5	DIE GESTALTUNG DER VIRTUELLEN UMGEBUNG	95
5	LITERATUR.....	97
	ANHANG.....	101

Abb. 1-1: Kontrastsensitivitätsfunktion von Ratten, Tauben, Affen und Menschen. (aus: Keller et al., 2000)	11
Abb. 2.1-2: Die Laufkugel.....	18
Abb. 2.1-1: Die Versuchsanordnung.....	18
Abb. 2.1-3: Projektionssystem mit Strahlengang (gelbe Pfeile).....	20
Abb. 2.1-4: Die virtuelle Umwelt. A: Screenshot einer mit MultiGen gestalteten ,Säulenlandschaft', B: Von 12 virtuellen Kameras gerendertes 360°-Panorama dieser Säulenlandschaft, C: Das 360°-Panorama wird auf einen Kranz projiziert und dadurch verzerrt, D: Versuchstier auf der Kugel: Auf der das Tier umgebenden Leinwand erscheint als VE das unverzerrte Abbild der Säulenlandschaft.....	20
Abb. 2.3-1: Die virtuelle Umwelt. Oben: schematische Aufsicht (roter Stern: Startpunkt (Mittelpunkt), rote Linie: Grenze für BadRuns). Unten: Screenshot.....	26
Abb. 2.3-2: Auszug aus einem Datenfile.....	28
Abb. 2.3-3: Beispiel eines Trajektorien-Diagramms in Laborkoordinaten.....	28
Abb. 2.3-4: Beispiel eines Trajektorien-Diagramms in VR-Koordinaten.....	28
Abb. 3.1-1: Screenshots der beiden in Training 1 benutzten virtuellen Umgebungen. Oben die Umwelt der Gruppe B mit hellgrauen, unten die der Gruppe D mit dunkelgrauen Säulen.....	35
Abb. 3.1-2: Anzahl von Runs (R), Säulentreffern (CH) und BadRuns (BR; jeweils Mediane, Fehlerbalken: 1. und 3. Quartile). A: Gruppe D, B: Gruppe B.....	37
Abb. 3.1-3: Gelaufene Strecke (A) und Treffer-Strecke (B,) für beide Gruppen (jeweils Mediane, Fehlerbalken: 1. und 3. Quartil). Rote Linie in B: Idealwert von 2,75 m.....	37
Abb. 3.1-4: Säulentrefferrate beider Gruppen (jeweils Mediane, Fehlerbalken: 1. und 3. Quartil). Rote Linie: Chance-Level.....	39
Abb. 3.1-5: Säulentrefferraten der einzelnen Versuchstiere. Rote Linie: Chance-Level.....	39
Abb. 3.1-6: Exemplarisches Beispiel von Labor-Trajektorien-Diagrammen eines Versuchstieres (Tier 16) vom 2. und 13. Versuchstag.....	40
Abb. 3.1-7: Exemplarisches Beispiel von VR-Trajektorien-Diagrammen eines Versuchstieres (Tier 16) vom 2. und 13. Versuchstag.....	41
Abb. 3.1-8: VR-Trajektorien von Versuchstier 22 und 27, Tag 13.....	41
Abb. 3.2-1: Screenshot der benutzten virtuellen Umgebung in DT1.....	47
Abb. 3.2-2: Belohnungsraten (RH-R) beider Gruppen (Mediane). Gestrichelte Linien: brCH- R (Rate getroffener heller Säulen = 1- RH-R).....	48
Abb. 3.2-3: Belohnungsraten (RH-R) der Individuen. Gestrichelte Linien: brCH-R (Rate der Treffer heller Säulen = 1- RH-R).....	48
Abb. 3.2-4: Anzahl von BadRuns (BR) und Treffer heller (brCH) und dunkler (daCH) Säulen für alle Individuen über die 6 Versuchstage. Angegebene Signifikanzen: Chi ² - Test der Verteilung von dunklen und hellen Säulen gegen Zufallsverteilung, *: p< 0,5, **: p<0,01, ***: p< 0,001, n.s.: nicht signifikant.....	49
Abb. 3.2-5: Anzahl N der Runs (R), der Säulentreffer (CH) und der belohnten Säulentreffer (RH), jeweils Mediane (bei Gruppe B ohne Tier 22).....	51

Abb. 3.2-6: Säulentrefferrate (A) und Treffer-Strecke (C) beider Gruppen (jeweils Mediane).	51
Abb. 3.2-7: Säulentrefferraten der einzelnen Individuen.	51
Abb. 3.3-1: Screenshot der benutzten virtuellen Umgebung in DT2.	56
Abb. 3.3-2: Säulentrefferrate (CH-R, in A) und Belohnungsrate (RH-R, in B) beider Gruppen (jeweils Mediane). Tag 1-6: DT1.....	57
Abb. 3.3-3: Säulentrefferraten (CH-R) der einzelnen Individuen.	57
Abb. 3.3-4: Belohnungsraten der einzelnen Individuen.	57
Abb. 3.3-5: Anzahl N der Runs (R), der Säulentreffer (CH) und der belohnten Säulentreffer (RH), jeweils Mediane (bei Gruppe B ohne Tier 22). Versuchstag 1-6: DT1.	58
Abb. 3.4-1: Anzahl N der Runs (R), der Säulentreffer (CH) und der belohnten Säulentreffer (RH), jeweils Mediane (bei Gruppe B ohne Tier 22).....	64
Abb. 3.4-2: Säulentrefferrate (A), Belohnungsrate (B) und Treffer-Strecke (C) beider Gruppen (jeweils Mediane).....	65
Abb. 3.4-3: Säulentrefferrate (CH-R) der Individuen.....	65
Abb. 3.4-4: Belohnungsrate (RH-R) der Individuen.	65
Abb. 3.5-1: Anzahl N der Runs (R), der Säulentreffer (CH) und der belohnten Säulentreffer (RH), jeweils Mediane (bei Gruppe B ohne Tier 22).....	71
Abb. 3.5-2: Säulentrefferrate (A) und Treffer-Strecke (B) beider Gruppen (jeweils Mediane).	71
Abb. 3.5-3: Säulentrefferrate (CH-R) Individuen.....	71
Abb. 3.5-4: Belohnungsrate (RH-R) beider Gruppen (Mediane).	73
Abb. 3.5-5: Belohnungsrate der Individuen.	73
Abb. 3.5-6: Psychometrische Funktionen der Tiere von Gruppe D. x-Achse: LQ (Luminanz- Quotient), y-Achse: RH-R, μ : Unterschiedsschwelle, a : RH-R-Wert der oberen Asymptote, \mathcal{S} : Bestimmt Steigung der Funktion.....	75
Abb. 3.5-7: Psychometrische Funktionen der Tiere von Gruppe B.....	75
Abb. 3.6-1: Anzahl N der Runs (R), der Säulentreffer (CH) und der belohnten Säulentreffer (RH), jeweils Mediane (bei Gruppe B ohne Tier 22).....	83
Abb. 3.6-2: Säulentrefferrate (A) und Treffer-Strecke (B) beider Gruppen (jeweils Mediane).	83
Abb. 3.6-3: Belohnungsrate (RH-R) beider Gruppen (Mediane), und der Individuen.	83
Abb. 3.7-1: Kompass-Diagramm mit den Laufrichtungsvektoren [°] der 12 Versuchstiere für die gesamte Versuchsdauer.	89
Abb. 3.7-2: Zeitlicher Verlauf des mittleren Richtungswinkels (aller Versuchstiere).....	89
Abb. 3.7-3: Zurückgelegte Strecke, Vergleich der Mediane beider Gruppen.	92
Tabelle 2.4-1: Ergebnisse der Luminanzmessung.....	33
Tabelle 2.4-2: Ergebnisse der Luminanzmessung für Versuch DT3 (3.5).	33
Tabelle 3.5-1: Die Stimulus-Level (SL) und zugehörige Kennwerte.....	71
Tabelle 3.6-1: Kenndaten der verwendeten Umgebungen.	83

1 Einleitung

„Als Virtuelle Realität (VR) wird die Darstellung und gleichzeitige Wahrnehmung der Wirklichkeit und ihrer physikalischen Eigenschaften in einer in Echtzeit computergenerierten Virtuellen Umgebung bezeichnet.“

(Wikipedia – die freie Enzyklopädie¹)

Heutzutage kommen VR-Systeme in vielen verschiedenen Kontexten zum Einsatz: so in Computerspielen, beim Entwerfen von Modellen in Architektur und Maschinenbau (Entwurf ‚virtueller Protozyphen‘), beim Training von Piloten, oder bei der Erforschung der räumlichen Orientierung bei Menschen (Mallot und Gillner, 1998). Zur Anwendung im letzteren Bereich bietet sich diese Technologie aus zahlreichen Gründen an. Experimente in einer virtueller Umgebung (virtual environment, VE) ermöglichen eine durchgehende Kontrolle der Versuchsbedingungen, in denen natürliche Einflüsse wie das Wetter oder die Beleuchtungsverhältnisse vorgegeben und konstant gehalten werden können. Verschiedene Versuchsumgebungen in Gestalt von computergenerierten 3D-Modellen sind schnell und kostengünstig herstellbar und beliebig modifizierbar. So ist es nur in virtuellen Umgebungen möglich, große Objekte (z.B. Häuser oder Berge) zu verschieben oder beliebige Flussmuster gezielt zu erzeugen. Auch die Einschränkungen, die sich durch die für Versuche zur Verfügung stehenden Räumlichkeiten ergeben, fallen i. d. R. weg, da eine VR beliebig groß gestaltet werden kann, jedoch nur Raum in der Größe der Apparatur beansprucht. Die Forschung konnte zeigen, dass beim Menschen die Fähigkeiten, in einer virtuellen Realität und in der natürlichen Umwelt zu navigieren, recht ähnlich ausgeprägt sind (Rieser, 1990; Ruddle, 1997; Peruch, 1997). Versuche in der virtuellen Realität sind daher heute ein wichtiges Werkzeug bei der Untersuchung menschlicher Navigationsleistungen.

Die Erforschung der Navigationsleistung am Menschen stößt allerdings schnell an methodische und ethische Grenzen, so dass stattdessen häufig auf den Einsatz von Tiermodellen zurückgegriffen wird. Tiere können unter kontrollierten Bedingungen i. d. R. kostengünstig gehalten werden (eine Ausnahme stellen hier Primaten dar), sie stehen dem Experimentator immer zu Verfügung und ihre Erfahrungen sind weitgehend bekannt. Des Weiteren bieten sich hier auch Methoden wie z.B. elektrophysiologische Ableitungen an, die bei Untersuchungen an Menschen undenkbar sind: Nur in Ausnahmefällen – wenn eine medizinische Indikation vorlag – sind unter Einwilligung der betroffenen Personen (Patienten) vereinzelt elektrophysiologische Messungen am menschlichen Gehirn durchgeführt worden. Vergleiche der Fähigkeiten verschiedener Spezies sind oft auch aus evolutionärer Perspektive sehr interessant, da Rückschlüsse auf die Entwicklung von kognitiven Fähigkeiten gezogen werden können.

Die Verwendung der VR-Technologie für die Untersuchung von Navigationsleistungen bei Tieren steckt allerdings noch in den Kinderschuhen. Erfolgreich waren bislang Versuche mit Primaten. So konnte gezeigt werden, dass diese in der Lage sind, interaktive 2D-

¹ http://de.wikipedia.org/wiki/Virtuelle_Realit%C3%A4t; entnommen am 25.08.2006, letzte Änderung der Seite am 10. Aug 2006, 22:23 Uhr.

Projektionen oder -Präsentationen auf großflächigen Monitoren als virtuelle Umgebung zu interpretieren und in ihnen auch zu navigieren (Leighty, 2003). Diese Fähigkeit kann plausibel damit begründet werden, dass das optische System des Auges und die neuronale Informationsverarbeitung nichtmenschlicher Primaten große Ähnlichkeit mit dem menschlichen visuellen System hat (Hölscher et al., 2005).

Demgegenüber hat das visuelle System von Ratten vergleichsweise wenig Ähnlichkeit mit dem des Menschen. Ratten sind jedoch die am häufigsten herangezogene Spezies für Verhaltensuntersuchungen im Labor, da sie sowohl leicht zu handhaben als auch zu komplexen kognitiven Leistungen in der Lage sind (Whishaw und Kolb, 2005). Die Erforschung der Navigationsfähigkeiten von Ratten im Labor ist bislang vor allem durch die räumlichen Gegebenheiten sowie die mangelnde Möglichkeit begrenzt, die Umwelt schnell und präzise zu modifizieren, ohne das Versuchstier zu stören (Jeffery, 1998). Daher wurden Versuche unternommen, Experimente mit Ratten in einer VE durchzuführen. Unter anderem wurden dabei Computermonitore benutzt, um mit verschiedenen Szenen Arme in einem Y-Labyrinth zu simulieren (Gaffan, 1997). Bislang waren die Ergebnisse jedoch nicht vielversprechend. Sie legten nahe, dass die Tiere die präsentierten 2D-Szenen nicht als VE interpretierten, in der man navigieren kann, sondern vielmehr als Objekte innerhalb der ‚wirklichen‘ Laborumgebung (Gaffan, 1997; Gaffan 1998; für ein Review-Artikel hierzu, siehe Hölscher, 2003). Möglicherweise wurde bei der Konstruktion der verwendeten VE den Eigenschaften des visuellen Systems der Nager nicht ausreichend Rechnung getragen (Hölscher 2005).

In der vorliegenden Diplomarbeit wurde ein am Lehrstuhl für Kognitive Neurowissenschaft der Universität Tübingen entwickeltes Setup eingesetzt, welches erfolgreich die Vorteile von Verhaltensuntersuchungen an Ratten mit den Vorteilen von VR-Systemen kombiniert.

Im Folgenden werden zunächst der ‚Navigationsraum‘ und das Explorationsverhalten sowie das visuelle System von Ratten beschrieben, da dies für die Konstruktion und Durchführung von VE-Experimenten bei Ratten wichtiges Grundlagenwissen darstellt (1.1).

1.1 Grundlagen für Navigationsexperimente bei Ratte

1.1.1 Navigationsraum und Explorationsverhalten von Ratten

In freier Wildbahn explorieren und navigieren Ratten in großen Arealen (Hölscher, 2005). In Radio-Tracking-Studien mit der Rattenspezies *Rattus rattus* wurde beobachtet, dass die Tiere

eine Home-Range von der Fläche zwischen $0,33$ und $1,83 \times 10^4$ m² haben (Dowding und Murphy, 1994). Wandernde Rattenmännchen sind sogar in der Lage, große Distanzen von über 900 m zurückzulegen (Hartley und Bishop, 1974). Die Tiere besitzen daher offensichtlich Fähigkeiten, die es erlauben, in großen und komplexen Umgebungen zuverlässig zu navigieren. Da die Tiere für gewöhnlich so laufen, dass sie mit ihren Vibrissen (Tasthaaren) und ihrem Fell Kontakt zu einer vertikalen Oberfläche halten und auf diese Weise auch eine Duftspur hinterlassen (Barnett, 2005), können sie normalerweise auch Tast- und Geruchssinn zur Orientierung benutzen.

Auch die in dieser Diplomarbeit untersuchte Spezies *Rattus norvegicus* navigiert in großen Arealen und legt dabei ein stark exploratives Verhalten an den Tag, das häufig ein weitläufiges Abweichen von bekannten Wegen mit einschließt. Die Bewegungen innerhalb der Home-Range lassen sich nach Barnett (2005) in 3 Kategorien unterteilen: 1. Suche nach Futter, Wasser, Nestbaumaterial und Unterkunft (Shelter). Diese Bewegung stoppt, wenn das Ziel erreicht wurde. 2. Patrouillieren innerhalb der gesamten Home-Range. Dabei werden Orte, die länger nicht besucht wurden, mit größerer Wahrscheinlichkeit aufgesucht. Die Tiere patrouillieren durch ihre Umgebung auch oft während bzw. zwischen Mahlzeiten, und zwar auch in Bereichen, die kein Futter oder andere ‚Belohnungen‘ bereithalten. 3. Exploratives Verhalten, besonders in Bezug auf unbekannte Orte. Dieses Verhalten kann auch andauern, wenn die Grundbedürfnisse befriedigt sind. Da 2. und 3. der Tendenz nach eine Annäherung an ‚Unbekanntes‘ beinhalten, können beide als ‚Neophilie‘ zusammengefasst werden (Barnett, 2005). Neben der Neophilie wird bei wilden Tieren der Spezies *Rattus norvegicus* auch über Neophobie berichtet (beobachtet im Labor und in freier Wildbahn): Ein neues, unbekanntes Objekt in einer bekannten Umgebung wird gemieden, wobei dies keine Reaktion auf merkwürdigen Geschmack oder Geruch darstellt und es egal ist, ob es sich um ein essbares oder nicht essbares, gefährliches oder ungefährliches Objekt handelt (Barnett, 2005).

1.1.2 Das visuelle System von Ratten

Bei Nagern spielt das Sehen für das Verhalten eine nicht so entscheidende Rolle, wie dies z.B. bei Primaten der Fall ist. Bei Versuchen in virtuellen Umgebungen müssen sich die Tiere jedoch fast vollständig mit Hilfe ihres visuellen Systems orientieren. Gute Kenntnisse über das Sehen von Ratten sind daher für die Gestaltung eines VR-Setups für diese Tiere unerlässlich. Eine gute Übersicht über diese Thematik findet man in dem von Glen T. Prusky verfassten Kapitel „Vision“ im Buch „The Behavior of the Laboratory Rat“ (2005). Prusky versucht in seiner Darstellung, zunächst zwei seiner Meinung nach gängige Vorurteile über die Sehleistung von Ratten richtig zu stellen. Ratten sind nicht – wie dies viele Wissenschaftler, die sich mit dem menschlichen Sehsystem befassen, glauben – fast blind und daher als Tiermodell für das visuelle System eine schlechte Wahl. Tatsächlich haben Ratten ein gut funktionierendes, für Säugetiere typisches visuelles System und können auch anspruchsvolle visuelle Aufgaben lösen. Sie sehen aber natürlich nicht das gleiche, was Menschen sehen, und auch nicht alles gleich gut. Unterschiede zwischen Stimuli mögen für den Experimentator offensichtlich sein, können aber von Ratten möglicherweise nicht erkannt werden. Dies kann bei Experimenten, bei denen die Performance entscheidend von der visuellen Kapazität abhängig ist, wie z.B. in einem Morris-Water-Task oder Radial-Arm-Maze, zu Fehlinterpretationen der kognitiven Fähigkeiten führen (Prusky et al., 2000). Das Testen des Sehvermögens der Tiere ist also nicht nur für Studien über retinale Pathologien und das Sehen selbst notwendig, sondern auch für die Interpretation von in Verhaltensversuchen erhaltenen Ergebnissen, die z.B. zum Zweck der Erforschung integrierter Gehirnprozesse, des Lernens, des Gedächtnisses und des sozialen oder emotionalen Verhaltens entworfen wurden (Abdeljalil, 2005).

Während das visuelle System von Primaten ein relativ kleines visuelles Feld (in etwa die vordere Hemisphäre) abdeckt, erstreckt sich das visuelle Feld der Ratte über einen großen Bereich. Es umfasst fast die gesamte dorsale Hemisphäre sowie große Teile der ventralen

Hemisphäre unter dem Horizont (z.B. ca. 320° im Azimut auf Höhe des Horizonts; Hughes, 1977). Die Tiere besitzen ebenfalls ein beachtliches binokulares Gesichtsfeld (80° Sehwinkel; Hughes, 1977). Das kleine Auge der Ratte hat zwar eine relativ einfache Optik (Prusky, 2005), die Linse besitzt jedoch eine hohe Lichtsammelkraft (light collection power, mit f/d von ca. 1, Hughes 1979) und kann sich damit gut an niedrige Lichtintensitäten adaptieren. Die Retina ist relativ homogen aufgebaut und es fehlt eine Fovea bzw. area centralis (Prusky, 2005; Hughes, 1977). Sie enthält sowohl Stäbchen als auch Zapfen, die jedoch nur etwa 1% der Photorezeptoren ausmachen (Prusky, 2005). Ratten sind typische dichromatische Säuger, wobei ca. 10% der Zapfen dem für kurzwelliges Licht empfindlichen Zapfentyp angehören. Bei Ratten reagieren diese Rezeptoren untypischerweise am sensitivsten auf ultraviolettes Licht (Gipfel der Sensitivität bei 359 nm, Jacobs et al., 2001). Diese Photorezeptoren sind damit für viele klassisch verwendete Reize praktisch nicht empfindlich (Jacobs, 2001). Der zweite Zapfentyp hat eine maximale Sensitivität bei 510 nm, für Wellenlängen über 650 nm ist er kaum noch empfindlich. Die Tiere sind zwar zu Farbdiskriminierung fähig, Experimente dazu gestalten sich jedoch als sehr aufwändig und sind methodisch schwer kontrollierbar (Jacobs, 2001). Zum einen gestaltet es sich schwierig, die Versuchstiere auf Farbdiskriminierungen zu trainieren. Zudem sind Helligkeitshinweise schwer auszuschließen (eine bestimmte Farbe könnte gleichzeitig auch heller dargestellt sein und das Tier könnte sich eher daran orientieren) und Tiere zeigen eine deutlich bessere Diskriminationsleistung, wenn sich sowohl Farbe (spektrale Zusammensetzung) als auch Helligkeit der Stimuli unterscheiden (Jacobs, 2001). Für eine Darbietung geeigneter Farbstimuli z.B. mit Videoprojektoren (wie in unserer Apparatur verwendet, vgl. 2.1) müssten u. a. die spektrale Zusammensetzung der Dampfampe des Projektors bzw. die der auf der Leinwand reflektierten Farben bekannt und die Lichtintensitäten insgesamt so hoch sein, dass photopische Bedingungen geschaffen würden.

Die meisten pigmentierten Ratten haben ein maximales Auflösungsvermögen von 1,0 bis 1,1 cpd (cycles per degree, Perioden pro Grad Sehwinkel) für vertikale und schräge Streifenmuster (Keller et al., 2000; Prusky, 2000), und 1,4 cpd für horizontal orientierte Streifenmuster (Bowden et al., 2002)². Das Auflösungsvermögen ist damit wesentlich geringer als das maximale Auflösungsvermögen von Menschen (ca. 30 cpd, Prusky, 2005). Bei Menschen wird diese Auflösung allerdings durch die hoch spezialisierten Fovea erreicht. Verglichen mit dem Auflösungsvermögen der peripheren Retina des Menschen ist das der Ratte kaum schlechter (Prusky, 2005). Die Kontrastempfindlichkeit (der Kehrwert der Kontrastschwelle³) z.B. für Sinusgitter ist abhängig von der Raumfrequenz der dargebotenen Reize. Abb. 1-1 (entnommen aus Keller, 2000) zeigt die Kontrastsensitivitätsfunktionen von Menschen, Katzen, Tauben und Ratten, die jeweils diesen Zusammenhang beschreiben. Diese unterscheiden sich vor allem in der maximal erreichten Kontrastempfindlichkeit und durch Verschiebungen entlang der Raumfrequenzachse. Diese Verschiebung kann als Adaptation an die bevorzugte Sehdistanz interpretiert werden (Keller,

² Alle Wildratten und pigmentierten Ratten haben ein ähnlich gutes Auflösungsvermögen. Aus der Reihe fallen Tiere des Stamms „Fisher-Norway“, die ein um etwa 50% höheres Auflösungsvermögen besitzen (Prusky, 2005).

³ Dabei ist der Kontrast (Zweipunkt- bzw. Michelson-Kontrast) definiert als der Quotient aus Summe und Differenz der extremalen Intensitätswerte; Kontrast: $= (I_{\max} - I_{\min}) / (I_{\min} + I_{\max})$; Mallot, 2005, Kap. 3 (16-25)..

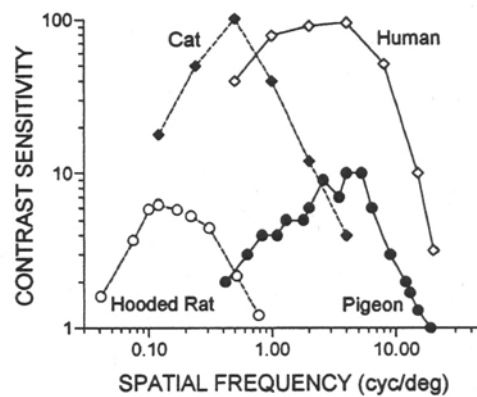


Abb. 1-1: Kontrastsensitivitätsfunktion von Ratten, Tauben, Affen und Menschen. (aus: Keller et al., 2000)

2000). Die Kontrastsensitivitätsfunktion von Ratten besitzt die typische Form eines umgedrehten ‚U‘, die maximale Empfindlichkeit ist jedoch deutlich geringer als bei Menschen und liegt für 0,1 bis 0,2 cpd bei etwa 25, d.h. in einem Sinusgitter dieser Auflösung können Helligkeitsunterschiede von 4% detektiert werden (Keller, 2000). Der Kontrastsensitivitätsbereich ist mit einer logarithmischen Einheit zwar kleiner als bei Katzen und Menschen, aber damit immer noch beträchtlich (Keller, 2000). Der Gesamtbereich an wahrnehmbaren Raumfrequenzen (etwa 1-1,5 logarithmische Einheiten) ist vergleichbar mit dem von Mensch und Taube, welche exzellente Mustererkennungsfähigkeiten besitzen (Keller). Dies spricht dafür, dass das visuelle System der Ratte sehr gut an das Sehen naher Objekte angepasst ist. Da in ihrem Lebensraum vor allem Gegenstände in ihrer unmittelbaren Umgebung von Interesse sind, genügt das Auflösungsvermögen ihren Bedürfnissen (Keller, 2000). Alle zitierten Kennwerte des optischen Systems der Ratte wurden allerdings unter photopischen Bedingungen gemessen und es ist daher eine interessante Frage, ob sich bei Messungen unter skotopischen Bedingungen ähnliche Ergebnisse erzielen lassen (Keller). Bei Menschen steigt die Unterschiedsschwelle bei sinkender Hintergrundbeleuchtung (Blackwell, 1972).

Bei Mäusen, die wie Ratten nachtaktive Nager sind, scheint räumliches Sehen auch unter photopischen Bedingungen durch das Stäbchensystem getragen zu sein. Tiere ohne funktionierende Zapfen hatten unter photopischen Bedingungen ein unvermindertes Auflösungsvermögen (Schmucker et al, 2005).

Die Ratten scheinen auch über eine gute neuronale Verarbeitung zu verfügen. So können Orientierungen verschiedener Streifenmuster von weniger als 3° unterschieden werden (Bowden, 2002) und es gibt Hinweise auf Überauflösung, die spezialisierten kortikalen Kanälen im visuellen Kortex zugeschrieben werden (Prusky, 2005). Es wurde außerdem die Fähigkeit zur Detektion von Bewegungskohärenz in einem Feld bewegter Punkte beobachtet, was bei Primaten extrastriären Prozessen zugeschrieben wird (Prusky, 2005). Das visuelle System von Ratten hat also eine geringe räumliche Auflösung und ist auf niedrige Lichtintensitäten spezialisiert. Es besitzt eine für Säugetiere typische Kontrastsensitivitätsfunktion, dichromatisches Farbsehen und eine kortikale Verarbeitung, die präzise räumliche und zeitliche Auflösung ermöglicht. Obwohl das Verhalten von Ratten normalerweise nicht primär durch das Sehen gestützt ist, können die Tiere auch Verhal-

tensaufgaben lösen, bei dem sie sich vor allem auf eben dieses verlassen müssen (Prusky, 2005).

1.2 Ein VR-Setup für Ratten

Ein virtuelles System für Ratten sollte die Eigenschaften des visuellen Systems der Tiere berücksichtigen. Während eine hohe Auflösung und Luminanz nicht entscheidend sind, sollte ein großer Teil des visuellen Feldes abgedeckt werden. Das in Abschnitt 2.1 im Detail vorgestellte und hier verwendete VR-Setup wird dem gerecht. In dem Setup befindet sich das Versuchstier auf einer von einem Luftstrom getragenen, frei drehbaren Kugel, die virtuelle Umgebung wird auf eine sie umgebende Leinwand projiziert. Mit 360° im Azimut und -20° bis 60° Elevation deckt die bestrahlte Fläche große Teile des Sehfeldes ab (vgl. Abb. 2.1-1).

Die benutzte Apparatur stellt, das erste funktionierende VR-System für Nager dar, wie dies in Hölscher (2005) gezeigt wurde. In den dazu durchgeführten Experimenten akzeptierten die Tiere die virtuelle Umgebung und konnten darauf trainiert werden, in ihr zu navigieren um Belohnungen zu erhalten. In der verwendeten repetitiven Umgebung hingen Zylinder in Reihen angeordnet von der Decke. Die Ratten lernten, sich in der virtuellen Umgebung zu orientieren und für eine Belohnung die ‚Säulen‘⁴ immer zielgenauer und schneller anzulaufen. Sie legten dabei weite Strecken zurück, was die Vorteile des ‚Laufkugel‘-Designs (vgl. 2.1) unterstreicht. Dieses erlaubt dem Tier – im Gegensatz zu Standard-Laboruntersuchungen, in denen der Bewegungsraum der Tiere begrenzt ist – große Arenen zu explorieren. Mit den Versuchen konnte damit erstmals gezeigt werden, dass auch Ratten – wie Menschen und Primaten – in der Lage sind, in virtuellen Umgebungen zu navigieren.

Die Apparatur eröffnet damit zahlreiche neue Möglichkeiten der Erforschung verschiedener Aspekte kognitiver Leistungen von Ratten, so z.B. der Navigation in ähnlich großen Räumen, wie sie in der Natur exploriert werden, und der Rolle sensorischer Information von z.B. visuellen Landmarken, Eigenbewegung und Wegintegration, optischem Fluss und vestibulärem Eingang für die Orientierung (vgl. Hölscher). Die Möglichkeit, alle dabei denkbaren Untersuchungen mit elektrophysiologischen Messungen zu kombinieren, verleiht diesem Setup zusätzliche Attraktivität (vgl. Schnee).

1.2.1 Spezifikation des Setups

Auf einige Vorteile von VR-Systemen im Allgemeinen und des hier verwendeten Setups im Besonderen (Möglichkeit der Exploration großer Arenen) wurde bereits eingegangen. Im Folgenden werden wichtige Merkmale und Besonderheiten der Navigation in dem verwendeten Setup erläutert, die auf das Verhalten der Tiere einen Einfluss haben.

Für Nager sind neben dem Sehen zahlreiche andere sensorische Modalitäten wie der Geruch- oder Tastsinn ausgesprochen wichtig. Diese können in diesem Setup jedoch nicht simuliert werden. Dem Tier fehlt z.B. die Möglichkeit, sich an einer selbst hinterlassenen Geruchsspur zu orientieren. Auch die fehlenden Informationen des wichtigen Tastsinns

⁴ Die von der Decke hängenden Zylinder ähnelten den in den hier vorgestellten Versuchen benutzten Objekten, die im Folgenden als ‚Säulen‘ bezeichnet werden.

(v. a. der Vibrissen) stellen eine Beeinträchtigung des natürlichen Verhaltens dar. Im Labor befinden sich zahlreiche stationäre Geräuschquellen, die, wie in Abschnitt 3.7.1 beschrieben wird, vermutlich ebenfalls einen Einfluss auf das Verhalten der Tiere haben können. Für das Lösen der Verhaltensaufgaben stellen diese Sinne jedoch keine Information bereit und müssen deshalb für die Lösung der Aufgaben ignoriert werden.

Die vestibulären Signale bei Eigenbewegung auf der Kugel entsprechen bei Rotation, nicht aber bei Translation denen bei normalem Laufen. Sensomotorische Rückmeldungen der Beine auf Rotationsbeschleunigung oder lineare Beschleunigung sind annähernd realitätsgetreu (Hölscher, 2005; vgl. 2.1). Es darf zudem nicht vergessen werden, dass sich die Tiere zwar in der virtuellen Umgebung ‚bewegen‘, jedoch in realen Welt an einer Raumposition fixiert sind und auch durch die Haltevorrichtung (vgl. 2.1) in ihrer Bewegungsfreiheit eingeschränkt sind.

Die Tiere müssen sich zum Lösen der gestellten Aufgaben fast vollständig auf den visuellen Input verlassen, den sie von der sie umgebenden Leinwand erhalten. Neben dem visuellen Input der virtuellen Umgebung gibt es allerdings auch zahlreiche andere visuelle Stimuli, die sich bei den Versuchen im Sehfeld der Ratte befinden (die Tiere können die Apparatur selbst sehen und erhalten in geringem Maße auch visuelle Informationen von außerhalb der Apparatur; vgl. 2.1). Da mit dem Setup keine Hindernisse simuliert werden können, wird immer eine Open-Space-Umgebung verwendet (vgl. 1.2.2). Die virtuelle Umgebung wird auf einer Leinwand mit fester Distanz zum Tier präsentiert. Dabei ist zwar die Bewegungsparallaxe korrekt, Stereodisparitäten werden dagegen nicht dargestellt (Hölscher, 2005; vgl. Mallot, 2005, Kap. 5 „Räumliche Tiere, S. 36-46). Die Wichtigkeit von Stereosehen bei der Navigation konnte für die Ratte allerdings ebenfalls noch nicht gezeigt werden. Wie die Ergebnisse von Hölscher zeigen, können die Tiere aber nichtsdestotrotz in der auf die Leinwand projizierten virtuellen Umgebung navigieren. Sie lernten in den von Hölscher durchgeführten Versuchen, dass das Laufen auf der Kugel in Richtung eines Objektes dieses ‚näher‘ bringt. Der optische Fluss (d.h. hier v.a. die Größe der 2D-Projektion der Säulen) ist dabei der gleiche wie in entsprechenden Annäherungen an reale Objekte. Möglicherweise führt dies im Setup dazu, dass die Tiere die 2D-Projektion als 3D-Objekte wahrnehmen (Hölscher, 2005). Die Tatsache, dass die Tiere an die ungewöhnliche und unnatürliche Situation in der VE auf der Apparatur adaptieren, zeigt den großen Grad der Flexibilität der Ratten, sich an neue und unvorhersehbare Änderungen in der Umwelt anzupassen und die Fähigkeit, unverlässliche sensorische Informationen zu ignorieren (Hölscher, 2005).

1.2.2 Versuchsparadigma

In den im Folgenden vorgestellten Versuchen wurden Untersuchungen zur Objekterkennung und Objektunterscheidung von Ratten in dem VR-Setup durchgeführt. Unter Objekterkennung wird in diesem Zusammenhang die Fähigkeit verstanden, ein „gegebenes Objekt, d.h. hier [...] ein visuell dargebotenes Bild eines Objektes, als Exemplar einer bestimmten Objekt-Klasse zu identifizieren“ (Mallot, 2005, Kap10: Objekterkennung, S.86), also mit Hilfe eines Objekterkennungsgedächtnisses (Object recognition memory) dieses als bekannt wieder zu erkennen (vgl. Mumby, 2005). Da es in der Apparatur nicht möglich ist mechanische Hindernisse zu simulieren, sollen Konflikte zwischen visuellen und taktilen sensorischen Eingängen vermieden werden. Daher wurde eine Open-Space

Umgebung erschaffen, in der die Objekte – Säulen bzw. Zylinder – von der Decke hängen. Die Tiere können so nicht auf visuelle Hindernisse treffen, die keinen mechanischen Widerstand bieten und damit auch nicht als ‚Hindernisse‘ wahrgenommen werden können. Sie können sich aber zu den Säulen hinbewegen und ‚unter‘ diese hinunterlaufen. Bei der dabei erforderlichen Navigationsleistung handelt es sich um die ‚Zielanfahrt‘ (Aiming), die ein Langzeitgedächtnis und eine Objekterkennung voraussetzt (Mallot, 2005, Kap11: Objekterkennung, S. 86-93). Die Objekterkennung wird also durch die Fähigkeit der Ratten, die Objekte anzusteuern, gezeigt. Um die Objektunterscheidung zu untersuchen, wurde hier versucht, eine Art 2-Alternative-Forced-Choice (2AFC)-Paradigma zu etablieren⁵. Dabei wurden die Versuchstiere mit zwei verschiedenen Objektklassen, die sich in unserem Fall nur durch ein Merkmal, die Helligkeit, unterscheiden, konfrontiert. Nur eine Klasse war belohnt. Die Tiere konnten sich pro Versuchsdurchgang durch eine Zielanfahrt zu einer bestimmten Säule zwischen den beiden Objektklassen entscheiden, was im weiteren Sinne einer ‚forced choice‘ in einem AFC Paradigma entspricht (vgl. 3.4.4). Im Detail wird das Versuchsdesign in Abschnitt 2.3.2 beschrieben.

Helligkeit, das hier untersuchte Objektunterscheidungsmerkmal, ist – als eine Empfindung – im ursprünglichen Sinn eine subjektive Größe. Sie kann auch als „ein Überbegriff subjektiver und objektiver Messgrößen für die räumlich und farblich gemittelte Stärke einer sichtbaren Wahrnehmung“ (aus: *Wikipedia – die freie Enzyklopädie*⁶; vgl. auch Boothe, 2002, Kap. 3) aufgefasst werden. Als objektive Messgröße der Helligkeit – der Reizstärke – wurde in dieser Arbeit die Luminanz herangezogen: „Die Luminanz oder Bildhelligkeit ist der Begriff in der Videotechnik, der als Maß für die Lichtstärke pro Fläche in Candela pro Quadratmeter [cd/m^2] verwendet wird.“ (aus: *Wikipedia – die freie Enzyklopädie*⁷; vgl. auch Packer und Williams, 2003). Die Empfindungsintensität der Helligkeit steht dabei – wie dies aus der Psychophysik wohlbekannt ist – nicht in einem linearen Zusammenhang zur objektiven Reizgröße (vgl. van Campenhausen, 1993, S. 11ff.). Beim Menschen können die Empfindungsintensitäten meist durch die sogenannte Stevenssche Potenzfunktion beschrieben werden. In der Regel besteht ein logarithmischer Zusammenhang, so dass erst eine um ein vielfaches größere Reizintensität zu einer als ‚doppelt so groß‘ empfundenen Empfindung führt (vgl. van Campenhausen, 1993). Eine solche Quantifizierung lässt sich bei Tieren jedoch aus methodischen Gründen sehr schwer vornehmen. Die empfundene Helligkeit hängt immer auch vom Kontext ab, d.h. unter anderem von Kontrasten und den Beleuchtungsverhältnissen. Wenn im Folgenden von Helligkeit die Rede ist, ist damit allerdings i. d. R. die Bildhelligkeit gemeint.

⁵ Zu verschiedenen Messparadigmen in psychophysischen Experimenten siehe z.B. Mallot, 2005, Kap. 2: Experimentelle Zugänge.

⁶ <http://de.wikipedia.org/wiki/Helligkeit>, entnommen am 25.08.2006, letzte Änderung der Seite am 13. Aug 2006, 21:12 Uhr.

⁷ <http://de.wikipedia.org/wiki/Luminanz>, entnommen am 25.08.2006, letzte Änderung der Seite am 25. Aug 2006 12:55.

1.3 Fragestellung

In den hier vorgestellten Versuchen sollte die Objekterkennung und das Objektunterscheidungsvermögen von Ratten in einer virtuellen Realität untersucht werden, dabei lag besonderes Augenmerk darauf, welchen Einfluss die Helligkeit auf das Verhalten der Tiere ausübt. Unter anderem sollte geklärt werden, ob die Ratten Objekte anhand ihrer Helligkeit unterscheiden können? Wo liegt hierbei die Unterscheidungsschwelle? Welchen Einfluss haben die Beleuchtungsverhältnisse? Lassen sich die Tiere in dem Setup auf dunkle und auf helle Objekte konditionieren?

Diesen Fragen wurde mit einem speziell für die Apparatur entwickeltem 2AFC-Paradigma nachgegangen. Es sollte daher auch evaluiert werden, wie gut sich solche Forced-Choice-Paradigmen für Untersuchungen in der VR eignen und welche Potenziale sie enthalten.

2 Material und Methoden

2.1 Apparatur: Ein neuartiges Virtual-Reality-Setup für Ratten

Für die in der vorliegenden Diplomarbeit durchgeführten Versuche wurde ein neuartiges Virtual-Reality-Setup für Ratten verwendet. Dieses wurde am Lehrstuhl für Kognitive Neurowissenschaft der Universität Tübingen entwickelt. In dem benutzten Virtual-Reality-Setup befindet sich das Versuchstier auf einer frei drehbaren Kugel, während gleichzeitig eine virtuelle Umgebung auf eine sie umgebende Leinwand projiziert wird. In zahlreichen vorangegangenen Versuchen konnte gezeigt werden, dass Ratten in der Lage sind, in den simulierten virtuellen Umgebungen zu agieren und darin zu navigieren (Hölscher et al., 2005; Schnee, in progress) weitere noch unveröffentlicht). Die Apparatur besteht aus einer ‚Laufkugel‘, einem Projektions- und einem Belohnungssystem sowie zugehöriger Hard- und Software. Abb. 2.1-1 A zeigt ein Schema der Apparatur. Im Folgenden wird diese näher beschrieben.

2.1.1 Laufkugel

Als Laufkugel (‚running ball‘, rb) wird eine hohle Styropor-Kugel mit einem Durchmesser von 50 cm und einem Gewicht von ca. 400 g verwendet (vgl. Abb. 2.1-1 A und Abb. 2.1-2). Diese befindet sich in einer speziell angepassten Aluminium-Halbhohlkugel (‚Lufttasse‘, bo) mit einem Durchmesser von 50,4 cm. Über einen Schlauch an der Unterseite strömt Pressluft (1,5-2 bar) in die Halbhohlkugel und erzeugt zwischen der Kugel und der Lufttasse ein Luftpolster. Dieses trägt die Kugel und ermöglicht so ein freies Drehen der Kugel um jede horizontale Achse. Dabei ist für die Masse der Kugel 1,5-mal die Masse des Tieres ideal. Dann muss für die Beschleunigung der Kugel vom Versuchstier die gleiche Kraft aufgebracht werden, wie normalerweise für eine Beschleunigung seiner Körpermasse auf die gleiche Geschwindigkeit nötig ist (Dahmen, 1980).

Das Versuchstier wird durch eine Haltevorrichtung auf dem Zenit der Kugel, auf der ihr volles Gewicht ruht, fixiert. Dafür wird dem Versuchstier ein Lederkittel angelegt, der durch einen Klett-Verschluss an einem Aluminiumscharnier befestigt wird (hinge-joint, hj). Das Gelenk wird wiederum mit einem Magnet an einer frei um die vertikale Achse drehbaren Halterung angebracht (aie). Diese Art der Fixierung erlaubt es dem Tier, sich ebenfalls frei um seine vertikale Achse zu drehen, und es ist in der Lage, den eigenen Körper in einem gewissen Maße zu heben, zu senken und zu neigen. Die momentane Orientierung der Ratte (Orientierungswinkel) wird von einem Winkelcodierer (angular incremental encoder, Typ 0553335, Hengster, Aldingen, Deutschland) in der Halterung (aie) detektiert.

Bei Laufbewegungen der Ratte kommt es zu einer Drehung der vom Luftpolster getragenen Kugel um eine horizontale Achse. Ein unerwünschtes Drehen der Kugel um die vertikale Achse wird durch die Apparatur verhindert. Um dies zu erreichen ist die Alugussform leicht zu einer Seite geneigt (ca. 7°), so dass die Kugel schwach gegen zwei vertikal an der Form befestigte Stützrädchen gedrückt wird (w). Diese in einem Winkel von 90°

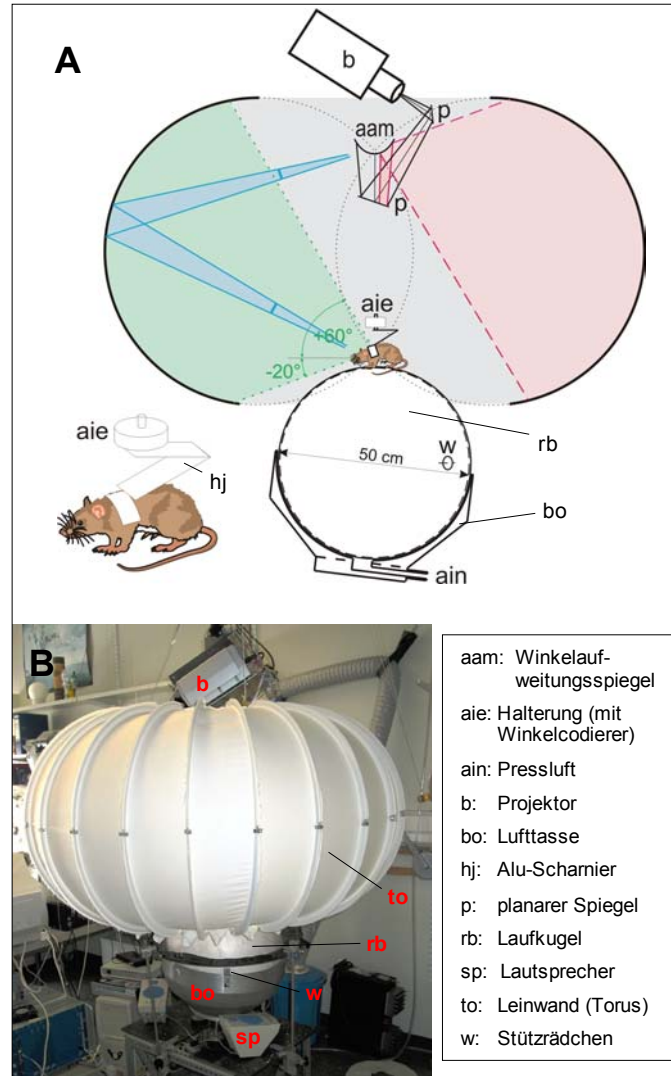


Abb. 2.1-1: Die Versuchsanordnung.



Abb. 2.1-2: Die Laufkugel.

zueinander stehenden Stützrädchen berühren die Kugel in ihrem Äquator und verhindern so vertikale Drehungen (vgl. Dahmen 1980).

Die Bewegung der Kugel wird durch zwei Bewegungssensoren (motion detector, md; HDNS2000 Agilent, Palo Alto, CA, USA) erfasst, welche in einem Winkel von 90° zueinander in der Äquatorialebene der Kugel angebracht sind. Sensoren dieses Typs befinden sich in den meisten optischen PC-Mäusen. Die Oberfläche der Kugel wird von einer roten LED beleuchtet. Eine Plastiklinse (4,6 mm Brennweite) vor den Sensoren bildet die Kugeloberfläche um 1/7 verkleinert auf die 1 mm x 1 mm große licht-sensitive Fläche (light sensitive area, lsa) des Sensors ab. Für die Bewegungsdetektion ist ein hinreichend fein strukturiertes Muster erforderlich. Daher wurde mittels Airbrush mit Tinte ein schwarzes Sprenkelmuster auf die Kugeloberfläche aufgetragen. Aufgrund der Anordnung von Sensor, Linse und Kugeloberfläche darf der Abstand der Kugeloberfläche zum Sensor um ein paar Millimeter variieren, ohne dass die Bewegungsdetektion beeinträchtigt wird (Tiefenschärfe). Die maximal erfassbare Geschwindigkeit der Kugeloberfläche beträgt 2 m/s (entspricht 30 cm/s in der lsa). Die minimal auflösbare Bewegung (step resolution) ist 0,5 mm (entspricht 1/16 mm in der lsa). Die Signale der Bewegungssensoren werden von einer IncrementalCounter-Karte (APCI1710, ADDI-Data, Ottersweier, Deutschland) im angeschlossenen PC verarbeitet.

2.1.2 Belohnungssystem

Über ein dünnes Messingrohr (Durchmesser 3 mm; reward tube, rt in Abb. 2.1-2) kann dem Versuchstier während der Versuche eine Zuckerwasserbelohnung (1 g Zucker/ml Wasser) dargeboten werden. Die Öffnung des Messingrohrs befindet sich in Leckreichweite vor der Schnauze der Ratte. Das Rohr ist – wie die Ratte – an der vertikal drehbaren Halterung (aie) befestigt und dreht sich mit dem Versuchstier mit. Über einen Silikonschlauch ist es an ein über der Apparatur aufgehängtes Zuckerwasserreservoir angeschlossen (sr in Abb. 2.1-3). Ein Software gesteuertes Magnetventil (v) kontrolliert die Applikation der Belohnung. Für eine Belohnung öffnet sich das Ventil für 100 ms, wobei ein deutliches Klick-Geräusch zu hören ist. Es bildet sich ein Tropfen Zuckerwasser an der Rohröffnung, der aufgrund der Viskosität der Lösung an dieser hängen bleibt. Das Versuchstier kann so auch noch mit etwas Verzögerung den Tropfen auflecken.

2.1.3 Projektionssystem

Die virtuelle Umgebung wird mit Hilfe eines Videoprojektors und mehrerer Spiegel auf eine die Ratte umgebende torusartige weiße Leinwand projiziert (Abb. 2.1-1).

Die Projektionsfläche ist ein aus 24 Segmenten bestehender Baumwoll-, 'Torus' mit einem maximalen Durchmesser von 140 cm und eine Höhe von 80 cm (to). Die bestrahlte Fläche hat einen halbkreisförmigen Querschnitt und ist in der Aufsicht kreisrund. Der an der Decke aufgehängte Torus wird für die Versuche heruntergefahren und umgibt dann die Ratte auf der Laufkugel vollständig. Sie deckt ein visuelles Feld von 20° unter bis 60° über dem Horizont, sowie 360° im Azimut der Ratte ab (grüne Schattierung in Abb. 2.1-1 A).

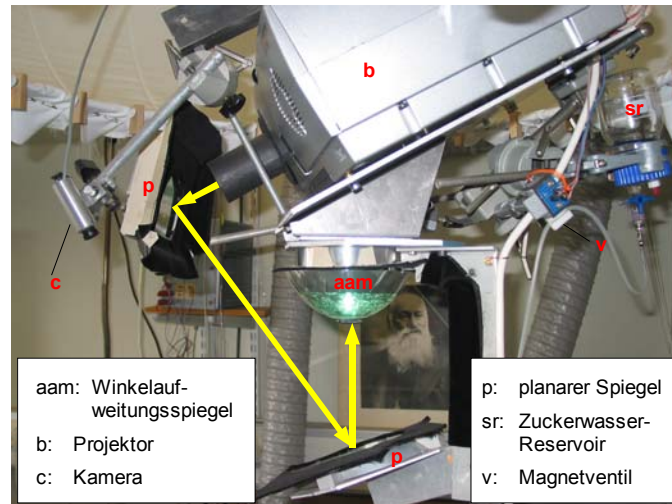


Abb. 2.1-3: Projektionssystem mit Strahlengang (gelbe Pfeile).

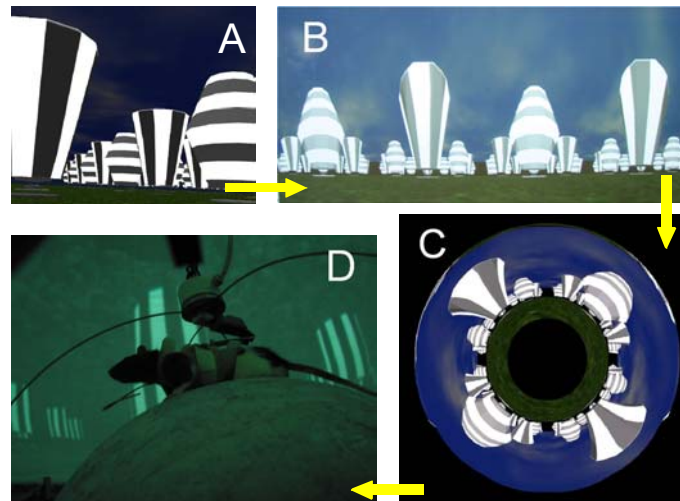


Abb. 2.1-4: Die virtuelle Umwelt. A: Screenshot einer mit MultiGen gestalteten ‚Säulenlandschaft‘, B: Von 12 virtuellen Kameras gerendertes 360°-Panorama dieser Säulenlandschaft, C: Das 360°-Pamorama wird auf einen Kranz projiziert und dadurch verzerrt, D: Versuchstier auf der Kugel: Auf der das Tier umgebenden Leinwand erscheint als VE das unverzerrte Abbild der Säulenlandschaft.

Über der Laufkugel sind ein DLP-Projektor (b, Liesegang ddv 1800, Liesegang, Düsseldorf, Auflösung 1024 x 768, 1800 ANSI-Lumen, Bildwiederholungsrate: 66 Hz), zwei plane Spiegel (p) sowie ein konvexer Winkelaufweitspiegel (angular amplification mirror, aam) angebracht. Der aam hat eine konvexe, rotationssymmetrische, polierte Aluminiumoberfläche mit vertikaler Rotationsachse (für eine genauere Beschreibung der Form siehe Chahl und Srinivasan, 1997). Er besitzt einen konstanten Winkelaufweitungsfaktor (angular amplifikation factor) von 39 über seine gesamte Oberfläche. Dieser Faktor ist für zwei Lichtstrahlen des gleichen Azimuts definiert als Verhältnis der Divergenz der reflektierten Strahlen zur Divergenz der einfallenden Strahlen.

Das Bild der virtuellen Umgebung wird vom Projektor über die beiden planen Spiegel vertikal von unten auf den aam (die schwarzen Linien in Abb. 2.1-1 A stellen die Grenzen des Lichtbündels dar) und weiter auf die Leinwand projiziert (rote Linien in Abb.2.1-

1 A). Lichtstrahlen, die den Raum weit entfernt von dessen Symmetrieachse treffen, werden an den oberen Rand der Leinwand projiziert (und sorgen so für die Darstellung der Decke), Strahlen, die nahe seiner Achse einfallen auf den unteren Rand (Darstellung des Bodens). Das vom Projektor gelieferte Bild der virtuellen Umgebung muss dementsprechend als Kranz bzw. Ring auf den Raum treffen (Abb. 2.1-4 C), bei dem die Decke bzw. der Himmel am äußeren, der Boden am inneren Rand dargestellt werden.

Um eine realistische 2D-Ansicht der 3D-Umgebung auf der Leinwand zu erzeugen, muss also ein passend verzerrtes Bild erzeugt werden. Dafür wird eine 360°-Panorama-Sicht der 3D-Umgebung aus der momentanen X-Y-Z-Position der Ratte von 12 virtuellen Kameras gerendert (vgl. Abb. 2.1-4 B). Dieses Panorama wird als Textur auf einen Kranz projiziert und dadurch verzerrt. Eine weitere virtuelle Kamera erfasst den Kranz und liefert so das Bild für den Projektor (Abb. 2.1-4 C), der über das Spiegelsystem dann eine unverzerrte 2D-Ansicht auf die Leinwand projiziert (Abb. 2.1-4 D). Die für das Rendern benutzte Hard- und Software ist in Abschnitt 2.1.4.2 beschrieben.

2.1.4 Soft- und Hardware

2.1.4.1 Modellierungssoftware

Die virtuelle 3D-Umgebung wird mit Hilfe des Programms MultGen (Firma MultiGen Paradigm Inc., Version 2.5.1) entworfen. Diese graphische Benutzeroberfläche ermöglicht die Definition von Punkten (Vertices) und Flächen (Polygone) in dreidimensionalen Koordinaten. Aus den Polygonen lassen sich auch räumliche Objekte erstellen. Oberflächen können mit beliebigen Texturen belegt werden. Eine 3D-Umgebung kann erstellt werden, indem man Polygone benutzt, um eine Grundfläche und ggf. eine Decke festzulegen, und in diese Landschaft Objekte einfügt. Die Wahl geeigneter Texturen ermöglicht eine realitätsnähere Gestaltung der Umgebung. Die in den hier durchgeführten Verhaltensversuchen benutzten 3D-Umgebungen werden in Abschnitt 2.3 beschrieben.

2.1.4.2 Echtzeit-Computergrafik

Während der Verhaltensversuche läuft die Ratte auf der Kugel und bewegt somit die virtuelle Umgebung um sich herum. Die aktuelle 2D-Ansicht der 3D-Umgebung auf der Leinwand muss dabei in Echtzeit an die momentanen Positionsdaten der Ratte in der VR angepasst werden (vgl. 2.2.3). Dies wird mit Hilfe der Grafik-Engine OpenGLPerformer (SGI, Mountain View, CA, USA) realisiert. Unter Ausnutzung der Hardware-Beschleunigung einer NVIDIA-GForce3-Karte ist dieser Prozess schnell genug, um mit der Bildwiederholungsrate des DLP-Projektors synchronisiert werden zu können.

2.1.4.3 Steuerungsprogramm und Treiber

Der Ablauf der Verhaltensversuche wird von einem Linux-PC durch ein in C++ programmiertes Steuerungsprogramm kontrolliert. Das Programm ruft die verschiedenen Treiber und Unterprogramme auf und kontrolliert und synchronisiert deren Ausführung (Laden der 3D-Umgebung, Kommunikation zwischen Bewegungsdetektoren und Grafik-Engine, Steuerung des Magnetventils und akustischer Signale, etc.). In dem Programm sind außerdem die wichtigsten Experiment-Parameter definiert (genauer Ablauf des Experiments, Experimentdauer, Koordinaten der belohnten Orte, Ende eines Durchgangs, a-

kustische Signale, etc.), und es erstellt eine Datei aus den gewonnenen Verhaltensdaten (siehe 2.3.4).

2.1.4.4 Sonstiges

Neben der bereits in den vorangegangenen Abschnitten beschriebenen Soft- und Hardware gehören außerdem zwei neben der Laufkugel aufgestellte PC-Lautsprecherboxen sowie zwei Videokameras zum Setup. Eine der Kameras ist dabei über der Laufkugel angebracht (c, Abb. 2.1-3), die zweite an der Halbhohlkugel befestigt. Über sie kann das Verhalten der Versuchstiere auch bei heruntergelassener Leinwand ständig überwacht werden.

2.2 Versuchstiere

2.2.1 Tiere

Die hier beschriebenen Verhaltensversuche wurden an 12 männlichen Long-Evans-Ratten (*Rattus norvegicus*) durchgeführt. Diese wurden im Alter von 4 - 5 Wochen (Gewicht 80 – 110 g) von der Firma Charles-River Deutschland bezogen. Zu Beginn der Versuche (Training I) waren die Ratten 8 - 9 Wochen alt und wogen zwischen 200 und 260 g. Den Ratten wurden die laufenden Nummern 16 bis 27 zugewiesen und sie wurden zur Identifikation mit einer Markierung am Schwanz versehen. Die Ratten 16 bis 21 bildeten Gruppe D, die Ratten 22 bis 27 Gruppe B¹.

2.2.2 Haltung

Die Ratten wurden jeweils zu zweit in Standardkäfigen gehalten. Die Käfige befanden sich in Klimaschränken (Scantainer, Scanbur AS, Dänemark), die für eine konstante Temperatur und Luftfeuchtigkeit sorgten (23° C, 70-80%). In der Tierhaltung wurde mit künstlichem Licht ein invertierter zwölfstündiger Tag-Nacht-Rhythmus erzeugt (Tag: 20 – 8 Uhr, Nacht: 8 – 20 Uhr), so dass sich die Tiere zu den Versuchszeiten in ihrer aktiven Nachtphase befanden. Um die Ratten an externe Geräuschquellen und an den Frequenzbereich des menschlichen Sprechens zu gewöhnen lief während des Nacht-Zyklus (8 – 20 Uhr) ein Radio (Zimmerlautstärke, wechselnde Sender).

Zunächst stand den Ratten pelletiertes Standardfutter *ad libidum* zur Verfügung. Nachdem alle Ratten ein Gewicht von mindestens 200 g erreicht hatten, wurden sie auf eine Diät von 15 g/Tag gesetzt. Die Futtergabe erfolgte an Versuchstagen unmittelbar nach Abschluss der Versuche aller Tiere, i. d. R. zwischen 16 und 18 Uhr, an versuchsfreien Tagen im Laufe des Nachmittags. Die Ratten hatten freien Zugang zu Wasser. An Versuchstagen wurde in der Zeit von ca. einer Stunde vor Versuchsbeginn bis zum Abschluss der Versuche (Versuchsdauer ca. 2 h) das Wasser aus den Käfigen entfernt.

2.2.3 Handling

Um die Versuchstiere an den Experimentator, die Versuchsausrüstung und die Zuckerwasserbelohnung zu gewöhnen, wurde an ihnen in den 3 Wochen vor Versuchsbeginn ein intensives Handling durchgeführt. Dabei wurden die Tiere zunächst an den Umgang mit Menschen und die Annahme einer Zuckerwasserbelohnung aus einem Messingröhrchen (Durchmesser 3 mm) gewöhnt. Dies wurde erreicht, indem die Tiere über ein solches, an einer Spritze befestigtes Rohr mit der Lösung gefüttert wurden. Anschließend wurden die Tiere zusätzlich an das Anlegen und Tragen des später im Versuch benutzten Lederkittels gewöhnt. Ab dem Ende der 2. Woche wurde das Handling im Versuchsraum bei angeschalteter Apparatur (Projektor, Raumlüftung, Druckluft, PCs etc.) durchgeführt, um die Ratten mit der Versuchsumgebung, der Geräuschkulisserie sowie dem Transport in den Versuchsraum vertraut zu machen. Eine Woche vor Versuchsbeginn wurden die Ver-

¹ D und B sind abgeleitet von „dark“ bzw. „bright“ aufgrund der im Training I verwendeten Objekte.

suchstiere schließlich täglich für jeweils ca. 5 Minuten auf die Laufkugel gesetzt (bei hochgefahrener Leinwand). Trotz der Einschränkung der Bewegungsfreiheit der Tiere durch die Haltevorrichtung und der Tatsache, dass die Krümmung der Kugel normales Laufen erschwerte, lernten die Tiere, sich mühelos auf der Laufkugel fortzubewegen. Sie konnten sich problemlos in jede beliebige Richtung drehen und laufen.

Das Handling wurde beendet, nachdem sich die Versuchstiere an das Laufen auf der Kugel gewöhnt hatten und die Zuckerwassergabe des Belohnungssystems akzeptierten. Zu diesem Zeitpunkt zeigten die Ratten keinerlei Zeichen von Scheu oder Furcht vor dem Experimentator oder der Versuchsumgebung und -apparatur.

2.3 Die Verhaltensversuche

2.3.1 Virtuelle 3D-Umgebung

Die in den hier beschriebenen Verhaltensversuchen benutzte 3D-Umgebung bestand aus einer Scheibe als Grundfläche und einer weiteren als Decke, von der in einem Kreis angeordnet 12 Säulen hingen. Für die verschiedenen Versuche wurden die Helligkeitswerte des Hintergrunds (Boden, Decke) sowie die der Säulen über die ColorIndex(CI)-Einstellung in MultiGen variiert (siehe 2.4).

Bei der Gestaltung der virtuellen Umgebung wurden keine Farben verwendet, stattdessen wurden alle verwendeten Objekte mit verschiedenen Graustufen belegt. Eine texturierte Scheibe mit einem Durchmesser von 20 m dient als Grundfläche bzw. Boden. Eine zweite, identische Scheibe in einem Meter Höhe parallel darüber stellt die Decke dar. Boden und Decke sind mit einer Steinplattentextur („flagstone“) versehen. Der Mittelpunkt der Grundfläche ist in den einzelnen Versuchsdurchgängen jeweils auch Startpunkt.

Auf einem Kreis um den Startpunkt mit einem Radius von 3 m hängen in gleichmäßigem Abstand 12 Säulen von der Decke. Diese haben eine Höhe von 75 cm – d.h. sie reichen bis 25 cm über den Boden – und einen Durchmesser von 50 cm. Der kürzeste Weg vom Mittelpunkt zum Außenrand jeder Säule ist damit 2,75 m. Vom Startpunkt der virtuellen Umgebung aus gesehen haben die Säulen (Mittelpunkt zu Mittelpunkt) jeweils einen Abstand von ca. 30° Sehwinkel zueinander. Von dort betrachtet bedeckt bei dem gewählten Säulenabstand und -durchmesser jede Säule einen (horizontalen) Sehwinkel von 10°. Die Säulenzwischenräume bedecken dementsprechend jeweils 20°. Die Säulen sind nicht texturiert. In den verschiedenen Versuchen haben sie jeweils veränderte CI-Werte, d.h. Helligkeiten (siehe 2.4), wobei entweder alle Säulen die gleiche Helligkeit haben, oder sie alternierend ‚hell‘ und ‚dunkel‘ sind. Abb. 2.3-1 zeigt eine schematische Aufsicht und einen Screenshot der Umgebung.

2.3.2 Versuchsdesign

Bei den in dieser Diplomarbeit durchgeführten Verhaltensversuchen wurden die Versuchstiere jeweils in die Mitte der virtuellen 3D-Umgebung versetzt. Durch Laufen aus der Umgebung oder durch das Erreichen einer der 12 Säulen wurde ein Versuchsdurchgang beendet, wobei beim Erreichen von ‚belohnten Säulen‘ zusätzlich eine Applikation von Zuckerwasser ausgelöst wurde. Es wurde jeweils der Weg der Ratte ‚durch‘ die virtuelle Umgebung (X-Y-Koordinaten und Orientierung) aufgezeichnet und später daraus die Anzahl an Durchgängen und Säulentreffern (belohnte und unbelohnte) extrahiert (vgl. 2.3.4).

Ein Versuch bzw. eine Versuchssession dauerte pro Tier jeweils 10 min. Die Session bestand aus mehreren Durchgängen (Runs), die das Versuchstier jeweils am Mittelpunkt der 3D-Umgebung, dem Startpunkt, begann (vgl. Abb. 2.3-1). Um es herum befanden sich nun im Abstand von je 2,75 m die 12 Säulen. Es gab entweder 12 belohnte oder alternierend 6 belohnte und 6 unbelohnte Säulen. Alle belohnten und alle unbelohnten Säulen hatten dabei jeweils die gleichen Helligkeitswerte (CI-Werte).

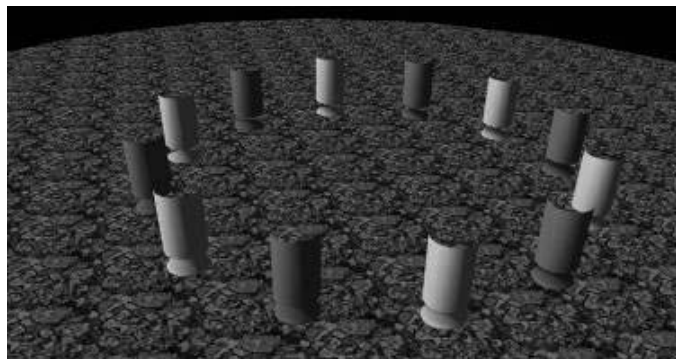
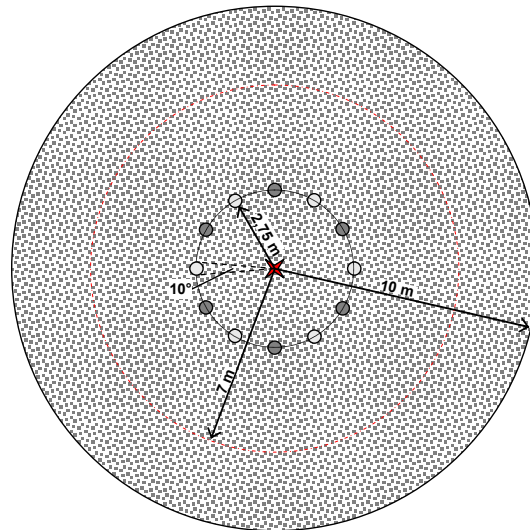


Abb. 2.3-1: Die virtuelle Umwelt. Oben: schematische Aufsicht (roter Stern: Startpunkt (Mittelpunkt), rote Linie: Grenze für BadRuns). Unten: Screenshot.

Das Tier konnte sich frei in der virtuellen Umgebung bewegen. Sobald es sich entweder zu weit vom Startpunkt (5, 7 bzw. 9 m) entfernte, oder in den ‚Fangbereich‘ einer Säule gelangte (Abstand zum Säulenmittelpunkt $< 0,25$ m), wurde die gesamte Leinwand für 3 bzw. 1 Sekunde (s.u.) weiß ausgeleuchtet und der Durchgang beendet. Endete ein Durchgang durch ‚verlassen‘ der 3D-Umgebung (festgelegter Abstand zum Mittelpunkt überschritten), so wurde ein ‚Ring‘-Laut abgespielt und dieser Durchgang als ‚BadRun‘ (BR) gezählt. Erreichte das Versuchstier eine als ‚unbelohnt‘ definierte Säule ertönte ebenfalls der ‚Ring‘-Laut. Ein solcher ‚Säulentreffer‘ (‚ColumnHit‘, CH) wurde als ‚unbelohnter Säulentreffer‘ bzw. ‚BadHit‘ (BH) bezeichnet. Wurde ein Durchgang schließlich durch das Erreichen einer als ‚belohnt‘ definierten Säule beendet, so ertönte ein ‚Ping‘-Laut und es wurde eine Zuckerwasserbelohnung ausgelöst. Ein ‚belohnter Säulentreffer‘ wurde auch ‚RewardedHit‘ (RH) genannt. Sowohl BadHits als auch RewardedHits zählten als Säulentreffer (CH).

Nach dem Ausleuchten der Leinwand begann ein neuer Durchgang, das Tier befand sich nun wieder am Startpunkt der virtuellen Umgebung. Im Vergleich zum vorhergehenden Durchgang war die Umgebung jedoch um 10° nach links bzw. rechts (von Versuchstag zu Versuchstag wechselnd) um den Startpunkt gedreht. Damit sollte gewährleistet werden, dass die Ratte ihre Richtung ändern muss, um in jedem Durchgang eine Säule zu errei-

chen. Aufgrund der in den ersten Wochen gemachten Erfahrungen wurde ab Versuchstag 23 (Versuch DT2) die Dauer des Ausleuchtens der Leinwand von 3 auf 1 s heruntergesetzt.

Nach Ablauf von 10 min endete der Versuch, wobei erneut der Ring-Laut abgespielt wurde und die Projektion der 3D-Umgebung stoppte. Der aktuelle, abgebrochene Durchgang wurde nicht als Run gezählt.

In den verschiedenen Experimenten wurden die Helligkeitswerte der Säulen und der Boden- und Deckentextur variiert. Die Helligkeit bzw. Farbintensität (von Säulen und Hintergrund) wurde im Programm MultiGen mit der Variablen ColorIndex eingestellt (siehe 2.4). Die tatsächlich resultierende Luminanz der auf die Leinwand projizierten Objekte wurde zudem mit einem Lumineszenzmeter gemessen (2.4.2).

2.3.3 Versuchsablauf

Das Training und die Versuche wurden an 51 Versuchstagen von Februar bis Mai 2006 jeweils nachmittags zwischen 13 und 19 Uhr durchgeführt. Pro Tag absolvierten alle Ratten je eine 10-minütige Versuchssession, bzw. eine 5-minütige bei den Kontrollversuchen. Insgesamt dauerten die Versuche täglich ca. 2 ½ Stunden. Die Reihenfolge der Ratten wurde täglich systematisch variiert, so dass jede Ratte mal erstes, mal letztes Versuchstier war und sich zudem die Abfolge der Ratten änderte. Versuche von Ratten einer Gruppe wurden hintereinander durchgeführt. Während der Experimente wurde der Versuchsraum vollständig abgedunkelt. Die einzigen Lichtquellen waren der Videoprojektor und die Computermonitore.

Für die Versuche wurden die Ratten einzeln in Transportkäfigen aus der Tierhaltung in den Versuchsraum gebracht. Dort wurde ihnen der Lederkittel angelegt, das Halterungscharnier daran befestigt und die Ratte damit auf der Laufkugel fixiert. Nun wurde die Leinwand heruntergelassen und der Versuch gestartet. Der Experimentator verblieb zur ständigen Überwachung der Versuche im Versuchsraum. Unmittelbar nach den Versuchen wurden die Ratten aus der Apparatur genommen und wieder in die Tierhaltung zurückgebracht.

Die tägliche Fütterung der Ratten erfolgte nach Abschluss aller Versuche eines Tages. Zu Beginn der Versuche waren somit seit der letzten Fütterung mindestens 20 Stunden vergangen und die Tiere waren i. d. R. motiviert, an Zuckerwasserbelohnungen zu gelangen. Zusätzlich wurden etwa eine Stunde vor Beginn der Versuche die Trinkflaschen aus den Käfigen entfernt. Dies sollte ebenfalls zur Kooperationsbereitschaft der Tiere beitragen.

2.3.4 Auswertung der Rohdaten und Erstellung der Trajektorien-Diagramme

Das Steuerungsprogramm legt für jede Versuchssession ein Datenfile an. In dieses schreibt es mit ca. 25 Hz eine neue Zeile, die Position und Richtung des Versuchstieres charakterisiert. In Abb. 2.3-2 sind exemplarisch einige Zeilen aus einem solchen Datenfile dargestellt und erklärt.

Mit Hilfe einer in MATLAB (Version 7.0.4, The MathWorks, Inc.) programmierten Routine wurden die Rohdaten analysiert und aus ihnen die Anzahl N der BadRuns (BR), der

belohnten und unbelohnten Säulentreffer (BH bzw. RH), sowie die insgesamt auf der Laufkugel zurückgelegte Strecke ermittelt. Die Versuchsdaten wurden dann mit Microsoft Excel (Microsoft Office Excel 2003, Microsoft Corporation) verwaltet.

MatLab erstellte außerdem pro Datenfile zwei Diagramme, in denen jeweils die Trajektorien des vom Versuchstier in den einzelnen Durchgängen zurückgelegten Weges durch die virtuelle Umgebung darstellt werden. Abb. 2.1-3 und 2.1-4 sind Beispiele solcher Trajektorien-Diagramme für ein Versuchstier an einem Versuchstag. Jeder Durchgang startet am Ursprung des Koordinatensystems. Die Zahlen markieren jeweils den Endpunkt und die Nummer eines Durchgangs, für die einzelnen Durchgänge wurden 6 Farben verwendet. Jeder Punkt stellt die X-Y-Koordinaten des Tieres zu einem bestimmten Zeitpunkt dar. Die zeitliche Auflösung beträgt ca. 5,5 Hz. Der Abstand der Punkte kodiert somit die Laufgeschwindigkeit des Tieres: Liegen die Punkte (eines Durchgangs) eng beieinander, bewegte es sich langsam, liegen sie weit auseinander, bewegte es sich schnell.

Rotationswinkel der 3D-Umgebung im aktuellen Run			momentaner Orientierungswinkel			Zeit [s]
x_{VR} [m]	y_{VR} [m]	VR-Drehung [°]	x_{Labor} [m]	y_{Labor} [m]	Orientierung [°]	
...
0,09	-0,02	70	2,16	-6,340	0,439	18,212
-0,10	-0,02	70	2,15	-6,345	359,561	18,248
-0,12	-0,02	70	2,13	-6,350	0,791	18,284
-0,14	-0,02	70	2,11	-6,356	1,934	18,321
-0,16	-0,02	70	2,10	-6,361	3,340	18,357
-0,18	-0,02	70	2,07	-6,368	5,537	18,393
-0,20	-0,02	70	2,05	-6,374	7,207	18,430
...

Abb. 2.3-2: Auszug aus einem Datenfile.

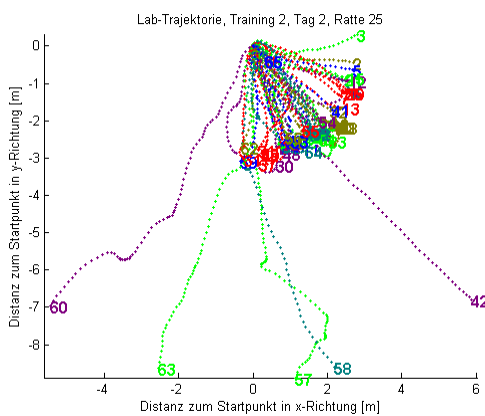


Abb. 2.3-3: Beispiel eines Trajektorien-Diagramms in Laborkoordinaten.

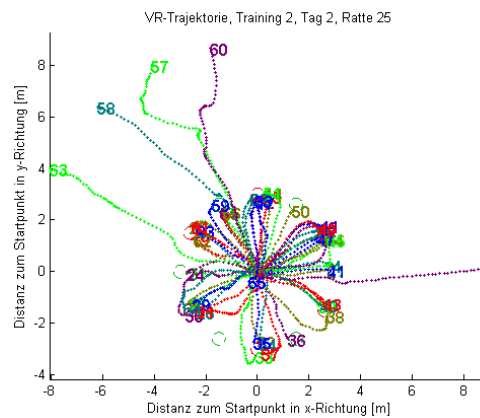


Abb. 2.3-4: Beispiel eine Trajektorien-Diagramms in VR-Koordinaten.

Die Beiden Diagramme unterscheiden sich dadurch, dass jeweils ein anderes Bezugssystem herangezogen wurde. Da die 3D-Umgebung nach jedem Durchgang jeweils um 10° gedreht wurde, waren die Positionen der Säulen auf der Leinwand, damit auch in ‚Laborkoordinaten‘ ebenfalls um 10° versetzt. In Abb. 2.1-3 dienten die Laborhimmelsrichtungen (bzw. die ‚realen‘ Himmelsrichtungen) als Referenz (Lab-Trajektorien). Eine Bewegung in eine bestimmte Laborrichtung wird auch in der Darstellung in jedem Durchgang als Bewegung in die gleiche Richtung dargestellt. Säulen sind in diesen Diagrammen nicht dargestellt. In der 2. Darstellung wurde die 3D-Umgebung als Bezugssystem herangezogen (VR-Trajektorie), in der alle Säulen jeweils eine feste Position (feste VR-Koordinaten) besitzen, sie sind daher auch in diesem Diagramm eingezeichnet. Man kann in dieser Darstellungsart erkennen, wie sich das Versuchstier jeweils einer Säule annäherte. Lief ein Versuchstier in der virtuellen Umgebung mehrmals hintereinander auf die gleiche (aber in Laborkoordinaten um 10° versetzte) Säule zu, so sind im Diagramm Trajektorien auf immer dieselbe Säule zu sehen.

In den gewählten Beispiel-Diagrammen wurde während des 65. Durchgangs der Versuch abgebrochen ($N_{\text{Run}} = 64$). Durchgang 42, 57, 58, 60 und 63 waren BadRuns ($N_{\text{BR}} = 5$), die übrigen Säulentreffer ($N_{\text{CH}} = 59$, $N_{\text{RH}} = 47$, $N_{\text{BH}} = 12$).

2.3.5 Operationalisierung der Verhaltensdaten: Säulentrefferrate (CH-R), Treffer-Strecke (CH-D) und Belohnungsrate (RH-R)

Um die Performance der Versuchstiere in den Verhaltensexperimenten zu operationalisieren und zu quantifizieren, wurden aus den erhaltenen Verhaltensdaten einige weitere Kenngrößen bzw. Maße gebildet.

Für jede Versuchssession eines Tieres wurde die ‚Säulentrefferrate‘ (ColumnHit-Rate, CH-R) als der Quotient aus der Anzahl der Säulentreffer (Gesamtzahl Treffer belohnter und unbelohnter Säulen: $CH = RH + BH$)² und der Durchgänge (Runs: $R = CH + BR$) ermittelt. Die Säulentrefferrate ist ein Maß dafür, wie häufig die Versuchstiere die Säulen anlaufen, und zwar unabhängig von der zwischen den Versuchstieren und -tagen stark variierenden Gesamtzahl N der Runs, Säulentreffer und BadRuns. Sie erreicht einen Wert von 1 bzw. 100%, wenn das Versuchstier in jedem Run eine Säule anläuft, und 0 (%), falls nur BadRuns vorliegen.

Die Säulen bedecken – wie oben beschrieben – vom Startpunkt aus betrachtet einen horizontalen Schinkel von $12 \times 10^\circ = 120^\circ$, die Säulenzwischenräume dementsprechend 240° . Nimmt man an, das Versuchstier läuft vom Startpunkt aus zufällig in eine beliebige Richtung, ist die Wahrscheinlichkeit eines Säulentreffers $p(\text{CH}) = 1/3$ bzw. 33%. Hohe Säulentrefferraten sprechen also dafür, dass die Versuchstiere gezielt die Säulen anlaufen. Niedrige Werte bedeuten entweder, dass die Tiere die Säulen nicht als Objekte in der Umgebung erkennen – sie also sie nicht gezielt anlaufen können – oder aber sie keine große Motivation haben, die Säulen anzulaufen. Niedrige CH-R-Werte weisen daher darauf hin, dass das Versuchsparadigma – in dem davon ausgegangen wird, dass die Versuchstiere gezielt zu den Säulen laufen, um eine Belohnung zu erhalten – nicht gelernt wurde.

² Da in Training 1 alle 12 Säulen belohnt waren, war hier jeder Säulentreffer auch gleichzeitig ein belohnter Treffer (RewardedHit).

Als weiteres Maß dafür, wie gut die Tiere das Versuchsparadigma gelernt haben, kann der Quotient aus zurückgelegtem Weg und Anzahl der Säulentreffer betrachtet werden. Die ‚Treffer-Strecke‘ (ColumnHit-Distance, CH-D) kann theoretisch einen Idealwert von 2,75 m – der kürzest möglichen Strecke von Startpunkt zu einer Säule – erreichen. Nähert sich die Treffer-Strecke diesem Wert an, so spricht dies dafür, dass das Versuchstier gezielt einen kurzen Weg zu den Säulen einschlägt und so die ‚Kosten‘ zum Erlangen einer Belohnung zu minimieren versucht. Absolvieren die Tiere viele BadRuns und laufen nicht geradlinig auf die Säulen, ist dies an einer langen Treffer-Strecke zu sehen³.

Ziel der Versuche war es u.a. herauszufinden, ob die Versuchstiere eine von zwei Säulenhelligkeiten bevorzugen. Dies wird anhand der ‚Belohnungsrate‘ (RewardedHit-Rate, RH-R) – dem Quotienten aus belohnten Säulentreffern und Säulentreffern (RH/CH) – beurteilt. Diese ist unabhängig von der Gesamtzahl an Säulentreffern und der Zahl der BadRuns. Liegt keine Bevorzugung einer Säulenart (hell/dunkel) vor oder kann das Tier die Säulenhelligkeit nicht diskriminieren, so sollte dieser Wert beim Zufalls-Niveau (0,5 bzw. 50%) liegen. Liegt er darüber, bevorzugt das Tier die im entsprechenden Versuch belohnten Säulen, bei Werten unter 50% die nicht belohnten Säulen. In einigen Versuchen sind in den beiden Gruppen unterschiedliche Säulentypen belohnt. Will man dann z.B. die Rate an Treffern von hellen Säulen (brCH-R) in beiden Gruppen vergleichen, muss man ggf. diese aus der Belohnungsrate errechnen. Für Versuche, in denen die hellen Säulen belohnt sind, entspricht die RH-R der brCH-R. Wenn in einem Versuch die dunklen Säulen belohnt waren ist die $brCH-R = 1$ (bzw. 100%) - RH-R.

2.4 Helligkeitseinstellungen und Luminanzmessung

2.4.1 CI-Werte in MultiGen

Die Helligkeiten der Säulen und des Hintergrunds wurden in den Versuchen über den CI-Wert („Color-Index“) des Programms MultiGen, welche die „Color Intensity“ bestimmt, eingestellt. Die Color-Index-Skala reicht von 0 bis 127, der korrespondierende Intensitätswert nimmt Werte zwischen 0 und 1 an. 127 stellt die maximale Intensität – und damit die maximale Helligkeit – dar, unter achromatischen Bedingungen also ‚weiß‘. Bei 0 erscheint das entsprechende Objekt dunkel bzw. schwarz.

Die Luminanz der Objekte ist aufgrund des von MultiGen und Performer benutzten Beleuchtungsmodells auch von anderen Objekten in der Umwelt sowie vom Hintergrund abhängig. Innerhalb einer Umwelt sind einfarbige, nicht texturierte Objekte mit niedrigerem CI-Wert jedoch stets dunkler als solche mit hohen CI-Werten. Alle Säulen mit identischem CI-Wert erscheinen in einer Umgebung gleich hell.

Der CI-Wert des verwendeten texturierten Hintergrundmusters lässt sich nicht mit den Werten der Säulen vergleichen. Eine CI-Wert-Änderung bezog sich hier nur auf die hellen bzw. weißen Bereiche, die Intensität der dunklen bzw. schwarzen Bereiche wurde nicht verändert. War der Wert niedrig eingestellt, erschien das gesamte Muster sehr dunkel und relativ homogen, in sich nicht sehr kontrastreich (dunkle Bereiche schwarz, helle

³ Die tatsächlichen ‚Kosten‘ für das Erlangen einer Belohnung können durch die ‚Belohnungsstrecke‘ (Strecke/belohnter Treffer, RewardedHit-Distance, RH-D) quantifiziert werden. In Training 1 sind CH-D und RH-D identisch, da alle Säulen belohnt waren.

Bereiche dunkelgrau). Bei einer Einstellung von 127 dagegen bildete es eine kontrastreiche, heterogene Fläche mit weißen und schwarzen Elementen.

Für einen der Kontrollversuche sollte die mittlere Helligkeit des Hintergrundes weiter erhöht werden, als dies mit der Manipulation des CI-Wertes möglich war. Dafür wurde die Texturvorgabe (flagstone_bw.ft) mit einem Bildverarbeitungsprogramm bearbeitet, wodurch auch die dunklen Bereiche – die über die CI-Wert-Einstellung nicht veränderbar waren – aufgehellt wurden. Diese neue Vorlage (flagstone_hell.ft) wurde in diesem Kontrollversuch nun als Texturvorgabe verwendet.

Um den Zusammenhang von CI-Wert, Helligkeit (bzw. Luminanz) und Kontrast in der virtuellen Umgebung zu ermitteln, wurde eine Luminanzmessung durchgeführt.

2.4.2 Messung der Luminanz

Zu Ermittlung der Luminanzen und Kontraste der verschiedenen Elemente der verwendeten virtuellen Umgebungen wurde die Luminanz (L) der Projektion auf der Leinwand mit einem Luminanzmeter (Minolta LS-100) gemessen. Das Luminanzmeter hat einen Messwinkel von 1° und die Antwortgeschwindigkeit wurde auf ‚langsam‘ (slow) eingestellt, wie dies für Messungen bei Projektoren als Lichtquelle empfohlen wird (Minolta). Bei dieser Einstellung integriert das Gerät für eine Luminanzmessung die Eingangssignale über einen Zeitraum von 4 Sekunden auf. Für die Messung wurden die Versuchsbedingungen hergestellt, die bei den Experimenten herrschten, d.h. der Raum abgedunkelt, der Torus heruntergelassen, und die Projektion gestartet. Die Messung wurde aus ca. 1 m Entfernung von außerhalb der Apparatur durch den Spalt zwischen Laufkugel und Torus durchgeführt (vg. Abb. 2.1-1).

Zunächst wurden einige Pilotmessungen durchgeführt. Dabei wurde die Luminanz aller 12 Säulenprojektionen auf der Leinwand gemessen. Die gemessenen Werte lagen für einen Säulentyp jeweils in der gleichen Größenordnung, die Luminanzen streuten aber mitunter +/- 50% um den Mittelwert. Die gemessene Luminanz schien in gewissem Maße von der Position der Säule (im Azimut) auf der Leinwand abzuhängen, allerdings noch stärker von der vertikalen Position des Messpunktes. Die Säulen hatten einen von oben nach unten abfallenden Luminanzgradienten. Da die Messpunkte in der Pilotmessung jeweils freihändig angepeilt wurden, ist ein großer Teil der Streuung auf uneinheitliche vertikale Position des Messpunktes zurückzuführen. Zusätzliche wurden jeweils Messungen der Hintergrundluminanz in Umfeld der Säulen durchgeführt. Im Messbereich des Luminanzmeters lagen dabei jeweils sowohl hellere wie dunklere Bereiche der heterogenen Textur. Zwischen den einzelnen Messpunkten variierten die ermittelten Luminanzen daher abhängig von den Verhältnissen im Messbereich. Da die Textur jedoch so ‚fein‘ war, dass immer sowohl helle wie auch dunkle Bereiche im Messbereich lagen, und die Luminanz über die Fläche gemittelt wurde (Minolta), war die Streuung hier vergleichsweise gering (+/- 30%). Der aus mittlerer Hintergrundluminanz (L_H) und Luminanz der Säulen (L_S) ermittelte Kontrast ($K_{HS} = (L_H - L_S) / (L_H + L_S)$) zeigte erwartungsgemäß Streuungen in etwa der gleichen Größenordnung. Generell war die Streuung der Messwerte bei sehr hellen Flächen (hellgraue Säulen) sehr viel größer als bei dunklen Flächen (dunkelgraue Säulen und Hintergrund), was auf Eigenschaftenn des Beleuchtungsmodells zurückzuführen war. Neben der Luminanz der Säulen bei Durchgangsbeginn (d.h. mit einem

Tabelle 2.4-1: Ergebnisse der Luminanzmessung. CI: CI-Wert in MultiGen, L: gemessene Luminanzen [cd/m²], Indices: S: Säule, H: Hintergrund; K_{S-S}: Kontrast zwischen heller und dunkler Säule, K_{HS}: Kontrast zwischen Säule und mittlere Hintergrundluminanz, LQ: Luminanzquotient; vgl. Text. *: bei diesem Versuch wurde als Textur abweichend „flagstone_hell.flr“ verwendet.

3D-Umgebung (Abschnitt)	Säulen					Hintergrund		
	Typ	CI	L _S	K _{S-S}	LQ	CI	L _H	K _{HS}
Tr1 B (3.1)	hell	70	3,2	-	-	30	0,50	0,73
Tr1 D (3.1)	dunkelgrau	30	0,48	-	-	30	0,24	0,33
DT1 = Tr2 (3.2+3.4, Gr. B)	hell	76	5,3	0,71	6,0	45	0,66	0,78
	dunkelgrau	30	0,9				0,61	0,19
DT2 = Tr2 (3.3+3.4, Gr. D)	dunkelgrau	51	1,7	0,25	1,7	108	1,4	0,10
	schwarz	0	1,0				1,4	-0,15
K _m (3.6)	weiß	127	5,7	0,54	3,4	127	2,2	0,44
	schwarz	0	1,7				2,2	-0,13
K _d (3.6)	weiß	127	4,2	0,70	5,6	65	0,85	0,66
	schwarz	0	0,75				0,85	-0,06
K _h (3.6)	weiß	127	7,3	0,35	2,1	127*	4,7	0,22
	schwarz	0	3,5				4,7	-0,15

Tabelle 2.4-2: Ergebnisse der Luminanzmessung für Versuch DT3 (3.5). ΔCI: Differenz der CI-Werte von heller und dunkler Säule in MultiGen, L: gemessene Luminanzen [cd/m²], Indices: hS: helle Säule, dS: dunkle Säule; K_{S-S}: Kontrast zwischen heller und dunkler Säule, LQ: Luminanzquotient; vgl. Text.

Versuch DT3, Gruppe D					Versuch DT3, Gruppe B				
ΔCI	L _{hs}	L _{ds}	LQ	K _{S-S}	ΔCI	L _{hs}	L _{ds}	LQ	K _{S-S}
71	1,1	3,3	3,0	0,50	60	5,2	0,6	8,3	0,79
61	1,1	2,2	2,0	0,33	50	5,2	0,8	6,5	0,73
51	1,0	1,7	1,7	0,26	46	5,3	0,9	6,0	0,71
41	1,0	1,5	1,5	0,18	40	5,4	1,1	4,9	0,66
30	1,0	1,25	1,25	0,11	30	5,9	1,57	3,7	0,58
25	1,0	1,15	1,15	0,07	25	5,4	1,80	3,0	0,50
20	1,0	1,10	1,10	0,05	20	6,0	2,55	2,4	0,40
15	1,00	1,06	1,06	0,029	15	5,30	2,80	1,9	0,31
10	0,98	1,03	1,05	0,025	10	5,80	4,29	1,4	0,15
0	1,00	1,00	1,00	0	0	5,70	5,69	1,0	0

virtuellen Abstand der Säulen zum Startpunkt von 2,75 m) wurde ebenfalls die Luminanz aus unmittelbarer ‚Nähe‘ gemessen, in dem zunächst durch Drehen der Kugel der virtuelle Abstand zur Säule verringert wurde. Für die gesamte Umwelt (Säulen und Hintergrund) wurden bei Annäherung an helle Säulen höhere Luminanzen ermittelt. Die Größenverhältnisse von mittlerer Luminanz des Hintergrunds zur Säulenluminanz blieben dabei in etwa erhalten, damit auch der Kontrast K_{HS} der Säulen zur mittleren Hintergrundluminanz (+/- 25%).

Die Säulen mit gleichem CI-Wert wirkten immer jeweils gleich hell und für sie konnten Luminanzen in der gleichen Größenordnung ermittelt werden. Bei Annäherung an eine helle Säule, stieg die Luminanz der 2D-Projektion dieser Säule und des Hintergrunds.

Während des Ausleuchtens der Leinwand am Ende jeden Durchgangs hat diese eine Luminanz von 10 – 15 cd/m².

Für die abschließende Messung war das Luminanzmeter auf einem Stativ befestigt. Dadurch konnte die vertikale Position des Messbereichs, sowie der Abstand von Messgerät und gemessener Fläche konstant gehalten werden. Es wurden für jeweils 3 oder 4 benachbarte Säulen mindestens je 2 Messungen durchgeführt und daraus die Mittelwerte gebildet. Als Hintergrundluminanz wurde der Mittelwert von verschiedenen (mindestens 6) Messungen in der Umgebung der Säulen herangezogen. Die Ergebnisse der Messung sind in Tabelle 2.4-1 und 2.4-2 für die verschiedenen Versuche dargestellt. Für Umgebungen mit 2 verschiedenen Säulentypen wurde neben dem Kontrast K_{HS} zwischen einer Säule und der mittleren Hintergrundluminanz auch der ‚Luminanz-Quotient‘ LQ zwischen Luminanz des hellen und des dunklen Säulentyps ($LQ = L_{\text{helle Säule}}/L_{\text{dunkle Säule}}$), sowie der Kontrast K_{S-S} zwischen den Säulentypen ausgerechnet ($K_{S-S} = (L_{\text{helle Säule}} - L_{\text{dunkle Säule}})/(L_{\text{helle Säule}} + L_{\text{dunkle Säule}})$). Diese beiden (unüblichen) Werte sollen jeweils den Helligkeitsunterschied zwischen den beiden Säulentypen quantifizieren, da dies, insbesondere in Versuch DT3, ein wichtiger Parameter bei der Auswertung und Interpretation der Ergebnisse ist. Für die Berechnung des Kontrastwerts K_{S-S} wird zwar die bekannte Formel für die Berechnung eines Michelson-Kontrast verwendet (vgl. 1.1.2), der Wert ist allerdings in sofern unüblich, da der Michelson-Kontrast für zwei benachbarte Flächen definiert ist, die Säulen jedoch räumlich getrennt sind. Der LQ bietet den Vorteil, dass er die Größe der Luminanz des hellen relativ zum dunklen Säulentyp direkt veranschaulicht.

3 Experimente

3.1 Training 1: Lernen von Säulen als belohnte Orte

3.1.1 Versuchsziel und Fragestellung

Während des Handlings wurden die Versuchstiere (VT) bereits an die Laufkugel und den Belohnungsmechanismus gewöhnt. In Training 1 sollten sie nun die Navigation in der virtuellen Umgebung erlernen und – als Voraussetzung für die Anwendbarkeit unseres Versuchsparadigmas – darauf konditioniert werden, zu den Säulen zu laufen.

Dazu mussten die Versuchstiere also lernen,

1. dass das Laufen auf der Kugel zu einer systematischen Verschiebung der virtuellen Umgebung führt,
2. dass Säulen Objekte sind, die sich vom Hintergrund unterscheiden,
3. dass das Erreichen einer Säule sowie ein Laufen in Richtung auf den Horizont einen Durchgang beendet und sie nach den dabei ausgelösten akustischen Signalen (‚Ringeln‘ oder ‚Ping‘) und dem Ausleuchten der Leinwand erneut an die Ausgangsposition in der virtuellen Umgebung ‚versetzt‘ werden, und
4. dass durch das Erreichen einer Säule eine Zuckerwasserbelohnung ausgelöst wird.

Training 1 war bei beiden Gruppen bis auf die Helligkeiten der Säulen gleich.

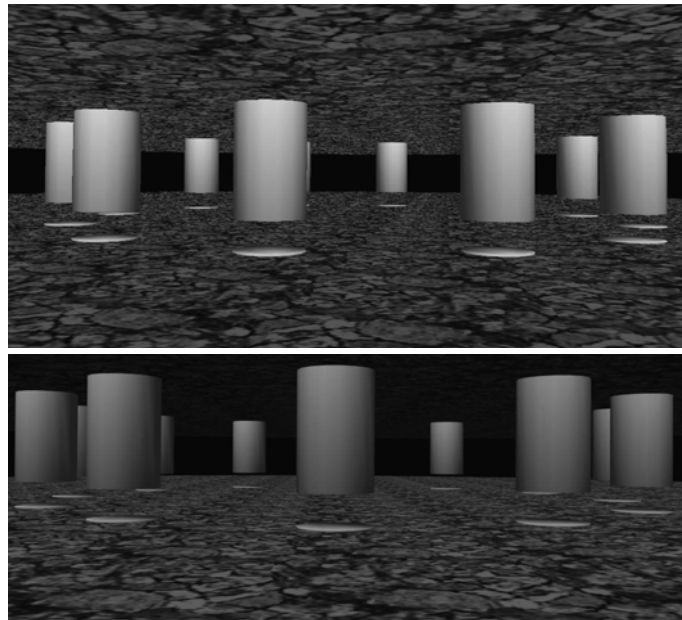


Abb. 3.1-1: Screenshots der beiden in Training 1 benutzten virtuellen Umgebungen. Oben die Umwelt der Gruppe B mit hellgrauen, unten die der Gruppe D mit dunkelgrauen Säulen.

3.1.2 Versuchsparmeter

Training 1 wurde an 14 aufeinander folgenden Tagen durchgeführt. Nach dem 1. Tag von Versuch DT1 wurde das Training noch einen weiteren Tag fortgesetzt. In den benutzten virtuellen Umgebungen hatten jeweils alle 12 Säulen die gleiche Helligkeit. Bei Gruppe D hingen dunkelgraue (CI: 30, Luminanz: 0,48 cd/m²), bei Gruppe B hellgraue (CI: 70, Luminanz: 3,2 cd/m²) Säulen von der Decke. Das Erreichen jeder beliebigen der 12 Säulen löste die Zuckerwasserbelohnung aus. Boden und Decke waren mit einem dunklen Steinplattenmuster texturiert (flagstone_bw.flr, CI: 30). Der Hintergrund hatte damit eine mittlere Luminanz von 0,25 (Umgebung mit dunklen Säulen, Gruppe D) bzw. 0,50 cd/m² (Umgebung mit hellen Säulen, Gruppe B). Bei beiden Umgebungen waren also Boden und Decke dunkler als die Säulen, sie hoben sich daher deutlich vom Hintergrund ab (Kontrast der Säulen zur mittleren Luminanz des Hintergrunds: 0,33 bzw. 0,73). In Abb. 3.1-1 sind Screenshots der beiden Umgebungen zu sehen.

Die Tiere sollten, auch wenn sie rein zufällig in beliebige Richtungen liefen, dennoch ausreichend häufig auf Säulen treffen. Um zu gewährleisten, dass ein Durchgang ohne Säulentreffer möglichst rasch abgebrochen wurde und das Tier nicht über weite Strecken in der Peripherie umherlaufen konnte, wurde der Durchgang abgebrochen, sobald sich das Tier mehr als 7 m vom Startpunkt entfernte.

3.1.3 Ergebnisse

3.1.3.1 Allgemeine Verhaltensbeobachtungen

Die Versuchstiere waren im Handling bereits an das Laufen auf der Kugel, den Versuchsraum mit den verschiedenen Geräuschquellen, und das Belohnungssystem gewöhnt worden. Als letzter Schritt wurde nun in diesem Training die Leinwand heruntergelassen, um die Tiere mit der virtuellen Umgebung zu konfrontieren. Die Tiere liefen zunächst nur sehr langsam und vorsichtig auf der Kugel. Dabei schienen sie sich sehr schnell an die Versuchssituation zu gewöhnen und sich an bzw. in der virtuellen Umgebung zu orientieren (s.u.). Die applizierte Zuckerwasserbelohnung wurde – wie beim Handling gelernt – auch in der virtuellen Umgebung von den Ratten stets angenommen, respektive aufgeleckt. Es wurden keine Anzeichen von Angst, Furcht oder Nervosität beobachtet. Lediglich das Ende eines Durchgangs (Run), welches wie beschrieben mit einem akustischen Signal („Ping“- bzw. „Ring“-Ton) sowie dem Ausleuchten der Leinwand einherging, löste anfänglich bei einigen Ratten Irritationen aus. Dies äußerte sich bei einigen Tieren in kurzem Zusammenzucken und anschließendem intensiven visuellen Scannen der Umgebung. Die Ratten zeigten jedoch kein Freezing-Verhalten. Sie blieben zwar meist für die Zeit des Ausleuchtens, anfangs auch noch etwas länger, stehen – in den belohnten Durchgängen wurde in dieser Zeit das Zuckerwasser aufgeleckt –, setzten aber, kurz nachdem die virtuelle Umgebung wieder erschienen war, das Laufen auf der Kugel i.d.R. schnell fort.

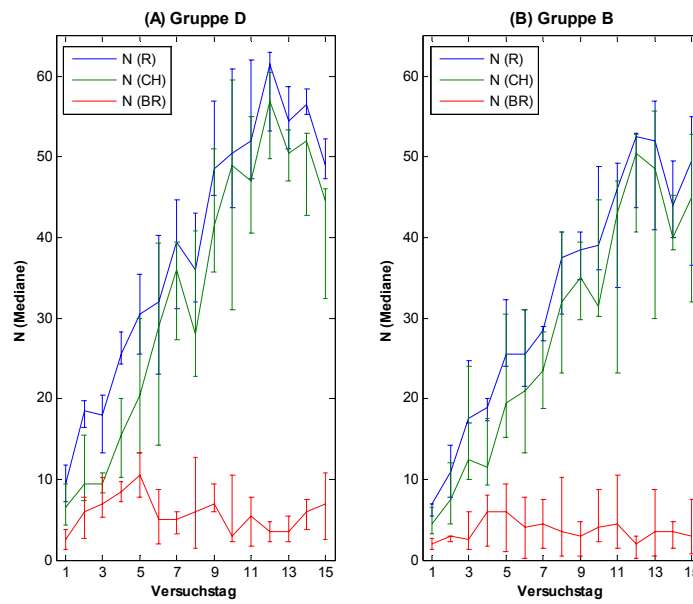


Abb. 3.1-2: Anzahl von Runs (R), Säulentreffern (CH) und BadRuns (BR); jeweils Mediane, Fehlerbalken: 1. und 3. Quartile. A: Gruppe D, B: Gruppe B.

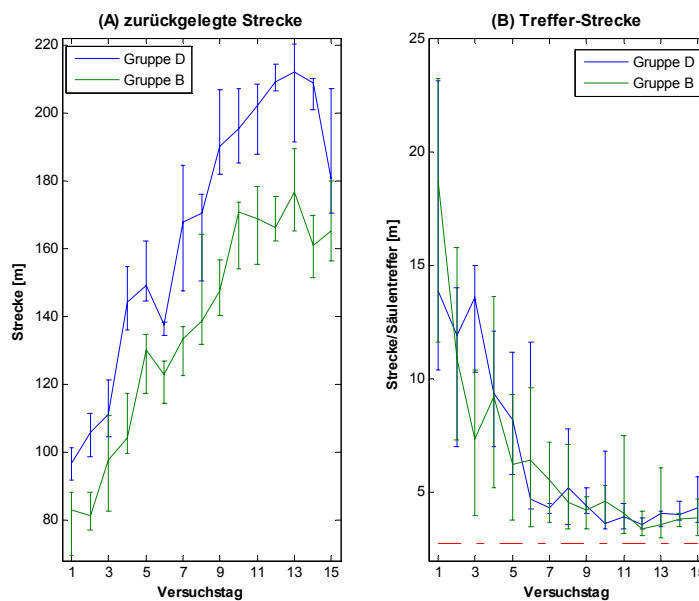


Abb. 3.1-3: Gelaufene Strecke (A) und Treffer-Strecke (B,) für beide Gruppen (jeweils Mediane, Fehlerbalken: 1. und 3. Quartil). Rote Line in B: Idealwert von 2,75 m.

3.1.3.2 Anzahl der Runs, zurückgelegte Strecke und Trefferstrecke

An den ersten Versuchstagen liefen die Ratten auf der Kugel langsam und legten nur kurze Wege zurück. Dementsprechend absolvierten sie auch nur wenige Runs innerhalb der 10-minütigen Versuchssessions. Die zurückgelegten Strecken und die Anzahl der Runs nahmen innerhalb der 15 Versuchstage jedoch stark zu. In Abbildung 3.1-2 und 3.1-

3A sind die entsprechenden Mediane beider Gruppen über die gesamte Versuchszeit dargestellt.

Abb. 3.1-3A zeigt die Mediane des zurückgelegten Weges auf der Kugel. Es ist deutlich zu sehen, wie die jeweils zurückgelegte Strecke stark zunahm. Die Mediane beider Gruppen verdoppelten sich im Laufe des Trainings gegenüber denen der ersten Versuchssession. Auffällig ist, dass der Median der Gruppe D vom ersten Tag an über die gesamte Versuchsdauer deutlich über dem der Gruppe B lag.

Bei der Anzahl sowohl der Runs als auch der Säulentreffer ist ein noch stärkerer Anstieg zu verzeichnen als bei der zurückgelegten Strecke (vgl. Abb. 3.1-2 und 3A). Auch hier findet man für Gruppe D fast durchweg höhere Werte. Lag die Anzahl der Runs am ersten Tag noch zwischen 4 und 13 (Median Gruppe D: 9,5, Gruppe B: 7,0), wurden an den letzten Tagen meist über 40 und bis zu 66 Runs verzeichnet (vgl. Tab. A3.1, Anhang). Die Mediane beider Gruppen erreichten am 12. Versuchstag ein Maximum (Gruppe D: 61,5, Gruppe B: 52,5, siehe Tab. A3.1, Anhang), an den letzten 3 Versuchstagen lagen sie jeweils knapp darunter (vgl. Diagramm 3.1-2). Parallel zu der gestiegenen Zahl der Runs stieg auch die Zahl der Säulentreffer stark und erreichte ebenfalls am 12. Versuchstag ein Maximum (Gruppe D: 57,0, Gruppe B: 50,5). Die Mediane der BadRuns beider Gruppen stiegen dagegen nur in den ersten Tagen leicht an und pendelten sich ab dem 5. Versuchstag auf Werte von 2 bis 7 ein (vgl. Tab. A3.1, Anhang).

Da sich die Anzahl der Säulentreffer mehr als verfünffachte, die gelaufene Strecke dagegen lediglich verdoppelte, legten die Tiere also durchschnittlich immer kürzere Wege zurück, um eine Säule zu erreichen. Wie in Abb. 3.1-3B zu sehen ist, näherte sich die Trefferstrecke (CH-D) auch allmählich dem idealen Wert von 2,75 m an (rote Linie). Liefen die Versuchstiere anfangs noch durchschnittlich deutlich über 10 m pro Zuckerwasserbelohnung, so wurde am Ende des Trainings alle 3,5 bis 4,5 m eine Belohnung ausgelöst (vgl. Tab. A3.1). Am Ende des Trainings lag die Trefferstrecke lediglich bei Tier 22 regelmäßig über 10 m (vgl. Tab. A3.1, Anhang).

3.1.3.3 Säulentrefferrate

Die Säulentrefferrate war in beiden Gruppen von Beginn an hoch. Abb. 3.1-4 zeigt die Mediane der Säulentrefferrate beider Gruppen, Abb. 3.1-5 die Werte der einzelnen Individuen. Die Versuchstiere beider Gruppen hatten bereits am 1. Versuchstag eine deutlich über dem angenommenen Zufallsniveau von $1/3$ liegende Säulentreffer-Rate: Median Gruppe D: 0,73; Gruppe B: 0,78. In beiden Gruppen stieg dieser Wert im Laufe des Trainings noch deutlich an (vgl. Abb. 3.1-4). Der Median beider Gruppen erreichte in den letzten 5 Tagen jeweils einen Wert zwischen 0,86 und 0,96.

Es fällt auf, dass die Säulentrefferrate bei Gruppe D nach dem 1. Versuchstag zunächst deutlich sank und erst ab dem 6. Versuchstag der Anfangswert wieder übertroffen wurde. Betrachtet man die Werte der einzelnen Tiere, so sieht man, dass mit Ausnahme von Versuchstier 24 bei allen die Säulentrefferrate in den ersten Versuchstagen zwischenzeitlich unter den Wert des 1. Tages fiel (vgl. Abb. 3.1-5). An den letzten Tagen des Trainings erreichten alle Tiere Spitzenwerte von über 0,9 Treffern pro Run. Eine markant schlechte Säulentrefferrate zeigte lediglich Versuchstier 22. An einigen Tagen erzielte es zwar ebenfalls hohe Werte ($> 0,8$), zum Ende des Trainings hin sank die Rate jedoch auf Werte um 0,5. Bei Versuchstier 17 ist nach anfänglich sehr hohen Werten ebenfalls an den letzten Trainingstagen ein Abwärtstrend zu erkennen (auf schließlich 0,6).

Um zu prüfen, ob sich die Säulentrefferraten auch statistisch signifikant vom Zufallsniveau unterscheiden, wurde für jede Ratte an allen 15 Versuchstagen ein Chi²-Test für die Verteilung von Säulentreffern und BadRuns durchgeführt¹. Die p-Werte sind in Tab. B-1 im Anhang aufgeführt. Aufgrund niedriger N-Werte der Runs zu Beginn des Trainings lassen sich auch bei hohen Säulentrefferraten hier nur schwer signifikante Abweichungen von der Zufallsverteilung nachweisen. Dennoch gelingt dies bereits an den ersten Versuchstagen für einige Tiere (bis Tag 6 täglich für mindestens 6 Tiere, mit p-Werten < 0,05). Ab dem 7. Versuchstag war die Säulentrefferrate bei 10 der Tiere täglich höchst signifikant (VT 17-21 und 23-27, $p < 0,001$) über Zufallsniveau. Für Versuchstier 16 traf dies ab dem 9. Tag zu ($p < 0,001$). Die Verteilung von Säulentreffern und BadRuns bei Tier 22 dagegen wich an sieben der 15 Tage (2, 4, 7, 8, 11, 15) nicht signifikant vom Zufallsniveau ab.

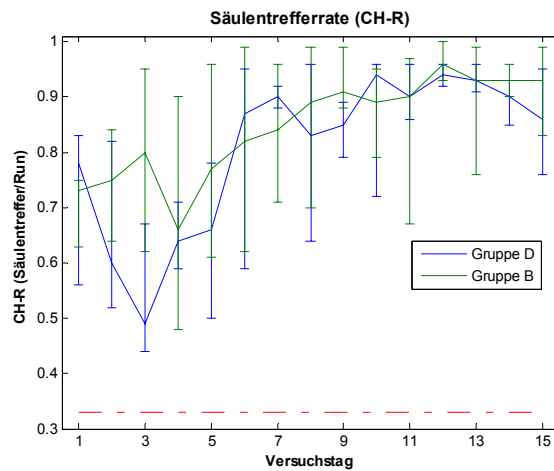


Abb. 3.1-4: Säulentrefferrate (CH-) beider Gruppen (jeweils Mediane, Fehlerbalken: 1. und 3. Quartil). Rote Linie: Chance-Level.

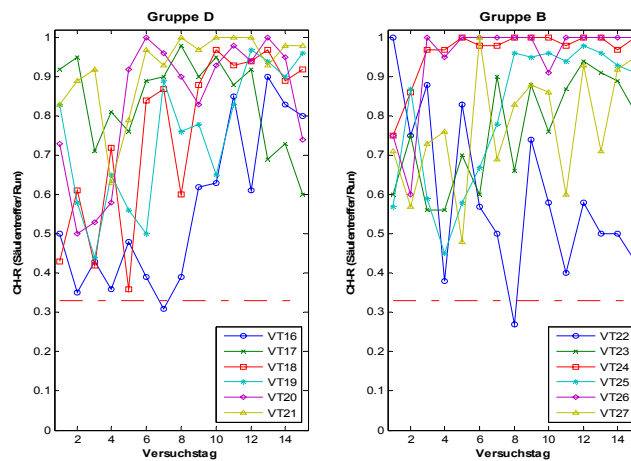


Abb. 3.1-5: Säulentrefferraten (CH-R) der einzelnen Versuchstiere. Rote Linie: Chance-Level.

¹ Durchgeführt mit Microsoft Excel nach Lamprecht (1999).

3.1.3.4 Trajektorien-Diagramme

Die oben beschriebenen Entwicklungen (und weitere Details) sind auch in den Trajektorien-Diagrammen zu sehen. Abb. 3.1-6 und -7 zeigen typische Trajektorien-Diagramme vom 2. (A) bzw. 13. (B) Versuchstag (VT 16). Die Zahl der (vollendeten) Durchgänge ist am 2. Versuchstag mit nur 20 noch relativ klein, die Anzahl der BadRuns mit 13 dagegen überproportional hoch. Am 13. Tag konnte das Versuchstier 60 Durchgänge beenden, darunter lediglich 6 BadRuns. An der Dichte der ‚Trajektorien-Punkte‘ erkennt man, dass sich das Versuchstier zunächst nur langsam auf der Laufkugel bewegte (A), im Vergleich dazu in der späteren Versuchssession offensichtlich deutlich schneller.

Die Trajektorien-Diagramme in Labor-Koordinaten (3.1-6) verdeutlichen, dass sich das Versuchstier an beiden Tagen jeweils in eine bestimmte Richtung orientierte. Am 2. Versuchstag (A) verlaufen die Trajektorien im Diagramm nach unten oder rechts unten, daher endeten alle Durchgänge im 2. und 3. Quadranten. Auch wenn durch die Anzahl der Durchgänge diese in B nicht mehr im Einzelnen nachverfolgbar sind, erkennt man, dass der Großteil der Runs im 2. Quadranten des Koordinatensystems endete, das Tier also eine recht eng eingegrenzte ‚Vorzugslaufrichtung‘ hatte. Eine etwas genauere Betrachtung und Analyse des Phänomens der Vorzugsrichtungen der Versuchstiere findet sich in Abschnitt 3.7.2 dieser Arbeit.

Abb. 3.1-7 zeigt die VR-Trajektorien des Tieres an den beiden Versuchstagen. In A ist deutlich zu erkennen, dass das Tier häufig einer Säule sehr nahe kam, diese jedoch nicht ‚traf‘ (d.h. der Abstand zum Mittelpunkt $> 0,25$ m blieb). Es lief schließlich vorbei und der Durchgang endete als BadRun (z.B. Durchgang 7, 9, 11, 14, 17, 18). Bei vier der sechs BadRuns am 13. Versuchstag (16, 48, 52, 53, vgl. B) lief es erneut unmittelbar am Rand einer Säule entlang, gelangte aber nicht in deren Fangbereich.

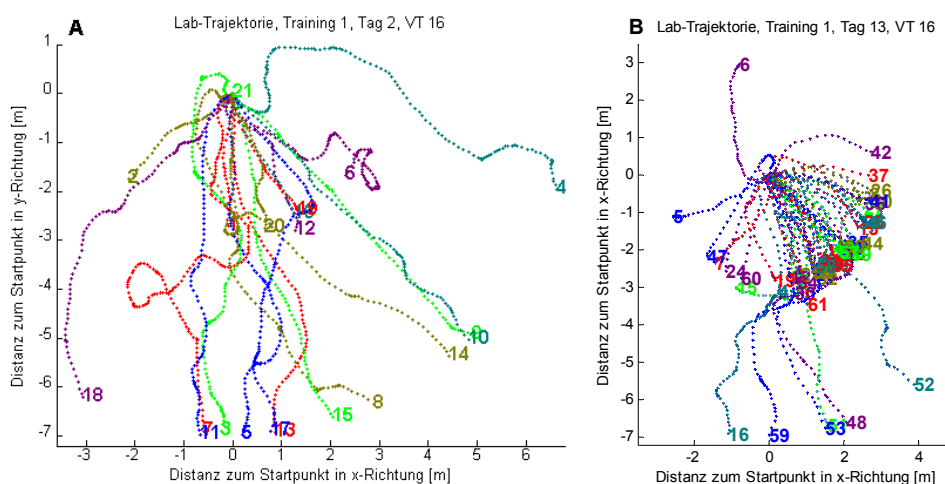


Abb. 3.1-6: Exemplarisches Beispiel von Labor-Trajektorien-Diagrammen eines Versuchstieres (VT16) vom 2. und 13. Versuchstag.

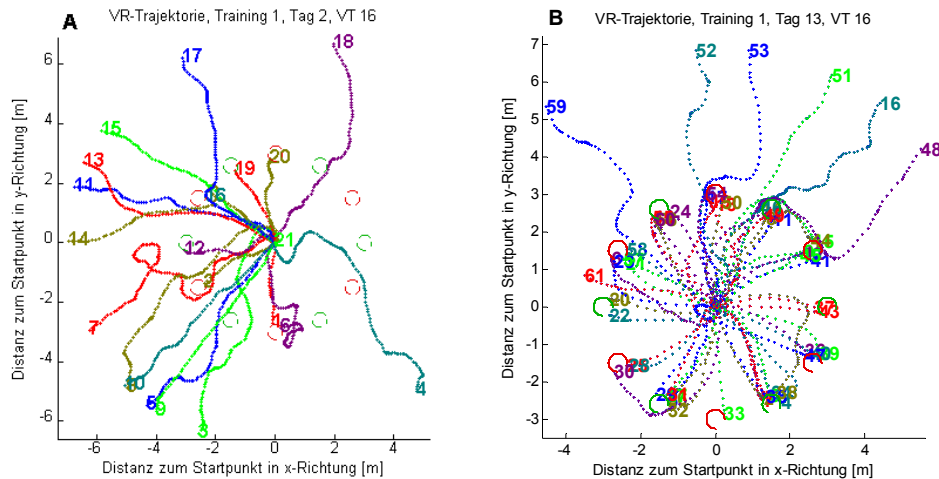


Abb. 3.1-7: Exemplarisches Beispiel von VR-Trajektorien-Diagrammen eines Versuchstieres (VT16) vom 2. und 13. Versuchstag.

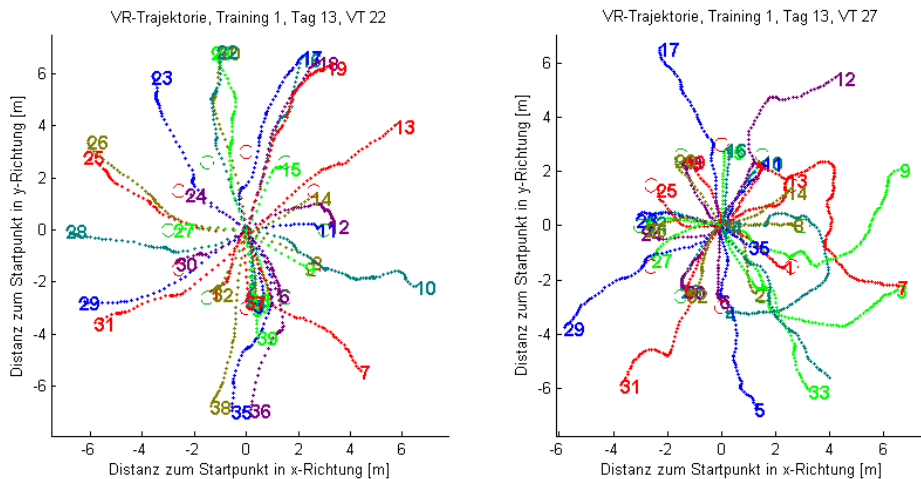


Abb. 3.1-8: VR-Trajektorien von Versuchstier 22 und 27, Tag 13.

Um zu überprüfen, ob auch die anderen Tiere bei BadRuns dieses Verhalten an den Tag legten, wurden weitere Trajektorien-Diagramme gesichtet. Abb. 3.1-8 zeigt Trajektorien-Diagramme von zwei Tieren mit besonders vielen BadRuns am 13. Versuchstag. Bei Tier 27 ist ein ähnliches Verhalten zu beobachten wie schon bei Tier 16. Bei allen 10 BadRuns lief es zunächst dicht an eine Säule heran – wo es der Dichte der Trajektorien-Punkte zu Folge auch den Lauf verlangsamt – gelangte aber nicht in deren Fangbereich. Bei Tier 22 zeigte sich dieses Verhalten nur vereinzelt. Bei Durchgängen, die als BadRun endeten, wurde also bei einigen Tieren häufig zunächst (wie bei Säulentreffer-Durchgängen) eine Säule angesteuert, jedoch nicht bei allen.

3.1.4 Diskussion

3.1.4.1 Lernen, Navigieren und Laufen im VR-Setup

Wie die Verhaltensbeobachtungen nahe legen, hatten die Versuchstiere keine Schwierigkeiten, sich an der virtuellen Umgebung auf der Leinwand zu orientieren. Das (von akus-

tischen Signalen begleitete) Ausleuchten der Leinwand und anschließende ‚Zurücksetzen‘ auf die Startposition nach Ende jeden Durchgangs stellte für die Tiere jedoch ein unbekanntes und unnatürliches Ereignis dar. Während ein durch einen Säulentreffer herbeigeführtes Ende eines Durchgangs durch die Säule selbst visuell angekündigt wurde, wurde ein Durchgang bei einem BadRun ohne erkennbaren vorhergehenden Hinweisreiz beendet. Abgesehen davon, dass die Tiere anfänglich gelegentlich eine schwache Schreckreaktion zeigten (‚zusammensucken‘), irritierte die Situation die Tiere jedoch nicht. Nach einigen BadRuns schienen sie außerdem beim Laufen in Richtung des Horizonts (also aus der Umgebung) das Ende des Durchgangs zu erwarten: Oft war zu beobachten, dass sie kurz vor Überschreiten der 7-m-Grenze deutlich langsamer wurden. Während des Ausleuchtens blieben sie meist stehen und leckten (nach Säulentreffern) die Belohnung auf. Danach schauten sie sich aufmerksam um, vermutlich um sich neu zu orientieren und setzten das Laufen auf der Kugel fort.

Die meisten Versuchstiere lernten schnell, das Erreichen einer Säule mit der Applikation von Zuckerwasser zu assoziieren. Gerieten sie in deren Fangbereich, ertönte sofort der ‚Ping‘-Ton, welcher als akustischer Hinweisreiz dafür dienen sollte, dass eine Belohnung ausgelöst wurde. Ein viel stärkerer Hinweis stellte allerdings das den Tieren schon bekannte ‚Klick‘-Geräusch beim Öffnen des Magnetventils dar. Dieses Geräusch hatten sie bereits mit der Belohnung assoziiert. Die Tiere merkten daher unmittelbar, dass beim Erreichen einer Säule eine Belohnung ausgelöst wurde.

Der große Anstieg des zurückgelegten Weges pro 10-minütiger Versuchssession auf bis zu 240 m (Tier 17, jedes Tier erreichte Höchstwerte über 170 m) und die bei den Versuchen beobachteten Laufgeschwindigkeiten zeigen eindrucklich, dass die Tiere durch das Setup nicht nachhaltig beim Laufen behindert, sondern vielmehr stark zum Laufen motiviert wurden. Warum Tiere der Gruppe D im Mittel durchweg größere Strecken zurücklegten als Tiere der Gruppe B, ist unklar. Die ebenfalls zu beobachtende höhere Zahl der Runs hängt damit höchstwahrscheinlich unmittelbar zusammen. Liefen die Tiere schneller und/oder machten sie weniger Pausen, absolvierten sie i. d. R. gleichzeitig auch eine größere Zahl an Durchgängen. Dieser Unterschied zwischen den Gruppen wird unter Berücksichtigung der Daten aller Experimente in Abschnitt 3.7.2 diskutiert. Mit großer Wahrscheinlichkeit handelt es sich hierbei jedoch nicht um einen Effekt der verschiedenen Trainingsbedingungen.

Einhergehend mit dem Anstieg der zurückgelegten Strecke stieg die Anzahl der absolvierten Durchgänge sogar noch stärker. Mit über 60 Durchgängen in den 10-minütigen Versuchssessions absolvierten einige Tiere den einzelnen Durchgang im Mittel innerhalb von 10 s. Der Anstieg der Zahl der Runs wurde in erster Linie von einem Anstieg der Zahl der Säulentreffer und damit der belohnten Durchgänge getragen. Sowohl der Anstieg der zurückgelegten Strecke wie auch der Runs sind also vor allem auf immer häufigeres und schnelleres Anlaufen der belohnten Säulen zurückzuführen. Dies zeigte sich ebenfalls in der sinkenden Treffer-Strecke und der steigenden Säulentrefferrate (s.u.). Die Treffer-Strecke lag in beiden Gruppen am Ende des Trainings bei etwa 4 m und näherte sich damit dem idealen Wert von 2,75 m an. Die Tiere gelangten immer effizienter an die Zuckerwasserbelohnung, diese stellte also für die Tiere eine starke Motivation dar.

3.1.4.2 Lernen des Versuchsparadigmas

Die meisten Tiere steuerten schon am ersten Tag gezielt die Säulen an, auch wenn sie zunächst häufig nicht in deren Fangbereich gelangten und schließlich an den Säulen vorbei liefen. Die Säulen schienen also bereits für die bis dato naiven Tiere besonders interessante Objekte zu sein. Die im Training erreichten hohen Säulentrefferraten und die zugrunde liegenden Verteilungen von Säulentreffern und BadRuns belegen, dass alle Tiere dazu im Stande waren, die Säulen zu erkennen und diese gezielt anzulaufen: Innerhalb des Trainings hatten alle Tiere mindestens an vier Tagen Säulentrefferraten von über 75% und sie lag bei jedem Tier an mindestens sechs Tagen hoch oder höchst signifikant über der Zufallsrate von $1/3$ (p mind. $< 0,01$).

Neben der Feststellung, dass alle Tiere die Aufgabe prinzipiell lösen konnten und dazu auch motiviert waren, zeigen die Ergebnisse ebenfalls, dass die Tiere im Mittel ihre Performance dabei immer weiter verbesserten. Die Kurven in Abb. 3.1-2 (Anzahl der Runs und Säulentreffer), Abb. 3.1-3 (zurückgelegte Strecke und Treffer-Strecke) und Abb. 3.1-4 (Säulentrefferrate) zeigen alle mehr oder weniger den typischen Verlauf einer Lernkurve. Der Anstieg bei zurückgelegter Strecke und Anzahl der Runs weist bei allen Individuen in der Anfangsphase einen annähernd linearen Verlauf auf. Dies spiegelt die immer bessere Adaptation an die Versuchsanordnung wider. Dass die Kurven (zurückgelegte Strecke und Anzahl Runs) am 12. Tag ein Maximum erreichen und dann wieder etwas absinken, könnte auf verschiedene Faktoren zurückzuführen sein. Versuchstag 13 und 14 wurden am Wochenende und dabei auch zu einer etwas späteren Tageszeit durchgeführt. Dies mag sowohl auf die Motivation der Tiere als auch des Experimentators einen Einfluss gehabt haben. Versuchstag 15 wurde nach dem 1. Tag von Versuch DT1 durchgeführt. Es ist wahrscheinlich, dass die Erfahrungen, die in Versuch DT1 gemacht wurden, v. a. bei Gruppe D einer der Gründe für den zu beobachtenden Abfall waren (siehe 3.2). Des Weiteren ist möglicherweise mit der Zahl der Durchgänge (um die 60, d.h. etwa 10 s/Run) und der Länge des zurückgelegten Weges die Grenze des für die Versuchstiere in der Apparatur in den 10 Minuten Möglichen erreicht.

Die Säulentrefferrate gibt das Verhältnis von Säulentreffern und BadRuns an, d.h. wie oft die Tiere pro Durchgang in den Fangbereich der Säulen gelangten. Beim Verlauf der Säulentrefferraten zeigen sich große Sprünge von Tag zu Tag und erhebliche Unterschiede zwischen den Individuen. Diese teilweise extremen Schwankungen können zahlreiche Ursachen haben. Am Ende erreichten aber fast alle Tiere aber stabil hohe Werte. In den ersten Tagen war bei der niedrigen Zahl der Runs – wie grundsätzlich bei einem kleinen N – eine große Streuung zu erwarten. Teilweise wird die vereinzelt höhere Zahl der BadRuns dem Explorationsdrang der Tiere geschuldet sein. Wie die VR-Trajektorien-Diagramme zeigen, liefen die Tiere auch bei den BadRuns häufig die Säulen an, gelangten allerdings oft nicht in deren Fangbereich. Diese Tiere mussten erst lernen, dass sie für die Belohnung nicht nur in die Nähe der Säulen laufen, sondern in deren Fangbereich gelangen mussten. Da die ‚Kosten‘ für BadRuns gering waren (lediglich erhöhte ‚Bewegungskosten‘) und bei der später erreichten hohen Zahl von Runs die Tiere auch bei zahlreichen BadRuns dennoch insgesamt oft belohnt wurden, dauerte dies mitunter recht lang. Abb. 3.1-7 zeigt, dass z.B. Tier 16 auch an den ersten Tagen bereits fast immer die Säulen ansteuerte. Wie der Verlauf der Säulentrefferrate verdeutlicht (Abb. 3.1-5), erreichte es aber erst ab dem 9. Tag beständig hohe Raten.

Das Ereignis BadRuns ist damit schwer zu interpretieren: Die Tiere konnten einfach zwischen den Säulen durchgelaufen sein (entweder zielgerichtet oder weil sie einfach zufällig in eine beliebige Richtung liefen). Oder aber sie liefen zu den Säulen, dann aber weiter, nachdem sie dort keine Belohnung erhalten hatten (da sie nicht nah genug heran gelaufen waren). Für die folgenden Experimente bedeutet dies, dass bei überproportional hoher Anzahl von BadRuns ggf. auch die Trajektorien-Diagramme zur Interpretation der Ergebnisse herangezogen werden sollten. Zusammen mit der Treffer-Strecke kann mit der Säulentrefferrate gezeigt werden, wie gut die Tiere auf das Laufen zu den Säulen konditioniert wurden. Eine niedrige Säulentrefferrate bedeutet jedoch nicht von vornherein, dass ein Tier seltener zu den Säulen gelaufen ist, da die BadRuns auf unterschiedliche Weisen zustande kommen können (s.o.).

Zwischen den beiden Gruppen schien es in Bezug auf das Erlernen der Art und Weise, wie eine Belohnung zu erlangen war, keine systematischen Unterschiede zu geben. Tiere beider Gruppen beendeten das Training mit ähnlich hohen Säulentrefferraten. In beiden Umgebungen wurden die Tiere somit erfolgreich darauf trainiert, auf die Säulen zuzulaufen.

Als extremer Ausreißer stellte sich Versuchstier 22 heraus. Vor allem die Anzahl der Säulentreffer und damit die Säulentrefferrate waren deutlich niedriger als bei den anderen Tieren. Zwar konnte auch für dieses Tier gezeigt werden, dass es prinzipiell die Aufgabe zu lösen vermochte, die Belohnung stellte hier aber anscheinend keine ausreichende Motivation dar. Pro Versuchssession wurde es gegen Ende des Trainings lediglich 10- bis 25-mal belohnt (vgl. Tab. A-3.1, Anhang). Unwahrscheinlich scheint es – aufgrund der teilweise sehr hohen Säulentrefferrate (und damit Belohnungsrate) –, dass es die Belohnung nicht mit den Säulen zu assoziieren lernte und deshalb die Säulen nicht anlief. Hingegen gewann man vor allem bei diesem Versuchstier den Eindruck, dass es auch ohne Anreiz durch die Belohnung zum willkürlichen Laufen auf der Kugel motiviert war. Wie in Abb. 3.2-8 zu sehen, rannte das Tier meist scheinbar gezielt zwischen den Säulen durch. Es zeigte darüber hinaus keine Verhaltensauffälligkeiten. Indem Versuchstier 22 keine Motivation zeigte, die Säulen zuverlässig anzulaufen, erfüllte es die Voraussetzung für Gültigkeit des Versuchsparadigmas nicht. Es wurde daher bis auf weiteres aus der Gruppenevaluation von Gruppe B ausgeschlossen. Es nahm allerdings auch weiterhin an den Versuchen teil.

Auffällig und kritisch sind ebenfalls die Schwankungen bei Versuchstier 27 und 17: Der Verlauf der Säulentrefferrate von Tier 27 zeigt erhebliche Ausreißer nach unten, bei Tier 17 zeigte sich nach anfänglich hohen Raten in den letzten 3 Tagen ein starker Abfall. Wie in Abb. 3.1-8 zu sehen ist, lief Versuchstier 27 hier bei jedem BadRun zunächst eine Säule an, gelangte jedoch nicht in deren Fangbereich. Es schien also motiviert, an die Belohnung zu gelangen. Im Fall von Versuchstier 17 scheint der Abfall – ähnlich wie bei Tier 22 – damit zusammenzuhängen, dass es zu bloßem Laufen motiviert war: Es legte an den letzten 3 Tagen die mit jeweils über 220 m die weitesten Strecken zurück (vgl. Tab. A-3.1, Anhang). Beide Tiere erzielten jedoch trotz der teilweise niedrigen Säulentrefferraten viele Säulentreffer und zeigten damit beständig ihre Motivation, durch Säulentreffer Belohnungen zu erlangen.

3.1.5 Zusammenfassung

Wie die Ergebnisse eindrücklich zeigen, lernten die Versuchstiere schnell, auf der Apparatur in der virtuellen Umgebung zu navigieren. Die Versuchstiere waren in der Lage, die Säulen als Objekte zu erkennen und diese anzusteuern, um eine Belohnung zu erhalten. Dies schien in beiden Umwelten gleich gut zu funktionieren, beide Gruppen zeigten am Ende des Trainings ähnlich hohe Säulentrefferraten. Beide Säulentypen – hell und dunkel – waren also von den Tieren gut zu erkennen. Mit Ausnahme von einem Tier (22) kann von allen Tieren angenommen werden, dass sie auch motiviert waren, gezielt die Säulen anzulaufen, um eine Belohnung zu erhalten. Die Tiere waren erfolgreich auf die Säulen konditioniert und die Voraussetzungen für die Anwendbarkeit unseres Versuchsparadigmas konnten damit als erfüllt gelten.

3.2 Diskriminierungsversuch 1 (DT1): Säulenpräferenz in bekannter Umgebung

3.2.1 Versuchsziel und Fragestellung

In Training 1 haben die Versuchstiere erfolgreich gelernt, in der virtuellen Umgebung zu navigieren und sie wurden darauf konditioniert, Säulen aufzusuchen, um eine Belohnung auszulösen. In beiden Gruppen konnten die Säulen gut von den Versuchstieren als Objekte erkannt werden. In dieser ersten Diskriminierungsaufgabe (DT1) sollte nun geprüft werden, ob die Tiere in der Lage sind, Säulen verschiedener Helligkeiten zu unterscheiden, und welche Präferenzen sie dabei zeigen. Dazu wurden sie in einer virtuellen Umgebung mit dunkelgrauen Säulen sowie hellgrauen Säulen getestet. Nur ein Säulentyp wurde jeweils belohnt.

Wir erwarteten, dass die Versuchstiere jeweils die bereits aus Training 1 bekannte Säulenhelligkeit bevorzugen würden: Tiere der Gruppe B die hellgraue, die der Gruppe D entsprechend die der dunkelgrauen Säulen. Die Bevorzugung sollte in beiden Gruppen jeweils ähnlich ausgeprägt sein. Eine weitere Möglichkeit war, dass die Versuchstiere keine Präferenz für eine der Säulenhelligkeiten zeigen würden, diese also entweder nicht unterscheiden können oder keine der beiden Typen bevorzugen würden. In vorangegangenen Experimenten zeigten andere (nicht naive) Versuchstiere eine Bevorzugung von hellen Säulen gegenüber sehr dunklen. Möglicherweise würden also auch jetzt Säulen mit bestimmten Helligkeiten (leuchtende oder dunkle) *per se* eine besondere Anziehungskraft auf die Tiere ausüben. Die damals beobachtete Präferenz konnte allerdings auf den vorangegangenen Erfahrungen der Tiere mit verschiedenen gestalteten belohnten und unbelohnten Säulen beruht haben (Schnee, in progress). Daher erwarteten wir nicht, dass alle Ratten unabhängig vom Vortraining eine der Säulenarten bevorzugt aufsuchen würden.

Es lassen sich folgende Hypothesen-Paare formulieren:

H_0 (1): Die Versuchstiere laufen zufällig auf beliebige Säulen.

H_A (1): Die Versuchstiere bevorzugen Säulen einer Helligkeit.

H_0 (2): Alle Versuchstiere bevorzugen den gleichen Säulentyp (hell oder dunkel).

H_A (2): Die Versuchstiere bevorzugen jeweils den aus Training 1 bekannten Säulentyp.

Trifft H_0 (1) zu, ist die Wahrscheinlichkeit einer Belohnung $p(\text{Belohnung}) = 0,5$. Ist diese Wahrscheinlichkeit von 0,5 verschieden, kann die Alternativhypothese (H_A (1)) angenommen werden. Dann muss überprüft werden, ob die Ratten tatsächlich die erwartete Säulenart präferieren (H_A (2)) – und ob diese Präferenz bei beiden Gruppen gleich stark ausgeprägt ist – oder ob alle Tiere unabhängig vom vorherigen Training den gleichen Säulentyp bevorzugt anlaufen.

3.2.2 Versuchsparmeter

Für Diskriminierungsversuch 1 wurde die in Training 1 verwendete Umwelt modifiziert. Die Hintergrundtextur wurde etwas heller eingestellt (CI-Wert 45, mittlere Luminanz $0,64 \text{ cd/m}^2$). Die Säulen waren nun alternierend hell- und dunkelgrau. Für die hellen Säulen wurde ein CI-Wert von 76 gewählt, dies entsprach einer Luminanz von ca. $5,3 \text{ cd/m}^2$ und einem Kontrast zur mittleren Hintergrundluminanz von $0,78$. Der CI-Wert der dunklen Säulen betrug wie beim Training der Gruppe D 30, was einer Luminanz von ca. $0,89 \text{ cd/m}^2$ und einem Kontrast zum Hintergrund von $0,19$ entsprach. Die virtuelle Umwelt beider Gruppen war in diesem Versuch identisch (Abb. 3.2-1).

In diesem Versuch konnten Säulentreffer erstmal belohnt (RH) oder unbelohnt (BH) sein. Bei Gruppe B waren die hellgrauen Säulen belohnt und die dunkelgrauen unbelohnt. Bei Gruppe D waren an den ersten 3 Tagen des Versuchs die dunkelgrauen Säulen belohnt und die hellgrauen unbelohnt (DT1a). Für die weiteren Versuchstage (DT1b) wurde hier die Belohnung umgekehrt, so dass die gleichen Bedingungen wie bei Gruppe B herrschten (hell: belohnt; dunkel: unbelohnt)². Diese Veränderung wurde unter Berücksichtigung der Ergebnisse der ersten Tage vorgenommen und sollte verhindern, dass der Versuch die Versuchstiere frustrierte (s.u.).

Die Entfernung zum Startpunkt, bei der ein Durchgang beendet wurde (BadRun), betrug in diesem Versuch 5 m. Die Versuche wurden unmittelbar im Anschluss an Training 1 durchgeführt. Nach dem ersten Tag wurde Training 1 erneut aufgenommen (Versuchstag 15 von Training 1). Am 3. Tag von DT1a wurde aufgrund eines Fehlers im Belohnungssystem keine Zuckerwasserbelohnung appliziert. Die akustischen Signale beim Erreichen einer als belohnt definierten Säule („Ping“ und „Klicken“ des Ventils) waren davon aber nicht beeinträchtigt.

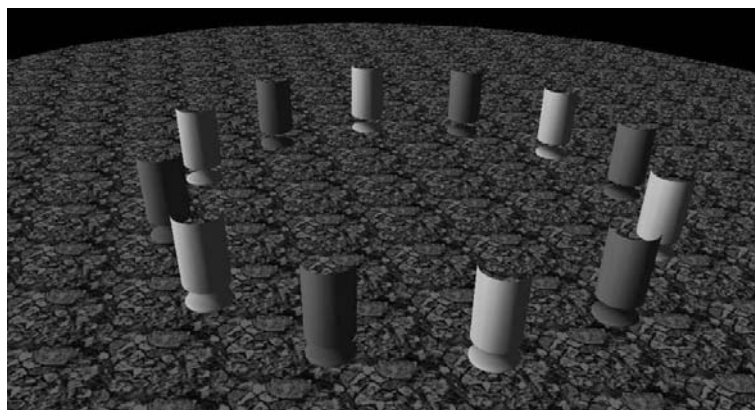


Abb. 3.2-1: Screenshot der benutzten virtuellen Umgebung in DT1.

² Die Teilversuche DT1a (Tag 1-3) und DT1b (Tag 4-6) waren für Gruppe B identisch.

3.2.3 Ergebnisse

3.2.3.1 Präferenz für Säulen bestimmter Helligkeit

Anhand der Verteilung von belohnten und unbelohnten Säulentreffern (N_{RH} und N_{BH} , s.u.) sowie der daraus ermittelten Belohnungsrate (RH-R) wurden die aufgestellten Hypothesen überprüft. Dabei war von Interesse, ob ein Säulentyp jeweils verstärkt angelaufen wurde, d.h. weniger die RH-R, sondern vielmehr die Trefferrate für die dunklen (daCH-R) bzw. hellen Säulen (brCH-R) stand im Blickpunkt. Für Gruppe B³ entspricht die RH-R der brCH-R. Da in Gruppe D an den ersten 3 Tagen die dunkelgrauen, an den weiteren Tagen die hellgrauen Säulen belohnt wurde, hat hier die RH-R jeweils auch eine andere Bedeutung: Zunächst entspricht sie der daCH-R, dann der brCH-R. Abb. 3.2-2 zeigt die Mediane der Belohnungsraten, Abb. 3.2-3 die Werte der Individuen. Bei Gruppe D ist für DT1a ebenfalls die brCH-R dargestellt (gestrichelte Linien).

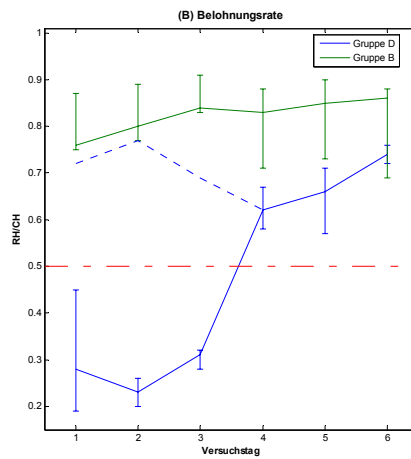


Abb. 3.2-2: Belohnungsraten (RH-R) beider Gruppen (Mediane). Gestrichelte Linien: brCH-R (Rate getroffener heller Säulen = 1- RH-R).

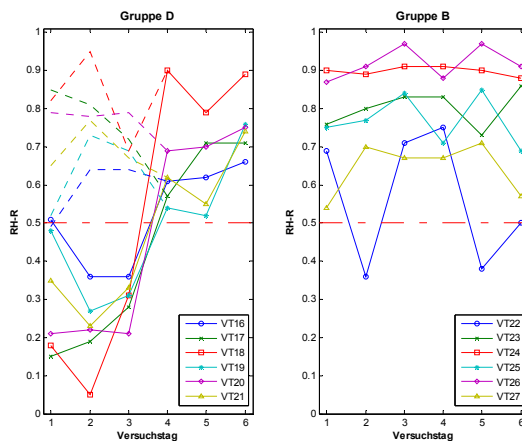


Abb. 3.2-3: Belohnungsraten (RH-R) der Individuen. Gestrichelte Linien: brCH-R (Rate der Treffer heller Säulen = 1- RH-R).

³ Tier 22 wurde aus der Gruppenauswertung der Gruppe B ausgeschlossen (zur Begründung siehe 3.1.4).

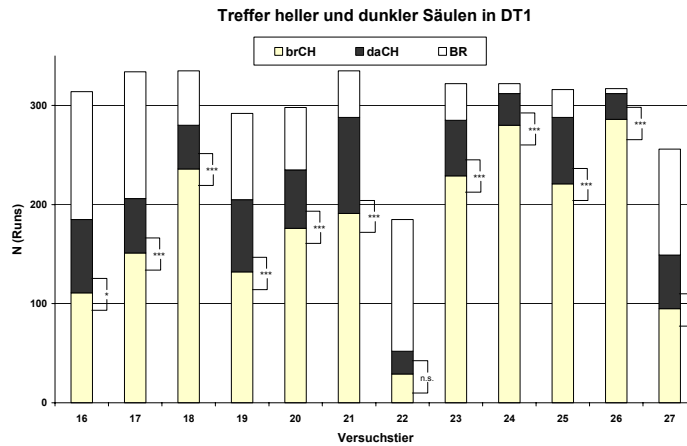


Abb. 3.2-4: Anzahl von BadRuns (BR) und Treffer heller (brCH) und dunkler (daCH) Säulen für alle Individuen über die 6 Versuchstage. Angegebene Signifikanzen: Chi²-Test der Verteilung von dunklen und hellen Säulen gegen Zufallsverteilung. *: $p < 0,5$, **: $p < 0,01$, ***: $p < 0,001$, n.s.: nicht signifikant.

Die Abbildungen zeigen 1., dass jedes Tier einen der Säulentypen überproportional häufig aufsuchte, und 2., dass dies bei allen Tieren die hellen Säulen waren: Die brCH-R liegt immer – meist sehr deutlich – über 50% (Ausnahme: Tier 22). Dies war auch an den ersten 3 Tagen (DT1a) in Gruppe D der Fall, obwohl hier die dunklen Säulen belohnt wurden.

Um die Präferenz für die helleren Säulen auf Signifikanz zu testen, wurde die Anzahl der Treffer heller und dunkler Säulen (brCH bzw. daCH) aller sechs Versuchstage gepoolt und die Verteilung mittels Chi²-Test für jede Ratte gegen die Zufallsverteilung getestet⁴. Zusätzlich wurde die (ungepoolten) Verteilung für jeden einzelnen Tag getestet. Die Anzahl und Verteilung der Treffer heller und dunkler Säulen und die ermittelten Signifikanzniveaus zeigt Abb. 3.2-4. Die Daten der Individuen sind in Tab. B-2 im Anhang zusammengefasst. Die Verteilung der Treffer heller und dunkler Säulen weicht bei allen Tieren – erneut nur mit Ausnahme von Tier 22 – von einer Zufallsverteilung ab. Über die gesamte Versuchsdauer betrachtet, hatten also alle diese Tiere eine signifikante Präferenz für die helleren Säulen.

Die Präferenz eines Säulentyps war bei den Versuchstieren sehr unterschiedlich stark ausgeprägt und variierte ebenfalls im Laufe des Experiments (Abb.3.2-3). In Gruppe B blieb die brCH-R bei den meisten Tieren über die 6 Tage hinweg sehr konstant. Bei zwei Tieren (VT 24 und 26) im Bereich von 90%, bei zwei weiteren zwischen 70 und 85% (VT 23 und 25). Der Chi²-Wert der brCH-R dieser Tiere erreichte an jedem Tag Signifikanzniveau ($p < 0,05$, $< 0,01$ oder $< 0,001$, vgl. Tab. B-2, Anhang). Bei Tier 22 und 27 streuten die Werte stark, wobei die brCH-R bei Tier 27 aber nie unter 50% lag.

Obwohl in Gruppe D die hellen Säulen zu Beginn nicht belohnt wurden, stieg die Trefferrate für diese Säulen vom ersten auf den zweiten Tag bei vier Tieren an (bei VT 17 bis 21 am 2. Tag hoch bzw. höchst signifikant ($p < 0,01$ bzw. $< 0,001$) über Zufallsniveau, vgl. Tab. B-2, Anhang), sank jedoch dann bei allen Tieren wieder. Des Weiteren zeigte sich die Tendenz, dass zu Beginn von DT1b (nach 3 Tagen mit unbelohnten hellen Säulen),

⁴ Durchgeführt mit Microsoft Excel nach Lamprecht (1999).

die brCH-R am niedrigsten war. Dies geht bei drei Tieren einher mit einer ebenfalls sehr niedrigen CH-R (s.u.). Am Ende von DT1b hatten fünf Tiere eine brCH-R zwischen 0,66 und 0,76, ein Tier (18) 0,86. Bei fünf Tieren erreichte der Chi²-Wert der brCH-R an diesem Tag Signifikanzniveau (VT 17: $p < 0,05$; VT 18-21: $p < 0,001$). Also zeigten zwar alle Tiere von Beginn an eine Bevorzugung der hellen Säulen, diese ließ jedoch nach, nachdem dieser Säulentyp drei Tage nicht belohnt worden war.

3.2.3.2 Anzahl der Runs und Säulentrefferrate

Abb. 3.2-5 stellt Mediane der Anzahl der Runs, Säulentreffer und belohnten Säulentreffer beider Gruppen dar. Die Zahl der Runs zeigte wie schon in Training 1 leichte Schwankungen zwischen den Versuchstagen, bleibt aber in beiden Gruppen relativ konstant. Größere Streuungen sowohl zwischen den Versuchstagen als auch zwischen den Gruppen zeigten sich bei der Anzahl der Säulentreffer und der belohnten Säulentreffer, was zu sehr unterschiedlichen Säulentrefferraten (CH-R) und Belohnungsraten (RH-R) führte (s.o.). Tiere der Gruppe B wurden in den 10-minütigen Versuchssessions 35- bis 50-mal belohnt, Tiere der Gruppe D in Versuch DT1a dagegen weniger als 15-mal. Mit dem Wechsel der Belohnung von dunklen auf helle Säulen stieg hier die Zahl der belohnten Säulentreffer in DT1b auf schließlich 40 an. In Gruppe D war die Zahl der Säulentreffer deutlich niedriger als am Ende von Training 1, d.h. es gab deutlich mehr BadRuns. Der Verlauf ist U-förmig: Während die Zahl der Säulentreffer in DT1a sank, stieg sie in DT1b wieder stark an.

In Abb. 3.2-6 sind die Mediane der Säulentrefferraten (CH-R) zu sehen. Wie der Kurvenverlauf zeigt, erreicht die CH-R bei beiden Gruppen am 3. Tag, an dem durch das Belohnungssystem keine Zuckerwasserlösung dargeboten wurde, ein Minimum. Gruppe B erzielte durchweg höhere Trefferraten als Gruppe D. Mit Werten über 90% – mit Ausnahme des 3. Tages – entsprach die Performance dem zuvor in Training 1 erreichten Niveau. Die CH-R von Gruppe D war dagegen in DT1a permanent niedriger als im Training und sank auf unter 60% ab. Erst nachdem die Bedingungen geändert wurden, und auch hier die hellen statt die dunklen Säulen belohnt wurden, stieg sie von Tag zu Tag wieder an und erreichte schließlich ebenfalls einen Wert von über 90%. Insgesamt war die CH-R demnach besonders an Tagen niedrig, an denen die Tiere auch bei Säulentreffern selten (DT1a bei Gruppe D) oder nicht (alle Tiere Tag 3) belohnt wurden.

Diese Beobachtung wird auch durch die Betrachtung der Daten der einzelnen Individuen (Abb. 3.2-7) ersichtlich, es zeigen sich jedoch erneut starke individuelle Unterschiede. Während die CH-Rs bei den Versuchstieren 24 bis 26 über die sechs Versuchstage relativ beständig blieben und keinen Unterschied zu Training 1 zeigten, sank sie bei Tier 22 sogar unter Zufallsniveau (n.s.). Obwohl die Versuchsbedingungen in Gruppe B über die sechs Tage hinweg konstant blieben, zeigten sich bei Versuchstier 27 erneut erhebliche Unterschiede zwischen den Versuchstagen (vgl. 3.1.4, CH-R zwischen 0,9 und unter 0,4). Im geringeren Maß ist dies auch bei VT 23 zu beobachten (CH-R zwischen 1 und 0,7). In Gruppe D zeigten die Säulentrefferraten bei allen Versuchstieren einen mehr oder weniger U-förmigen Verlauf, wie ihn bereits der Median der Gruppe zeigte, allerdings verschieden stark ausgeprägt und auf unterschiedlichem Niveau. Nachdem die CH-R bei Versuchstier 17 bereits am Ende von Training 1 abgesunken war, fiel sie in DT1a weiter.

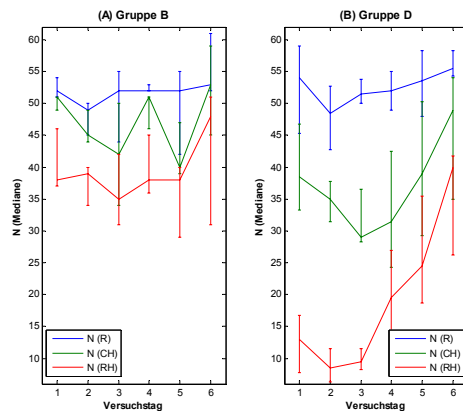


Abb. 3.2-5: Anzahl N der Runs (R), der Säulentreffer (CH) und der belohnten Säulentreffer (RH), jeweils Mediane (bei Gruppe B ohne Tier 22).

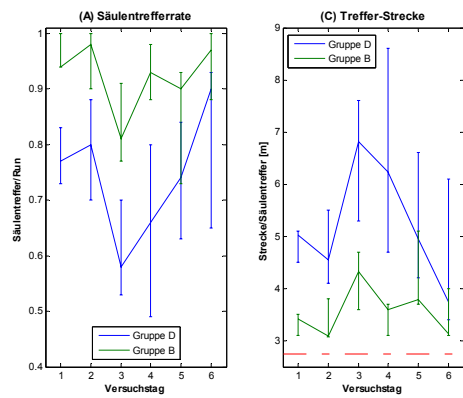


Abb. 3.2-6: Säulentrefferrate (A) und Treffer-Strecke (C) beider Gruppen (jeweils Mediane).

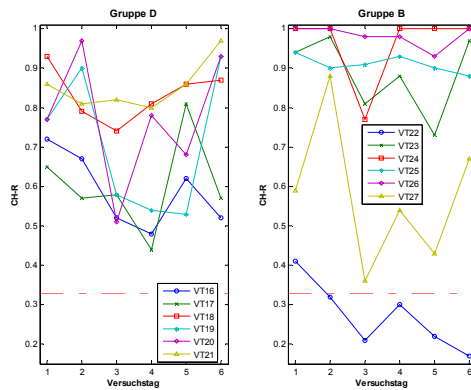


Abb. 3.2-7: Säulentrefferraten der einzelnen Individuen.

Das Tier absolvierte also immer mehr BadRuns. Ein insgesamt niedriges CH-R-Niveau zeigte sich ebenfalls bei Tier 16.

Bei Tieren mit einer besonders niedrigen CH-R (VT 16, 17, 19, 22 und 27) wurden die Trajektorien-Diagramme gesichtet (vgl. Abb. A-3.2, Anhang). VT 27 steuerte bei der überwiegenden Zahl der BadRuns zunächst eine Säule – meist belohnte helle – an und bewegte sich dort häufig dicht am ‚Rand‘ der Säule entlang, bevor es dann an ihr vorbei

und aus der Umgebung hinaus lief. VT 16, 17, 19 und 22 liefen zwar auch gelegentlich dicht an den Säulen vorbei, meist jedoch geradlinig zwischen ihnen durch. Wie schon in Training 1 festgestellt, kommen BadRuns also auf unterschiedliche Weise zustande. In diesem Versuch ging eine hohe Anzahl von BadRuns jedoch bei den meisten Tieren nicht auf ein knappes verfehlen des Fangbereichs einer Säule zurück. Vielmehr wurden die Säulen nicht angesteuert und die erreichte niedrige CH-R ging mit einer niedrigen Belohnungsrate einher.

3.2.3.3 Allgemeine Verhaltensbeobachtungen

In diesem Versuch konnte es erstmals vorkommen, dass die Versuchstiere zwar in den Fangbereich einer Säule gelangten, der Durchgang aber dann ohne Belohnung endete. Es war in solchen Fällen zu beobachten, dass die Tiere zunächst dennoch am Messingrohr leckten.

Versuchstier 22 schien weiterhin (vgl. 3.1) ungerichtet auf der Kugel zu Laufen. Die zurückgelegte Strecke variierte bei ihm stark (zwischen 72 und 200 m). Oft begann sie am Anfang eines Durchgangs mit sehr hoher Geschwindigkeit in eine Richtung zu laufen, und stoppte diesen Lauf erst nach Beendigung mehrerer Durchgänge wieder. Sie rannte also dabei auch während der 3 Sekunden, in denen der Bildschirm ausgeleuchtet wurde, einfach weiter. Die Position des Tieres wurde während dieser Zeit von dem Programm schon erfasst. So kam es vor, dass das Tier in dieser Zeit bereits erneut die 5 m Grenze für einen BadRun überschritt, und bevor die virtuelle Umwelt wieder eingblendet wurde, erneut der Bildschirm ausgeleuchtet wurde. Da die Umwelt nach jedem Run um 10° gedreht wurde, und die Ratte die Richtung beibehielt, erreichte sie bei diesem „Sprint“ immer wieder auch den Fangbereich einer belohnten Säule. Bei konstantem Laufen in eine Richtung spätestens nach drei Durchgängen. Die akustischen Hinweisreize veranlassten sie dann in der Regel, zu stoppen und die Belohnung aufzulecken. Das Tier lief also weiterhin nicht gezielt zu den Säulen und wurde nur zufällig belohnt. Um die ‚Kosten‘ für einen BadRun zu erhöhen wurde daher der Abstand, ab dem ein BadRun ausgelöst wird, in folgenden Versuchen auf 9 m heraufgesetzt. Außerdem wurde die Zeit des Ausleuchtens der Leinwand auf 1 s verkürzt.

3.2.4 Diskussion

Im Ergebnisteil konnte gezeigt werden, dass in unserem Versuch bis auf ein Tier alle Ratten eine Präferenz für die helleren Säulen an den Tag legten. Dabei sprach nichts für einen systematischen Unterschied zwischen den Tieren der verschiedenen Gruppen, an den ersten Versuchstagen lag die Trefferrate in Bezug auf die hellen Säulen etwa gleich hoch. Die von uns erwartete Bevorzugung der dunkleren Säulen bei Tieren der Gruppe D trat nicht auf. Das unterschiedliche Training schien nicht den erwarteten Effekt gehabt zu haben, die Tiere auch auf die verwendeten Säulenhelligkeiten zu konditionieren. Die im Verlauf des Versuchs beobachteten Unterschiede zwischen den Gruppen sind sehr wahrscheinlich auf die unterschiedlichen Belohnungsbedingungen, d.h. auf die unterschiedlichen Erfahrungen der Tiere beim Treffen auf eine helle Säule, zurückzuführen. Dabei wurden die Tiere der Gruppe B belohnt, während die Tiere der Gruppe D in den ersten Tagen meist leer ausgingen. Unter gleichen Bedingungen (in DT1b) näherte sich indessen die Performance beider Gruppen wieder an.

In den Versuchen war jeweils nur ein Säulentyp belohnt. Um zu ermitteln, ob die Tiere eine Präferenz für einen Säulentyp haben, hätte man auch entweder beide Säulentypen oder gar keinen belohnen können. Dann wären u.a. auch die Ergebnisse beider Gruppe besser vergleichbar. Im Hinblick darauf, dass die Tiere nach diesen Versuchen weiter trainiert werden sollten, wollten wir jedoch vermeiden, sie die Erfahrung machen zu lassen, dass auch der jeweils andere Säulentyp belohnt ist. Wären dagegen alle Säulen unbelehrt gewesen, wäre die Motivation schnell zusammengebrochen.

Die Erfahrung, bei Säulentreffern nicht belohnt zu werden, führte erwartungsgemäß zu einer geringeren Motivation, auch weiterhin zu den Säulen zu laufen. Dies zeigte sich deutlich an Tag 3, als unbemerkt das Belohnungssystem ausfiel, sowie bei Versuch DT1b der Gruppe D. Die Säulentrefferrate war hier jeweils sehr niedrig, wobei – wie die Trajektorien-Diagramme zeigen – die Tiere die Säulen tatsächlich seltener ansteuerten (und nicht lediglich den Fangbereich verfehlten). Die Hoffnung, die Tiere würden schnell merken, dass nur ein bestimmter – der dunkle – Säulentyp belohnt war, und dann vor allem diesen anlaufen, wurde nicht erfüllt. Stattdessen absolvierten die Tiere immer mehr BadRuns und liefen bei Säulentreffern weiterhin bevorzugt auf die hellen Säulen. Innerhalb der Versuchssession wurden sie folglich sehr selten belohnt und die Säulentrefferrate, die für spätere Versuche möglichst hoch sein sollte, sank auf ein sehr niedriges Niveau. Die Bevorzugung der hellen Säulen wurde nach den ersten drei Versuchstagen allmählich etwas schwächer (Minimum am 1. Tag von DT1b). Dies legt nahe, dass eine Konditionierung auf dunkle Säulen durch langes Training prinzipiell möglich wäre. Es erschien uns jedoch aus genannten Gründen nicht sinnvoll, das ursprüngliche Ziel, die Versuchstiere in dieser Umgebung auf dunkelgraue Säulen zu konditionieren, weiter zu verfolgen und wir wechselten die Versuchsbedingungen nach 3 Tagen (DT1b). Wie schon besprochen näherte sich die Performance der Gruppe dann rasch der von Gruppe B an.

Warum zeigten alle Tiere in unseren Versuchen eine Bevorzugung der helleren Säulen *per se*? Was machte die Säulen scheinbar ‚attraktiver‘? Sind hellere Objekte möglicherweise für Ratten interessanter oder werden Ratten von sehr hellen Objekten in gewissem Maße ‚angezogen‘ (Phototaxis)? Oder lag es daran, dass die helleren Säulen auch gleichzeitig die mit dem höheren Kontrast zum Hintergrund waren und folglich einfach auch die auffälligeren und sichtbareren? Dass die dunkelgrauen Säulen von den Tieren einfach schlecht erkannt wurden und sie deshalb selten zu diesen liefen, kann ausgeschlossen werden. Erstens sprechen die Ergebnisse aus Training 1 dagegen. Zweitens gab es durchaus auch Tiere, die an einzelnen Tagen häufiger die dunklen Säulen anliefen und die Trajektorien-Diagrammen zeigen bei allen Tieren (jedes Tier steuerte ja mitunter auch dunkle Säulen an) ebenso geradlinige Trajektorien zu diesen Säulen. Dies setzt voraus, dass die Tiere sie gut erkennen konnten. Erstaunlich ist in diesem Zusammenhang, dass einige Tiere der Gruppe D am ersten Tag noch beide Säulentypen etwa gleich oft anliefen und erst am 2. Tag von Versuch DT1a eine erkennbare Präferenz für helle Säulen zeigten (VT 16 und 17), obgleich dies dazu führte, dass sie an diesem Tag deutlich seltener belohnt wurden. Warum verhielten sich die Tiere so, wo sie doch die Erfahrung gemacht hatten, dass gerade die hellen Säulen nicht belohnt wurden? Die Versuchstiere lernten offensichtlich innerhalb einer Versuchssession nicht, dass hier systematisch nur die dunklen Säulen belohnt worden waren. Eine mögliche Erklärung wird in Abschnitt 3.3.4 gegeben.

In klassischen Bright/Dark-Preference Experimenten halten sich Ratten normalerweise bevorzugt an dunklen Orten auf. Dies scheint unseren Befunden auf den ersten Blick zu

widersprechen, bevorzugten die Tiere doch helle Orte bzw. Säulen. In Bright/Dark-Preference Experimenten handelt es sich jedoch eher um die Wahl eines Zufluchtsortes, an dem sich die Ratten möglichst geschützt fühlen. In unseren Versuchen dagegen explorierten die Ratten eine offene Fläche und wurden dabei regelmäßig belohnt, ohne dass ihnen (jedenfalls objektiv) Gefahr drohte. Möglicherweise ist in natürlicher Umgebung das Explorieren von helleren Orten vorteilhaft, weil dort die Wahrscheinlichkeit, auf Nahrung zu treffen, evtl. größer ist, und die Ratten laufen daher auch in der virtuellen Umgebung häufiger helle Orte bzw. Säulen an.

Dass Objekte u. U. als selbstleuchtend interpretiert werden, ist bei Menschen bekannt (Speigle und Brainard, 1996; Delahunt und Brainard, 2004). Dies beruht möglicherweise darauf, dass das visuelle System (von Menschen) Objekte und Beleuchtungsbedingungen vergleicht und prüft, ob das wahrgenommene Spektrum bzw. die Helligkeit des Objekts durch Reflektion an der Oberfläche entstanden sein könnte (vereinfacht; Speigle und Brainard, 1996). Der Vergleich von Hintergrundhelligkeit und Objekthelligkeit mag auch bei den Ratten für die Interpretation von Objekten bzw. Flächen eine Bedeutung haben. Ist eine Fläche deutlich heller, als dies die Beleuchtungsbedingungen erwarten ließen, wird diese möglicherweise als ein Ort der von einer für die Ratte verborgenen Lichtquelle angestrahlt wird interpretiert. Dies könnte in der natürlichen Umgebung auf einen Höhlenausgang, eine Öffnung im Dickicht zu einer Lichtung oder dergleichen hinweisen. Das Laufen in Richtung des hellen Ortes wäre dann ein Ausdruck des Explorationsdrangs.

3.2.5 Zusammenfassung

Alle Versuchstiere zeigten in der benutzen Umgebung eine deutliche Präferenz für die helleren Säulen. Das Training schien diesbezüglich keinen Effekt gehabt zu haben. Die schlechtere Performance der Tiere von Gruppe D in Bezug auf die Säulentrefferrate ist vermutlich im Wesentlichen darauf zurückzuführen, dass die Tiere bei Säulentreffern zunächst fast nie belohnt wurden und die Motivation fehlte, die Säulen auch weiterhin aufzusuchen. Daher erscheint es schwierig, die Tiere unter den gewählten Versuchsbedingungen auf dunkle Säulen zu konditionieren. Ob die Tiere in der virtuellen Umgebung auch unter anderen Bedingungen die ‚helleren‘ Säulen bevorzugen, soll Versuch DT2 zeigen.

3.3 Diskriminierungsversuch 2 (DT2): Säulenpräferenz in einer unbekanntem Umwelt

3.3.1 Versuchsziel und Fragestellung

Um zu kontrollieren, ob die Tiere prinzipiell hellere Säulen bevorzugen, oder z.B. diejenigen, die sich besser vom Hintergrund abheben, wurden alle Versuchstiere in einer neuen Umgebung getestet. Die Helligkeit von Hintergrund und Säulen wurde so gewählt, dass die hellen Säulen diesmal nicht zugleich auch den größeren Kontrast zum Hintergrund hatten und sich so besser vom Hintergrund abhoben als die dunklen. Da der Hintergrund in diesem Versuch deutlich heller und kontrastreicher war als in DT1 (s.u.), die Säulen dagegen dunkler, stellte die virtuelle Umgebung für die Versuchstiere eine neue, unbekanntem Umwelt dar. Dennoch gingen wir davon aus, dass die Ratten auch hier die Säulen vom Hintergrund unterscheiden konnten und sie weiterhin Säulen aufsuchten, um eine Belohnung zu erhalten – dass die Tiere also problemlos an die neue Umgebung adaptierten. Würden die Tiere auch hier eine Präferenz für die helleren Säulen oder doch eher für die mit (subjektiv) höherem Kontrast zum Hintergrund zeigen?

3.3.2 Versuchsparameter

In diesem Versuch wurden die Tiere an 2 Tagen in einer modifizierten virtuellen Umgebung (Abb. 3.3-1) alle unter jeweils den gleichen Bedingungen getestet. Für den Hintergrund wurde die gleiche Texturierung verwendet wie in den vorangegangenen Experimenten, jedoch wurde der CI-Wert auf 108 heraufgesetzt. Im Unterschied zu den vorangegangenen Versuchen war der Hintergrund nun deutlich heller und in sich kontrastreicher bzw. heterogener (vgl. 2.3.1 und 2.4). Dies lag daran, dass durch die Erhöhung des CI-Wertes nur die Intensität bzw. Helligkeit der weißen Pixel verstärkt wurde, die dunkleren bzw. schwarzen Bereiche (Pixel) jedoch unverändert blieben. Die mittlere Luminanz des Hintergrundes betrug $1,4 \text{ cd/m}^2$.

Die Säulen waren alternierend entweder ‚schwarz‘ und hatten bei einem CI-Wert von 0 eine Luminanz von ca. $1,0 \text{ cd/m}^2$ oder ‚dunkelgrau‘ mit einer Luminanz von ca. $1,9 \text{ cd/m}^2$ bei einem CI-Wert von 51. Im Vergleich zur gemessenen mittleren Luminanz waren also schwarze Säulen dunkler (Kontrast: 0,15), graue Säulen dagegen heller (Kontrast: 0,16) als der Hintergrund. Subjektiv wirkte der Hintergrund für das menschliche Auge – aufgrund der sehr hellen Bereiche der Textur – allerdings heller als beide Säulentypen. Im Unterschied zu den vorhergegangenen Experimenten hatten hier also auch die hellen Säulen nur mäßige Intensitäten und wirkten dunkler als der Hintergrund.

Aufgrund der Ergebnisse von Versuch DT1 erwarteten wir bei allen Tieren ein ähnliches Präferenzverhalten. Sollten die Versuchstiere in der virtuellen Umgebung generell die helleren Säulen bevorzugen, dann mussten in diesem Versuch die dunkelgrauen gegenüber den schwarzen Säulen bevorzugt werden. Sollte dagegen der Kontrast zum Hintergrund ausschlaggebend für die Präferenz eines Säulentyps sein, musste eine Präferenz für schwarze Säulen zu beobachten sein. Da sich die schwarzen Säulen sehr viel deutlicher vom Hintergrund abhoben als die hellen und so auffälliger schienen, erwarteten wir, dass die Versuchstiere eher diese Säulen anlaufen würden. Eine Belohnung wurde daher durch Laufen zu den schwarzen Säulen ausgelöst.

Im Zuge der Optimierung der Versuchsbedingungen wurde die Entfernung vom Startpunkt, bei der ein BadRun ausgelöst wird, am 2. Tag der Versuchsreihe auf 9 m heraufgesetzt. Ebenfalls wurde an diesem Tag die Dauer des Ausleuchtens der Leinwand am Ende eines Durchgangs von 3 auf 1 s herabgesetzt (vgl. Abschnitt 3.2.3.3 und 3.4.1).

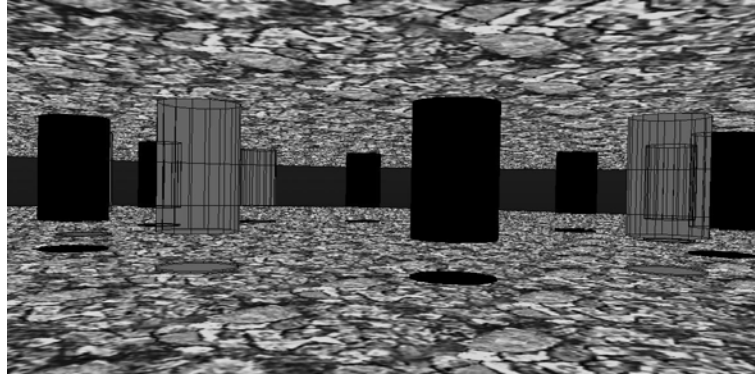


Abb. 3.3-1: Scenshot der benutzten virtuellen Umgebung in DT2.

3.3.3 Ergebnisse

3.3.3.1 Säulentrefferrate und Säulenpräferenz

In den folgenden Abbildungen sind die Ergebnisse von Versuch DT2 jeweils zusammen mit den Ergebnissen von DT1 dargestellt. Wie in Abb. 3.2-2 ersichtlich, sank die Säulentrefferrate (CH-R) und die Belohnungsrate (RH-R) in Gruppe B gegenüber Versuch DT1 stark. Die CH-R fiel von zuvor über 90% auf unter 60%. Der Verlauf der CH-R war dabei bei allen Individuen sehr ähnlich (Abb. 3.3-3). Die RH-R fiel auf unter 30% an beiden Tagen. Da in diesem Versuch die dunklen Säulen belohnt wurden, entspricht dies Trefferraten für helle Säulen ($brCH-R = 1 - RH-R$) von über 70%. Die Tiere hatten also nach wie vor eine Präferenz für helle Säulen. Die entsprechende Verteilung der Runs auf helle und dunkle Säulen erreichte an beiden Versuchstagen bei jeweils drei Versuchstieren Signifikanzniveau (Tag 1: VT26: $p < 0,05$, VT23 und 24: $p < 0,01$; Tag 2: VT23: $p < 0,05$, VT27: $p < 0,01$, VT 26: $p < 0,001$). Bei Betrachtung der RH-R der einzelnen Individuen (Abb. 3.3-4) fällt auf, dass VT 25 als einziges Tier der Gruppe am 1. Tag von Versuch DT2 eine hohe RH-R erreichte. Es zeigte damit an diesem Tag eine deutliche Bevorzugung der dunkle Säulen ($p < 0,001$). Die RH-R fiel dann am 2. Tag auf das Niveau der anderen Tiere ab.

Auch in Gruppe D fiel die CH-R im Vergleich zur vorangegangenen Versuchssession: am 1. Tag zunächst nur leicht, am 2. Tag auf nur noch etwas über 0,7. Dies liegt jedoch im Bereich der in DT1 erreichten Werte. Während sich bei 3 Tieren die CH-R kaum änderte (Werte zwischen 0,8 und 0,9), erreichten die übrigen 3 Tiere niedrige Werte zwischen 0,55 und 0,65. (Abb. 3.3-3). Nachdem die RH-R gegen Ende von DT1 in dieser Gruppe wieder angestiegen war, sank diese nun ebenfalls erneut und erreichte am 2. Tag einen Wert unter 0,6 (entspricht einer Trefferrate für helle Säulen von unter 40%). Wie in Abb. 3.3-4 zu sehen ist, zeigten alle Tiere ein ähnliches Verhaltensmuster. Die Verteilung der Treffer auf dunkle und helle Säulen erreichte am ersten Tag bei drei Tieren (VT16: $p < 0,05$; VT21: $p < 0,01$; VT20: $p < 0,001$), am zweiten Tag bei einem Tier (VT21:

$p < 0,01$) Signifikanzniveau. Die durch die über 50% liegende RH-R ausgedrückte Präferenz für dunkle Säulen war nicht stark ausgeprägt.

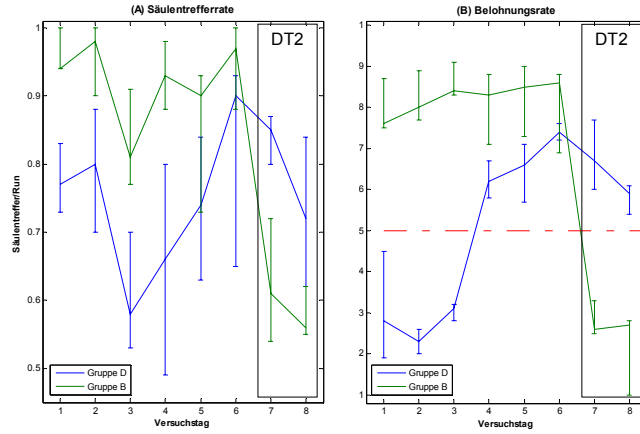


Abb. 3.3-2: Säulentrefferrate (CH-R, in A) und Belohnungsrate (RH-R, in B) beider Gruppen (jeweils Mediane). Tag 1-6: DT1.

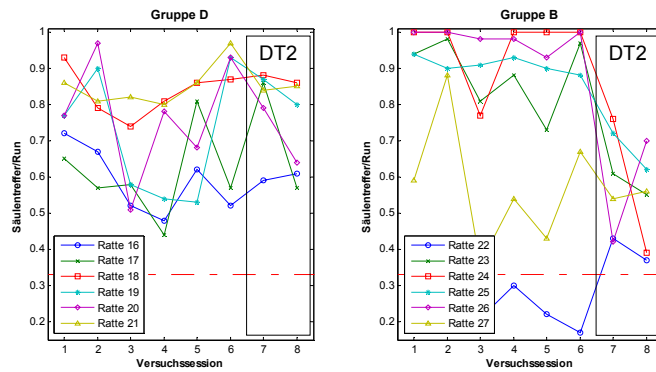


Abb. 3.3-3: Säulentrefferraten (CH-R) der einzelnen Individuen. Tag 1-6: DT1.

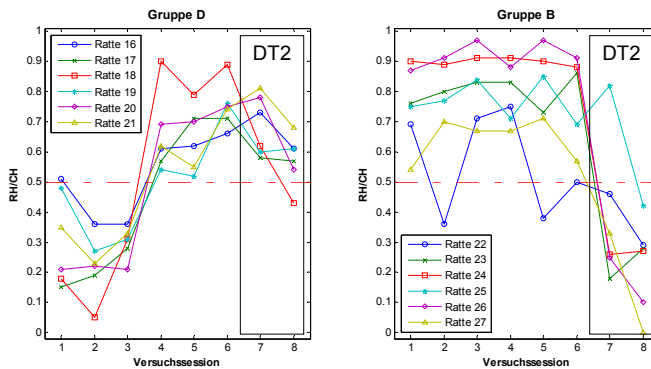


Abb. 3.3-4: Belohnungsraten der einzelnen Individuen. Tag 1-6: DT1.

3.3.3.2 Anzahl der Runs, zurückgelegte Strecke und Trajektorien-Diagramme

Abb. 3.3-5 zeigt die Mediane der Anzahl der Runs (R), Säulentreffer (CH) und belohnten Säulentreffer (RH). In Gruppe D veränderte sich die Zahl der Runs kaum, die Zahl der Säulentreffer und belohnten Säulentreffer sank innerhalb der 2 Versuchstage gegenüber der vorangegangenen Versuchssession (DT1b). Sie erreichte jedoch nicht das niedrige Niveau, welches in Versuch DT1a erreicht wurde. In Gruppe B sank die mittlere Zahl der der Runs am 1. Tag leicht, am 2. Tag erheblich auf nur noch etwa 30. Ähnlich sieht der Verlauf der Säulentreffer und belohnten Säulentreffer aus. Die mittlere Zahl der Säulentreffer fiel auf unter 30, die mittlere Zahl der belohnten Treffer auf unter 10, am 2. Tag sogar auf unter 5. Der starke Abfall der Gesamtzahl der Runs kam jedoch nicht dadurch zustande, dass die Tiere weniger auf der Kugel liefen. Bei der niedrigen Säulentrefferrate absolvierten sie Tiere viele BadRuns, bei denen sie ab diesem Tag mindestens 9 m, statt wie zuvor 5 m, laufen mussten. Dafür brauchten sie entsprechend mehr Zeit und konnten so insgesamt in den 10 min. weniger Durchgänge vollenden. Die Zeit des Ausleuchtens der Leinwand war gleichzeitig auf eine Sekunde verkürzt worden. Da die Tiere ihren Lauf meist unmittelbar, nachdem die virtuelle Umgebung wieder erschien, fortsetzten, waren dementsprechend die Laufpausen am Ende eines Durchgangs um etwa 2 Sekunden kürzer. Während also die Anzahl der Runs und Säulentreffer in beiden Gruppen vom ersten auf den zweiten Versuchstag sank (für einen BadRun wurde nun mehr Zeit benötigt), stieg die mittlere gelaufene Strecke deutlich: In Gruppe B von 175 auf 200 m, in Gruppe D von 194 auf beachtliche 267 m. Für beide Gruppen stellte dies über den gesamten bisherigen Versuchsverlauf betrachtet ein Maximum dar (vgl. Tab. A-3.3 im Anhang). Aus den Trajektorien-Diagrammen (vgl. Abb. A-3.3, Anhang) geht hervor, dass Tiere bei Säulentreffern diese wie in den vorangegangenen Versuchen sehr direkt anliefen. Die neue Umgebung mit hellem Hintergrund und relativ dazu dunkleren Säulen wurde also von den Versuchstieren gut angenommen und die Säulen weiterhin als Objekte in dieser Umgebung erkannt. Tieren mit vielen BadRuns legten abermals unterschiedliche Verhaltensmuster an den Tag: Während einige Tiere in fast jedem BadRun zunächst nah an eine Säule heranliefen (z.B. VT 24), liefen die meisten ohne ein zuvoriges Annähern zwischen diesen hindurch (z.B. VT 19 und 22).

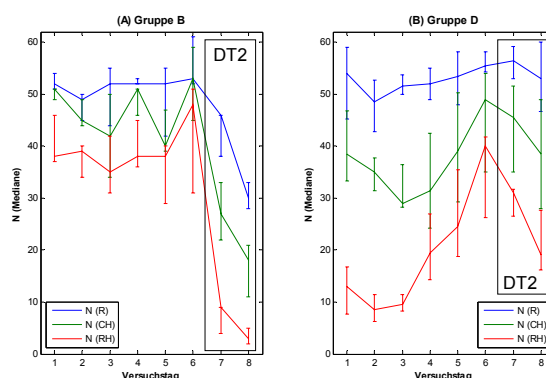


Abb. 3.3-5: Anzahl N der Runs (R), der Säulentreffer (CH) und der belohnten Säulentreffer (RH), jeweils Mediane (bei Gruppe B ohne Tier 22). Versuchstag 1-6: DT1.

3.3.4 Diskussion

Die auffälligsten Ergebnisse dieses Versuches sind die erheblichen Unterschiede, die zwischen den Gruppen zu beobachten sind, sowie das schlechte Abschneiden der Tiere von Gruppe B bezüglich Säulentrefferrate, Belohnungsrate und auch der Anzahl der Runs. Das Absinken der Säulentrefferrate, welches bei Gruppe D in Versuch DT1a ebenfalls zu beobachten war, lässt sich auch hier darauf zurückführen, dass die Tiere bei Säulentreffern äußerst selten belohnt wurden. Sie lösten bei weniger als 30% der Säulentreffern Belohnungen aus, da sie, wie in den vorangegangenen Versuchen, nach wie vor eine starke Präferenz der nun unbelohnten helleren Säulen zeigten. Ohne Belohnung sank also die Motivation, zu den Säulen zu laufen. Zum Abfall der Säulentrefferrate vom 1. auf den 2. Versuchstag in beiden Gruppen hat wahrscheinlich auch die Umstellung der BadRun-Grenzen beigetragen. Die Tiere konnten nun weitere Strecken laufen und tiefer in die Umwelt jenseits der Säulen vorstoßen, bevor der Durchgang beendet wurde. Wie die Trajektorien der BadRuns nahe legen, liefen die Tiere meist gezielt zwischen den Säulen durch. Die Tiere waren also auch zum bloßen Laufen ohne Belohnung – d.h. zu BadRuns – motiviert, wie auch die neuen ‚Streckenrekorde‘ (für viele Tiere die bislang längste zurückgelegte Strecke) zeigen.

Mit einer anhaltenden Bevorzugung von helleren Säulen war gerechnet worden (vgl. 3.2.4 und 3.3.1). Unerwartet war jedoch, dass sich diesmal das Verhalten der Tiere gruppenspezifisch so gegensätzlich darstellte, nachdem im vorangegangenen Versuch bezüglich der Säulenpräferenz keine Unterschiede festgestellt werden konnten. So besuchten alle Tiere der Gruppe D am ersten Versuchstag häufiger die schwarzen – also die zum Hintergrund kontrastreicheren – als die helleren Säulen. Diese Präferenz war zwar bei einigen Tieren nicht besonders deutlich ausgeprägt und sank zum 2. Versuchstag bei fast allen Tieren, dennoch ist der Unterschied zum Verhalten der Tiere von Gruppe B markant. Wie kam dieser Unterschied zustande? Hatte etwa Training 1 doch einen Einfluss auf die Säulenpräferenz? Diese Annahme hatten wir nach den Ergebnissen aus Versuch DT1 revidiert, weil alle Tiere unabhängig vom Training eine Präferenz für die hellen Säulen zeigten. Kann das Verhalten der Tiere also mit den Erfahrungen, die in Versuch DT1 gemacht wurden, erklärt werden? Hier steuerten die Tiere der Gruppe D zunächst – wie die Tiere von Gruppe B – bevorzugt die hellen Säulen an, wurden jedoch hierfür nicht belohnt. Dagegen machten sie bei den ebenfalls vorkommenden Treffern der dunkleren Säulen die Erfahrung der Belohnung. Es wurde beobachtet, dass die Bevorzugung hellerer Säulen am 4. Versuchstag (1. Tag von DT1b) einen Tiefpunkt (4 Tiere lediglich im Bereich von 50-65%) erreichte. An diesem Tag begannen wir nun aber, auch diese Tiere für das Anlaufen der helleren Säulen zu belohnen. Sie machten in der Folge verstärkt die Erfahrung, dass die zuvor belohnten, dunkleren Säulen nun nicht mehr belohnt waren. Aufs Ganze gesehen wurden sie also damit konfrontiert, dass in ein und derselben Umgebung mal die helleren, mal die dunkleren Säulen belohnt waren. Tiere der Gruppe B hingegen wurden immer und ausschließlich bei den hellen Säulen belohnt. Es ist wohl am wahrscheinlichsten, dass die beobachteten Verhaltensunterschiede in Versuch DT2 eher mit diesem Umstand als mit den unterschiedlichen Trainingsbedingungen zusammenhängen. Eine schlüssige Begründung, warum die Tiere der Gruppe D die schwarzen Säulen bevorzugten, ist damit allerdings nicht gegeben.

Als Erklärungsmöglichkeit für die Bevorzugung der schwarzen Säulen bietet sich womöglich auch die Neophilie an, d.h. die Tendenz, Neues zu erkunden. Mit hellen (dunkelgrauen) Säulen waren die Tiere schon in den vorangegangenen Versuchen konfrontiert worden. Hellgraue und dunkelgraue Säulen wurden möglicherweise als gleiche, nur unterschiedlich stark beleuchtete Objekte aufgefasst. Dagegen stellten die schwarzen Säulen in DT2 für die Tiere womöglich völlig neue Objekte dar. Anders als auf den bisher verwendeten Säulen bildete das Grafikprogramm auf diesen keine Schattierungseffekte ab – sie hatten also eine homogene, schwarze Oberfläche. Neben der unbekanntem ‚Farbe‘ (Schwarz) trug dies womöglich dazu bei, dass die Säulen als neue, unbekannte Objekte gedeutet wurden.

Vergleicht das visuelle System der Tiere – wie in 3.2.4 gemutmaß – Hintergrundbeleuchtung und Objekthelligkeit, und interpretiert Objekte, die heller sind als es die Beleuchtungsbedingungen erwarten ließen, als ‚Höhlenausgang‘ o. dergl., so gibt es möglicherweise auch eine komplementäre Interpretation für den Fall, dass eine Fläche ‚zu dunkel‘ ist, d.h. kein Licht reflektiert: Die Fläche könnte statt als Objekt als Loch in der Wand oder als Eingang zu einer Höhle interpretiert werden. Dies bleiben jedoch Spekulationen. Dass die schwarzen Säulen für die Tiere ‚neu‘ wirkten, ist dagegen plausibel.

Die Tiere der Gruppe D hatten bisher nicht gelernt, dass das Laufen zu einer Säulenart sicher zum Erfolg (Belohnung) führt, und waren daher eher geneigt, durch das Laufen zu neuen Objekten die Wahrscheinlichkeit einer Belohnung zu erhöhen (vgl. Hölscher, 2005 und 4.1) bzw. nicht immer die gleichen Objekten zu besuchen (daher die weniger stark ausgeprägte Bevorzugung eines Säulentyps). Die Tiere der Gruppe B hatten dagegen möglicherweise gelernt, dass die hellen Säulen zuverlässig belohnt wurden, und behielten somit ihre Strategie, diese immer anzulaufen, trotz der neuen Objekte bei. Dann bliebe allerdings die Frage, warum die Tiere dieser Gruppe, als sie bei Treffern der hellen Säulen nicht mehr belohnt wurden, nicht doch die ‚neuen‘ Objekte ansteuerten und stattdessen mehr BadRuns absolvierten. Das Zustandekommen der unterschiedlichen Verhaltensweisen der Gruppen kann also nicht rundweg plausibel erklärt werden.

3.3.5 Zusammenfassung

Bei den Versuchen in der modifizierten Umgebung zeigten sich unerwartete Verhaltensunterschiede zwischen den beiden Gruppen: Während Tiere der Gruppe B auch hier eine deutliche Präferenz für die helleren Säulen aufwiesen, schienen die Tiere der Gruppe D diesmal die dunkleren Säulen zu bevorzugen. Die Tiere liefen also weder grundsätzlich häufiger auf „hellere“ Säulen noch auf diejenigen mit dem höheren Kontrast zum Hintergrund zu. Unklar bleibt, worauf der beobachtete Unterschied zwischen den Gruppen beruhte: auf den unterschiedlichen Trainingsbedingungen oder auf den Erfahrungen, die die Tiere in Versuch DT1 machten. Zweiteres erscheint wahrscheinlicher. Eine Konditionierung auf dunkle Säulen scheint – je nach Kontext – prinzipiell möglich.

Die Ergebnisse aus DT1 und 2 demonstrieren, wie kritisch der Faktor Motivation bei den Versuchen ist: Die schlechte Performance der Tiere der Gruppe B scheint – wie zuvor die schlechte Performance von Gruppe D in Versuch DT1a – vor allem hierauf zurückzuführen zu sein. Werden die Tiere bei Säulentreffern zu selten belohnt (weil sie überwiegend „unbelohnte“ Säulen anlaufen), verlieren sie die Motivation bei jedem Durchgang auf Säulen zu laufen und die Säulentrefferrate sinkt deutlich. Versuche müssen daher so ges-

taltet werden, dass die Tiere ausreichend oft belohnt werden. Von einer hohen Säulentrefferrate kann man im Gegenzug auf eine hohe Kooperationsbereitschaft der Tiere schließen.

3.4 Training 2: Etablieren und Stabilisieren der Präferenz für einen Säulentyp

3.4.1 Versuchsziel und Fragestellung

Die vorangegangenen Versuche haben gezeigt, dass die Versuchstiere die virtuelle Umgebung gut annahmen und in der Lage waren, darin verschiedene Säulentypen zu diskriminieren. In Versuch DT3 sollte durch eine psychometrische Messung die Diskriminierungsleistung genauer untersucht werden. Training 2 sollte die Tiere entsprechend darauf vorbereiten und die notwendigen Voraussetzungen schaffen: hohe Kooperationsbereitschaft und eine stabile Bevorzugung eines Säulentyps. Die Tiere sollten vor der Messung dementsprechend stabil hohe Säulentreffer- und Belohnungsraten erreichen (vgl. 3.5).

Die Ergebnisse von Versuch DT 2 legten nahe, dass es möglich ist, die Tiere auf verschiedene Säulentypen zu konditionieren. Unter den zunächst gewählten Bedingungen (Training 1 und DT1) wiesen allerdings alle Tiere *per se* eine Präferenz für helle Säulen auf. Im Kontext des dunklen Hintergrunds schien es also schwierig, die Tiere auf die dunklen Säulen zu konditionieren. Dagegen sprachen die Ergebnisse der Gruppe D dafür, dass dies im Kontext der helleren Umgebung (DT2) einfacher möglich ist.

3.4.2 Versuchsparameter

Training 2 schloss unmittelbar an die vorangegangenen Versuche an. Das Training dauerte 13 Tage und wurde nach 9 Tagen für 2 Wochen unterbrochen. Gruppe B wurde in der bereits in DT 1 verwendeten („dunklen“) virtuellen Umgebung mit hellen belohnten und dunkelgrauen unbelohnten Säulen weiterhin auf die hellen Säulen konditioniert. Für Gruppe D wurde Versuch DT2 als Training fortgesetzt: Bei hellem Hintergrund waren schwarze Säulen belohnt und dunkelgraue unbelohnt. Die Entfernung zum Startpunkt, deren Überschreitung als BadRun gewertet wurde, betrug weiterhin 9 m, der Bildschirm wurde nach jedem Durchgang jeweils für 1s ausgeleuchtet. Zu den Ergebnissen von Training 2 wurden (als Tag 1 und 2) bei Gruppe D die Verhaltensdaten von Versuch DT2, bei Gruppe B die der beiden letzten Tage von DT1 hinzugezogen, so dass im Folgenden insgesamt Daten von 15 Versuchstagen dargestellt werden.

3.4.3 Ergebnisse

3.4.3.1 Anzahl der Runs, Säulentrefferrate und Treffer-Strecke

Abb. 3.4-1 zeigt den Verlauf der Mediane¹ der Anzahl der Runs, der Säulentreffer und der belohnten Säulentreffer. Bei der Zahl der Runs traten wie zuvor Schwankungen auf. Gruppe D erreichte permanent Anzahlen über 50, Gruppe B über 40. Nach der 14-tägigen Pause sank die Zahl in beiden Gruppen leicht (ab Tag 12). Von Interesse ist der Verlauf der Anzahl belohnter Treffer von Gruppe D. Der Median lag bis Tag 8 lediglich zwischen 19 und 31, ab dem 9. Tag im Bereich von 40 Treffern. Die Tiere wurden also im Mittel zunächst deutlich weniger belohnt als die Tiere der Gruppe B.

¹ Versuchstier 22 wurde nach wie vor bei der Berechnung der Mediane von Gruppe B ausgeschlossen.

In Gruppe B stieg die Säulentrefferrate (CH-R), ausgehend von einem bereits sehr hohen Niveau im Laufe des Trainings, weiter an (Abb. 3.4-2) und erreichte an den letzten vier Tagen im Mittel (Median) über 98%. Wie in Abb. 3.4-3 zu sehen ist, erreichten mit Ausnahme von Tier 22 alle Versuchstiere hohe Werte. Die bei VT 27 und 25 auftretenden Ausreißer (Werte unter 75%) ereigneten sich jeweils an Wochenenden (Tag 6: Samstag, Tag 7 und 15: Sonntag). Der Median der CH-R von Gruppe D lag an den ersten 7 Versuchstagen zwischen 70 und 85%, stieg dann an und erreichte in den letzten Tagen stets Werte über 90%. In Abb. 3.4-3 ist zu sehen, dass alle Tiere im Verlauf des Trainings ihre CH-R steigerten. In den letzten vier Tagen erreichte nur noch ein Tier konstant Werte unter 90% (VT 20: 82-85%; Ausreißer bei VT 16 an Tag 15, ein Sonntag). Auch die Versuchstiere dieser Gruppe liefen am Ende des Trainings zuverlässig zu den Säulen, auch wenn die Rate unter der von Gruppe B erreichten lag. In beiden Gruppen waren die Werte nach der 14-tägigen Pause mindestens so hoch wie zuvor. Die Versuchstiere zeigten sich also insgesamt hoch motiviert, die Säulen anzulaufen.

Die Kürze der Treffer-Strecke in beiden Gruppen am Ende des Trainings (gelaufenen Strecke pro Säulentreffer, Abb. 3.4-2, Mediane zwischen 3,2 und 4,4m) ist ein weiterer Beleg dafür, dass die Tiere zuverlässig und sehr direkt zu den Säulen liefen. Auch hier erreichte Gruppe B eine bessere Performance. (Dies beruhte jedoch, wie die Trajektorien-Diagramme nahe legen, auf der höheren Rate an BadRuns und nicht darauf, dass Tiere der Gruppe B ‚geradliniger‘ zu den Säulen liefen.)

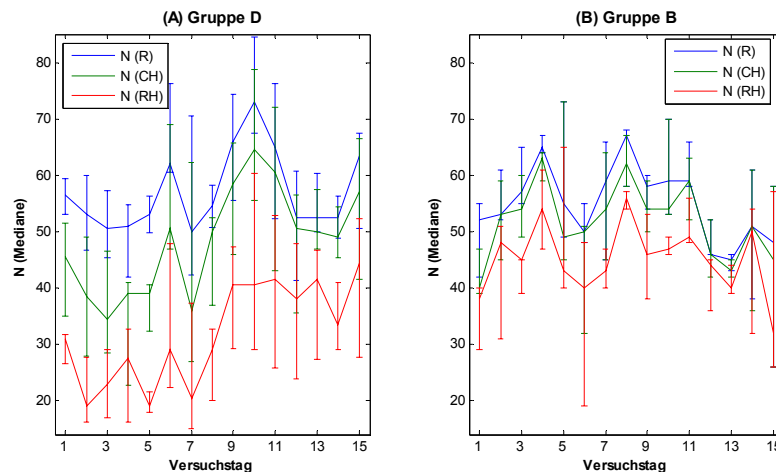


Abb. 3.4-1: Anzahl N der Runs (R), der Säulentreffer (CH) und der belohnten Säulentreffer (RH), jeweils Mediane (bei Gruppe B ohne Tier 22).

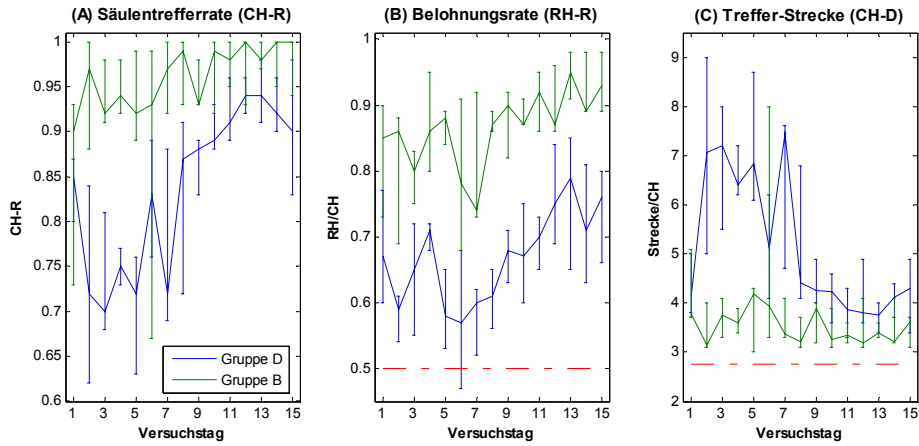


Abb. 3.4-2: Säulentrefferrate (A), Belohnungsrate (B) und Treffer-Strecke (C) beider Gruppen (jeweils Mediane).

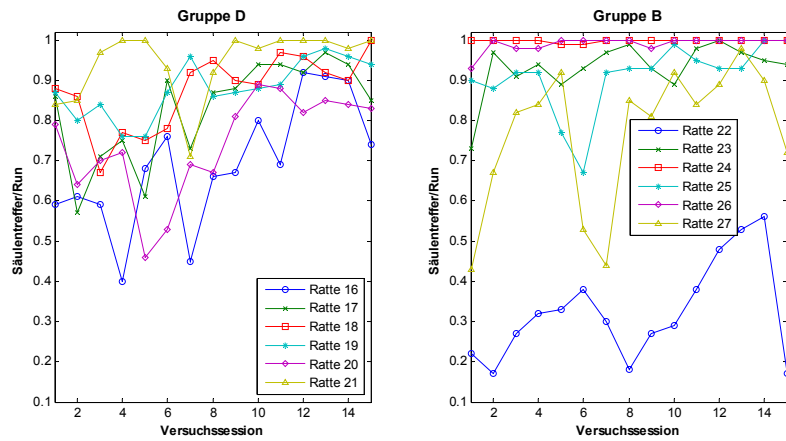


Abb. 3.4-3: Säulentrefferrate (CH-R) der Individuen.

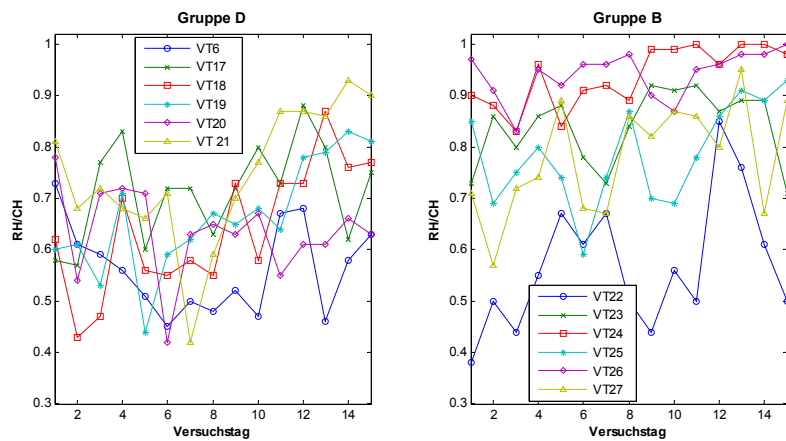


Abb. 3.4-4: Belohnungsrate (RH-R) der Individuen.

3.4.3.2 Belohnungsrate

In Abb. 3.4-4 ist der Verlauf der Belohnungsrate (RH-R) beider Gruppen (Mediane) dargestellt. Bei Gruppe B stieg die RH-R von zu Beginn bereits über 80% weiter an und erreichte am Ende des Trainings Werte zwischen 87 und 95%. (Werte unter 80% nur an Tag 6 (Samstag) und 7 (Sonntag)). Die RH-R der einzelnen VTs variierten zunächst stark (Abb. 3.4-5). Am Ende des Trainings erreichten alle VTs (Ausnahme: VT 22) stabil hohe Werte (VT 24 und 26 > 96%, VT 23 und 25 > 86%, VT 27 > 80%; ‚Ausreißer‘ bei VT 27 und 23 an Tag 14 (Samstag) bzw. 15 (Sonntag)). Die Verteilung der Treffer auf belohnte (helle) und unbelohnte Säulen wich hier stets signifikant vom Zufallsniveau ab (p jeweils mind. < 0,01, vgl. Tab. B-2, Anhang). Die Tiere liefen also mit sehr hoher Zuverlässigkeit die hellen Säulen an.

Die mittlere RH-R der Gruppe D lag in den ersten 11 Versuchstagen lediglich zwischen 58 und 71%. Erst während der letzten Tage wurden zufrieden stellende Werte zwischen 71 und 79% erreicht. Wie in Abb. 3.4-5 zu sehen, zeigten sich bei den RH-R der Individuen ebenfalls zunächst erhebliche Schwankungen, z.T. wurden auch Werte unter 50% erreicht. Die Verteilung von Treffern belohnter (schwarzer) und unbelohnter (heller) Säulen unterschied sich auch nur vereinzelt signifikant vom Zufallsniveau. Erst ab Versuchstag 9 erreichte sie bei vier Tieren (VT 17, 18, 19, 21) meist Signifikanzniveau (vgl. Tab. B-2, Anhang). Bei VT 16 und 20 wurde an einzelnen Tagen nie Signifikanzniveau erreicht, die RH-R blieb hier bis zum Ende des Trainings niedrig (unter 70%), jedoch bei VT 20 immer über 60%. Die anderen vier Tiere der Gruppe D erreichten an den letzten vier Tagen Werte über 75%, VT 21 sogar über 90% (p der Verteilung an diesen Tagen < 0,001, mit einer Ausnahme: VT 17, Tag 14). Bei VT 17, 18, 19 und 21 wurde durch das Training damit eine klare Präferenz für die schwarzen Säulen etabliert. Die RH-R der Tiere 16 und 20 deuten auf eine weniger stark ausgeprägte Präferenz hin.

3.4.4 Diskussion

Tiere beider Gruppen zeigten durch die hohe Säulentrefferrate ihre große Motivation, auf die Säulen zu laufen, um dort eine Belohnung zu erhalten. Damit kann unser Versuchsdesign als 2AFC-Paradigma im weiteren Sinne angesehen werden. In über 90% der Runs kann durch die Belohnungsrate nachvollzogen werden, für welchen der beiden Säulentypen sich das VT entschieden hatte. Mit der Möglichkeit eines ‚BadRun‘ gibt es noch eine (dritte) Alternative neben Anlaufen einer Säule, daher kann im strengen Sinn nicht von einer ‚erzwungenen‘ Entscheidung für eine der Säulentypen gesprochen werden. Dieses Ereignis ist – wie bereits zuvor diskutiert – schwer zu interpretieren. Es trat aber nach Training 2 selten auf und hat unserer Meinung nach auch keinen oder nur sehr geringen Einfluss auf die für die Schwellenmessung entscheidende Verteilung der Treffer heller und dunkler Säulen. Daher werden – falls die Tiere im folgenden Versuch DT3 weiterhin eine Säulentrefferrate von über 90% erreichen – die BadRuns vernachlässigt und nur die Belohnungsrate ausgewertet.

Für die folgende Unterschiedsschwellenmessung ist die Belohnungsrate der entscheidende Parameter. Wenn die Tiere gut gelernt haben, dass nur ein Säulentyp belohnt wird, und sie die Säulen gut unterscheiden können, sollten sie mit hoher Wahrscheinlichkeit zu diesem belohnten Säulentyp laufen. Fällt die Diskriminierung mit geringer werdendem

Helligkeitsunterschied schwerer, so sollte die Belohnungsrate sinken. Voraussetzung für die Messung ist also, dass die Tiere bei gut unterscheidbaren Säulenhelligkeiten auch tatsächlich mit hoher Wahrscheinlichkeit die belohnten Säulen ansteuern. Für die Tiere der Gruppe B traf dies, wie im Ergebnisteil berichtet, am Ende von Training 2 mit Werten zwischen 87 und 96% zu. Die Belohnungsraten in Gruppe D waren dagegen deutlich niedriger und auch in den letzten vier Tagen des Trainings gab es eine große Streuung. Die Belohnungsraten der vier besten Tiere (17, 18, 19, 21) blieben aber hier stabil über 75% und die Verteilung belohnter und unbelohnter Treffer wich signifikant vom Zufallsniveau ab (mit einer Ausnahme (VT 19) an einem Samstag). Daher können wir von diesen Tieren annehmen, dass sie die Unterscheidung gelernt haben. (Eine Erfolgsrate von 75% ist bei einem 2AFC-Paradigma hierfür ein gängiges Kriterium; vgl. Prusky, 2000.)

Warum aber haben die Tiere der Gruppe D deutlich niedrigere Belohnungsraten, d.h. eine höhere Fehlerrate, als Tiere der Gruppe B? Haben die hellen Säulen – obwohl sie unbelohnt sind – nach wie vor eine gewisse ‚Anziehungskraft‘ auf die Tiere? Ist die Diskriminierung zwischen schwarzen und dunkelgrauen Säulen – wie dies vorausgesetzt wurde – nicht trivial und die Tiere machen dabei Fehler? Oder kommt die Fehlerrate – wie dies bei vergleichbaren Versuchen für die i. d. R. kleinen Fehlerraten bei menschlichen Probanden angenommen wird – durch Unaufmerksamkeit zustande, begünstigt hier zusätzlich dadurch, dass ein Fehler (BadHit) keine großen ‚Kosten‘ verursacht? Mit der niedrigen Belohnungsrate ging anfangs eine ebenfalls geringere Säulentrefferrate einher. Da die Tiere bei Säulentreffern oft nicht belohnt wurden, war vermutlich insgesamt die Motivation, diese anzusteuern, geringer. Stattdessen wurde weiterhin auch die Umgebung ‚exploriert‘, was zu vielen BadRuns führte (vg. 3.2 und 3.3). Die Tiere assoziierten mit den Säulen – aufgrund der Erfahrungen aus Versuch DT1 und 2 – keine 100%ige Belohnungswahrscheinlichkeit, wie dies möglicherweise mittlerweile Tiere der Gruppe B taten. Vermutlich verfolgten sie – wie in 3.3.4 erläutert – weiterhin die Strategie, beide Säulentypen anzulaufen und die Umwelt zu explorieren, da dies in natürlicher Umgebung mutmaßlich eine sinnvolle Strategie ist, die Wahrscheinlichkeit auf Nahrung zu stoßen zu erhöhen (vgl. Hölscher, 2005, und Abschnitt 4.1). Dafür sprechen auch die Trajektorien-Diagramme (nicht dargestellt), in denen zu sehen ist, dass bei der großen Mehrzahl der BadRuns nicht zuerst eine Säule angesteuert wird, oder anders ausgedrückt die Tiere ‚beabsichtigt‘ an ihnen vorbeilaufen. Schließlich lernten auch diese Tiere, dass die Exploration der Umwelt (BadRuns) nie zu einer Belohnung führte (ab 9. Versuchstag deutlich höhere Säulentrefferrate). Im Folgenden stieg auch die Belohnungsrate immer weiter, die Tiere lernten also allmählich, dass nur die schwarzen Säulen belohnt waren. Dass dieses Lernen relativ langsam stattfand, kann damit erklärt werden, dass bei 2AFC-Aufgaben die Belohnungsrate auch bei zufälligen Antworten bei 50% liegt, und hier die ‚Kosten‘ für einen Fehler (BadHit) zudem noch gering waren. Die Tiere mussten lediglich 3 m mehr Laufen, wobei Laufen – wie unsere Beobachtungen nahe legen – als Befriedigung des Bewegungsdrangs selbst auch belohnend zu wirken schien. 3-, 4- oder z.B. 6AFC Aufgaben werden i.d.R. schneller gelernt (Keller). Allerdings hätten bei unserem Versuchsdesign die anfänglich sehr geringen Belohnungsraten höchstwahrscheinlich auch zu geringeren Säulentrefferraten geführt, wie dies in Versuch DT1 und 2 zu beobachten war. Damit scheint es fraglich, ob die Tiere wirklich schneller gelernt hätten.

Die niedrigeren Belohnungsraten in Gruppe D kamen also vermutlich dadurch zustande, dass die Tiere noch in der Lernphase waren. Tiere der Gruppe B waren demgegenüber auch deshalb ‚besser‘, weil sie lediglich lernen musste, dass die *per se* bevorzugten weißen Säulen belohnt waren. Sie hatten außerdem auch schon einige Tage mehr – und unter konstanten Bedingungen (vgl. 3.3.4) – in der in Training 2 verwendeten Umgebung trainiert. Die Umgebung entsprach der aus Versuch DT1 (6 Versuchstage), die Umgebung von Gruppe D der aus Versuch DT2 (2 Versuchstage)). Für diese Erklärung sprechen auch die Ergebnisse des Kontroll-experiments (3.6), in denen die Tiere beider Gruppen vergleichbar hohe Belohnungsraten erzielten. Mit diesen Ergebnissen (vgl. 3.6) kann auch die Vermutung zurückgewiesen werden, dass in Training 2 die Diskriminierung der Säulen anhand der Helligkeit für die Tiere nicht trivial war und die Performance auf Unterschiede in den Kapazitäten des visuellen Systems der Individuen zurückzuführen war (vgl. 3.6).

Die zweiwöchige Pause hatte praktisch keinen Effekt auf die Säulentrefferrate, die Treffer-Strecke oder die Belohnungsrate. Letztere war bei allen Tieren etwa gleich gut oder besser als unmittelbar vor der Pause. Lediglich die Zahl der Durchgänge und die gelaufene Strecke waren gesunken. Dies ist für die Beurteilung der Performance der Tiere aber nicht kritisch. Vermutlich ist dies darauf zurückzuführen, dass die Tiere mittlerweile gewachsen waren und an Gewicht zugelegt hatten, so dass sie sich in einem gewissen Maße neu an das Laufen auf der Kugel gewöhnen mussten.

Während die Streuung der Säulentreffer- und Belohnungsraten der einzelnen Individuen an Wochentagen vergleichsweise gering war, traten Ausreißer dieser Werte regelmäßig an Wochenenden auf. Im Folgenden wurden daher alle Versuche an Werktagen durchgeführt.

3.4.5 Zusammenfassung

Mit Training 2 konnte erreicht werden, dass die Tiere die Voraussetzungen für die Durchführung des folgenden Diskriminierungsversuchs erfüllten. Nach dem Training unter den veränderten Versuchsbedingungen (Grenze für BadRuns auf 9m, Ausleuchten der Leinwand 1s, Gruppe D in neuer Umgebung) zeigten sich die Tiere hoch motiviert, die Säulen anzulaufen. Die Tiere erzielten hohe Säulentrefferraten von über 90%. Angesichts dieser hohen Raten fallen die Unklarheiten bei der Beurteilung der BadRuns kaum ins Gewicht und diese können daher vernachlässigt werden. (In über 90% der Runs kann durch die Belohnungsrate nachvollzogen werden, für welchen Säulentyp sich das VT entschieden hatte.)

In beiden Gruppen konnte eine Bevorzugung für jeweils einen Säulentyp etabliert bzw. gefestigt werden. Tiere der Gruppe B liefen mit hoher Zuverlässigkeit helle Säulen an (80-96%). Gruppe D wurde erfolgreich auf die schwarzen Säulen konditioniert (vier Tieren mit einer RH-R über 75%), allerdings war hier die Präferenz deutlich schwächer ausgeprägt. Gruppe D hatte jedoch auch gegenüber Gruppe B einen gewissen ‚Trainingsrückstand‘ (siehe 3.4.4).

3.5 Diskriminierungsversuch 3 (DT3): Psychometrische Messung der Unterschiedsschwelle für Säulen verschiedener Helligkeit

3.5.1 Versuchsziel und Fragestellung

In diesem Versuch sollte durch eine psychometrische Messreihe die Schwelle ermittelt werden, bis zu der die Versuchstiere die präsentierten Säulen anhand ihrer Helligkeit unterscheiden können. Wie bereits zuvor erläutert (vgl. 3.4.4) entspricht unser Versuchsdesign zwar nicht einem 2AFC-Paradigma im strengen Sinn (da keine Entscheidung zwischen den beiden Säulentypen ‚erzungen‘ wird), kann aber unter Vernachlässigung der BadRuns als solches aufgefasst und ausgewertet werden. Hier wurde mit unserem 2AFC-Versuchsparadigma eine Schwellenmessung nach dem Konstanzverfahren („method of constant stimuli“, MOCS) durchgeführt, wobei die Helligkeit der unbelohnten Säulen variiert wurde (die verschiedenen ‚Helligkeitsstufen‘ werden im Folgenden als ‚Stimulus-Level‘ (SL) bezeichnet). Mit kleiner werdendem Helligkeitsunterschied ist mit einer auf Zufallsniveau sinkenden Belohnungsrate zu rechnen, da die Tiere die Säulen schlechter bzw. nicht mehr unterscheiden können. Eine Belohnungsrate von dann um 50% sollte aber dennoch ausreichen, um die Motivation der Tiere – und damit eine hohe Säulentrefferrate – aufrechtzuerhalten.

Neben der Ermittlung der Schwellenwerte u.a. als wertvolle Daten für die Gestaltung zukünftiger Experimente im VR-Setup, war es unser Ziel, die Tauglichkeit des Versuchsparadigmas, des verwendeten Messverfahrens (MOCS) und des Versuchsplans (s.u.) zu testen, sowie mögliche Schwachpunkte aufzudecken und das Versuchsdesign weiter zu optimieren.

3.5.2 Versuchsparameter

Für die Schwellenmessung wurden die Tiere unter den gleichen Versuchsparametern und in jeweils der gleichen virtuellen Umgebung wie in Training 2 getestet (vgl. 3.4). Als einzige Variable wurde der CI-Wert – und damit die Helligkeit – der unbelohnten Säulen verändert. Die Messreihe beinhaltete 10 verschiedene Stimulus-Level (MOCS, SL 0-9). Bei Level 7 wurde dabei der CI-Wert der unbelohnten dem Wert der belohnten Säule angenähert, bis beide identisch, die Säulen also gleich hell waren (SL 0). Das Training stellte Stimulus-Level 7 dar. Zusätzlich wurden zwei Messungen durchgeführt, bei denen der CI-Wert der unbelohnten Säule in die entgegengesetzte Richtung verändert wurde, so dass der Helligkeitsunterschied von belohnter und unbelohnter Säule größer war als im Training (SL 8 und 9). Jeden Tag wurde ein Stimulus-Level gemessen. Eine Übersicht der Stimulus-Level mit den entsprechenden CI-Werten und den gemessenen Luminanzen sowie zeigt Tabelle 3.5-1. Ebenfalls angegeben ist der Luminanzquotient LQ (der Quotient aus der Luminanz der hellen und der Luminanz der dunklen Säulen) und der Kontrast $K_{S,S}$ zwischen heller und dunkler Säule (vgl. 2.4).

Tabelle 3.5-1: Die Stimulus-Level (SL) und zugehörige Kennwerte. ΔCI : Differenz der CI-Werte von heller und dunkler Säule in MultiGen, L: gemessene Luminanzen [cd/m^2], Indices: hS: helle Säule, dS: dunkle Säule; K_{S-S} : Kontrast zwischen heller und dunkler Säule, LQ: Luminanzquotient; vgl. Text.

Versuch DT3, Gruppe D						Versuch DT3, Gruppe B				
ΔCI	L_{hs}	L_{ds}	LQ	K_{S-S}	SL	ΔCI	L_{hs}	L_{ds}	LQ	K_{S-S}
71	1,1	3,3	3,0	0,50	9	60	5,2	0,6	8,3	0,79
61	1,1	2,2	2,0	0,33	8	50	5,2	0,8	6,5	0,73
51	1,0	1,7	1,7	0,26	7	46	5,3	0,9	6,0	0,71
41	1,0	1,5	1,5	0,18	6	40	5,4	1,1	4,9	0,66
30	1,0	1,25	1,25	0,11	5	30	5,9	1,57	3,7	0,58
25	1,0	1,15	1,15	0,07	4	25	5,4	1,80	3,0	0,50
20	1,0	1,10	1,10	0,05	3	20	6,0	2,55	2,4	0,40
15	1,00	1,06	1,06	0,029	2	15	5,30	2,80	1,9	0,31
10	0,98	1,03	1,05	0,025	1	10	5,80	4,29	1,4	0,15
0	1,00	1,00	1,00	0	0	0	5,70	5,69	1,0	0

3.5.3 Ergebnisse

3.5.3.1 Anzahl der Runs und Säulentrefferrate

In Abb. 3.5-1 sind die Mediane der Anzahl der Runs, der Säulentreffer und der belohnten Treffer dargestellt. Die Zahl der Runs wies die schon in den vorhergehenden Versuchen zu beobachtenden Schwankungen auf. Die höchsten Werte wurden in beiden Gruppen bei Stimulus-Level (SL) 8 und 9 erreicht. In Gruppe D lag der Median der Runs während der Schwellenmessung immer über 60, in Gruppe B bei über 49. Für die Ermittlung der Unterschiedsschwelle ist die Zahl der Einzelmessungen, d.h. der getroffenen Entscheidungen, ein kritischer Faktor. Bei unserem Versuchsdesign entspricht diese der Anzahl der Säulentreffer N_{CH} . Für jeden Treffer ist bekannt, für welchen Säulentyp sich das Versuchstier entschied. Die mittlere Zahl (Median) der Säulentreffer lag in Gruppe D immer über 55 (Werte der Individuen zwischen 32 und 93, vgl. Tab. A-3.5, Anhang), in Gruppe B über 47 (Werte der Individuen (ohne VT 22) zwischen 28 und 70). Der ermittelten Belohnungsrate lag also jeweils eine ausreichende Zahl von Einzelmessungen zugrunde. Die Zahl der belohnten Säulentreffer fiel mit kleiner werdendem Helligkeitsunterschied und sank in Gruppe D auf einen Tiefstwert von 33, in Gruppe B auf 23 (Median).

Die mittlere Säulentrefferrate (CH-R) war über die gesamte Messung hinweg in beiden Gruppen sehr hoch (B: >97%, D: >95%, vgl. Abb. 3.5-2). In Gruppe B erreichten die Versuchstiere 23 bis 26, in Gruppe D die Versuchstiere 17 bis 19 und VT 21 mit wenigen Ausnahmen Werte über 95%, immer jedoch über 90%. Die CH-R von Versuchstier 27 lag bei zwei Teststufen unter 90% (84 bzw. 88%), VT 20 erreichte etwas niedrigere Säulentrefferraten über 82%. Bei VT 16 zeigte die CH-R mit Werten zwischen 70% und 100% in Gruppe D die größte Streuung. Aus der Reihe fiel nach wie vor Versuchstier 22, welches daher von der Gruppenauswertung ausgeschlossen blieb. Insgesamt waren die Werte befriedigend hoch, bei acht Tieren konstant über 90% (17-19, 21, 23-26), bei zwei weiteren über 80% (20 und 27). Lediglich bei 2 Versuchstieren (VT 16 und v.a. 22) muss die gemessene Belohnungsrate daher unter größerem Vorbehalt interpretiert werden. Es ist

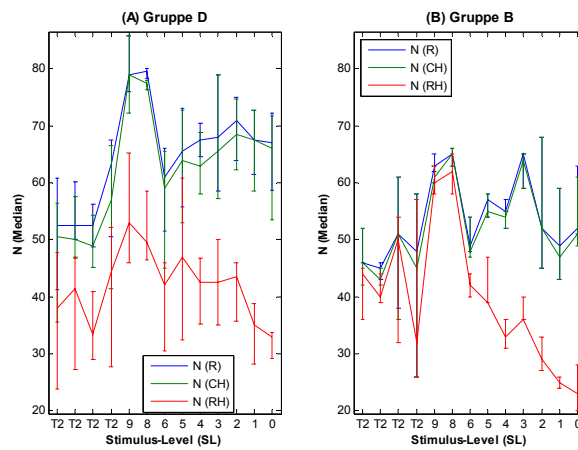


Abb. 3.5-1: Anzahl N der Runs (R), der Säulentreffer (CH) und der belohnten Säulentreffer (RH), jeweils Mediane (bei Gruppe B ohne Tier 22).

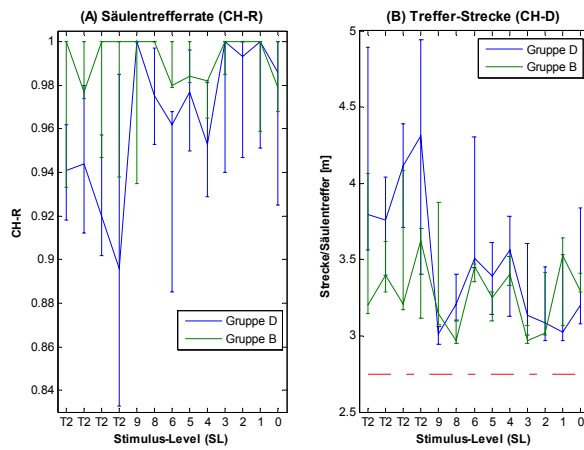


Abb. 3.5-2: Säulentrefferrate (A) und Treffer-Strecke (B) beider Gruppen (jeweils Mediane).

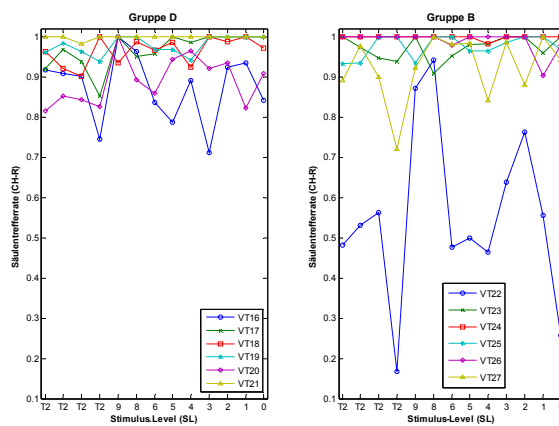


Abb. 3.5-3: Säulentrefferrate (CH-R) Individuen

kein Einfluss des Stimulus-Level auf die Säulentrefferrate oder die Zahl der Runs zu erkennen.

3.5.3.2 Belohnungsrate

Abb. 3.5-4 zeigt die Belohnungsrate (Mediane) der Gruppen bei den verschiedenen Stimulus-Levels und den letzten vier Trainingstagen (entspricht SL 7). Die mittlere Belohnungsrate sank in beiden Gruppen mit abnehmendem Helligkeitsunterschied zwischen belohnter und unbelohnter Säule. Sie erreichte in Gruppe B bei SL 9, bei dem der Unterschied zwischen hellen und dunklen Säulen am größten war, ein Maximum (98,4%) und fiel dann stetig auf 45,9% bei SL 0 (alle Säulen mit gleicher Helligkeit). Bei allen Individuen (auch VT 22) zeigte sich dieser Zusammenhang (Abb. 3.6-5), auch wenn die RH-R nicht stetig abfiel, sondern vereinzelt auf höheren Teststufen nochmals leicht anstieg (vgl. Abb. 3.6-5, z.B. VT 24 und 27, SL 1-3). Mit abnehmender RH-R wurden die belohnten Säulen, wie zu erwarten war, auch immer seltener signifikant häufiger besucht als die unbelohnten. Bei SL 8 und 9 erreichte die Verteilung von belohnten und unbelohnten Säulentreffern bei allen Tieren Signifikanzniveau ($p < 0,001$, vgl. Tab. B-2, Anhang), darüber hinaus bei SL 6 und 5 bei allen Tieren außer VT 22 (p mind. $< 0,05$). Auf den letzten 3 Teststufen (0-2) wurden die belohnten Säulen nicht mehr signifikant häufiger besucht als die unbelohnten (Ausnahme: VT 24, SL 1, $p < 0,01$).

Die mittlere Belohnungsrate der Gruppe D fiel von über 70% in Training 2 auf ca. 50% bei SL 0 und 1 (Abb. 3.6-4). Sie erreichte allerdings bei SL 8 einen unerwartet niedrigen Wert (64%). Erwartet war hier ein Wert im Bereich des Trainingsniveaus oder darüber, da der Helligkeitsunterschied zwischen belohnter und unbelohnter Säule sogar noch größer war als im Training. Wie in Abb. 3.6-5 zu sehen ist, ist der niedrige Wert darauf zurückzuführen, dass dies bei drei Versuchstieren (16, 18, 20) nicht zutraf: Die RH-R dieser Tiere war sowohl bei SL 8 wie auch bei SL 9 deutlich niedriger als im Training (VT 20: 55% bzw. 45%, VT 16: 60% bzw. 54%, VT 18: 62% bzw. 73%; bei VT 19 bei SL 9 ebenfalls etwas gesunkene RH-R). Die Verteilung von belohnten und unbelohnten Säulentreffern war bei diesen 3 Tieren nicht signifikant vom Zufallsniveau verschieden (nur für VT 18, SL 9). Obwohl der Helligkeitsunterschied zwischen den Säulen hier groß war, erreichten die Tiere keine hohe Belohnungsrate. Stattdessen konnte bei diesen Tieren also bei den gegenüber dem Training nun etwas helleren unbelohnten Säulen keine Bevorzugung schwarzer Säulen mehr gezeigt werden. Diese Beobachtung wird zusammen mit den Ergebnissen der Kontrollexperimente in Abschnitt 3.6 diskutiert.

Schließt man die unerwartet tiefen Werte bei SL 8 und 9 aus der Betrachtung aus, sank die RH-R bei allen Individuen mit steigender Teststufe. Bei Versuchstier 21, welches im Training die höchste RH-R erreichte, ist der Zusammenhang zwischen Teststufe und RH-R am deutlichsten zu erkennen. Der Verlauf ähnelt stark dem der Tiere aus Gruppe B. Die RH-R lag zunächst stabil bei etwa 90% und sank dann ab SL 6 stetig auf ca. 50% bei SL 1 und 0. Die Verteilung von belohnten und unbelohnten Säulentreffern war hier bis SL 3 signifikant von einer Zufallsverteilung verschieden. Die RH-R der Versuchstiere 17 bis 19 hatte ein niedrigeres Ausgangsniveau (RH-R im Training bei 75-80%) und die Varianz zwischen den Stimulus-Levels war größer. Jedoch ist auch hier ein Abfall mit sinkendem Helligkeitsunterschied deutlich erkennbar (Abb. 3.6-5). Selbst bei VT 16 und 20, die im Training nur eine sehr geringe Präferenz für die schwarzen Säulen zeigten, ist

ein Absinken der RH-R mit kleiner werdendem Helligkeitsunterschied ersichtlich. Bei SL 6, 5, 3 und 2 ist die Verteilung von belohnten und unbelohnten Säulentreffern jeweils mindestens bei dreien dieser Tiere (VT 16-20) signifikant von einer Zufallsverteilung verschieden (p mind. $< 0,05$, vgl. Tab. B-2, Anhang), bei SL 4 bei zweien, bei SL 1 und 0 dagegen bei keinem der Tiere.

Während alle Versuchstiere also unter Trainingsbedingungen einen Säulentypen häufiger besuchten, lag die Belohnungsrate während der letzten Teststufen für alle bei Zufallsniveau.

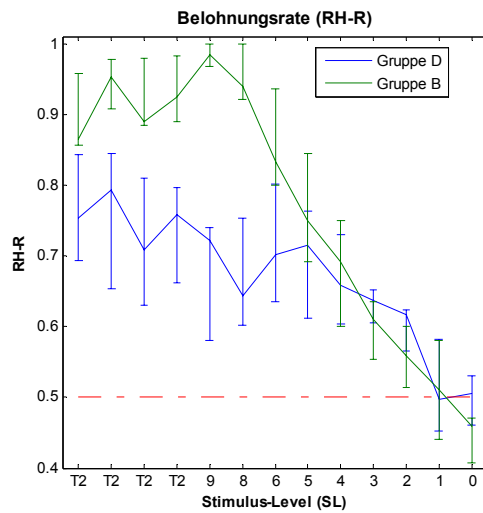


Abb. 3.5-4: Belohnungsrate (RH-R) beider Gruppen (Mediane).

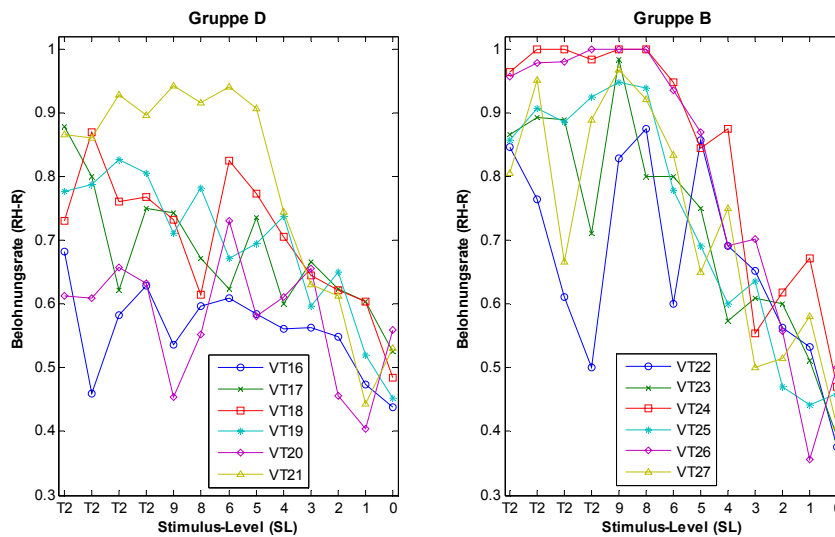


Abb. 3.5-5: Belohnungsrate der Individuen.

3.5.3.3 Ermittlung der Unterschiedsschwelle

Um die Unterschiedsschwelle μ für verschieden helle Säulen zu ermitteln, wurde mit Hilfe von MatLab nach der Methode der kleinsten Quadrate eine logistische Funktion an die Verhaltensdaten der Tiere angepasst („gefittet“; vgl. Keller, 2000; Mallot, 2006). Dabei wurde als unabhängige Variable (x) der Luminanzquotient LQ (vgl. 2.4) herangezogen (vgl. Tab. 3.5-1). Abhängige Variable war die Performance der Tiere, die Belohnungsrate (RH-R). Als Wert für die Trainingsbedingung (Stimulus-Level 7), wurde der Median der RH-R der letzten vier Trainingstage herangezogen. Für Gruppe B wurden die Daten aller 9 Stimulus-Level (0 bis 9) für den Fit herangezogen. In Gruppe D wurden bei den Tieren, bei denen auf SL 8 oder 9 die RH-R über die für das Tier charakteristischen Streuungen hinaus abgesunken war (VT 16, 18, 19 und 20, vgl. 3.5.2), nur die Daten von SL 0 bis 7 benutzt.

Die verwendete logistische Funktion hatte folgende Form (vgl. Garcia-Perez und Alcala-Quintana, 2005; Klein, 2001; Mallot, 2006):

$$(1) \quad \psi(x; \mu, \mathcal{G}, \lambda, \gamma) := \gamma + (1 - \gamma - \lambda) \frac{1}{1 + \exp\left\{-\frac{x - \mu}{\mathcal{G}}\right\}}$$

μ : Unterschiedsschwelle
 \mathcal{G} : Steigungs - Parameter
 γ : Rate - Level
 λ : Fehlerquote(lapse)

Dabei sind μ , \mathcal{G} , λ freie Parameter, für das Rate-Level γ wurde 0,5 (50%) vorgegeben. Die Unterschiedsschwelle ist definiert als die Hälfte der Summe aus Rate-Level (γ) und oberer Asymptote a ($a = 1 - \lambda$; d.h. der besten erreichten Performance):

$$(2) \quad \psi(\mu) = (1 - \lambda + \gamma) / 2$$

Der Verlauf der erhaltenen psychometrischen Funktionen und die Werte von Unterschiedsschwelle μ , Steigung \mathcal{G} , sowie der oberen Asymptote a sind in Abb. 3.5-6 und 7 dargestellt. Aus den Daten der Versuchstiere, die 1. während der Versuche eine zuverlässig hohe Säulentrefferrate erreichten ($> 90\%$), und 2. in Training 2 (Median der letzten 4 Tage) eine Belohnungsrate von mindestens 75% aufwiesen, wurde der Median der Unterschiedsschwelle μ gebildet (Gruppe D: VT 17, 18, 19, 21; Gruppe B: VT 23-26).

Die so ermittelte Unterschiedsschwelle von Gruppe B liegt bei einem Luminanzquotienten LQ von 3,42 (1.Quartil: 3,01, 3. Quartil: 3,89). Die ermittelten Unterschiedsschwellen der aus der Medianbildung ausgeschlossenen Versuchstiere (22 und 27) unterschieden sich nicht deutlich von denen der übrigen Individuen (vgl. Abb. 3.5-6). In der bei Gruppe B benutzten dunklen Umgebung konnten die belohnten hellen Säulen von den unbelohnten dunklen unterschieden werden, wenn sie eine mind. 3,42-mal größere Luminanz

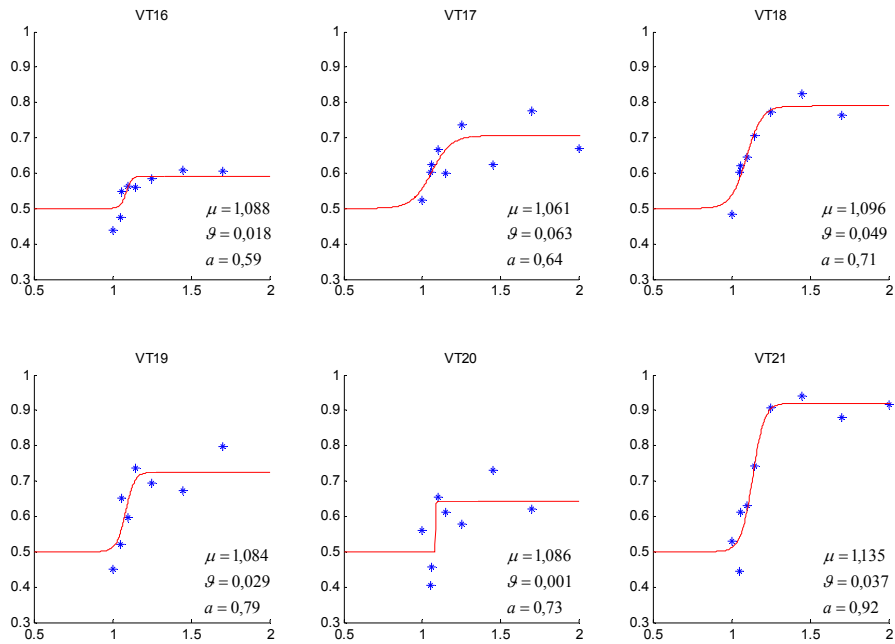


Abb. 3.5-6: Psychometrische Funktionen der Tiere von Gruppe D. x-Achse: LQ (Luminanz-Quotient), y-Achse: RH-R, μ : Unterschiedsschwelle, a : RH-R-Wert der oberen Asymptote, \mathcal{G} : Steigungsparameter.

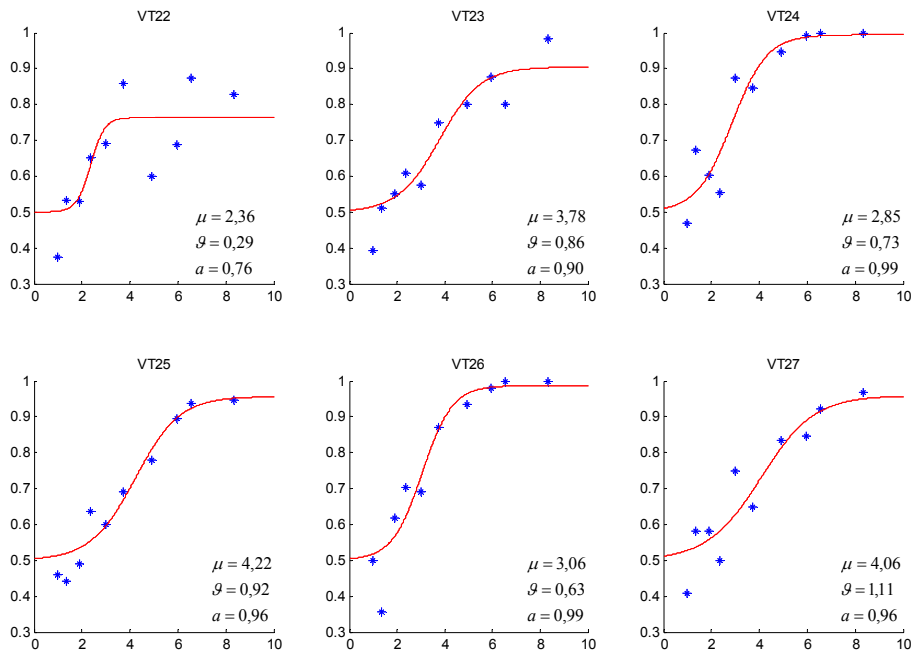


Abb. 3.5-7: Psychometrische Funktionen $\psi(x; \mu, \mathcal{G}, \lambda)$ der Tiere von Gruppe B. Erläuterungen siehe Abb. 3.5-6.

hatten. Dies entsprach einer Differenz der CI-Werte von etwas unter 30 und einem Kontrast $K_{S,S}$ zwischen den Säulen im Bereich von 0,50 und 0,58. Die Schwelle lag zwischen SL 4 und 5 (vgl. Tab. 3.5-1). Die Säulen müssen sich bei diesen Beleuchtungsverhältnissen und Größenordnungen der Luminanz also erheblich unterscheiden, damit Ratten sie noch diskriminieren können.

Der Median der Unterschiedsschwelle von Gruppe D liegt bei einem Luminanzquotienten LQ von 1,090 (1. Quartil: 1,078, 2. Quartil: 1,106). Auch die ermittelten Schwellen der ausgeschlossenen Tiere (16 und 20) liegen nahe an diesem Wert (vgl. Abb. 3.5-7). Die Differenz der CI-Werte der Säulen muss hier also knapp 20 (SL 4) betragen, der Kontrast $K_{S,S}$ lag dabei um 0,05. In der für Gruppe D verwendeten hellen Umgebung konnten die Tiere eine unbelohnte Säule von einer schwarzen belohnten bereits unterscheiden, wenn sie eine 1,09-mal, d.h. gut 10%, größere Luminanz hatte.

3.5.4 Diskussion

3.5.4.1 Schwellenmessung mit dem 2AFC-Versuchsparadigma

Mit dem von uns entwickelten 2AFC-Versuchsparadigma konnten unter Anwendung der Konzstanzmethode erfolgreich Unterschiedsschwellenmessungen durchgeführt werden. In zwei verschiedenen 3D-Umgebungen wurde so jeweils die Unterschiedsschwelle für zwei verschiedene Säulenhelligkeiten in zwei Kontexten ermittelt. Für die Tiere einer Gruppe waren die ermittelten Schwellen jeweils sehr ähnlich, was für eine gewisse Validität der Messung spricht. Selbst für Tiere, die aus der Gruppenauswertung ausgeschlossen waren, weil sie die angesetzten Kriterien (Säulentrefferrate über 90% und Belohnungsrate in Training 2 über 75%) nicht erfüllten, lagen die ermittelten Werte im Bereich der anderen Versuchstiere.

Wie in Abb. 3.5-6 und -7 zu sehen ist, konnte mit der Methode der kleinsten Quadrate die verwendete logistische Funktion für die meisten Tiere trotz z.T. sehr hoher Fehlerquoten gut an die Verhaltensdaten angepasst werden, auch wenn als Beleg dafür keine Anpassungsgüte (Goodness of Fit) ermittelt wurde. Die Fehlerquote sollte für psychometrische Messungen idealerweise möglichst klein (unter 5%; vgl. Paper) sein. Bei Experimenten mit Tieren ist diese Vorgabe meist schwieriger zu erreichen als dies bei Experimenten mit menschlichen Probanden der Fall ist. Bei 5 Tieren der Gruppe B und einem der Gruppe D lag die Fehlerquote immerhin unter 10% (s.o.). Da für die Anpassung der psychometrischen Funktion die Fehlerrate (damit die obere Asymptote) – wie von Wichmann und Hill (2001) prinzipiell für eine optimale Anpassung vorgeschlagen – ein freier Parameter war, konnten die Kurven dennoch gut an die Verhaltensdaten angepasst werden.

In Gruppe B waren Versuchstier 22 und 27 von der Bildung des Medians ausgeschlossen. Die ermittelte Unterschiedsschwelle von Versuchstier 27 liegt innerhalb der Streuung der übrigen vier Tiere (vgl. Abb. 3.5-7), lediglich der Steigungsparameter ist größer, d.h. die Steigung (slope) geringer. Das Tier war ausgeschlossen worden, weil es an zwei Tagen knapp das ‚Säulentrefferkriterium‘ von 90% verfehlt hatte. Versuchstier 22 hatte dieses Kriterium deutlicher verfehlt und außerdem die geforderte Belohnungsrate von 75% in

Training 2 nicht erreicht. Die Belohnungsrate des Tieres zeigte in Training 2 und auch in dieser Messung eine große Streuung. Wie in Abb. 3.5-5 zu sehen ist, war das Tier in Training 2, d.h. bei SL 7, aber durchaus im Stande, hohe Belohnungsraten zu erreichen. Das Tier war also in der Lage, die Diskriminierungsaufgabe gut zu lösen, allein die Motivation schien zu fehlen. Die ermittelte Unterschiedsschwelle liegt unter der der anderen Tiere. Wie in Abb. 3.5-7 zu sehen ist, liegt das vermutlich vor allem daran, dass die an die Daten angepasste psychometrische Funktion durch ‚Ausreißer‘ (bei SL 6 und 7) eine zu tief angesetzte obere Asymptote besitzt und so die Unterschiedsschwelle einer niedrigeren Performance (68%, aus Formel 2 mit a aus Abb. 3.5-7) zugeordnet wurde. Der Ausschluss des Tieres aufgrund der Nichterfüllung des festgelegten Belohnungskriteriums schien hier also angebracht.

In Gruppe D war die Streuung der ermittelten Unterschiedsschwellen der Individuen sehr gering (vgl. 3.5-6), die Steigungsparameter unterschieden sich dagegen deutlich. Versuchstiere 16 und 20 waren aufgrund von zu niedrigen Belohnungsraten in Training 2 (<75%) von der Bildung des Median ausgeschlossen worden. Die ermittelte Unterschiedsschwelle beider Tiere liegt allerdings sehr dicht am ermittelten Median (s.u., 1,090, VT 16: 1,088, VT 20: 1,086), die Steigung der psychometrischen Funktion ist jedoch auffällig größer als bei den übrigen Tieren. Für Versuchstier 17 wurde die niedrigste Schwelle ermittelt. Möglicherweise ist dies jedoch auch auf eine zu niedrig angenommene obere Asymptote zurückzuführen, die durch ‚Ausreißer‘ zustande kam. Die beobachteten Ausreißer stellen also bei der Ermittlung der Unterschiedsschwelle ein gewisses Problem dar, auch wenn die Ermittlung der Schwellenwerte trotz der hohen Fehlerquote auch in Gruppe D sehr zufrieden stellend war. Vermutlich sind die Ausreißer auf die ‚Tagesform‘ des Versuchstiers zurückzuführen. Ein Stimulus-Level wurde jeweils an einem Tag gemessen. Wir hatten uns für diese Vorgehensweise entschieden, da wir so eine hohe Zahl N an Entscheidungen (Säulentreffern) gewährleisten wollten und zunächst Bedenken hatten, die Tiere innerhalb einer Versuchssession mit Änderungen der Stimuli zu konfrontieren. Aufgrund der bei einigen Tieren erheblichen Tagesschwankungen scheint es allerdings lohnenswert, genau dies doch zu probieren. Wenn die Tiere pro Durchgang zufällig mit einem anderen Stimulus-Level konfrontiert würden, und diese Messung mehrere Tage wiederholt würde, erreichte man ebenfalls eine hohe Zahl an Säulentreffern, und würde gleichzeitig die Tagesschwankungen ausgleichen. Es böte sich hierbei auch an, eine größere Zahl an verschiedenen Stimulus-Levels zu messen. Zudem würde die Belohnungsrate nicht – wie dies hier bei den kleinen SL der Fall war – auf Zufallsniveau sinken. Damit wäre auch eine 3- oder 4-AFC-Aufgabe, in denen das Verhältnis belohnter und unbelohnter Säulen 1:2 bzw. 1:3 wäre, denkbar. Diese wurde zunächst abgelehnt, da befürchtet wurde, dass bei niedriger Belohnungsrate in kleinen Stimulus-Levels die Motivation der Tiere zu stark absinken könnte. Ein 3- oder 4-AFC-Paradigma wäre auch insofern eine Verbesserung, als hier eine kleinere Zahl N an Einzelmessungen genügt, um zuverlässig eine Unterschiedsschwelle zu ermitteln (vgl. Keller, 2000; Garcia-Perez und Alcalá-Quintana, 2005, etc.), bzw. das Paradigma bei gleicher Zahl an Messungen sensibler ist, da die psychometrischen Kurven einen steileren Verlauf besitzen (Paper, Keller?). Die Motivation der Tiere könnte überdies durch längere Wasserdeprivation vor den Versuchen wahrscheinlich auch bei niedrigen Belohnungsraten aufrecht erhalten werden (vgl. Keller, 2000 und 4.1). Auch ein adaptives Messverfahren ist mit unserem Versuchsdesign realisierbar. Vor- und Nachteile von verschiedenen Messverfahren und die Erstellung

optimaler Versuchspläne werden z.B. von Garcia-Perez und Alcala-Quintana (2005) ausführlich diskutiert.

Der Verlauf der Belohnungsrate mit sinkendem Stimulus-Level, d.h. mit geringerem Helligkeitsunterschied der Säulen, zeigte den erwarteten Verlauf. Bei sehr kleinem bzw. keinem Unterschied (SL 0) lag die Belohnungsrate bei allen Tieren im Bereich der Zufallsverteilung von 50%. Es scheint damit in unserem Versuchsparadigma keinen größeren Bias zu geben – die Entscheidung der Tiere für einen Säulentyp beruhte auf der Einschätzung der Helligkeit durch die Tiere. Während der Versuche wurde als mögliche Schwäche der Messung die Drehung der Umwelt um jeweils 10° (von Tag zu Tag alternierend, entweder stets im oder gegen den Uhrzeigersinn; vgl. 2.3.1) identifiziert. Nach Erreichen einer belohnten Säule, hätte ein Tier einfach seine Richtung beibehalten können. Es wäre dann zwar nicht automatisch wieder auf die gleiche, nun um 10° versetzte, belohnte Säule getroffen, dieser aber am nächsten gekommen (um der nächsten unbelohnten Säule nahe zu kommen, hätte die Laufrichtung um 20° verändert werden müssen). Es hätte nur leicht die Richtung anpassen müssen (an einem Tag immer in die gleiche Richtung), um erneut zu einer Belohnung zu gelangen. Es hätte im schlimmsten Fall nur einmal zufällig eine belohnte Säule treffen müssen, und dieser dann immer ‚folgen‘ können (solche „Win-Stay“-Strategien und deren Auswirkungen auf Verhaltensuntersuchungen werden von White (2004) ausführlich diskutiert). Damit hätte die Belohnungsrate in Bezug auf die Diskriminierungsleistung der Tiere keine Aussagekraft. In gewissem Maße konnten die Trajektorien-Diagramme über diese Befürchtung Aufschluss geben. Es konnte tatsächlich beobachtet werden, dass einige Tiere den belohnten Säulen in dieser Art über mehrere Durchgänge, d.h. Drehungen, hinweg folgten. Vor allem in Gruppe B schien das der Fall zu sein. Das ‚Einer-Säule-Folgen‘ über den gesamten Horizont (360°) wurde nie beobachtet. Einige Tiere ‚folgten‘ einer Säule jedoch oftmals für fünf oder sechs Durchgänge (d.h. $50\text{--}60^\circ$), deutlich mehr aber nie, was darauf zurückzuführen war, dass die Tiere jeweils eine ‚Vorzugslaufrichtung‘ hatten (siehe 3.7.2). Eine quantitative Auswertung dieser Beobachtung hätte allerdings den Rahmen dieser Arbeit gesprengt und wurde nicht durchgeführt. Die Tiere wendeten diese Strategie jedoch bei der Schwellenmessung nicht erfolgreich an. Wenn doch, dann hätte man auch bei kleinen Helligkeitsunterschieden Belohnungsraten über 50% erwarten können. Dies war nicht der Fall. Vermutlich war auch das beobachtete ‚Einer-Säule-Folgen‘ über mehrere Durchgänge hinweg visuell geleitet (und nicht einem systematischen „Halte Richtung bei und gehe zur nächsten Säule“-Algorithmus). Dennoch kann ein Einfluss auf unsere Schwellenmessung nicht ausgeschlossen werden. Insgesamt könnte bei einigen Tieren eine Schwelle ermittelt worden sein, die tiefer liegt als der eigentlich vom visuellen System wahrnehmbare Helligkeitsunterschied. Für weitere Messungen ist daher diesbezüglich eine Änderung des Versuchsdesigns notwendig. Würde die 3D-Umgebung nach jedem Durchgang zufällig zwischen 0° und 60° (bei 0° und 60° erscheinen die Positionen aller Säulen unverändert, vgl. 2.4) gedreht, gäbe der Ort der zuvor belohnten Säule dem Tier keinen Hinweis auf deren Position im aktuellen Durchgang.

3.5.4.2 Unterschiedsschwellen in zwei verschiedenen Kontexten

In diesem Versuch wurde die Unterschiedsschwelle von verschiedenen Säulenhelligkeiten in zwei verschiedenen Kontexten ermittelt. In der für Gruppe B verwendeten 3D-Umwelt

war die Unterschiedsschwelle mit einem Luminanzquotienten LQ von 3,42 deutlich höher als in Gruppe D mit 1,09². Die ermittelten Schwellen sind nur gültig für den jeweiligen Kontext, d.h. bei entsprechender Hintergrundluminanz und Größenordnung der Stimuli. In Gruppe B war der Hintergrund mit einer mittleren Luminanz von 0,66 cd/m² (vgl. Tab. 3.5-1) sehr dunkel, die belohnten Säulen hatten im Vergleich dazu mit über 5 cd/m² eine fast 10-fache Luminanz. Während des Versuchs war das visuelle System der Ratten vermutlich – trotz des Ausleuchtens der Leinwand zwischen den Durchgängen – an den dunklen Hintergrund adaptiert, bei dieser Beleuchtungsstärke kann von skotopischem Sehen ausgegangen werden (Schmucker et al., 2005; Boothe, 2002, S. 62³). Stimuli, die deutlich heller sind als der Hintergrund, sättigen die Stäbchen, die daher maximale Reizung signalisieren. Die Stäbchen waren anscheinend unter den in diesem Versuch vorherrschenden Beleuchtungsbedingungen bei Luminanzen über 2,8 cd/m² im Bereich großer Sättigung. Bei Menschen findet in diesem Bereich der Übergang zwischen skotopischen und photopischen Sehen statt (mesopisches Sehen; vgl. Boothe, 2002, S.62). Unbelohnte Säulen dieser oder höherer Luminanz (SL 2) konnten nicht mehr von den belohnten Säulen (über 5 cd/m²) unterschieden werden (Verteilung von belohnten und unbelohnten Treffern unterschied sich bei keinem Tier signifikant vom Zufallsniveau), die Belohnungsrate sank auf Zufallsniveau. Die wesentlich geringere Unterschiedsschwelle unter den Bedingungen von Gruppe D kann dagegen damit begründet werden, dass die Stäbchen vermutlich nicht in den Sättigungsbereich kamen, sondern die Stimuli vielmehr eine Helligkeit in der gleichen Größenordnung wie der Hintergrund hatten. Die Stäbchen waren daher für Helligkeitsunterschiede zwischen ihnen sehr empfindlich. Die mittlere Hintergrundluminanz betrug 1,4 cd/m² (auch hier kann von skotopischen Bedingungen ausgegangen werden), die der schwarzen belohnten Säulen 1,0 cd/m², die der unbelohnten Säulen maximal 3,3 cd/m². Bei kleinen Helligkeitsunterschieden der Säulen waren beide Säulentypen dunkler als der Hintergrund. Die Unterschiedsschwelle lag (s.o.) bei dieser Beleuchtungsstärke bei einem LQ von 1,09, was einer relativen Unterschiedsschwelle von 0,09 entspricht. Dies liegt in der Größenordnung der maximal erreichten Kontrastempfindlichkeit für Sinusgitter. Für Gitter im Bereich von 0,1 und 0,2 cpd können die Tiere Helligkeitsunterschiede von bis zu 4% detektieren (vgl. 1.2.2 und Keller 2000).

3.5.5 Zusammenfassung

Unser Versuchsdesign stellte sich als geeignetes 2AFC-Paradigma dar, mit dem in dem Setup erfolgreich Unterschiedsschwellen ermittelt werden konnten. Es liegen keine Hinweise auf einen starken Bias vor. Trotz hoher Fehlerraten auch bei Ausgangsbedingungen konnten zufrieden stellende psychometrische Funktionen an die Verhaltensdaten angepasst werden und die Streuung der erhaltenen Schwellenwerte war gering. Es konnten allerdings noch zahlreiche Möglichkeiten der Optimierung des Versuchsplans und des Versuchsdesign identifiziert werden.

² Oft wird bei Schwellenmessungen die relative Unterschiedsschwelle (Δ/I) angegeben. Der ermittelte LQ lässt sich darin einfach überführen, indem man 1 abzieht:

$$\frac{L_{\max}}{L_{\min}} - 1 = \frac{L_{\max}}{L_{\min}} - \frac{L_{\min}}{L_{\min}} = \frac{\Delta L}{L_{\min}}$$

Die relative Unterschiedsschwelle bezieht sich dann immer auf den dunkleren Stimulus.

³ Boothe bezieht sich auf das menschliche visuelle System.

Bei den Tieren der Gruppe B konnte man vermuten, dass unter den gegebenen Beleuchtungsbedingungen die Stäbchen der Rattenretina durch die Bildhelligkeit der Stimuli (Säulen) in den Sättigungsbereich gebracht wurden, und daher die Unterschiedsschwelle sehr groß war. Bei den Beleuchtungsbedingungen der in Gruppe D verwendeten Umwelt waren Stimuli- und Hintergrundhelligkeit in der gleichen Größenordnung. Wir konnten hier eine relative Unterschiedsschwelle von 0,09 ermitteln, die im Bereich der maximal bei Ratten gemessenen Kontrastempfindlichkeit liegt.

3.6 Kontrollexperiment: Stabilität der Säulenpräferenzen

3.6.1 Versuchsziel und Fragestellung

In den vorangegangenen Experimenten konnten die Tiere erfolgreich auf helle bzw. schwarze Säulen konditioniert werden. Dabei waren jeweils beide Säulentypen (subjektiv) entweder heller (Gruppe B: ‚hellgrau‘ und ‚dunkelgrau‘ in dunkler Umwelt) oder beide dunkler (Gruppe D: ‚schwarz‘ und ‚dunkelgrau‘ in heller Umwelt) als der Hintergrund. Die zum Hintergrund kontrastreichen Säulen waren belohnt (hellgraue bzw. schwarze). Mit den hier beschriebenen Kontrollversuchen sollte überprüft werden, ob die in Training 2 gezeigte Säulenpräferenz auch in anderen Kontexten stabil sein würde: in Umgebungen mit schwarzen und ‚weißen‘ (maximal einstellbare Helligkeit) Säulen und bei verschiedenen Hintergrundhelligkeiten. Dabei waren die hellen Säulen heller, die dunklen Säulen hingegen dunkler als der Hintergrund (subjektive Helligkeiten sowie gemessene mittlere Luminanzen). Aufgrund der gesammelten Erfahrungen gingen wir davon aus, dass die Tiere der Gruppe B weiterhin in allen Kontexten die hellen Säulen bevorzugt besuchen würden und sich daran nur bei einem sehr hellen Hintergrund, von dem sich die Säulen evtl. nicht ausreichend abheben würden, möglicherweise etwas ändern könnte. Für Gruppe D dagegen waren wir von der Stabilität ihrer Präferenz für die schwarzen Säulen weniger überzeugt. Zum einen war diese nicht so ausgeprägt (niedrigere Belohnungsraten als in Gruppe B), zum anderen hatten die Tiere in Versuch DT1 alle eine Präferenz für helle Säulen gezeigt. In der in Training 2 verwendeten Umgebung zogen sie zwar die schwarzen den dunkelgrauen Säulen vor – was aber, wenn neben den schwarzen Säulen sehr hell leuchtende ‚weiße‘ Säulen präsentiert würden? In Versuch DT3 liefen einige Tiere wieder verstärkt die unbelohnten (grauen) Säulen an, als diese heller eingestellt wurden als in Training 2 (SL 8 und 9, vgl. 3.5).

3.6.2 Versuchsparameter

Für die Kontrollversuche wurden drei verschiedene Hintergrundhelligkeiten (‚mittel‘, m; ‚dunkel‘, d; ‚hell‘, h) verwendet, die weißen Säulen hatten immer einen CI-Wert von 127 (Maximalwert), die schwarzen von 0. Bei Gruppe B wurden die weißen Säulen belohnt, bei Gruppe D die schwarzen (vgl. Tab. 3.6-1).

In der ‚mittleren‘ Bedingung (m) wurde der CI-Wert der Boden- und Deckentextur auf 127 eingestellt, die gemessene mittlere Luminanz des Hintergrunds betrug $2,2 \text{ cd/m}^2$, der weißen Säulen $5,7 \text{ cd/m}^2$ und der schwarzen $1,7 \text{ cd/m}^2$. Subjektiv lag die Hintergrundhelligkeit etwa in der Mitte zwischen der Helligkeit der schwarzen und der weißen Säulen und war etwas heller als die Umgebung von Versuch DT2 (= Training 2 der Gruppe D: $1,4 \text{ cd/m}^2$). In der ‚dunklen‘ Bedingung (d) lag der CI-Wert der Hintergrundtextur bei 65, die mittlere Luminanz betrug $0,85 \text{ cd/m}^2$. Die Hintergrundhelligkeit war also ähnlich wie die aus Versuch DT1 (= Training 2 der Gruppe B: $0,64 \text{ cd/m}^2$). Die Luminanz der weißen Säulen betrug $4,2 \text{ cd/m}^2$, die der schwarzen $0,75 \text{ cd/m}^2$. Für die letzte Bedingung (‚hell‘, h) wurde die Boden- und Deckentextur zusätzlich aufgehellt (vgl. 2.4, Textur ‚flagstone_hell.flr‘). Bei einem CI-Wert von 127 betrug die mittlere Luminanz $4,7 \text{ cd/m}^2$. Die Luminanz der weißen Säulen war $7,3 \text{ cd/m}^2$, die der schwarzen $3,5 \text{ cd/m}^2$.

Die Versuche wurden in einigem zeitlichen Abstand zu den vorangegangenen Versuchen durchgeführt (> 6 Wochen). Zunächst wurde an einem Tag Training 2 wiederholt. Anschließend wurden die Tiere zwei Tage bei der mittleren Hintergrundhelligkeit und je einen Tag unter der dunklen und der hellen Bedingung getestet. Eine Versuchssession dauerte 5 Minuten.

Tabelle 3.6-1: Kenndaten der verwendeten Umgebungen. CI: CI-Wert in MultiGen, L: gemessene Luminanz [cd/m²], Indices: S: Säule, H: Hintergrund; K_{S,S}: Kontrast zwischen heller und dunkler Säule, K_{HS}: Kontrast zwischen Säule und mittlere Hintergrundluminanz, LQ: Luminanzquozient; vgl. Text. *: bei diesem Versuch wurde als Textur abweichend „flagstone_hell.flt“ verwendet.

3D-Umgebung	Säulen					Hintergrund		
	Typ	CI	L _S	K _{S-S}	LQ	CI	L _H	K _{HS}
Tr2 (Gr. B)	hell	76	5,3	0,71	6,0	45	0,66	0,78
	dunkelgrau	30	0,9				0,61	0,19
DT2 = Tr2 (Gr. D)	dunkelgrau	51	1,7	0,25	1,7	108	1,4	0,10
	schwarz	0	1,0				1,4	-0,15
K _m	weiß	127	5,7	0,54	3,4	127	2,2	0,44
	schwarz	0	1,7				2,2	-0,13
K _d	weiß	127	4,2	0,70	5,6	65	0,85	0,66
	schwarz	0	0,75				0,85	-0,06
K _h	weiß	127	7,3	0,35	2,1	127*	4,7	0,22
	schwarz	0	3,5				4,7	-0,15

3.6.3 Ergebnisse

3.6.3.1 Anzahl der Runs, Treffer-Strecke und Säulentrefferrate

Da die Versuchszeit halbiert wurde (und die Tiere längere Zeit nicht mehr auf der Laufkugel gewesen waren), war die Zahl der Runs erwartungsgemäß nur etwa halb so groß wie in den vorangehenden Versuchen. Der Verlauf der Anzahl der Runs, der Säulentreffer und der belohnten Säulentreffer ist in Abb. 3.6-1 (Mediane) dargestellt. Gruppe D erreichte Werte (Runs) zwischen 26 und 32, wobei die höchsten Werte unter den Bedingungen m und h erreicht wurden. In Gruppe B lag der Median der Runs zwischen 20 und 29, hier wurde der höchste Wert unter der Bedingung d erreicht. Die Mediane beider Gruppen entwickelten sich entgegengesetzt: Stieg der Median der Runs in Gruppe B (im Vergleich zur vorangegangenen Bedingung), so sank er in Gruppe D. Die Anzahl von Runs erreichte in beiden Gruppen also jeweils bei den Hintergrundhelligkeiten den höchsten Wert, die der Umgebung aus Training 2 am ähnlichsten waren.

Wie Abb. 3.6-2 zeigt, lag die mittlere Säulentrefferrate in beiden Gruppen fast konstant bei 100%, in beiden Gruppen sank sie jeweils nur an einem Tag darunter: auf 95,5% (B am 1. Tag unter Bedingung m) bzw. 97% (D unter Bedingung h)). Sieben Versuchstiere hatten immer Werte über 95% (16, 19, 21 und 24-27), zwei weitere über 93% (17 und 18). VT 20 und 23 hatten jeweils nur an einem Tag Werte unter 93% (88% bzw. 75% am

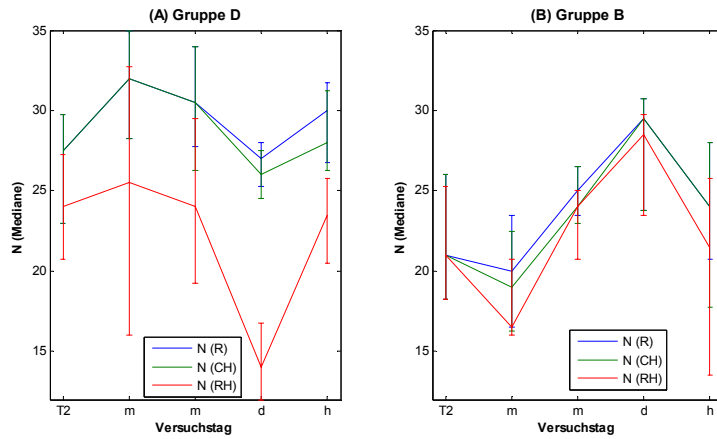


Abb. 3.6-1: Anzahl N der Runs (R), der Säulentreffer (CH) und der belohnten Säulentreffer (RH), jeweils Mediane (bei Gruppe B ohne Tier 22).

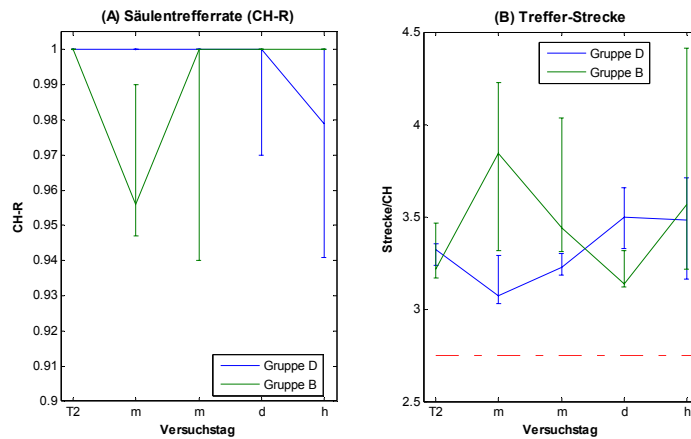


Abb. 3.6-2: Säulentrefferrate (A) und Treffer-Strecke (B) beider Gruppen (jeweils Mediane).

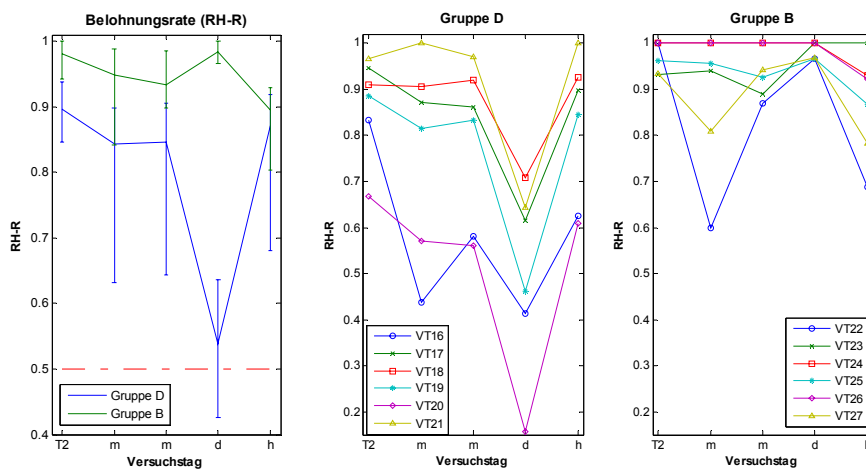


Abb. 3.6-3: Belohnungsrate (RH-R) beider Gruppen (Mediane), und der Individuen.

1. bzw. 2. Tag unter Bedingung m). Diesmal erreichte auch Versuchstier 22, bei welchem zuvor stets starke Schwankungen (bis auf Zufallsniveau) zu beobachten waren, an allen Versuchstagen eine Säulentrefferrate von über 80%. (Es wurde daher in der Berechnung der Mediane der Gruppe B berücksichtigt.) Der Median der Treffer-Strecke war in beiden Gruppen auf etwa dem gleichen Niveau wie zuletzt in Versuch DT3 (zwischen 3 und 3,7 m, Abb. 3.6-2). Ein Effekt der Hintergrundhelligkeit auf die Säulentrefferraten und das Ansteuern der Säulen ist also nicht zu erkennen.

3.6.3.2 Belohnungsrate

Abb. 3.6-3 zeigt die mittleren Belohnungsraten (RH-R) der Gruppen (Median) und der Individuen. Bei der Wiederholung von Training 2 erreichten alle Versuchstiere eine hohe RH-R. Sie lag bei allen Tieren der Gruppe B über 90% (bei 4 davon über 95%, darunter auch VT 22) und bei 4 Tieren der Gruppe D ebenfalls über 90% oder knapp darunter (2 VTs >95%, VT 19: 88%). Die Performance war demnach bei diesen Tieren nun kaum schlechter als die der Tiere von Gruppe B. Die niedrigsten RH-R erreichten wie schon in Training 2 und Versuch DT3 Versuchstier 16 und 20 mit 83 bzw. 67%, im Vergleich dazu stellte dies jedoch auch eine Verbesserung dar. Alle Tiere hatten also bei Wiederholung von Training 2 eine mindestens ebenso hohe oder höhere RH-R als mehr als 6 Wochen zuvor in Versuch DT3 und Training 2. Tiere der Gruppe B besuchten fast ausschließlich die hellen Säulen, Tiere der Gruppe D überwiegend die schwarzen.

In Gruppe B änderte sich die mittlere RH-R (Median) unter den drei Bedingungen d, m und h nur leicht. Sie war unter Bedingung d am höchsten (98%), unter h am niedrigsten (89%) und lag unter m zwischen beiden Werten (93 bzw. 95%). Bei den einzelnen Individuen zeigte sich ebenfalls dieser Zusammenhang: Die RH-R erreichte bei allen Individuen unter Bedingung d ein Maximum (>95%) und lag unter Bedingung h mehr oder weniger deutlich darunter (zwischen 69% und 93%, Ausnahme nur VT 23 mit 100% unter beiden Bedingungen). Bei sehr hellem Hintergrund wurden also die schwarzen Säulen etwas häufiger besucht. Zwei Tiere (22 und 27) erzielten ebenfalls an Tag 1 der Kontrollversuche, an dem sie erstmals in einer für sie ungewohnten hellen Umgebung mit schwarzen Säulen konfrontiert wurden, eine niedrigere RH-R (60% bzw. 81%). Die Verteilung von belohnten und unbelohnten Treffern war nur an 2 Tagen bei VT 22 (1. Tag m, h) nicht signifikant von einer Zufallsverteilung verschieden ($p < 0,05$ oder deutlich darunter, vgl. Tab. B-2 im Anhang). Insgesamt war die Präferenz für helle Säulen unter allen Bedingungen sehr stabil, also auch gegenüber schwarzen (statt dunkelgrauen) Säulen. Sie scheint in geringem Maße von der Hintergrundhelligkeit abhängig, wobei sie umso stärker war, je dunkler der Hintergrund, d.h. je heller die hellen Säulen im Vergleich zur Umgebung waren.

Bei den Tieren der Gruppe D war die mittlere RH-R nicht unter allen Bedingungen stabil (Abb. 3.6-3). Unter allen Kontrollbedingungen lag sie unter dem bei Wiederholung von Training 2 erreichten Wert (90%). Während sie unter m (84 bzw. 85%) und h (87%) nur leicht darunter lag, sank sie unter Bedingung d, bei dunklem Hintergrund, mit 54% fast auf Zufallsniveau ab. Wie auch zu sehen, verhielten sich die einzelnen Versuchstiere sehr

unterschiedlich. Die RH-R von Versuchstier 16 lag unter allen Bedingungen in der Nähe des Zufallsniveaus (m: 44% bzw. 58%, d: 41%, h: 63%). Die Versuchstiere 17, 18, 19 und 21 erreichten unter Bedingung m und h jeweils eine ähnlich hohe (VT 18 und 21) oder nur geringfügig unter Trainingsniveau liegende (VT 17 und 19) RH-R, dabei alle unter Bedingung h die höchste RH-R. Die Bevorzugung der schwarzen Säulen war hier also kaum durch die Präsenz der weißen Säulen beeinflusst. Versuchstier 20 erreichte unter denselben Bedingungen (m und h) nur noch Belohnungsraten von 56% bis 61% – auch hier war die RH-R unter Bedingung h noch am höchsten. Am niedrigsten war die RH-R bei allen Tieren in der dunkelsten Umgebung (d). Während jedoch die Versuchstiere 17, 18 und 21 mit über 60% nach wie vor eine leichte Präferenz für schwarze Säulen zu haben schienen, lagen VT 16 und 19 bei Zufallsniveau (41 bzw. 46%). VT 20, das auch zuvor nur geringfügig häufiger die schwarzen Säulen aufsuchte, besuchte nun zu 84% die weißen Säulen (1 - RH-R von 0,16). Die Verteilung von Treffern weißer und schwarzer Säulen wich bei VT 17, 18, 19 und 21 unter den Bedingungen m und h, bei VT 20 unter Bedingung d (mehr Treffer weißer Säulen) signifikant von einer Zufallsverteilung ab ($p < 0,01$, vgl. Tab. B-2 im Anhang). Bei dunklem Hintergrund wurden die weißen Säulen also vermehrt angelaufen (bei der Hälfte der Tiere – 16, 19, 20 – gleich oft oder sogar häufiger als die schwarzen). Aber auch in hellen Umgebungen (Bedingungen m und h) waren die weißen Säulen für einige Individuen fast genauso attraktiv wie die schwarzen (VT 16 und 20).

3.6.4 Diskussion

Mit Hilfe der Ergebnisse der Kontrollversuche konnten einige der nach den vorhergehenden Versuchen angestellten Mutmaßungen bestätigt werden. Bei der erneuten Durchführung von Versuchen unter Trainingsbedingungen (Training 2) zeigte sich, dass die Tiere der Gruppe D mit hoher Zuverlässigkeit gelernt hatten, die schwarzen Säulen anzulaufen. Dies stützt die Vermutung, dass die Tiere am Ende von Training 2 noch in der Lernphase waren, prinzipiell aber unter diesen Bedingungen eine Konditionierung auf schwarze Säulen so erfolgreich sein kann wie die auf weiße bei Gruppe B. Die Zahl der BadRuns war in beiden Gruppen auf einen sehr niedrigen Stand gesunken – die Säulentrefferrate damit auf nahezu 100% gestiegen – und die Treffer-Strecke hatte sich dem Idealwert von 2,75 m stark angenähert. Die Tiere zeigten also kaum noch ‚exploratives Verhalten‘, sondern liefen fast ausschließlich zu den Säulen, d.h. sie hatten ihre ‚Futtersuchestrategie‘ nahezu perfekt an die Bedingungen angepasst (‚optimal foreaging‘, vgl. 4.1). Diese Strategie behielten sie auch während der Kontrollversuchen in den neuen Umgebungen bei. Hier wurden die Tiere mit ungewohnten Hintergrundhelligkeiten und Säulentypen (für Tiere der Gruppe D waren die weißen, für Tiere der Gruppe B die schwarzen ungewohnt) konfrontiert, wobei auch erstmals ein Säulentyp deutlich heller, der andere dagegen deutlich dunkler war als der Hintergrund. In allen Kontexten (Bedingungen m, h und d) blieb die Säulentrefferrate sehr hoch und die Treffer-Strecke niedrig, d.h. die Tiere adaptierten schnell und problemlos an die neuen Verhältnisse. Allerdings ist auffällig, dass die Tiere jeweils die meisten Runs unter der für sie – in Bezug zur die Hintergrundhelligkeit – ‚vertrautesten‘ Bedingung absolvierten (vgl. Abb. 3.6-1, Tab. 3.6-1). Tiere der Gruppe B erreichten ein Maximum unter Bedingung d, Tiere der Gruppe D unter Bedingung m. Die Tiere waren also in unbekanntem Umgebungen etwas vorsichtiger bzw. in vertrauten Umgebungen evtl. ‚sicherer‘. Die Tiere waren aber in allen Kontexten weiterhin motiviert,

die Säulen anzulaufen und verzichteten– wie schon bei der Wiederholung von Training 2 – auch hier weitgehend auf eine Exploration der ‚neuen‘ Umgebungen (vgl. 4.1).

Unter den Bedingungen m und h erreichten die Tiere beider Gruppen hohe Belohnungsrate. Hier konnten die Ratten offensichtlich beide Säulentypen gut vom Hintergrund unterscheiden; Versuchstiere der Gruppe D besuchten schwarze, die der Gruppe B weiße Säulen. Unter Bedingung d kann dies für die schwarzen Säulen nicht sicher gesagt werden. Hier sank die Belohnungsrate der Tiere der Gruppe D stark, d.h. sie besuchten deutlich seltener die schwarzen Säulen. Dies mag entweder daran gelegen haben, dass diese nun schwerer vom Hintergrund zu unterscheiden waren, oder aber daran, dass die hellen Säulen für die Tiere in diesem Kontext nun ‚interessanter‘ waren. Dass die Beobachtung an einer schlechteren Wahrnehmbarkeit der schwarzen Säulen lag, mag insofern nicht überzeugen, als einige Tiere sie doch nach wie vor zu etwa 70% ansteuern konnten. Dabei blieb die Treffer-Strecke konstant niedrig, d.h. die Tiere liefen die Säulen nach wie vor sehr direkt an. Die alternative Erklärung, dass vielmehr die hellen Säulen ‚attraktiver‘ wurden, scheint schlüssiger. Schon in Versuch DT3 (vgl. 3.5.4), als nur die Helligkeit der dunkelgrauen (unbelohnten) Säulen erhöht wurde (SL8 und 9), der Hintergrund und die schwarzen Säulen jedoch gleich blieben – die schwarzen Säulen waren hier also nicht schlechter erkennbar –, liefen einige Tiere vermehrt die hellen bzw. dunkelgrauen Säulen an. Die Tiere, die schon in diesem Versuch aufgefallen waren, zeigten auch unter den Kontrollbedingungen den größten Abfall der Belohnungsrate, bis hin zu einer Bevorzugung der weißen Säulen gegenüber den schwarzen (VT 20, 16 und 19). Die Präferenz für schwarze Säulen zeigte sich hier abhängig von der Hintergrundhelligkeit. Je dunkler der Hintergrund war, desto häufiger wurden die weißen Säulen besucht. Bei vier Tieren gab es einen starken Effekt nur, wenn die Hintergrundhelligkeit sehr dunkel war (Bedingung d), die weißen Säulen also vermutlich besonders stark auf eine unbekannte Lichtquelle hindeuteten. Bei zwei Tieren (VT 16 und 20) sank die Belohnungsrate bereits an den ersten beiden Tagen der Kontrollexperimente unter Bedingung m. Hier war die Hintergrundbeleuchtung im Vergleich zu Training 2 kaum anders. Jedoch befanden sich anstatt der dunkelgrauen nun weiße Säulen in der Umgebung. Sehr wahrscheinlich machte also die Helligkeit der weißen Säulen diese für die Tiere attraktiver, ohne dass sich die Wahrnehmbarkeit der schwarzen Säulen veränderte. In Gruppe B war die Präferenz für die hellen Säulen ebenfalls abhängig von der Hintergrundhelligkeit, und zwar derart wie in Gruppe D: Bei dunklem Hintergrund wurden auch hier die weißen Säulen am häufigsten besucht, bei hellerem Hintergrund dagegen vermehrt auch die schwarzen Säulen angelaufen. Dies konnte bei allen Tieren beobachtet werden. In dieser Gruppe fällt dazu noch ein Unterschied zwischen dem ersten und zweiten Versuchstag unter Bedingung m auf: Am ersten Tag, an dem die Tiere erstmals wieder (zuvor in Versuch DT2; 3.3) mit den schwarzen Säulen konfrontiert wurden, sank bei zwei Tieren (VT22 und 27) die Belohnungsrate verhältnismäßig stark (ca. 60 bzw. 82%), die Tiere liefen also häufig zu den neuen, ungewohnten Objekten. Am zweiten Tag, an dem die schwarzen Säulen nun nicht mehr unbekannt waren, war auch die Belohnungsrate wieder sehr hoch (88 bzw. 94%), die Tiere verloren anscheinend schnell das Interesse an den unbelohnten schwarzen Säulen. Weitere Versuchstage unter Bedingung d und h hätten Aufschluss darüber geben können, ob z.B. auch die Tiere der Gruppe D nach einem Tag unter Bedingung d ‚gemerkt‘ hätten, dass die weißen Säulen nicht belohnt waren, und die Belohnungsrate dementsprechend auch wieder gestiegen wäre. Leider konnten aufgrund eines schwerwiegen-

den Hardware-Problems jedoch keine weiteren Experimente durchgeführt werden. Die Beobachtung⁴ sind dennoch ein starkes Indiz dafür, dass auch in einer virtuellen Umgebung das Phänomen Neophilie vorkommt. Möglicherweise hat die steigende Attraktivität von schwarzen Säulen in heller Umgebung und die der weißen Säulen in dunkler Umgebung etwas mit der Interpretation der Objekte durch die Tiere zu tun. Wie zuvor spekuliert, werden besonders helle Objekte als ein Hinweis auf unbekannte Lichtquellen interpretiert und dies macht sie für die Tiere besonders interessant – möglicherweise weil in natürlicher Umgebung bei solchen mit größerer Wahrscheinlichkeit Nahrung zu finden ist, oder weil sie auf ein ‚Schlupfloch‘ oder ähnliches hindeuten, durch das Licht einfällt. Im Gegensatz dazu werden – wie bereits zuvor gemutmaßt – schwarze Säulen als ‚die andere Seite‘ eines Schlupflochs interpretiert, welches z.B. den Eingang zu einer Nische, Höhle oder dergleichen darstellt. Mit dieser Interpretation ließen sich die Ergebnisse zwar angemessen erklären, sie bleibt jedoch hoch spekulativ.

3.6.5 Zusammenfassung

Bei der Wiederholung von Training 2 erreichten die Tiere der Gruppe D deutlich höhere Belohnungsraten als am Ende des ursprünglichen Trainings und des Versuchs DT2. Prinzipiell scheinen die Tiere also mit etwas längerem Training genauso gut auf schwarze Säulen konditionierbar zu sein wie auf helle. Außerdem konnte gezeigt werden, dass alle Tiere unter Trainingsbedingungen in der Lage waren, die Säulen zuverlässig zu unterscheiden, und daher Unterschiede bei der Performance in Training 2 nicht auf individuelle Unterschiede in der Leistungsfähigkeit des visuellen Systems zurückzuführen waren. Vielmehr befanden sich die Tiere am Ende von Training 2 vermutlich tatsächlich noch in der Lernphase, wie dies in 3.4.4 bereits diskutiert wurde. Die hier erreichten höheren Performancedaten und die ebenfalls nun bei allen Tieren hohe Säulentrefferrate stellen eine bessere Voraussetzung für Diskriminierungstasks dar, als sie vor Versuch DT3 gegeben war. Eine Wiederholung der Schwellenmessung unter optimierten Bedingungen (vgl. 3.5.4) scheint daher sinnvoll, um zu überprüfen, ob die ermittelten Schwellen reproduziert werden können, oder ob z.B. die hohe Fehlerquote und die Tagesschwankungen doch die Messung verfälscht haben.

In dem neuen Kontext mit weißen und schwarzen Säulen, die jeweils heller bzw. dunkler als der Hintergrund waren, zeigte sich die Bevorzugung einer Säulenhelligkeit in beiden Gruppen relativ stabil. Es war aber eindeutig die Tendenz zu beobachten, dass mit heller werdendem Hintergrund vermehrt schwarze, mit dunkler werdendem Hintergrund dagegen vermehrt weiße Säulen besucht wurden. In sehr dunkler Umgebung besuchten auch die Tiere der Gruppe D sehr häufig die weißen Säulen. Dies mag daran gelegen haben, dass die schwarzen Säulen unter diesen Bedingungen schlechter zu erkennen waren (allerdings erkannten einige Tiere die Säulen nach wie vor gut), oder aber daran, dass die Objekte umso attraktiver bzw. anziehender waren, je heller sie wirkten. Für eine abschließende Diskussion sind mehr Messdaten erforderlich.

⁴ Sowohl des besprochenen Verhaltens aller Tiere von Gruppe B, insbesondere von Versuchstier 22 und 27, sowie der Tiere der Gruppe D in diesen Versuchen; außerdem Beobachtungen bei Gruppe D in DT2 und Training 2; vgl. 3.4.4)

3.7 Experimentübergreifende Betrachtung der Verhaltensdaten

3.7.1 Vorzugslaufrichtung der Versuchstiere

3.7.1.1 Fragestellung

Im Laufe der Versuche fiel auf, dass die Versuchstiere bevorzugt mit einer bestimmten Orientierung auf der Kugel zu laufen schienen. Diese Verhaltensbeobachtung wurde durch Sichtung der Labor-Trajektorien-Diagramme bestätigt (vgl. 3.1.3.4). Handelte es sich dabei um eine starke Präferenz für eine Richtung? Wann prägte diese sich aus, war sie bei den einzelnen Tieren über die Experimentdauer stabil und bei allen Tieren identisch? Wieso kam es zu dieser bevorzugten Orientierung? Kam sie eher aufgrund des Versuchsdesigns zustande, war sie durch die Apparatur verursacht worden oder z.B. auf Geräusch- oder Geruchsquellen im Labor zurückzuführen? Um dieses Phänomen zu untersuchen, wurden die Verhaltensdaten aller Experimente bezüglich der Lauforientierung erneut analysiert.

3.7.1.2 Berechnung des Richtungswinkels Phi und Kalibrierung

Mit Hilfe einer MatLab-Routine wurde für jeden Datensatz ermittelt, in welcher Himmelsrichtung die einzelnen Durchgänge beendet worden waren. Dazu wurde der jeweilige Startpunkt (in Lab-Koordinaten) mit den Endkoordinaten eines Durchgangs verglichen und ein Richtungswinkel Phi berechnet. Bei einem Durchgang mit Säulentreffer gibt dieser also an, in welcher Orientierung sich die besuchte Säule in Bezug zum Startpunkt, bei einem BadRun entsprechend, in welcher Himmelsrichtung das Tier sich bei Überschreitung der jeweils eingestellten Grenze in relation zum Startpunkt befand. Für jeden Datensatz (jeder 10-minütigen Versuchssession) erhält man so für jeden einzelnen Durchgang (Run) einen zugehörigen Richtungswinkel Phi.

Um die erhaltenen Winkel bzw. Richtungen in Bezug zu der Laborumgebung setzen zu können, wurde eine Kalibrierungsmessung durchgeführt. Folgende markante Dinge rund um die Apparatur lassen sich den Richtungswinkeln zuordnen:

- 0-30° und 330 bis 0°: Schrank
- 60-120°: Wand, Windkessel
- 120-180°: Schreibtisch mit PCs und Computermonitoren (Röhrenmonitor bei ca. 140°, Flachbildschirm bei ca. 160°, Sitzplatz des Experimentators bei ca. 170°)
- 260-290°: Transportkäfig, Arbeitsfläche (Anlegen des Kittels etc.)
- ca. 290°: Hauptventil des Pressluftsystems
- ca. 330°: Ausgang/Tür

3.7.1.3 Vorzugslaufrichtung der Tiere

Zunächst wurde pro Tier für jede Versuchssession der Mittelwert der Richtungswinkel als mittlere „Laufrichtung“⁵ ermittelt. Aus diesen Daten wiederum wurde zum einen für jedes der 12 Versuchstiere die mittlere Laufrichtung über die gesamte Versuchsdauer und die entsprechende Varianz ermittelt und ein so genanntes „Kompass-Diagramm“ erstellt (Abb. 3.7-1). Die Vorzugslaufrichtungen der 12 Tiere sind darin als Pfeilvektoren dargestellt, wobei die Länge die Varianz kodiert⁶. Zum anderen wurde aus den Daten der 12 Tiere die mittlere Laufrichtung für jeden Versuchstag ermittelt. Abb. 3.7-2 zeigt den zeitlichen Verlauf dieser mittleren Vorzugslaufrichtung⁷. Wie das Kompass-Diagramm zeigt, liegen die Gesamtvorzugsrichtung der einzelnen Tiere (über die gesamte Versuchsdauer) in einem Bereich zwischen 260 und 320°. Die mittlere Laufrichtung streute von Tag zu Tag nur wenig (Varianz bei allen Tieren unter 0,1). Wie in Abb. 3.7-2 zu sehen änderte sich die mittlere Laufrichtung im Verlauf der Experimente kaum. Sie lag zwischen 265 und 310°. Die Tiere hatten also alle von Beginn an eine ähnliche Laufrichtung in die Laborrichtung, in der sich die Arbeitsfläche, die Transportkäfige, die Tür sowie das Hauptventil des Pressluftsystems befanden.

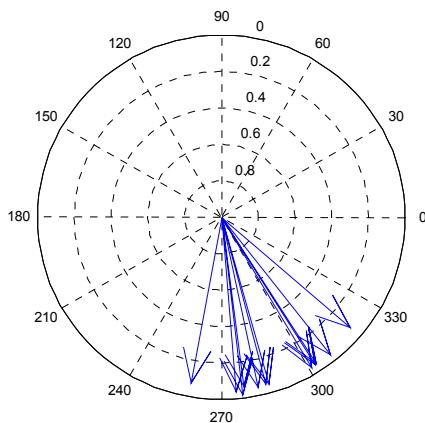


Abb. 3.7-1: Kompass-Diagramm mit den Laufrichtungsvektoren [°] der 12 Versuchstiere für die gesamte Versuchsdauer.

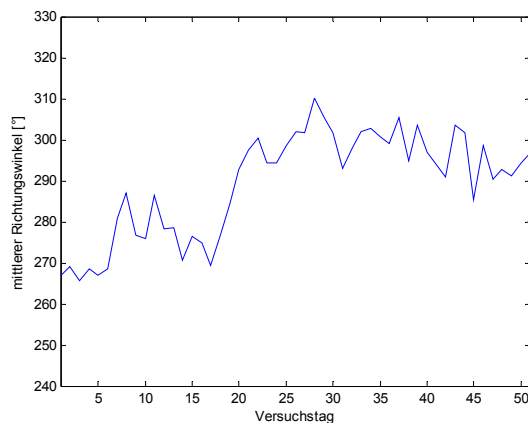


Abb. 3.7-2: Zeitlicher Verlauf des mittleren Richtungswinkels aller Tiere.

⁵ „Vorzugslaufrichtung“ und „Laufrichtung“ werden im Folgenden als Synonyme verwendet.

⁶ Je länger dabei der Vektor ist, desto geringer ist die Varianz. Diese kann Werte zwischen 0 und 1 annehmen, die Länge des Vektors beträgt 1 -Varianz.

⁷ Auf eine genauere Betrachtung der Laufrichtung jeden Tieres in jeder Versuchssession wird hier verzichtet. Die Daten enthalten keine für die Betrachtung relevanten neuen Informationen.

3.7.1.4 Diskussion

Bei unseren Experimenten, wie zuvor auch schon bei den von Hölscher (2005) beschriebenen Experimenten in der gleichen VR-Apparatur, fiel auf, dass die Tiere eine bevorzugte Laufrichtung zu haben schienen. Die Ergebnisse zeigen, dass es sich um einen sehr starken Effekt handelte. Alle Tiere bevorzugten in etwa die gleiche Richtung und diese war über den Versuchszeitraum sehr stabil. Die Tiere liefen nur selten und wenig in andere Laborrichtungen. Wir vermuten, dass die in einem Bereich von 260-320° liegende mittlere Lauforientierung durch verschiedene Labormerkmale verursacht worden sein konnte. Es könnte sich beim Laufen in diese Richtung z.B. um ein Laufen hin zum Transportkäfig, der Arbeitsfläche, oder der Tür handeln. Unser Meinung nach die wahrscheinlichste Ursache ist die starke Geräuschquelle in dieser Richtung, das Hauptventil des Pressluftsystems. Das hiervon ausgehende laute Rauschen dominiert die Geräuschkulisse im Labor– jedenfalls für das menschliche Gehör. Dafür, wie die Tiere dieses Rauschen mit uns unbekannter spektraler Zusammensetzung wahrnehmen, haben wir jedoch keine Anhaltspunkte. Bemerkenswert ist, dass die Tiere versuchen, sich der Geräuschquelle – vorausgesetzt sie ist tatsächlich die Ursache für die bevorzugte Lauforientierung – anzunähern und nicht etwa vor ihr ‚weglaufen‘. Das Laufen in diese Richtung könnte allerdings auch ein Laufen hin zu den Transportkäfigen sein, in denen sich während der Versuche oft ein weiteres Versuchstier aufhielt. In folgenden Experimenten sollte dieser Problematik verstärkt nachgegangen und zunächst versucht werden, die starke akustische Geräuschquelle zu eliminieren, indem die Pressluftversorgung von einem anderen Raum erfolgt und den Standort der Transportkäfige zu variieren.

Die Bevorzugung einer bestimmten Laufrichtung ist für die Ergebnisse und die Interpretation unserer Versuche glücklicherweise relativ unproblematisch. Es befanden sich jeweils mindesten 2 Zielobjekte in dem vom Tier bevorzugten Sektor, so dass es die bevorzugte Richtung beibehalten und dennoch gezielt die Säulen ansteuern konnte. Die starke Ausprägung und Stabilität der Vorzugslaufrichtung war hier übrigens auch durch das Versuchsparadigma begünstigt, da es für das Versuchstier überhaupt keine Veranlassung gab, von dieser abzuweichen. Eine optimale Futtersuchestrategie war mit konstantem Laufen in eine Richtung mit nur leichter Korrektur des Kurses zu realisieren.

Für andere Versuchsparadigmen, mit denen die Navigationsleistung der Tiere untersucht werden soll, ist diese starke Präferenz und Vermeidung anderer Richtungen jedoch problematisch. Wenn bei der Gestaltung zukünftiger Experimente die angesprochenen Aspekte jedoch berücksichtigt werden, kann davon ausgegangen werden, dass das ‚Problem‘ Laufrichtung lösbar ist⁸.

⁸ So konnte den Tieren in anderen Experimenten u.a. beigebracht werden, auf einer Kreisbahn zu laufen, und andere Tiere konnten einen Spatial-Orientation-Task lösen, in dem sich ein belohnter Ort jeweils in verschiedenen Laborrichtungen befand (Schnee).

3.7.2 Unterschiede in der Laufleistung auf der Kugel

3.7.2.1 Fragestellung

Bereits während Training 1 fiel auf, dass die Tiere der Gruppe D innerhalb der 10-min. Experimente vom ersten Tag an tendenziell weitere Strecken als die Tiere der Gruppe B zurücklegten und insgesamt mehr Runs absolvierten. Es stellte sich also die Frage, ob dies ein signifikanter Effekt war und wenn ja, was die Ursachen dafür sein konnten. War die für uns etwas kuriose Beobachtung durch die unterschiedlichen Trainingsbedingungen (in D dunkelgraue, in B hellgraue Säulen; vgl. 3.1) verursacht worden oder gab es alternative Erklärungen. Bei den Performance-Werten Säulentrefferrate und Treffer-Strecke unterschieden sich die Gruppen in Training 1 nicht. Warum sollten die Tiere in den fast identischen Umgebungen unterschiedlich weite Strecken laufen? Kann hier unter Zuhilfenahme der Beobachtungen aus allen Experimenten ein Effekt der verwendeten 3D-Umgebung auf die ‚Laufleistung‘ der Tiere gezeigt werden?

3.7.2.2 Ergebnis und Diskussion

Nach Abschluss aller Versuche wurde die Laufleistung der Tiere beider Gruppen verglichen. Abb. 3.7-3 zeigt den Median der zurückgelegten Strecke beider Gruppen für jeden Versuchstag. Wie dem Diagramm zu sehen lag der Median von Gruppe D an den 51 Versuchstagen nur an 2 Tagen nicht über dem der Gruppe B. Die Streuung der Laufleistung innerhalb einer Gruppe war meist vergleichsweise gering (vgl. Quartile sowie Abb. 3.7-3). Dass die Tiere beider Gruppen unterschiedliche Laufleistungen zeigten, scheint damit kein Zufall gewesen zu sein. Um den Effekt auf Signifikanz zu testen wurden Rangsummentests durchgeführt⁹. Jedem Tier wurde entsprechend der zurückgelegten Strecke für jeden Versuchstag ein Rang zugeordnet (1-12) und die Gruppen gegeneinander getestet. Zusätzlich wurde aus den Tagesrängen für jedes Tier die Summe über alle Versuchstage gebildet und so der ‚Gesamtrang‘ ermittelt (kleinste Summe entspricht Rang 1). Auch für diese Ränge der Gruppen wurde der Rangsummentest durchgeführt.

Die Laufleistung der Tiere beider Gruppen unterschied sich über die gesamte Versuchsdauer betrachtet signifikant voneinander (Gesamtrang-Vergleich, $p = 0,01$). Bei den Tests der einzelnen Tage wurde an 21 der 51 Versuchstage Signifikanzniveau erreicht (sieben mal mit $p = 0,05$; 21-mal mit $p = 0,01$; vgl. Tab. B-3, Anhang). Dabei scheint es keinen Zusammenhang zwischen den Versuchen und der Laufleistung gegeben zu haben. In allen Teilversuchen wurde an einigen Tagen das Signifikanzniveau erreicht, lediglich in den Kontrollversuchen nicht mehr. Hier wurden die Tiere unter gleichen Bedingungen getestet, allerdings war mit 5. min. die Messdauer auch wesentlich kürzer. In anderen Versuchen, in denen die Tiere in gleichen Umgebungen getestet wurden (Versuch DT1 und DT2) zeigten sich signifikante Laufleistungsunterschiede. Ein Einfluss der Versuchsbedingungen auf die unterschiedlichen Laufleistungen scheint unwahrscheinlich, weil die Unterschiede bereits ab dem ersten Versuchstag auftauchen, und auch unter gleichen Versuchsbedingungen aufrechterhalten blieben. Die wahrscheinlichste Erklärung scheint

⁹ Durchgeführt mit Microsoft Excel, nach Lamprecht (1999), zweiseitig.

uns, dass bei der Gruppeneinteilung zufällig ‚laufstärkere‘ bzw. schnellere Tiere der Gruppe D zugeordnet wurden. Für die Aussagen über die uns vornehmlich interessierende Säulenpräferenz der Tiere scheint uns dieser Unterschied zwischen den Gruppen jedoch nicht kritisch, da die ‚Laufleistung‘ sehr wahrscheinlich unabhängig von den kognitiven Fähigkeiten der Tiere ist und die relevanten Performance-Daten unabhängig von der absolut gelaufenen Strecke und Zahl der Runs war.

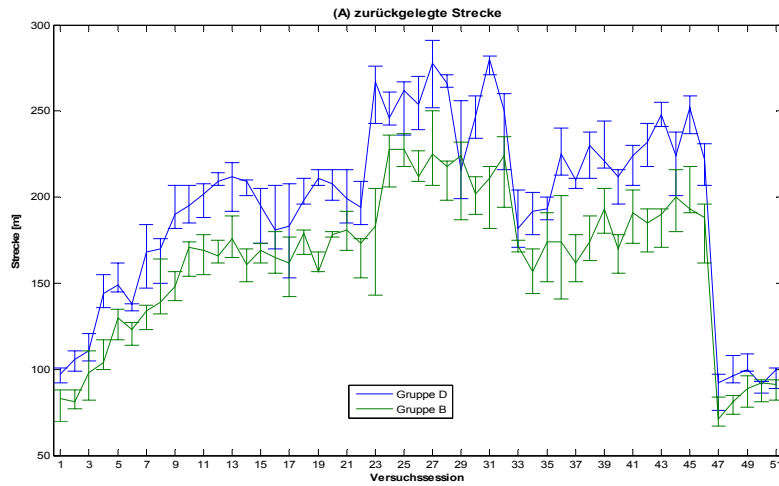


Abb. 3.7-3: Zurückgelegte Strecke, Vergleich der Mediane beider Gruppen. (Ab Versuchstag 23 war Schwelle für BadRuns bei 9 m und Ausleuchtens nach Run auf 1 s reduziert; Versuchstag 33 erster Tag nach 14-tägiger Pause; ab Versuchstag 47 Experimentdauer halbiert).

4 Allgemeine Diskussion und Ausblick

4.1 Motivation und optimale Futtersuchestrategie

Bei der Konditionierung der Tiere im Setup war die Motivation ein kritischer Punkt. Einige Tiere waren zwar in der Lage, die Aufgabe zu lösen, kooperierten aber dennoch zunächst nicht, die Belohnung war hier keine ausreichend starke Motivation. In anderen Verhaltensversuchen mit Ratten wird die Motivation, z.B. an Zuckerwasserbelohnungen zu gelangen, durch anhaltende Wasserdeprivation vergrößert. So hatten in den Untersuchungen zum Auflösungsvermögen von Ratten mit Hilfe eines 6AFC-Tasks die Versuchstiere täglich lediglich 20 min. Zugang zu Wasser (unmittelbar nach den Versuchen, Keller, 2000). Es wäre zudem unter Umständen hilfreich, wenn man neben dem positiven Verstärker in Form der Zuckerwasserbelohnung auch auf aversive Stimuli zurückgreifen könnte. Denkbar wären hier u.a. aversive Geräusche oder z.B. kurze ‚Luftstöße‘. Dies birgt allerdings das Risiko, dass bei den Tieren Angstverhalten ausgelöst (z.B. Freezing) wird und sie weniger, zögerlicher oder gar nicht mehr auf der Kugel laufen.

Die hohe Kooperationsbereitschaft der Tiere in späteren Experimenten zeigt andererseits, dass auch bei Verzicht auf lange Wasserdeprivation und aversive Stimuli auf unsere aus tierethischer Perspektive sehr ‚sanfte‘ Methode (mit einer Stunde keine nennenswerte Wasserdeprivation, keine Verwendung aversiver Stimuli) eine befriedigende Konditionierung erreicht werden konnte.

In den Experimenten von Hölscher (2005) verkürzte sich die Strecke und die benötigte Zeit, bis eine Belohnung (durch Erreichen einer Säule) ausgelöst wurde, mit zunehmenden Training. Dabei beobachtete Hölscher, dass die Wege von einer Säule zur nächsten nie ‚optimal‘ wurden. Es gab oft die Tendenz, vom kürzesten Weg abzuweichen, auch wenn die Ziele klar sichtbar waren. Er schlug vor, dieses ‚Rauschen‘ als investigative Strategie zu interpretieren, die nicht unterdrückt werden kann. Da es keine natürlichen Umgebungen gibt, die so hoch repetitiv sind und Orte mit 100% Belohnungswahrscheinlichkeit enthalten, wie dies bei benutzter VE der Fall war, so Hölscher, sei es von adaptiven Wert, immer etwas von der scheinbar perfekten Strategie abzuweichen. So könne die Wahrscheinlichkeit erhöht werden, neue Futterquellen zu finden, an denen die Tiere sonst vorbeigelaufen wären. Diese Vermutung wird dadurch gestützt, dass *Rattus norvegicus* auch unter anderen Bedingungen starkes exploratives Verhalten zeigt, selbst wenn die Position von Futterquellen bekannt ist (Barnett 2005, vgl. Abschnitt 1.1.1).

Im Laufe unserer Experimente verkürzten sich die Strecke und die benötigte Zeit, bis eine Belohnung erreicht wurde, ebenfalls stark. In Bezug auf die Strecke wurde dies durch die ‚Treffer-Strecke‘ quantifiziert. (Benötigte Zeit wäre $N_{\text{belohnte Treffer}}/600$ Sekunden.) Das Verhalten der Tiere in der Trainingsphase und auch bei späteren Versuchen, kann teilweise als exploratives Verhalten interpretiert werden (vgl. 3.2.4, 3.3.4 und 3.6.4). Die hohe Zahl von BadRuns – bei einigen Tieren permanent hoch, bei anderen vereinzelt an einigen Tagen – belegen, dass die Tiere trotz des Wissens um der Belohnung beim Aufsuchen der Säulen diese nicht immer aufsuchten. Neben dem Explorationsdrang mag noch eine Rolle

gespielt haben, dass die Befriedigung des Bewegungsdrangs ebenfalls belohnend wirkte, und z. T. wohl motivierender war als die Zuckerwasserbelohnung.

Die Treffer-Streke näherte sich in späteren Experimenten dem Idealwert von 2,75 m stark an, außerdem stieg die Säulentrefferrate auf fast 100% (vgl. 3.6), die Tiere absolvierten also praktisch keine BadRuns mehr. Dies zeigt, dass die Tiere bei guter Motivation durch ausgiebiges Training ihre Strategie fast perfektionierten („optimal foraging“). Bei den von Hölscher beobachteten Abweichungen vom kürzesten Weg handelt es sich demnach vermutlich nicht um eine ununterdrückbare investitive Strategie, vielmehr sind die Tiere in der Lage auch an die 100%ige Belohnungswahrscheinlichkeit zu adaptieren.

4.2 Akustische Signale als Hinweisreize

In den hier vorgestellten Versuchen wurden zwei Arten von akustischen Signalen verwendet: ein ‚Ping‘ immer einhergehend mit Belohnung und dem Klicken des Magnetventils, und ein ‚Ring‘-Geräusch, wenn ein Durchgang ohne Belohnung beendet wurde. Die Signale wurden von Tieren auch mit entsprechendem Verhalten assoziiert. Nach dem ‚Ping‘ und dem Klicken des Ventils (einer der Stimuli genügte) wurde das Belohnungsröhrchen abgeleckt, nach einem ‚Ringern‘ erfolgte i. d. R. kein ablecken. Die bessere Ausnutzung der Möglichkeit, mit akustischen Signalen Orte oder Ereignisse zu charakterisieren, sollte bei der Gestaltung künftiger Experimente verstärkt wahrgenommen werden. Für eine Unterscheidung von Orten müssen diese jeweils eindeutig charakterisiert werden (Über die Relevanz von eindeutigen Stimuli siehe White, 2005). Akustische Signale können genutzt werden, um die Diskriminierung anhand des visuellen Erscheinens der Orte in der VR zu unterstützen. Neben der Möglichkeit das Erreichen eines Ortes mit einem Geräusch zu koppeln, wie dies in unserem Versuch getan wurde (Säule bzw. Grenze der Umwelt), könnte man auch größere Areale mit einer spezifischen ‚Geräuschkulisse‘ untermalen, um so die visuelle Erkennung eines Ortes zu unterstützen.

4.3 Erkennen der Säulen als Objekte bei 10° Sehwinkel

Die von den Tieren erfolgreich erkannten und diskriminierten Säulen bedeckten zu Beginn jeden Durchgangs einem horizontalen Sehwinkel von 10° (und einen vertikalen von 15°). Selbst bei schwachem Kontrast zum Hintergrund waren die Säulen für die Tiere noch zu erkennen, was die geradlinigen Trajektorien vom Startpunkt zu den Säulen zeigen. Durch sukzessive Vergrößerung des ‚Säulenkreises‘, d.h. Vergrößerung des Abstands der Säulen vom Startpunkt, kann in folgenden Experimenten (mit den nun gut trainierten Tieren) untersucht werden, bis zu welcher Entfernung und damit bis zu welchem Sehwinkel die Versuchstiere die Säulen noch zielstrebig ansteuern, d.h. erkennen können. Diese Information ist wichtig, um beurteilen zu können, bis zu welcher Entfernung Objekte noch wahrgenommen werden können bzw. welche Größe sie dafür haben müssen, damit sie z.B. als Landmarken herangezogen werden können.

Aufgrund des räumlichen Auflösungsvermögens von Ratten von maximal 1 c/d, wird 1° der mindestens zu bedeckende Sehwinkel sein, bis zu der die Säulen noch wahrnehmbar sind. Ob sich diese Leistungen auch in unserem VR-Setup realisieren lässt, ist allerdings eher unwahrscheinlich.

4.4 AFC-Versuchsparadigmen

In dieser Arbeit konnte gezeigt werden, dass Alternative-Forced-Choice-Paradigmen in dem Setup realisierbar sind. Da die Tiere die Aufgabe zuverlässig lösen und am Ende Säulentrefferraten von fast 100% erreichen, ist es gerechtfertigt, unser Versuchsdesign als 2-AFC Aufgabe aufzufassen, obwohl die im strengen Sinne keine Entscheidung „erzwingen“ wird, da die Tiere als 3. Alternative auch BadRuns absolvieren konnten. Damit bietet sich dieses methodisch einfache Instrument für die weitere Untersuchung der visuellen Kapazitäten in unserer VE an. Die Untersuchung der Unterscheidungsfähigkeit von verschiedenen Texturen wäre ein zweckmäßiger nächster Schritt, um die Eignung dieses Merkmals zur Charakterisierung von Objekten etwas genauer zu beleuchten. Für die Gestaltung komplexerer VEs in folgenden Experimenten sind dies wertvolle Kenntnisse.

Oft ist es problematisch, das tatsächliche Auflösungsvermögen von Versuchstieren zu ermitteln, da der Experimentator in vielen Paradigmen nicht genau weiß, in welchem Abstand zum Stimulus sich das Tier bei einer Entscheidung (z.B. in einem AFC-Task) befand, und damit, welche räumliche Frequenz der Stimulus zu diesem Zeitpunkt (diese ist vom Abstand des Auges des Betrachters zum Stimulus abhängig) hatte (vgl. Keller, Prusky, visual water maze). Der Stimulus ist in unserem Setup immer in der gleichen Entfernung zum Tier (70 cm), allerdings ändert sich normalerweise auch hier die ‚virtuelle‘ Entfernung, so dass die 2D-Projektion des Stimulus größer wird. Das Problem ließe sich allerdings durch entsprechende Programmierung leicht lösen, indem man Versuche so gestaltet, dass der Stimulus bei Annäherung nicht ‚näher‘ kommt, d.h. die Raumfrequenz gleich gehalten wird.

4.5 Die Gestaltung der virtuellen Umgebung

Die sinnvolle Gestaltung der VE ist für den Erfolg von Experimenten in unserem Setup ein sehr kritischer Faktor. Bisher in verschiedenen Versuchen beobachtete ungewöhnliche Verhaltensweisen der Tiere sind vermutlich zu einem erheblichen Teil auf den Faktor Helligkeit zurückzuführen. Wie sich in unseren Versuchen zeigte, hat die Helligkeit von Objekten einen bedeutenden Einfluss auf das Verhalten der Versuchstiere. Helle Objekte scheinen eine besondere Attraktivität auf die Tiere auszuüben. Helle Objekte beeinflussen außerdem die Hintergrundluminanz, und damit auch die Leistung des visuellen Systems (vgl. 1.1.2, Schmucker, 2005; Blackwell, 1972). Wenn Helligkeit als Diskriminationsmerkmal herangezogen werden soll, müssen die Unterschiede je nach Hintergrundluminanz unterschiedlich groß sein. Auch bei großen Unterschieden kann man dabei ohne

langes Training nicht ausschließen, dass gezeigtes Verhalten der Tiere auf eine spontane Bevorzugung von (wohl i. d. R. der helleren) Objekte zurückzuführen ist. Es konnte z.B. auch nicht geklärt werden, wie die Unterschiede bei der Präferenz verschiedener Helligkeiten der beiden Versuchsgruppen in Versuch DT2 zustande kamen. Helligkeit als Merkmal zu verwenden ist daher äußerst heikel, genauso wie große Veränderungen der Gesamtluminanz der Umgebung. In einem durchgeführten räumlichen Orientierungsversuch zeigte sich, dass die Ratten anhand von unterschiedlicher Orientierung von Streifenmustern (in diesem Fall als Wandtexturen benutzt), navigieren konnten, d.h. die Tiere diese offensichtlich unterscheiden konnten. Bei Verwendung von Streifenmustern verschiedener Orientierung und räumlicher Frequenz bleibt die mittlere Helligkeit der Objekte gleich, und auch die Hintergrundhelligkeit wird durch Änderungen nicht beeinflusst. Dies scheinen mir starke Argumente dafür, als nächsten Schritt die Eignung dieses Merkmals zur Charakterisierung von Objekten genauer zu untersuchen. Sind die Ergebnisse viel versprechend, kann in kommenden Versuchen bei Verwendung verschiedener Streifenmuster als Merkmal die Helligkeit von Objekten und des Hintergrunds in den Versuchen konstant gehalten werden.

5 Literatur

- Abdeljalil, J., Hamid, M., Abdel-Mouttalib, O., Stephane, R., Raymond, R., Johan, A., Jose, S., Pierre, C., Serge, P. (2005): "The optomotor response: a robust first-line visual screening method for mice", in: *Vision Research* 45(11):1439-46.
- Barnett, A. S. (2005): "Ecology", in: Whishaw, I.Q., Kolb, B. (Hrsg.): *The Behavior of the Laboratory Rat: A Handbook with Tests*, Kapitel 2, S. 15-24, Oxford University Press.
- Blackwell, H. R. (1972): "Luminance Difference Thresholds", in: Jameson, D. und Hurvich, M. (Hrsg.): *Handbook of Sensory Physiology*, vol.VII/4, S. 79-101, Heidelberg: Springer Verlag.
- Boothe, R. G. (2002): *Perception of the Visual Environment*. Heidelberg: Springer-Verlag.
- Bowden, W.F., Douglas, R.M., Prusky, G.T. (2002): "Horizontal bias in rat visual acuity". Programm No. 260.18. *2002 Abstract Viewer/Itinerary Planner*. Washington, DC: Society for Neuroscience, 2002. Online.
- Campanhausen, C. van (1993): *Die Sinne des Menschen*, Stuttgart: Thieme Verlag, 2. Auflage.
- Chahl, J. S. und Srinivasan, M. V. (1997): „Reflective surfaces for panoramic imaging“, in: *Appl. Optics* 36,405 -411.
- Dahmen, H. (1980): "A simple apparatus to investigate the orientation of walking insects", in: *Experientia* 36,685 -686.
- Delahunt, P. B. und Brainard, D. H. (2004): "Color constancy under changes in reflected illumination", *Journal of Vision*, 4(9), 764-778.
- Dowding, J. E. und Murphy, E. C. (1994): "Ecology of ship rats (*Rattus rattus*) in a Kauri (*Agathis australis*) forest in Northland, New Zealand", in: *NZ J. Ecol.*, 18,19 -28.
- Gaffan, D. (1998): "Idiothetic input into object-place configuration as the contribution to memory of the monkey and human hippocampus: a review", in: *Exp. Brain Res.* 123,201 -209.
- Gaffan, E. und Eacott, M. (1997): "Spatial memory impairment in rats with fornix transection is not accompanied by a simple encoding deficit for directions of objects in visual space", in: *Behav. Neurosci.*, 111,937 -954.
- Garcia-Perez M. A. und Alcalá-Quintana R. (2005): "Sampling plans for fitting the psychometric function", in: *Span J Psychol.*, Nov;8(2):256-89.
- Gillner, S. und Mallot, H. (1998): "Navigation and acquisition of spatial knowledge in a virtual maze", in: *J. Cog. Neurosci.*, 10,445 -463.

- Hartley, D. J. und Bishop, J. A. (1979): "Home range and movement in populations of *Rattus norvegicus* polymorphic for warfarin resistance", in: *Biol. J. Linn. Soc.* 12, 19-43.
- Hölscher, C., Schnee, A., Dahmen, H., Setia, L., Mallot, H.A. (2005): "Rats are able to navigate in virtual environments", in: *J Exp Biol.*, Feb;208(Pt 3):561-9.
- Hughes, A. (1977): "The topography of vision in mammals", in: Crescitelli C. (Hrsg.): *Handbook of Sensory Physiology*, vol.7, S. 615 -756. Heidelberg: Springer Verlag.
- Hughes, A. (1979): "A schematic eye for the rat": *Vision Res*, 19,569 -588.
- Jacobs, G.H., Fenwick, J.A., Williams, GA (2001): "Cone-based vision of rats for ultraviolet and visible lights", in: *J Exp Biol.*, Jul;204(Pt 14):2439-46.
- Jeffery, K. J. (1998): "Learning of landmark stability and instability by hippocampal place cells", in: *Neuropharmacol*, 37,677 -687.
- Keller, J., Strasburger, H., Cerutti, D.T., Sabel, B.A. (2000): "Assessing spatial vision – automated measurement of the contrast-sensitivity function in the hooded rat", in: *Journal of Neuroscience Methods*, 97 (2):103-10.
- Klein, S.A. (2001): "Measuring, estimating, and understanding the psychometric function: a commentary", in: *Percept Psychophys*, Nov;63(8):1421-55.
- Lamprecht, J. (1999): *Biologische Forschung: Von der Planung bis zur Publikation*, neu bearbeitete Auflage, Fürth: Filander Verlag.
- Leighty, K. A. und Frigaszy, D. M. (2003): "Primates in cyberspace: using interactive computer tasks to study perception and action in nonhuman animals", in: *Anim. Cogn.* 6, 137-139.
- Mallot, H.A. (2005): *Kognitive Neurobiologie (= Grundlagen der Neuro- und Verhaltensbiologie III)*, Skript zur Vorlesung, Wintersemester 2005 / 2006.
- Mallot, H.A. (2006): „Auswerteverfahren“, in: *Messen und Auswerten in der Biologie*, Skript zur Vorlesung, Teil II, Sommersemester 2006.
- Minolta: *Luminance Meter LS-100, LS-110*, Gebrauchsanweisung und Handbuch.
- Mumby, D. G. (2005): "Object Recognition", in: Wishaw, I.Q., Kolb, B. (Hrsg.): *The Behavior of the Laboratory Rat: A Handbook with Tests*, Kapitel 36, S. 383-391, Oxford University Press.
- Packer, O. und Williams, D. R. (2003): "Light, the Retinal Image, and Photoreceptors", in: Shevell, S.K. (Hrsg.): *The Science of Color*, Kapitel 2, S. 41-102, Oxford, UK: Elsevier, 2. Auflage.
- Peruch, P., May, M., Wartenberg, F. (1997): "Homing in virtual environments: effects of field of view and path layout", in: *Perception*, 26(3):301-11.
- Prusky, G. T., Douglas, R. M. (2005): "Vision", in: Wishaw, I.Q., Kolb, B. (Hrsg.): *The Behavior of the Laboratory Rat: A Handbook with Tests*, Kapitel 5, S. 49-59, Oxford University Press.

- Prusky, G.T., West, P.W., Douglas, R.M. (2000): "Behavioral assessment of visual acuity in mice and rats", in: *Vision Research* 40(16):2201-9.
- Rieser, J. J., Ashmead, D. H., Talor, C. R. and Youngquist, G. A. (1990): "Visual perception and the guidance of locomotion without vision to previously seen targets", in: *Perception* 19,675 -689.
- Ruddle, R., Payne, S. and Jones, D. (1997): "Navigating buildings in 'desktop' virtual environments: Experimental investigations using extended navigational experience", in: *J. Exp. Psychol.* 3,143 -159.
- Schmucker, C., Seeliger, M., Humphries, P., Biel, M., Schaeffel, F. (2005): "Grating acuity at different luminances in wild-type mice and in mice lacking rod or cone function", in: *Invest Ophthalmol Vis Sci.*, Jan;46(1):398-407.
- Schnee, A. (in progress): "Virtual-reality-technology as a new method to investigate spatial behavior in rats", Dissertation.
- Speigle, J. M. und Grainard, D. H. (1996): "Luminosity thresholds: Effects of test chromaticity and ambient illumination", in: *J. Opt. Soc. Am.*, A13(3): 436.
- Szel, A. und Röhlich, P. (1992): „Two cone types of rat retina detected by anti-visual pigment antibodies", in: *Exp. Eye Res.* 55,47 -52.
- Whishaw, I.Q. und Kolb, B. (2005): *The Behavior of the Laboratory Rat: A Handbook with Tests*, Preface, S. vii-ix, Oxford University Press.
- White, N. M. (2005): "The role of stimulus ambiguity and movement in spatial navigation: a multiple memory systems analysis of location discrimination", in: *Neurobiol Learn Mem*, Nov;82(3):216-29.
- Wichmann, F. A. und Hill, N. J. (2001): "The psychometric function: I. Fitting, sampling, and goodness of fit", in: *Percept Psychophys.*, Nov;63(8):1293-313.

A: Verhaltensdaten

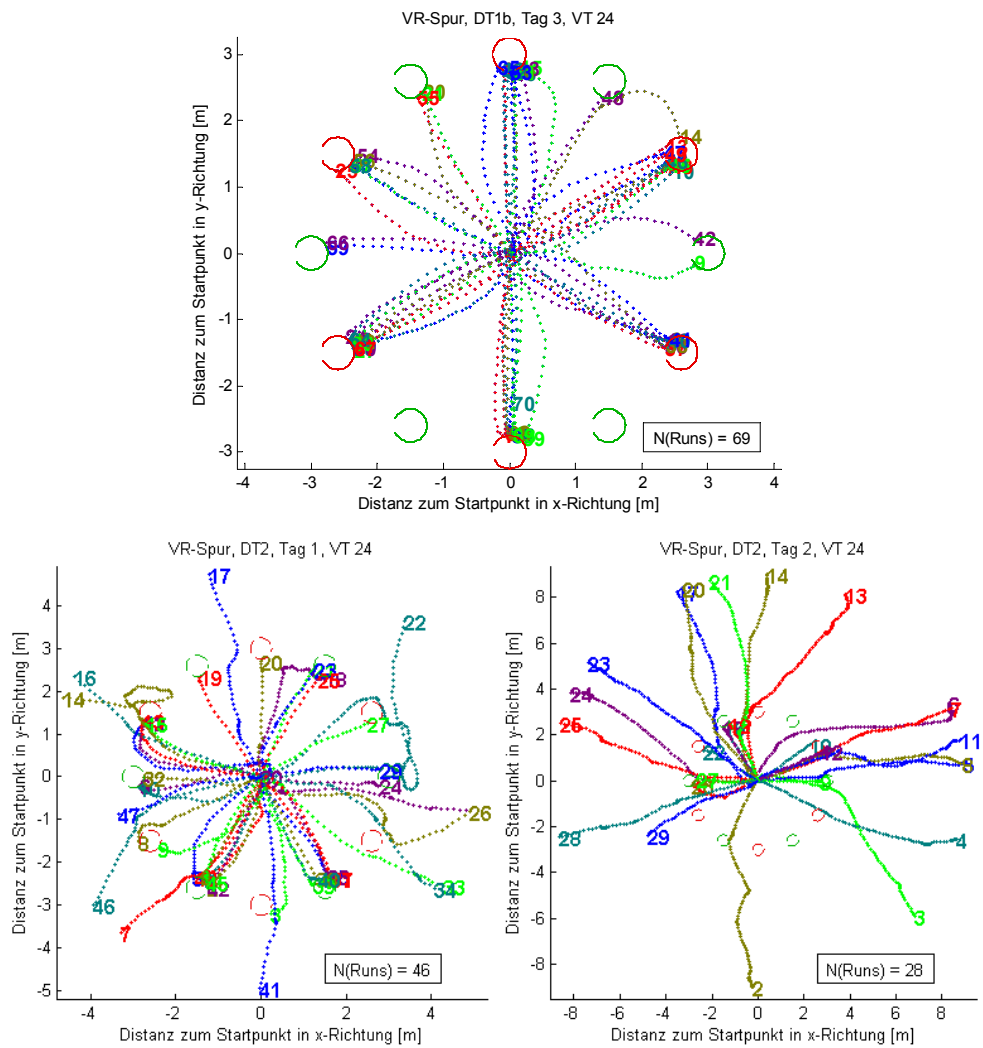


Abb. A3-3: VR-Trajektorien Versuchstier 24, DT1b, Tag 13 (A), DT2, Tag 1 (B) und 2 (C).

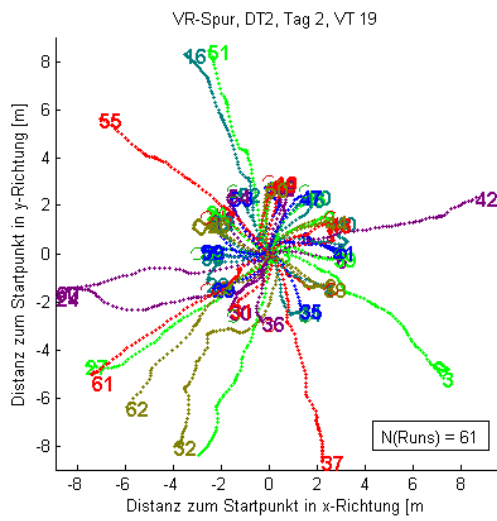
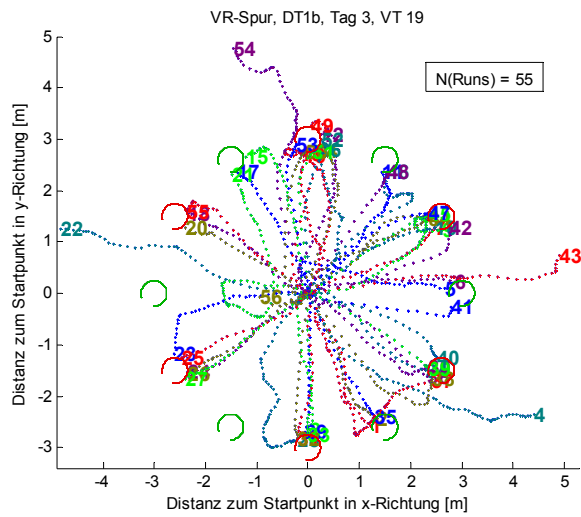


Abb.A-3-3: VR-Trajektorien Versuchstier 19, DT1b, Tag 13 (A), DT2, Tag 2 (B).

A 3-1

N (Runs)												Distance/Hit													
B						D						B						D							
Exp	22	23	24	25	26	27	16	17	18	19	20	21	Exp	22	23	24	25	26	27	16	17	18	19	20	21
1	7	5	12	7	4	7	8	13	7	12	11	6	1	9,3	27,7	10,0	24,0	20,8	16,6	25,4	8,9	30,4	10,0	11,6	16,1
2	4	12	22	15	10	7	20	22	18	12	16	19	2	16,6	8,4	4,8	6,9	13,3	20,6	19,1	4,6	10,0	13,9	14,0	6,0
3	17	18	34	17	27	11	23	21	19	9	17	12	3	5,4	11,1	3,5	10,8	3,2	9,3	14,1	7,0	15,3	26,1	13,0	9,3
4	13	18	32	20	20	17	25	36	29	26	24	8	4	19,7	10,3	3,9	14,8	4,2	8,1	18,2	5,4	6,4	8,6	10,1	12,8
5	24	27	42	24	34	23	27	41	22	25	36	34	5	5,7	6,8	3,1	10,1	3,2	12,3	11,6	5,6	18,5	10,3	4,1	6,1
6	23	20	48	21	32	28	18	47	32	20	43	32	6	9,8	10,1	3,3	8,9	3,3	4,0	15,1	4,3	5,1	13,8	3,2	4,3
7	28	29	41	27	29	26	29	58	46	38	26	41	7	11,1	4,6	3,4	6,6	3,3	7,4	20,5	4,0	4,6	4,3	4,4	4,0
8	22	35	40	49	41	29	28	62	35	37	31	45	8	23,9	7,7	3,3	3,6	3,0	5,5	15,9	3,2	8,4	5,9	4,5	3,2
9	34	40	57	37	41	32	37	59	51	45	46	61	9	6,4	4,3	3,1	4,2	3,1	4,9	7,8	4,0	4,2	5,4	4,6	3,6
10	36	42	59	51	33	36	43	64	63	37	46	55	10	8,9	5,4	2,9	3,4	4,5	4,8	7,8	3,4	3,3	7,9	3,9	3,3
11	30	45	64	50	47	30	47	64	56	48	43	67	11	14,2	4,6	3,0	3,6	3,1	8,4	5,2	4,1	3,8	4,6	3,3	3,1
12	38	52	54	53	53	41	44	60	63	63	51	66	12	8,3	3,6	3,0	3,2	3,0	4,4	8,3	3,9	3,5	3,4	3,6	3,2
13	38	54	58	50	63	34	60	54	66	49	50	55	13	10,4	3,9	2,9	3,3	2,9	6,8	4,1	6,5	3,3	4,0	3,1	4,2
14	32	45	39	43	52	51	47	55	57	59	56	62	14	10,6	4,2	3,4	3,8	3,0	3,9	4,8	5,9	4,1	3,9	3,7	3,4
15	30	47	52	33	58	56	54	48	50	53	39	47	15	12,4	4,8	3,0	4,3	2,9	3,5	4,9	7,8	3,7	3,7	5,9	3,6

A 3-1

ColumHits/Run							BadRuns																		
	B						D							B						D					
Exp	22	23	24	25	26	27	16	17	18	19	20	21	Exper	22	23	24	25	26	27	16	17	18	19	20	21
1	1,00	0,60	0,75	0,57	0,75	0,71	0,50	0,92	0,43	0,83	0,73	0,83	1	0	2	3	3	1	2	4	1	4	2	3	1
2	0,75	0,75	0,86	0,87	0,60	0,57	0,35	0,95	0,61	0,58	0,50	0,89	2	1	3	3	2	4	3	13	1	7	5	8	2
3	0,88	0,56	0,97	0,59	1,00	0,73	0,43	0,71	0,42	0,44	0,53	0,92	3	2	8	1	7	0	3	13	6	11	5	8	1
4	0,38	0,56	0,97	0,45	0,95	0,76	0,36	0,81	0,72	0,65	0,58	0,63	4	8	8	1	11	1	4	16	7	8	9	10	3
5	0,83	0,70	1,00	0,58	1,00	0,48	0,48	0,76	0,36	0,56	0,92	0,79	5	4	8	0	10	0	12	14	10	14	11	3	7
6	0,57	0,60	0,98	0,67	1,00	1,00	0,39	0,89	0,84	0,50	1,00	0,97	6	10	8	1	7	0	0	11	5	5	10	0	1
7	0,50	0,90	0,98	0,78	1,00	0,69	0,31	0,90	0,87	0,89	0,96	0,93	7	14	3	1	6	0	8	20	6	6	4	1	3
8	0,27	0,66	1,00	0,96	1,00	0,83	0,39	0,98	0,60	0,76	0,90	1,00	8	16	12	0	2	0	5	17	1	14	9	3	0
9	0,74	0,88	1,00	0,95	1,00	0,88	0,62	0,90	0,88	0,78	0,83	0,97	9	9	5	0	2	0	4	14	6	6	10	8	2
10	0,58	0,76	1,00	0,96	0,91	0,86	0,63	0,95	0,97	0,65	0,93	1,00	10	15	10	0	2	3	5	16	3	2	13	3	0
11	0,40	0,87	0,98	0,94	1,00	0,60	0,85	0,88	0,93	0,83	0,98	1,00	11	18	6	1	3	0	12	7	8	4	8	1	0
12	0,58	0,94	1,00	0,98	1,00	0,93	0,61	0,92	0,94	0,97	0,94	1,00	12	16	3	0	1	0	3	17	5	4	2	3	0
13	0,50	0,91	1,00	0,96	1,00	0,71	0,90	0,69	0,97	0,94	1,00	0,93	13	19	5	0	2	0	10	6	17	2	3	0	4
14	0,50	0,89	0,97	0,93	1,00	0,92	0,83	0,73	0,89	0,90	0,95	0,98	14	16	5	1	3	0	4	8	15	6	6	3	1
15	0,43	0,81	1,00	0,91	1,00	0,95	0,80	0,60	0,92	0,96	0,74	0,98	15	17	9	0	3	0	3	11	19	4	2	10	1

A 3-2 und 3-3

DT: Belohnungsrate

Ver Exp.	22	23	24	25	26	27	16	17	18	19	20	21
15 1	0,69	0,76	0,90	0,75	0,87	0,54	0,51	0,15	0,18	0,48	0,21	0,35
17 2	0,36	0,80	0,89	0,77	0,91	0,70	0,36	0,19	0,05	0,27	0,22	0,23
18 3	0,71	0,83	0,91	0,84	0,97	0,67	0,36	0,28	0,31	0,31	0,21	0,33
19 4	0,75	0,83	0,91	0,71	0,88	0,67	0,61	0,57	0,90	0,54	0,69	0,62
20 5	0,38	0,73	0,90	0,85	0,97	0,71	0,62	0,71	0,79	0,52	0,70	0,55
21 6	0,50	0,86	0,88	0,69	0,91	0,57	0,66	0,71	0,89	0,76	0,75	0,74
22 7	0,46	0,18	0,26	0,82	0,25	0,33	0,73	0,58	0,62	0,60	0,78	0,81
23 8	0,29	0,28	0,27	0,42	0,10	0,00	0,61	0,57	0,43	0,61	0,54	0,68

DT: Säulentrefferrate

DT2 N Runs

Ver Exp.	22	23	24	25	26	27	16	17	18	19	20	21	Verst Exp.	22	23	24	25	26	27	16	17	18	19	20	21
15 1	0,41	0,94	1,00	0,94	1,00	0,59	0,72	0,65	0,93	0,77	0,77	0,86	15 1	32	52	51	54	55	41	60	52	60	43	43	56
17 2	0,32	0,98	1,00	0,90	1,00	0,88	0,67	0,57	0,79	0,90	0,97	0,81	17 2	44	50	45	49	56	42	49	54	48	41	60	37
18 3	0,21	0,81	0,77	0,91	0,98	0,36	0,52	0,58	0,74	0,58	0,51	0,82	18 3	33	52	44	55	59	42	54	50	53	50	47	60
19 4	0,30	0,88	1,00	0,93	0,98	0,54	0,48	0,44	0,81	0,54	0,78	0,80	19 4	27	52	53	55	52	39	48	52	64	52	45	56
20 5	0,22	0,73	1,00	0,90	0,93	0,43	0,62	0,81	0,86	0,53	0,68	0,86	20 5	37	55	60	52	42	40	47	72	56	51	44	59
21 6	0,17	0,97	1,00	0,88	1,00	0,67	0,52	0,57	0,87	0,93	0,93	0,97	21 6	12	61	69	51	53	52	56	54	54	55	59	67
22 7	0,43	0,61	0,76	0,72	0,42	0,54	0,59	0,86	0,88	0,87	0,79	0,84	22 7	30	36	46	46	38	50	56	66	57	60	52	37
23 8	0,37	0,55	0,39	0,62	0,70	0,56	0,61	0,57	0,86	0,80	0,64	0,85	23 8	19	33	28	39	30	9	46	49	57	61	44	67

DT: Strecke

DT2 Treffer-Strecke

Ver Exp.	22	23	24	25	26	27	16	17	18	19	20	21	DT2	Treffer-Strecke	22	23	24	25	26	27	16	17	18	19	20	21
15 1	139	169	159	174	170	180	218	202	188	167	164	206	15,0	1,0	10,7	3,5	3,1	3,4	3,1	7,5	5,1	6,0	3,4	5,1	5,0	4,3
17 2	200	152	139	178	172	139	194	216	172	147	212	138	17,0	2,0	14,3	3,1	3,1	4,1	3,1	3,8	5,9	7,0	4,5	4,0	3,7	4,6
18 3	163	182	161	178	179	196	219	199	190	196	197	215	18,0	3,0	23,3	4,3	4,7	3,6	3,1	13,1	7,8	6,9	4,9	6,8	8,2	4,4
19 4	128	171	158	183	157	157	206	218	218	212	172	211	19,0	4,0	16,0	3,7	3,0	3,6	3,1	7,5	9,0	9,5	4,2	7,6	4,9	4,7
20 5	177	203	181	178	142	179	200	244	197	215	170	216	20,0	5,0	22,1	5,1	3,0	3,8	3,7	10,5	6,9	4,2	4,1	8,0	5,7	4,2
21 6	72	184	198	178	167	195	223	212	182	184	186	218	21,0	6,0	36,0	3,1	2,9	4,0	3,1	5,6	7,7	6,8	3,9	3,6	3,4	3,4
22 7	127	148	176	175	171	198	225	213	193	195	181	160	22,0	7,0	9,7	6,7	5,0	5,3	10,7	7,3	6,8	3,7	3,9	3,8	4,4	5,2
23 8	136	206	200	215	165	65	258	291	228	275	238	276	23,0	8,0	19,4	11,4	18,2	8,9	7,8	13,1	9,2	10,4	4,6	5,6	8,5	4,8

A 3-4

N (Runs)

Expe	B						D					
	22	23	24	25	26	27	16	17	18	19	20	21
1	37	55	60	52	42	40	56	66	57	60	52	37
2	12	61	69	51	53	52	46	49	57	61	44	67
3	33	54	80	65	55	57	46	55	45	58	40	74
4	34	67	68	64	65	56	40	55	48	54	25	87
5	36	55	78	44	73	49	57	49	52	54	37	74
6	47	55	70	48	50	36	62	82	60	62	36	81
7	40	66	77	59	45	27	40	49	77	81	35	51
8	34	68	82	67	58	41	50	71	56	59	39	53
9	33	54	70	58	60	42	43	76	69	63	53	86
10	31	37	70	72	53	59	66	88	74	72	44	89
11	37	53	76	66	59	58	48	80	65	65	43	91
12	27	52	55	45	46	46	24	63	54	51	38	67
13	32	38	54	46	45	43	55	62	50	62	27	50
14	32	38	61	61	51	10	61	48	51	54	45	57
15	24	48	58	67	26	25	47	61	69	66	46	68

Säulentrefferrate

Expe	B						D					
	22	23	24	25	26	27	16	17	18	19	20	21
1	0,22	0,73	1,00	0,90	0,93	0,43	0,59	0,86	0,88	0,87	0,79	0,84
2	0,17	0,97	1,00	0,88	1,00	0,67	0,61	0,57	0,86	0,80	0,64	0,85
3	0,27	0,91	1,00	0,92	0,98	0,82	0,59	0,71	0,67	0,84	0,70	0,97
4	0,32	0,94	1,00	0,92	0,98	0,84	0,40	0,75	0,77	0,76	0,72	1,00
5	0,33	0,89	0,99	0,77	1,00	0,92	0,68	0,61	0,75	0,76	0,46	1,00
6	0,38	0,93	0,99	0,67	1,00	0,53	0,76	0,90	0,78	0,87	0,53	0,93
7	0,30	0,97	1,00	0,92	1,00	0,44	0,45	0,73	0,92	0,96	0,69	0,71
8	0,18	0,99	1,00	0,93	1,00	0,85	0,66	0,87	0,95	0,86	0,67	0,92
9	0,27	0,93	1,00	0,93	0,98	0,81	0,67	0,88	0,90	0,87	0,81	1,00
10	0,29	0,89	1,00	0,99	1,00	0,92	0,80	0,94	0,89	0,88	0,89	0,98
11	0,38	0,98	1,00	0,95	1,00	0,84	0,69	0,94	0,97	0,89	0,88	1,00
12	0,48	1,00	1,00	0,93	1,00	0,89	0,92	0,92	0,96	0,96	0,82	1,00
13	0,53	0,97	1,00	0,93	1,00	0,98	0,91	0,97	0,92	0,98	0,85	1,00
14	0,56	0,95	1,00	1,00	1,00	0,90	0,90	0,94	0,90	0,96	0,84	0,98
15	0,17	0,94	1,00	1,00	1,00	0,72	0,74	0,85	1,00	0,94	0,83	1,00

N Säulentreffer

Expe	B						D					
	22	23	24	25	26	27	16	17	18	19	20	21
1	8	40	60	47	39	17	33	57	50	52	41	31
2	2	59	69	45	53	35	28	28	49	49	28	57
3	9	49	80	60	54	47	27	39	30	49	28	72
4	11	63	68	59	64	47	16	41	37	41	18	87
5	12	49	77	34	73	45	39	30	39	41	17	74
6	18	51	69	32	50	19	47	74	47	54	19	75
7	12	64	77	54	45	12	18	36	71	78	24	36
8	6	67	82	62	58	35	33	62	53	51	26	49
9	9	50	70	54	59	34	29	67	62	55	43	86
10	9	33	70	71	53	54	53	83	66	63	39	87
11	14	52	76	63	59	49	33	75	63	58	38	91
12	13	52	55	42	46	41	22	58	52	49	31	67
13	17	37	54	43	45	42	50	60	46	61	23	50
14	18	36	61	61	51	9	55	45	46	52	38	56
15	4	45	58	67	26	18	35	52	69	62	38	68

Belohnungsrate

Expe	B						D					
	22	23	24	25	26	27	16	17	18	19	20	21
1	0,38	0,73	0,90	0,85	0,97	0,71	0,73	0,58	0,62	0,60	0,78	0,81
2	0,50	0,86	0,88	0,69	0,91	0,57	0,61	0,57	0,43	0,61	0,54	0,68
3	0,44	0,80	0,83	0,75	0,83	0,72	0,59	0,77	0,47	0,53	0,71	0,72
4	0,55	0,86	0,96	0,80	0,95	0,74	0,56	0,83	0,70	0,71	0,72	0,68
5	0,67	0,88	0,84	0,74	0,92	0,89	0,51	0,60	0,56	0,44	0,71	0,66
6	0,61	0,78	0,91	0,59	0,96	0,68	0,45	0,72	0,55	0,59	0,42	0,71
7	0,67	0,73	0,92	0,74	0,96	0,67	0,50	0,72	0,58	0,62	0,63	0,42
8	0,50	0,84	0,89	0,87	0,98	0,86	0,48	0,63	0,55	0,67	0,65	0,59
9	0,44	0,92	0,99	0,70	0,90	0,82	0,52	0,72	0,73	0,65	0,63	0,70
10	0,56	0,91	0,99	0,69	0,87	0,87	0,47	0,80	0,58	0,68	0,67	0,77
11	0,50	0,92	1,00	0,78	0,95	0,86	0,67	0,73	0,73	0,64	0,55	0,87
12	0,85	0,87	0,96	0,86	0,96	0,80	0,68	0,88	0,73	0,78	0,61	0,87
13	0,76	0,89	1,00	0,91	0,98	0,95	0,46	0,80	0,87	0,79	0,61	0,86
14	0,61	0,89	1,00	0,89	0,98	0,67	0,58	0,62	0,76	0,83	0,66	0,93
15	0,50	0,71	0,98	0,93	1,00	0,89	0,63	0,75	0,77	0,81	0,63	0,90

A 3-4

N (RewHits)

Training 2

Expe	B						D					
	22	23	24	25	26	27	16	17	18	19	20	21
1	3	29	54	40	38	12	24	33	31	31	32	25
2	1	51	61	31	48	20	17	16	21	30	15	39
3	4	39	66	45	45	34	16	30	14	26	20	52
4	6	54	65	47	61	35	9	34	26	29	13	59
5	8	43	65	25	67	40	20	18	22	18	12	49
6	11	40	63	19	48	13	21	53	26	32	8	53
7	8	47	71	40	43	8	9	26	41	48	15	15
8	3	56	73	54	57	30	16	39	29	34	17	29
9	4	46	69	38	53	28	15	48	45	36	27	60
10	5	30	69	49	46	47	25	66	38	43	26	67
11	7	48	76	49	56	42	22	55	46	37	21	79
12	11	45	53	36	44	33	15	51	38	38	19	58
13	13	33	54	39	44	40	23	48	40	48	14	43
14	11	32	61	54	50	6	32	28	35	43	25	52
15	2	32	57	62	26	16	22	39	53	50	24	61

Distance

Expe	B						D					
	22	23	24	25	26	27	16	17	18	19	20	21
1	177	203	181	178	142	179	225	213	193	195	181	160
2	72	184	198	178	167	195	258	291	228	275	238	276
3	255	200	231	225	176	238	269	267	246	245	212	241
4	252	226	199	230	215	239	274	261	228	263	135	268
5	263	209	231	215	210	189	287	274	236	259	249	222
6	315	201	227	257	150	224	300	290	266	247	222	291
7	295	215	221	221	147	192	263	272	268	264	176	272
8	284	215	233	232	177	166	264	266	202	231	197	198
9	254	195	209	213	189	188	231	272	251	243	217	262
10	247	163	209	220	173	213	287	282	268	279	182	280
11	262	174	220	229	186	237	255	261	206	246	162	274
12	178	166	173	171	141	176	115	227	183	181	168	211
13	196	134	166	172	148	143	203	201	184	203	118	176
14	201	147	184	194	164	47	229	201	187	187	188	198
15	219	167	181	207	94	132	232	243	211	245	191	219

BadRuns

Expe	B						D					
	22	23	24	25	26	27	16	17	18	19	20	21
1	29	15	0	5	3	23	23	9	7	8	11	6
2	10	2	0	6	0	17	18	21	8	12	16	10
3	24	5	0	5	1	10	19	16	15	9	12	2
4	23	4	0	5	1	9	24	14	11	13	7	0
5	24	6	1	10	0	4	18	19	13	13	20	0
6	29	4	1	16	0	17	15	8	13	8	17	6
7	28	2	0	5	0	15	22	13	6	3	11	15
8	28	1	0	5	0	6	17	9	3	8	13	4
9	24	4	0	4	1	8	14	9	7	8	10	0
10	22	4	0	1	0	5	13	5	8	9	5	2
11	23	1	0	3	0	9	15	5	2	7	5	0
12	14	0	0	3	0	5	2	5	2	2	7	0
13	15	1	0	3	0	1	5	2	4	1	4	0
14	14	2	0	0	0	1	6	3	5	2	7	1
15	20	3	0	0	0	7	12	9	0	4	8	0

Distance/CH

Expe	B						D					
	22	23	24	25	26	27	16	17	18	19	20	21
1	22,1	5,1	3,0	3,8	3,7	10,5	6,8	3,7	3,9	3,8	4,4	5,17
2	36,0	3,1	2,9	4,0	3,1	5,6	9,2	10,4	4,6	5,6	8,5	4,84
3	28,3	4,1	2,9	3,8	3,3	5,1	9,9	6,8	8,2	5,0	7,6	3,34
4	22,9	3,6	2,9	3,9	3,4	5,1	17,1	6,4	6,2	6,4	7,5	3,08
5	21,9	4,3	3,0	6,3	2,9	4,2	7,4	9,1	6,1	6,3	14,6	3,00
6	17,5	3,9	3,3	8,0	3,0	11,8	6,4	3,9	5,7	4,6	11,7	3,88
7	24,6	3,4	2,9	4,1	3,3	16,0	14,6	7,6	3,8	3,4	7,3	7,55
8	47,3	3,2	2,8	3,7	3,1	4,8	8,0	4,3	3,8	4,5	7,6	4,03
9	28,2	3,9	3,0	4,0	3,2	5,5	8,0	4,1	4,0	4,4	5,0	3,05
10	27,4	4,9	3,0	3,1	3,3	3,9	5,4	3,4	4,1	4,4	4,7	3,22
11	18,7	3,3	2,9	3,6	3,2	4,8	7,7	3,5	3,3	4,2	4,3	3,01
12	13,7	3,2	3,1	4,1	3,1	4,3	5,2	3,9	3,5	3,7	5,4	3,15
13	11,5	3,6	3,1	4,0	3,3	3,4	4,1	3,4	4,0	3,3	5,1	3,53
14	11,2	4,1	3,0	3,2	3,2	5,2	4,2	4,5	4,1	3,6	4,9	3,54
15	54,7	3,7	3,1	3,1	3,6	7,3	6,6	4,7	3,1	4,0	5,0	3,22

N (RewHits)

A 3-1

ExperimentTag												Distance													
1	B						D							B						D					
2	22	23	24	25	26	27	16	17	18	19	20	21	Exper	22	23	24	25	26	27	16	17	18	19	20	21
3	7	3	9	4	3	5	4	12	3	10	8	5	1	65	83	90	96	62	83	102	107	91	100	93	81
4	3	9	19	13	6	4	7	21	11	7	8	17	2	50	76	92	90	80	83	133	96	110	97	112	102
5	15	10	33	10	27	8	10	15	8	4	9	11	3	81	111	116	108	88	74	141	105	122	105	117	103
6	5	10	31	9	19	13	9	29	21	17	14	5	4	99	103	121	133	80	106	164	157	134	147	141	64
7	20	19	42	14	34	11	13	31	8	14	33	27	5	114	129	132	141	110	136	151	174	148	144	136	166
8	13	12	47	14	32	28	7	42	27	10	43	31	6	128	121	157	125	105	112	106	181	138	138	137	133
9	14	26	40	21	29	18	9	52	40	34	25	38	7	156	119	134	138	97	133	185	206	183	146	110	153
10	6	23	40	47	41	24	11	61	21	28	28	45	8	143	176	134	171	122	131	175	197	176	166	126	145
11	25	35	57	35	41	28	23	53	45	35	38	59	9	159	149	176	146	125	138	179	212	190	191	176	212
12	21	32	59	49	30	31	27	61	61	24	43	55	10	186	174	173	169	134	149	211	209	201	190	166	183
13	12	39	63	47	47	18	40	56	52	40	42	67	11	170	181	186	167	147	151	208	229	196	185	139	208
14	22	49	54	52	53	38	27	55	59	61	48	66	12	182	178	160	165	161	167	223	216	209	206	173	209
15	19	49	58	48	63	24	54	37	64	46	50	51	13	198	191	170	158	183	164	222	240	210	186	155	214
	16	40	38	40	52	47	39	40	51	53	53	61	14	170	168	130	151	154	182	188	235	210	209	198	209
	13	38	52	30	58	53	43	29	46	51	29	46	15	161	183	155	129	170	183	213	226	170	190	171	165

A 3-2 und 3-3

Säulentrefferrate, Mittelwerte von je 3 Tagen
DT: Median Medi: 1. Q 1. Q 3. Q 3. Q

	B	D	B	D	B	D
	0,92	0,75	0,91	0,66	0,92	0,80
	0,90	0,73	0,86	0,62	0,97	0,83
	0,58	0,78	0,56	0,71	0,58	0,84
	0,93	0,91	0,87	0,86	0,99	0,93
	0,87	0,79	0,82	0,69	0,90	0,85

Belohnungsrate, Mitt ohne 22!

DT: Median Medi: 1. Q 1. Q 3. Q 3. Q

	B	D	B	D	B	D
	0,79	0,26	0,79	0,21	0,90	0,34
	0,81	0,65	0,75	0,63	0,90	0,70
	0,23	0,63	0,17	0,58	0,26	0,66
	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
	0,80	0,65	0,75	0,64	0,81	0,66

N Runs

DT: Median Medi: 1. Q 1. Q 3. Q 3. Q

	B	D	B	D	B	D
	51,3	51,5	46,7	50,3	52,7	53,3
	52,7	55,3	49,0	50,9	56,0	59,0
	34,5	54,5	34,0	51,3	37,0	57,4
	48,7	53,7	47,0	52,7	49,7	54,4
	48,8	53,6	47,9	52,3	49,5	55,0

Säulenstrecke

DT: Median Medi: 1. Q 1. Q 3. Q 3. Q

	B	D	B	D	B	D
	3,65	5,44	3,62	4,64	3,68	6,09
	3,78	5,52	3,29	4,23	3,97	6,73
	9,26	5,73	9,07	4,77	10,21	6,92
	3,79	4,07	3,11	3,78	4,31	4,53
	4,76	5,11	4,36	4,46	4,90	6,21

A 3-4

		Säulentrefferrate						Belohnungsrate							
		Gruppe B			Gruppe D					Gruppe B			Gruppe D		
Tag		Median	1. Quartil	3. Quartil	Median	1. Quartil	3. Quartil	Tag		Median	1. Quartil	3. Quartil	Median	1. Quartil	3. Quartil
1		0,90	0,73	0,93	0,85	0,80	0,87	1		0,85	0,73	0,90	0,67	0,60	0,77
2		0,97	0,88	1,00	0,72	0,62	0,84	2		0,86	0,69	0,88	0,59	0,54	0,61
3		0,92	0,91	0,98	0,70	0,68	0,81	3		0,80	0,75	0,83	0,65	0,55	0,72
4		0,94	0,92	0,98	0,75	0,73	0,77	4		0,86	0,80	0,95	0,71	0,68	0,72
5		0,92	0,89	0,99	0,72	0,63	0,76	5		0,88	0,84	0,89	0,58	0,53	0,65
6		0,93	0,67	0,99	0,83	0,76	0,89	6		0,78	0,68	0,91	0,57	0,47	0,68
7		0,97	0,92	1,00	0,72	0,69	0,88	7		0,74	0,73	0,92	0,60	0,52	0,62
8		0,99	0,93	1,00	0,87	0,72	0,91	8		0,87	0,86	0,89	0,61	0,56	0,65
9		0,93	0,93	0,98	0,88	0,83	0,89	9		0,90	0,82	0,92	0,68	0,63	0,71
10		0,99	0,92	1,00	0,89	0,88	0,93	10		0,87	0,87	0,91	0,67	0,60	0,75
11		0,98	0,95	1,00	0,91	0,89	0,96	11		0,92	0,86	0,95	0,70	0,65	0,73
12		1,00	0,93	1,00	0,94	0,92	0,96	12		0,87	0,86	0,96	0,75	0,69	0,84
13		0,98	0,97	1,00	0,94	0,91	0,98	13		0,95	0,91	0,98	0,79	0,65	0,85
14		1,00	0,95	1,00	0,92	0,90	0,96	14		0,89	0,89	0,98	0,71	0,63	0,81
15		1,00	0,94	1,00	0,90	0,83	0,98	15		0,93	0,89	0,98	0,76	0,66	0,80

A 3-4

N Runs							Distance [m]							Treffer-Strecke [m]						
Tag	Gruppe B			Gruppe D			Tag	Gruppe B			Gruppe D			Tag	Gruppe B			Gruppe D		
	Median	1. Quartil	3. Quartil	Median	1. Quartil	3. Quartil		Median	1. Quartil	3. Quartil	Median	1. Quartil	3. Quartil		Median	1. Quartil	3. Quartil	Median	1. Quartil	3. Quartil
1	52,0	42,0	55,0	56,5	53,0	59,3	1	179	178	181	194	184	209	1	3,79	3,7	5,1	4,14	3,8	5,0
2	53,0	52,0	61,0	53,0	46,8	60,0	2	184	178	195	267	243	276	2	3,14	3,1	4,0	7,07	5,0	9,0
3	57,0	55,0	65,0	50,5	45,3	57,3	3	225	200	231	246	242	261	3	3,76	3,3	4,1	7,20	5,5	8,0
4	65,0	64,0	67,0	51,0	42,0	54,8	4	226	215	230	262	236	267	4	3,59	3,4	3,9	6,40	6,2	7,2
5	55,0	49,0	73,0	53,0	49,8	56,3	5	210	209	215	254	239	270	5	4,19	3,0	4,3	6,84	6,1	8,7
6	50,0	48,0	55,0	62,0	60,5	76,3	6	224	201	227	278	252	291	6	3,94	3,3	8,0	5,12	4,1	6,2
7	59,0	45,0	66,0	50,0	42,3	70,5	7	215	192	221	266	264	271	7	3,36	3,3	4,1	7,44	4,7	7,6
8	67,0	58,0	68,0	54,5	50,8	58,3	8	215	177	232	216	199	256	8	3,21	3,1	3,7	4,41	4,1	6,8
9	58,0	54,0	60,0	66,0	55,5	74,3	9	195	189	209	247	234	259	9	3,90	3,2	4,0	4,25	4,0	4,9
10	59,0	53,0	70,0	73,0	67,5	84,5	10	209	173	213	280	271	282	10	3,26	3,1	3,9	4,24	3,6	4,6
11	59,0	58,0	66,0	65,0	52,3	76,3	11	220	186	229	250	216	260	11	3,35	3,2	3,6	3,86	3,3	4,3
12	46,0	46,0	52,0	52,5	41,3	60,8	12	171	166	173	182	171	204	12	3,20	3,1	4,1	3,80	3,6	4,9
13	45,0	43,0	46,0	52,5	50,0	60,3	13	148	143	166	192	178	203	13	3,40	3,3	3,6	3,76	3,4	4,0
14	51,0	38,0	61,0	52,5	48,8	56,3	14	164	147	184	193	187	200	14	3,21	3,2	4,1	4,11	3,7	4,4
15	48,0	26,0	58,0	63,5	50,5	67,5	15	167	132	181	225	213	240	15	3,63	3,1	3,7	4,31	3,4	4,9

B: Ergebnisse der Signifikanztests

B-1: p-Werte für die Verteilung von Säulentreffern und BadRuns

(Chi²-Test der Verteilung gegen Zufallsniveau von 1/3, nach Lamprecht, 1999)

Versuchstag	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	Versuch
1	-	***	-	***	**	*	***	-	**	-	-	*	T1
2	-	***	*	-	-	***	-	**	***	***	-	-	T1
3	-	***	-	-	-	***	***	-	***	*	***	**	T1
4	-	***	***	***	*	-	-	-	***	-	***	***	T1
5	-	***	-	*	***	***	***	***	***	*	***	-	T1
6	-	***	***	-	***	***	*	*	***	**	***	***	T1
7	-	***	***	***	***	***	-	***	***	***	***	***	T1
8	-	***	***	***	***	***	-	***	***	***	***	***	T1
9	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	T1
10	***	***	***	***	***	***	**	***	***	***	***	***	T1
11	***	***	***	***	***	***	-	***	***	***	***	**	T1
12	***	***	***	***	***	***	**	***	***	***	***	***	T1
13	***	***	***	***	***	***	*	***	***	***	***	***	T1
14	***	***	***	***	***	***	-	***	***	***	***	***	T1
15	***	***	***	***	***	***	-	***	***	***	***	***	T1
16	***	***	***	***	***	***	-	***	***	***	***	***	DT1a
17	***	***	***	***	***	***	-	***	***	***	***	***	DT1a
18	**	***	***	***	*	***	-	***	***	***	***	-	DT1a
19	*	-	***	**	***	***	-	***	***	***	***	**	DT1b
20	***	***	***	**	***	***	-	***	***	***	***	-	DT1b
21	**	***	***	***	***	***	-	***	***	***	***	***	DT1b
22	***	***	***	***	***	***	-	***	***	***	-	**	DT2
23	***	***	***	***	***	***	-	*	-	***	***	-	DT2
24	***	***	***	***	***	***	-	***	***	***	***	***	T2
25	-	***	***	***	***	***	-	***	***	***	***	***	T2
26	***	***	***	***	-	***	-	***	***	***	***	***	T2
27	***	***	***	***	*	***	-	***	***	***	***	*	T2
28	-	***	***	***	***	***	-	***	***	***	***	-	T2
29	***	***	***	***	***	***	-	***	***	***	***	***	T2
30	***	***	***	***	***	***	-	***	***	***	***	***	T2
31	***	***	***	***	***	***	-	***	***	***	***	***	T2
32	***	***	***	***	***	***	-	***	***	***	***	***	T2
33	***	***	***	***	***	***	-	***	***	***	***	***	T2
34	***	***	***	***	***	***	*	***	***	***	***	***	T2
35	***	***	***	***	***	***	**	***	***	***	***	***	T2
36	***	***	***	***	***	***	-	***	***	***	***	***	T2
37	***	***	***	***	***	***	-	***	***	***	***	***	PF-1
38	***	***	***	***	***	***	-	***	***	***	***	***	PF-2
39	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	PF-4
40	***	***	***	***	***	***	*	***	***	***	***	***	PF-6
41	***	***	***	***	***	***	-	***	***	***	***	***	PF-7
42	***	***	***	***	***	***	-	***	***	***	***	***	PF-3
43	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	PF+1
44	***	***	***	***	***	***	**	***	***	***	***	***	b/PF-5
45	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	PF+2
46	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	PF-5
47	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	T2
48	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	K-1
49	***	***	***	***	***	***	***	**	***	***	***	***	K-2
50	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	K-3
51	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	K-4

***: p < 0,001

** : p < 0,01

* : p < 0,05

B: Ergebnisse der Signifikanztests

B-2: p-Werte für die Verteilung von belohnten und unbelohnten Säulentreffern

(Chi²-Test der Verteilung gegen Zufallsniveau von 50%, nach Lamprecht, 1999)

Versuchstag	Versuchstier												
	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26		27
15	-	***	***	-	***	*	-	***	***	***	***	-	DT1a
17	-	***	***	**	***	**	-	***	***	***	***	*	DT1a
18	-	**	*	*	**	*	-	***	***	***	***	-	DT1a
19	-	-	***	-	*	-	-	***	***	**	***	-	DT1b
20	-	**	***	-	*	-	-	**	***	***	***	-	DT1b
21	-	*	***	***	***	***	-	***	***	*	***	-	DT1b
22	*	-	-	-	***	**	-	**	**	***	*	-	DT2
23	-	-	-	-	-	**	-	*	-	-	***	**	DT2
24	-	**	-	-	*	***	-	***	***	***	***	**	T2
25	-	***	*	*	-	**	-	***	***	***	***	**	T2
26	-	-	-	-	-	**	-	***	***	*	***	***	T2
27	-	***	-	-	-	***	-	***	***	-	***	-	T2
28	-	*	-	-	-	-	-	***	***	***	***	-	T2
29	-	-	-	*	-	-	-	***	***	***	***	***	T2
30	-	***	***	*	-	***	-	***	***	**	***	***	T2
31	-	***	-	**	-	***	-	***	***	**	***	***	T2
32	-	***	***	*	-	***	-	***	***	***	***	***	T2
33	-	***	**	***	-	***	*	***	***	***	***	***	T2
34	-	***	***	***	-	***	-	***	***	***	***	***	T2
35	-	-	***	***	-	***	-	***	***	***	***	-	T2
36	-	***	***	***	-	***	-	**	***	***	***	**	T2
37	-	-	***	*	**	***	-	***	***	***	***	***	PF-1
38	-	***	***	**	-	***	-	***	***	**	***	*	PF-2
39	-	**	*	-	*	*	-	-	-	*	**	-	PF-4
40	-	-	-	-	-	-	-	-	**	-	-	-	PF-6
41	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	PF-7
42	-	-	**	***	-	***	-	-	***	-	**	**	PF-3
43	-	**	-	***	-	***	***	***	***	***	***	***	PF+1
44	-	**	-	-	-	***	-	-	-	-	**	*	b/PF-5
45	-	***	***	***	-	***	***	***	***	***	***	***	PF+2
46	-	*	*	*	-	-	-	-	-	-	-	-	PF-5
47	-	***	***	***	-	***	***	**	***	***	***	***	T2
48	-	***	***	**	-	***	-	***	***	***	***	**	K-m
49	-	***	***	***	-	***	***	*	***	***	***	***	K-m
50	-	-	-	-	**	-	***	***	***	***	***	***	K-d
51	-	***	***	***	-	***	-	***	***	***	**	*	K-h

***: p < 0,001

** : p < 0,01

* : p < 0,05

B: Ergebnisse der Signifikanztests

B-3: Ränge (zurückgelegte Strecke) und p-Wert des Rangsummentests

(nach Lamprecht, 1999)

Versuchstier												***: p < 0,001	** : p < 0,01	*: p < 0,05						
22	23	24	25	26	27	16	17	18	19	20	21	R1	R2	U1	U2	Versuchstag	zweiseitig	einseitig	Versuch	
11	8	7	4	12	9	2	1	6	3	5	10	51	27	6	30	1	n.s.	*	Tr1	
12	11	7	8	10	9	1	6	3	5	2	4	57	21	0	36	2	**	**	Tr1	
11	5	4	6	10	12	1	7	2	8	3	9	48	30	9	27	3	n.s.	n.s.	Tr1	
10	9	7	6	11	8	1	2	5	3	4	12	51	27	6	30	4	n.s.	*	Tr1	
11	10	9	6	12	7	3	1	4	5	8	2	55	23	2	34	5	**	**	Tr1	
7	9	2	8	12	10	11	1	3	4	5	6	48	30	9	27	6	n.s.	n.s.	Tr1	
4	10	8	7	12	9	2	1	3	6	11	5	50	28	7	29	7	n.s.	*	Tr1	
8	3	9	5	12	10	4	1	2	6	11	7	47	31	10	26	8	n.s.	n.s.	Tr1	
8	9	6	10	12	11	5	1	4	3	7	2	56	22	1	35	9	**	**	Tr1	
5	7	8	9	12	11	1	2	3	4	10	6	52	26	5	31	10	*	*	Tr1	
8	7	5	9	11	10	3	1	4	6	12	2	50	28	7	29	11	n.s.	*	Tr1	
6	7	12	10	11	9	1	2	3	5	8	4	55	23	2	34	12	**	**	Tr1	
5	6	9	11	8	10	2	1	4	7	12	3	49	29	8	28	13	n.s.	n.s.	Tr1	
8	9	12	11	10	7	6	1	2	4	5	3	57	21	0	36	14	**	**	Tr1	
12	8	11	6	7	5	1	3	4	9	10	2	49	29	8	28	15	n.s.	n.s.	DT1	
10	4	11	12	8	5	2	1	7	3	6	9	50	28	7	29	16	n.s.	*	Tr1	
3	8	11	5	7	10	4	1	6	9	2	12	44	34	13	23	17	n.s.	n.s.	DT1	
11	8	12	10	9	6	1	3	7	5	4	2	56	22	1	35	18	**	**	DT1	
12	8	9	6	10	11	5	1	2	3	7	4	56	22	1	35	19	**	**	DT1	
10	4	7	9	12	8	5	1	6	3	11	2	50	28	7	29	20	n.s.	*	DT1	
12	8	4	10	11	5	1	3	9	7	6	2	50	28	7	29	21	n.s.	*	DT1	
12	11	7	8	9	3	1	2	5	4	6	10	50	28	7	29	22	n.s.	*	DT2	
11	8	9	7	10	12	4	1	6	3	5	2	57	21	0	36	23	**	**	DT2	
3	11	8	9	12	7	1	2	4	5	10	6	50	28	7	29	24	n.s.	*	Tr2	
5	9	11	7	10	6	1	4	8	3	12	2	48	30	9	27	25	n.s.	n.s.	Tr2	
3	11	7	9	10	12	1	2	6	4	5	8	52	26	5	31	26	*	*	Tr2	
1	11	8	6	12	9	2	4	5	7	10	3	47	31	10	26	27	n.s.	n.s.	Tr2	
1	9	8	7	12	10	6	2	4	5	11	3	47	31	10	26	28	n.s.	n.s.	Tr2	
1	7	4	5	11	12	3	2	8	6	10	9	40	38	17	19	29	n.s.	n.s.	Tr2	
3	10	9	8	11	12	6	1	4	5	7	2	53	25	4	32	30	*	*	Tr2	
6	12	9	7	11	8	1	2	5	4	10	3	53	25	4	32	31	*	*	Tr2	
2	11	8	7	10	6	4	3	9	5	12	1	44	34	13	23	32	n.s.	n.s.	Tr2	
5	10	7	8	11	6	12	1	3	4	9	2	47	31	10	26	33	n.s.	n.s.	Tr2	
4	11	8	7	9	10	2	3	5	1	12	6	49	29	8	28	34	n.s.	n.s.	Tr2	
2	11	9	5	10	12	1	3	7	8	6	4	49	29	8	28	35	n.s.	n.s.	Tr2	
5	10	9	7	12	11	3	2	6	1	8	4	54	24	3	33	36	*	**	Tr2	
12	11	7	6	9	10	2	1	5	3	8	4	55	23	2	34	37	**	**	DT3	
12	10	9	7	11	6	3	1	5	4	8	2	55	23	2	34	38	**	**	DT3	
6	11	9	7	12	8	3	1	5	10	4	2	53	25	4	32	39	*	*	DT3	
10	9	7	8	12	11	4	2	6	1	5	3	57	21	0	36	40	**	**	DT3	
1	11	9	6	12	10	3	2	4	5	7	8	49	29	8	28	41	n.s.	n.s.	DT3	
6	10	8	7	12	11	1	5	4	2	9	3	54	24	3	33	42	*	**	DT3	
12	11	8	7	9	10	3	1	6	5	4	2	57	21	0	36	43	**	**	DT3	
12	11	6	4	9	5	7	2	10	3	8	1	47	31	10	26	44	n.s.	n.s.	-	
11	10	9	7	12	6	4	1	3	5	8	2	55	23	2	34	45	**	**	DT3	
9	12	8	5	11	10	2	1	3	7	6	4	55	23	2	34	46	**	**	DT3	
7	9	10	6	11	2	4	1	8	5	12	3	45	33	12	24	47	n.s.	n.s.	Tr2	
5	10	9	7	12	8	3	1	4	6	11	2	51	27	6	30	48	n.s.	*	K1	
7	12	11	8	9	3	4	1	6	5	10	2	50	28	7	29	49	n.s.	*	K2	
7	11	10	3	5	2	4	1	9	8	12	6	38	40	19	17	50	n.s.	n.s.	K2	
6	11	7	5	12	8	4	1	3	10	9	2	49	29	8	28	51	n.s.	n.s.	K3	
6	2	4	7	1	3	11	12	8	9	5	10	23	55	34	2	Gesamt	p = 0,01 (zweiseitig)			