

**Wiedererkennung ungefilterter und Fourier-gefilterter Schwarz-
weißmuster durch Honigbienen (*Apis mellifera* L.) –
Evidenz für Parameterextraktion ohne
retinotopes Template-Matching**

Dissertation

zur Erlangung des akademischen Grades

doctor rerum naturalium

(Dr. rer. nat.)

im Fach Biologie

eingereicht an der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät I

der Humboldt-Universität zu Berlin

von

Diplom-Biologin Daniela Margarete Efler

geb. am 11.04.1970 in Stuttgart-Bad Cannstatt

Präsident der Humboldt-Universität zu Berlin

Professor Dr. Jürgen Mlynek

Dekan der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät I

Professor Dr. Michael Linscheid

1. Gutachter: Professor Dr. B. Ronacher
2. Gutachter: Professor Dr. M. Giurfa
3. Gutachter: Professor Dr. J. Erber

Datum der Einreichung: 17.10.2003

Datum der mündlichen Prüfung: 06.02.2004

*Das Leben der Bienen ist ein Zauberbrunnen.
Je mehr man aus ihm schöpft, desto reichlicher fließt er.*

Karl von Frisch

Inhaltsverzeichnis

Motivation	1
1 Einleitung	2
1.1 Objekterkennung von Insekten	2
1.2 Musterdiskriminierung durch Insekten	4
1.3 Fragestellungen dieser Arbeit	5
2 Material und Methoden	8
2.1 Versuchstiere	8
2.2 Messaufbau	8
2.2.1 Versuchsanordnung	8
2.2.2 Fütterungsapparatur	10
2.2.3 Waschreihe	11
2.2.4 Videodokumentation	11
2.3 Musterauswahl	12
2.3.1 Schwarzweißmuster	12
2.3.2 Bestimmung des Flächenüberlappungsgrads	12
2.3.3 Verschobene Muster	16
2.3.4 Gefilterte Muster	16
2.4 Dressur- und Lernsituation	20
2.4.1 Andressur	20
2.4.2 Dressur-Paradigmen und Training	20
2.5 Datenaufnahme und Auswertung	21
2.5.1 Differenztests	21
2.5.2 Videoaufnahmen	22
2.5.3 Statistische Überprüfung	23
2.6 Einordnung des Wahlverhaltens der Bienen als Lernerfolgsnachweis	23
2.6.1 Eignung des Setzerverhaltens bzw. Anflugverhaltens als Lernerfolgsnachweis	23
2.6.2 Vorhandensein einer möglichen „spontanen Präferenz“	25
2.6.3 Einordnung der Verhaltensdaten als Grundlage der Musterdiskriminierung	29
3 Ergebnisse	33
3.1 Wahlverhalten der Bienen vor dem Hintergrund einer Musterbewertung durch retinotop Template-Matching-Mechanismen	33
3.1.1 Diskriminierung größenvariiertes Muster durch Bienen nach Training A und Training B	33
3.1.2 Einfluss des Flächenüberlappungsgrads auf die Diskriminierungsleistung im Vergleich mit weiteren Mustereigenschaften	34
3.1.3 Erweiterung des Template-Matching-Begriffs	38
3.1.4 Befunde der Reziprokdressur Training C	43
3.1.5 Retinotoper Template-Matching-Mechanismus als mögliche Grundlage für Größengeneralisation nach Training C	46
3.1.6 Retinotoper Template-Matching-Mechanismus als mögliche Basis für die Rotationsinvarianz nach Training C	51
3.1.7 Zusammenfassung: Evidenzen gegen einen retinotopen Template-Matching-Mechanismus	54
3.2 Vermeidung des unbelohnten Dressurmusters als einfache Bewertungsregel	55
3.2.1 Wahlverhalten in Tests gegen das unbelohnte Dressurmuster nach Training A	55
3.2.2 Wahlverhalten in Tests gegen das unbelohnte Dressurmuster nach Training C	56
3.2.3 Wahlverhalten in Tests gegen neutrale bzw. unbekannte Muster nach Training C	56
3.2.4 Zusammenfassung der Evidenzen gegen eine Vermeidung des unbelohnten Musters	57
3.3 Verwendung globaler Parameter zur Ähnlichkeitsbewertung der Testmuster	57
3.3.1 Position des Papierhintergrunds im Vergleich zur Musterposition	57
3.3.2 Musterposition bezogen auf das Belohnungsröhrchen	58

3.3.3	Musterunterscheidung einiger gleichweit verschobener Testmuster	61
3.3.4	Dressur auf verschobenes Dressurmusterpaar des Trainings A	64
3.3.5	Zusammenfassung: Einfluss der Musterposition auf die Musterunterscheidung durch Bienen	66
3.4	Ähnlichkeitsbewertung der Testmuster durch lokale Musterparameter	67
3.4.1	Rotation von Musterelementen	67
3.4.2	Verschiebung, Vergrößerung oder Wegnahme von Musterelementen	68
3.4.3	Zusammenfassung: Bewertung lokaler Mustereigenschaften durch die Bienen	70
3.5	Überprüfung weiterer Mustereigenschaften auf ihre Bedeutung für die Bewertung von Musterähnlichkeiten	70
3.5.1	Durchgezogene Kanten im Vergleich zu unterbrochenen Kanten nach Training A	70
3.5.2	Einfluss des Vorhandenseins und der Orientierung von Kanten nach Training A	71
3.5.3	Durchgehende Kanten im Vergleich zur zentralen Kompaktheit nach Training A	74
3.5.4	Bewertung der Musterzerstreutheit nach Training C	75
3.5.5	Präferenz von Mustern ohne Ähnlichkeiten mit dem belohnten Muster - der Ausnahmefall der kleineren Kreisscheibe	77
3.5.6	Zusammenfassung: Beteiligung weiterer Mustereigenschaften bei der Bewertung der Ähnlichkeit von Testmustern	78
3.6	Anpassung des Flugverhaltens an die Wahrnehmung von Mustereigenschaften	79
3.6.1	Flugtrajektorien der Bienen vor verschiedenen Mustern	79
3.6.2	Aufenthaltsverteilung der Bienen im Verhältnis zu ihrer Geschwindigkeit	81
3.6.3	Richtungspräferenz des An- und Abflugverhaltens der Bienen	84
3.6.4	Aufenthaltsfrequenzen der Bienen vor unterschiedlichen Musterbereichen	85
3.6.5	Zusammenfassung: Ergebnisse der Videoanalyse des Flugverhaltens der Bienen	90
3.7	Einfluss der unterschiedlichen Abbildungsschärfe auf die Musterbewertung	91
3.7.1	Nehmen Bienen unterschiedlich gefilterte Muster gleich gut wahr?	91
3.7.2	Welche Frequenzanteile sind für die Bewertung von Mustern wesentlich?	95
3.7.3	Welche Frequenzanteile benötigen Bienen zur Bewertung von gefilterten Bildern?	99
3.7.4	Zusammenfassung: Versuche mit Fourier-gefilterten Mustern	103
4	Diskussion	104
4.1	Ergebnisübersicht	104
4.2	Bewerten Bienen Muster gemäß retinotoper Template-Matching-Mechanismen?	105
4.2.1	Abgestuftes Wahlverhalten als Hinweis auf Template-Matching-Mechanismen	105
4.2.2	Bewertung des Flächenüberlappungsgrads Q mit dem belohnten Muster TR+	106
4.3	Welche Mustereigenschaften ziehen Bienen zur Musterbewertung heran?	107
4.3.1	Bienen kehren Musterbewertungen nach reziproken Dressurparadigmen nicht symmetrisch um	107
4.3.2	Bienen lernen die Eigenschaften des Dressurmusterpaars unterschiedlich gut	108
4.3.3	Bienen nehmen Musterzerstreutheit (<i>pattern disruption</i>) bzw. Durchgängigkeit zum Zentrum als Mustereigenschaft wahr	109
4.3.4	Bestimmte Mustermerkmale werden von den Bienen nur untergeordnet ausgewertet	110
4.4	Wie genau werden Mustereigenschaften von Bienen ausgewertet?	113
4.4.1	Bienen bewerten die Verschiebung oder Größenänderung von Musterelementen nur untergeordnet	113
4.4.2	Bienen bewerten grobe vor feinen Mustereigenschaften	113
4.5	Wie scharf werden Muster von Bienen wahrgenommen?	114
4.5.1	Abbildungsschärfe der Muster kann Folge der neuronalen Verarbeitung sein	114
4.5.2	Fourier-Filterungen erlauben gezielte Variationen der Bildinformation	115
4.5.3	Einfluss von Hochpass- und Tiefpass-Filterung auf die Musterwahrnehmung	115
4.5.4	Einfluss des abgebildeten Frequenzbereichs und der Filterbreite auf die Musterbewertung	116
4.5.5	Einfluss der Auswertungsgenauigkeit auf die Musterwahrnehmung	117
4.6	Tragen alle Parameter gleich stark zur Musterdiskriminierung bzw. Generalisation von TR+ bei?	119

4.7	Welche Ursachen kann eine Wichtung bewerteter Mustermerkmale (Parameterhierarchie) haben?	120
4.7.1	Betonung des Musterzentrums durch zentrale Belohnung	120
4.7.2	Mögliche Ursachen für die besondere Betonung des Musterzentrums	121
4.7.3	Einsatz des Flugverhaltens zur besseren Wahrnehmung von Mustereigenschaften	122
4.8	Gibt es Gemeinsamkeiten bei der Wahrnehmung visueller Muster und der Landmarkenerkennung?	127
4.9	Parameterhierarchie oder Take-the-Best: Beschreiben Regeln menschlicher Entscheidungsfindung auch das Verhalten von Bienen?	128
4.9.1	Biologische Entscheidungen/Allgemeine Vorbemerkungen	128
4.9.2	Parameter als Entscheidungsgrundlage	129
4.9.3	Theoretische Grundlagen der Entscheidungsfindung: Kompensatorische und nicht kompensatorische Entscheidungsregeln	131
4.9.4	Frugale Heuristiken als Möglichkeiten der ökonomischen Entscheidungsfindung	132
4.9.5	Hinweise für die Anwendung von Frugalheuristiken	133
5	Ausblick	137
6	Zusammenfassung	138
7	Literaturverzeichnis	140
Anhang A		156
Anhang B		157
Anhang C		158
Anhang D		160
Anhang E		161

Motivation

Vorangegangene Arbeiten haben gezeigt, dass Insekten Schwarzweißmuster gemäß eines Template-Matching-Mechanismusses bewerten können. Sie sind jedoch auch in der Lage einzelne hervorstechende Merkmale von Mustern als Parameter zu extrahieren und Muster auf diese Weise zu identifizieren bzw. zu generalisieren. Das Ziel der vorliegenden Arbeit war es, klare Evidenz für oder gegen die Auswertung von Schwarzweißmustern durch Bienen mit Hilfe von Template-Matching-Mechanismen anstelle der Extraktion geeigneter Parameter zu finden. Dazu wurden Bienen mit geeigneten Dressurparadigmen trainiert, die die Anwendung beider Musterauswertungsmechanismen ermöglichten. Anschließend wurden die Tiere in Testsituationen mit Mustern konfrontiert, die nur jeweils einen der Mechanismen zur Ähnlichkeitsbewertung mit dem belohnten Muster zuließen. Das Präferenz der Bienen für die einzelnen Muster erlaubte dann Rückschlüsse auf den von den Bienen bevorzugten Bewertungsmechanismus.

Im Rahmen der Arbeit wurden die von den Bienen bei den verwendeten Dressurparadigmen am stärksten bewerteten Mustereigenschaften identifiziert. Dazu wurde das Entscheidungsverhalten der Tiere in geeigneten Differenztests ausgewertet. Um Rückschlüsse auf die Ursache der Auswahl bewerteter Mustereigenschaften zu erhalten, wurde das Flugverhalten der Bienen vor bestimmten Testmustern dokumentiert und die Videoaufnahmen mit Hilfe einer Einzelbildanalyse ausgewertet. Die sich daraus ergebenden Aufenthaltshäufigkeiten der Bienen vor den verschiedenen Musterbereichen und das Anflugverhalten der Tiere auf die Muster wurde auf Hinweise für die Nutzung des Flugverhaltens als Bewertungsgrundlage zur Musterdiskriminierung untersucht.

Rückschlüsse darauf, wie detailliert die Musterbewertung der Bienen tatsächlich war, ergaben Versuchsreihen mit Schwarzweißmustern, deren Musterinformation durch Fourier-Filterung gezielt abgewandelt und beschnitten wurde. Diese Versuche ermöglichten die Feststellung des geringsten notwendigen Musterinformationsgehalts der bewerteten Muster. Die Herangehensweise erlaubte eine neuartige Beschreibung der Unschärfe des visuellen Systems der Insekten.

Die erhaltenen Ergebnisse wurden vor dem Hintergrund eines ökonomischen Entscheidungsmodells für menschliches Verhalten, den Frugalheuristiken, diskutiert. Ausgewählte frugale Heuristiken wurden auf ihre Vorhersagekraft für das Wahlverhalten der Bienen bei der Musterbewertung hin überprüft.

1 Einleitung

1.1 Objekterkennung von Insekten

Seit den ersten Untersuchungen des Verhaltens von Honigbienen (*Frisch 1915; Opfinger 1931; Hertz 1933; Zerrahn 1934*) bestand ein großes Interesse an den grundlegenden Mechanismen, die Bienen befähigen, variable Futterquellen wie Blüten wiederzufinden. Blüten besitzen viele Eigenschaften, die sich blütenbesuchende Insekten einprägen können. Dazu gehören neben Farbe und Duft auch die äußere Gestalt und Muster, die durch Saftmale entstehen. Es wurde eine große Anzahl an Studien durchgeführt, die der Frage nachgingen, wie Bienen Blüten wahrnehmen und deren Standorte wiederfinden können (*Cruse 1972b; Anderson 1977c; Wehner 1981; Gould 1990; Collett 1994; Lehrer 1994; Srinivasan 1994; Erber, Kierzek et al. 1998; Ronacher 1998*). Die hohe Lernfähigkeit der Bienen für sehr unterschiedliche Reizqualitäten ließ Bienen zu Modelltieren zur Untersuchung der Lernvorgänge von Insekten werden (*Menzel 1983; Menzel, Hammer et al. 1995*). Das Interesse richtete sich dabei unter anderem auf die Grundlagen des Insektenlernens und der Musterbewertung (*Erber 1975; 1981; Greggers & Menzel 1993; Heisenberg 1995; Erber 1999; Menzel & Giurfa 1999; Menzel & Müller 2001; Collett & Collett 2002*). Muster können bei der Musterbewertung einerseits abstrakte Blüten sein oder zur Orientierung der Insekten im Raum dienen. Auch die Fähigkeiten und Beschränkungen des visuellen Systems von Insekten wurden untersucht (*Menzel & Backhaus 1989; Giurfa, Nunez et al. 1995; Giurfa & Vorbyev 1998; Lehrer 1998; Giurfa, Zaccardi et al. 1999; Hempel de Ibarra, Giurfa et al. 2001*). Einige Erkenntnisse dieser Forschungen ließen sich inzwischen erfolgreich verwenden, um die Steuerung selbstständig navigierender Maschinen zu optimieren (*Möller, Maris et al. 1999; Srinivasan, Chahl et al. 1999; Thakoor, Chahl et al. 2002; Barrows, Chahl et al. 2003; Chahl, Thakoor et al. 2003*).

Honigbienen besitzen als staatenbildende Insekten eine Reihe von Anpassungen, die bei diesen Versuchen ausgenutzt werden können. So erzeugt das Bienenvolk Sammlerinnen, die über den eigenen Bedarf hinaus für die Brut und zur Überwinterung des gesamten Volkes Vorräte im Bienenstock anlegen (*Frisch 1965; 1993; Seeley 1997*), und dabei motivierbarer sind als solitäre Insekten, die nur für sich selbst und ihre direkten Nachkommen Futter suchen. Die experimentelle Belohnung in Form von Futter sättigt aus diesem Grund die Bienen nicht so schnell ab und die Tiere kehren auch nach tagelanger Sammeltätigkeit sehr schnell und häufig wieder zur Futterquelle zurück, um weitere Nahrung aufzunehmen. In der Natur sind Blüten die Hauptfutterquellen der Bienen. Blüten werden von den Pflanzen zu meist in großer Menge und zeitgleich ausgebildet, um die gegenseitige Befruchtung der Pflanzen zu gewährleisten. Der passive Transport der Pollen von einer Pflanze zur anderen durch blütenbesuchende Insekten erhöht dabei den Bestäubungserfolg erheblich. So passten sich die Pflanzen durch Koevolution an diese tierischen Bestäuber an, indem sie zum Beispiel den Bienen zur Befruchtungszeit, wenn viele Pollen gebildet werden, eine besonders reichliche Nektarquelle bieten (*Czihak, Langer et al. 1984; Sitte, Ziegler et al. 1991; Dafni & Kevan 1996*). Bienen passten sich daran an, indem sie solche besonders ergiebigen Trachten bevorzugt absammelten. Eine Blütensorte kann von den Bienen also als ergiebige Quelle identifiziert werden, zum Beispiel durch den Vergleich des Zuckergehalts des Nektars (*Seeley 1997; Scheiner, Erber et al. 1999*), und wird dann immer wieder angefliegen, um die vorhandene Tracht möglichst effizient und ökonomisch auszunutzen (Blütenstetigkeit). Dieses Verhalten setzt eine besonders gute und auf das Zielobjekt ausgerichtete Wahrnehmung von Blütenformen und Blütenstandorten voraus, eine sehr große Lernfähigkeit und die Fähigkeit, diese gelernten Merkmale schnell abrufbar zu speichern und wiederzuerkennen. Da Pflanzen sowohl ortsgebunden sind, wie auch häufig tageszeitabhängig blühen, entwickelte sich bei den Bienen darüber hinaus noch eine Form der Orts- und Zeitstetigkeit. Bienen suchen im Verlauf eines Tages verschiedene Orte immer zu den Zeitpunkten aufsuchen, wenn die dort blühenden Pflanzen die jeweils höchste Nektarergiebigkeit aufweisen (*Frisch 1965; Seeley 1997; Dreller, Page Jr et al. 1999*).

Bienen sind in der Regel am Ende ihrer Lebensspanne für etwa zwei Wochen Sammlerinnen (*Frisch 1993; Seeley 1997*). Die Blühzeit von Futterpflanzen kann jedoch deutlich kürzer als diese Lebensphase als Sammlerin sein. Bienen müssen sich zur Wiederauffindung verschiedener hintereinander oder parallel blühender Pflanzen also nicht nur die Information zur Identifikation einer, sondern mehrerer Futterquellen bzw. Blüten einprägen können. Zur Wiedererkennung von Blüten nutzen Bienen sowohl olfaktorische Informationen, wie den Blütenduft (*Kriston 1973; Deisig, Lachnit et al. 2001; Sandoz, Pham-Delègue et al. 2001*), wie auch visuelle Informationen wie Farbe (*Mazochin-Porshnjakov 1966; Grossmann 1970; Menzel 1990; Giurfa, Nunez et al. 1995; Giurfa, Zaccardi et al. 1999*) und Muster der Blüten (*Schnetter 1972; Wehner 1974; Anderson 1977c; Gould 1985; Ronacher 1992b; Srinivasan 1994; Lehrer 1999b*). Sie können je nach Aufgabe das farbensehende wie das farbenblinde Sehsystem parallel nutzen

(*Srinivasan & Lehrer 1988; Hempel de Ibarra, Giurfa et al. 2001; 2002*). Es wird auch diskutiert, dass Bienen Blüten über die Antennen mit dem Tastsinn identifizieren können (*Kevan & Lane 1985*), das Erlernen und Erkennen von Oberflächenstrukturen (*Erber, Kierzek et al. 1998*) besitzt auf jeden Fall große Bedeutung für das soziale Leben im dunklen Bienenstock.

An die Objekterkennung von Insekten werden verschiedene Anforderungen gestellt. Das visuelle System beispielsweise muss die Orientierung zwischen verschiedenen Orten gewährleisten. Diese Aufgabe kann das Wiederauffinden bestimmter Orte, wie zum Beispiel angelegter Gelege, des Nestes bzw. Stockes, oder bestimmter Futterquellen sein (*Franck 1985; Gewecke 1995*). Dabei orientieren sich die Bienen zum einen durch Rezeptoren für polarisiertes Licht nach dem Stand der Sonne im Verhältnis zum Bienenstock (*Frisch 1965; Wehner 1981*). Diese Richtungsinformation kann, neben der Güte und Art der Tracht bzw. der ungefähren Entfernung zum Stock, über Bientänze an die übrigen Sammlerinnen im Stock kommuniziert werden. Nach ökonomischen Erwägungen entscheiden dann diese daraufhin die Tracht ebenfalls aufzusuchen (*Frisch 1965; Seeley 1997; Waddington, Nelson et al. 1998; Seeley, Mikheyev et al. 2000*). Den zurückgelegten Weg zwischen Nest und Futterstelle müssen die Insekten individuell lernen (*Collett, Dillmann et al. 1992; Schmidt, Collett et al. 1992; Gewecke 1995; Collett, Collett et al. 1998; Wohlgemuth, Ronacher et al. 2001; 2002*) und die aufzusuchenden Zielorte selbst identifizieren. Diese Lernleistung kann mit einer Einprägung des Sonnenstands am Himmel gekoppelt sein (*Akesson & Wehner 2002*), oder Bienen erzeugen aus vorangegangenen Erfahrungen eine mentale Landkarte, durch die sie in der Lage sind, weitgehend unabhängig zu navigieren (*Menzel 1995; Menzel, Geiger et al. 1998*). Häufig verläuft das individuelle Routenlernen aber über die Wiedererkennung von Landmarken. Das Verhältnis des Aussehens der Landmarken, ihres Abstands und ihrer Größe relativ zum Zielort wird gespeichert bzw. abgerufen, um das Ziel wieder zu finden (*Cartwright & Collett 1983; Cheng, Collett et al. 1987; Collett 1992; Collett, Dillmann et al. 1992; Lehrer & Collett 1994; Srinivasan 1998*). Landmarken können als Orientierungshilfen bestimmte Zielorte identifizieren oder Richtungen festlegen, die vor Objekten eingeschlagen werden müssen. Es ist möglich, dass Landmarken nur Markierungen für Abschnitte auf einem längeren Weg bzw. Fixpunkte auf einer neuronalen Karte sind (*Collett, Fry et al. 1993; Menzel, Geiger et al. 1998; Fry 1999; Bisch-Knaden & Wehner 2001; Collett, Harland et al. 2002; Fry & Wehner 2002; Graham & Collett 2002; Graham, Fauria et al. 2003*). Der Weg zwischen einzelnen Landmarken wird vermutlich neben der Richtung auch durch die Weglänge zwischen Landmarken kodiert. So können zum Beispiel fliegende Insekten aus dem Verhältnis des optischen Flusses zu ihrer eigenen Geschwindigkeit Entfernungen abschätzen (*Srinivasan 1992; Collett, Baron et al. 1996; Esch & Burns 1996; Srinivasan, Zhang et al. 1996*).

Landmarken müssen aber, um als Wegmarken dienen zu können, zu irgend einer Zeit während der individuellen Orientierung der Bienen wiedererkannt, das heißt als visuelles Objekt identifiziert werden. Diese Identifikation von Landmarken wird im Folgenden Landmarkenerkennung genannt. Dazu müssen sie zunächst in Form eines Musters gelernt werden, die Information über das Aussehen der Landmarke gespeichert und dann die gespeicherte Information mit dem später präsentierten Bild verglichen werden (*Wehner 1981; Collett 1996; Judd & Collett 1996; Collett, Fauria et al. 1997; Möller, Lambrinos et al. 1999; Collett & Collett 2002*).

Noch aufwendiger wird die Wahrnehmung und Speicherung von Objekten, wenn nicht nur Position, Größe und grobe Form von Landmarken gelernt werden müssen, sondern das visuelle System noch verschiedene Objekte voneinander unterscheiden und eine Entscheidung über die Ähnlichkeit zu einem gelernten Muster treffen muss. Eine solche Mustererkennung ist zum Beispiel bei der Identifizierung zweier nebeneinander wachsender unterschiedlicher Blüten der Fall. Hier müssen Bienen, abgesehen von einer Bewertung des Duftes und der Farben, visuelle Muster wiedererkennen, einordnen und mit abgespeicherten Mustern vergleichen. Die Aufgaben der Landmarkenerkennung und der Mustererkennung für das visuelle System scheinen sich dabei so stark zu unterscheiden, dass Informationen aus der Landmarkenerkennung nicht auf die Mustererkennung übertragen werden können und umgekehrt. Landmarkenerkennung und Musterbewertung wurden daher als völlig getrennte Gedächtnissysteme beschrieben (*Gould 1988b*). Einzelne Ausnahmen stellten Versuche dar, bei denen vermittelnde Objektpräsentationen gefunden wurden, zum Beispiel die Annäherung an das Zielmuster durch einen gemusterten Zylinder oder die Präsentation sehr großer Muster (*Horridge 1996b*).

1.2 Musterdiskriminierung durch Insekten

Es existiert eine große Anzahl von Studien, die untersuchen, welche Verarbeitungsprozesse es den Insekten ermöglichen, visuelle Muster (unabhängig ob Landmarken oder andere Muster) zu erkennen und einzuordnen (Wehner 1981; Srinivasan 1994; Ronacher 1998). Aus diesen Untersuchungen haben sich zwei Hauptvorstellungen herausgebildet: die Hypothese der Parameter-Extraktion, die davon ausgeht, dass Bienen die hervorstechendsten Merkmale eines Objekts wahrnehmen und Wiedererkennung aus dem Vergleich der Merkmale des bewerteten Objekts mit den gespeicherten Merkmalen des gelernten Objekts begründen. Dabei sind Mustereigenschaften wie Größe, Kontrast, Farbe, die Orientierung von Kanten oder Ecken, Strukturiertheit, Musterschwerpunkte, Symmetrie oder ähnliche Merkmale der belohnten Muster denkbar. Die Auswahl der gelernten Eigenschaften wird dabei der jeweiligen Aufgabe angepasst (Hertz 1935c; Schnetter 1968; Anderson 1977c; Ronacher 1979a; Hateren, Srinivasan et al. 1990; Ronacher 1992b; Srinivasan 1994; Giger & Srinivasan 1995; Giurfa, Eichmann et al. 1996; Ronacher 1998; Ernst & Heisenberg 1999; Giurfa, Dafni et al. 1999; Lehrer 1999b).

Auf der anderen Seite ist für eine Mustererkennung die Speicherung einer neuronalen Schablone des Objektes denkbar, das heißt eines die retinotopen Ortsbezüge erhaltenden Templates (Retinotopie). Die Mustererkennung beruht dann auf dem Vergleich des aktuellen Musterabbilds mit dem gespeicherten retinotopen Template. Bei einem pixelbasierten Template-Matching-Mechanismus entscheidet das Maß der Überlappungsfläche zwischen dem bewerteten Muster und dem retinotop gespeicherten Muster über die Ähnlichkeit der beiden Objekte. Die retinotope Template-Matching-Hypothese wurde zuerst von Wehner und Cruse präsentiert (Wehner & Lindauer 1967; Wehner 1969; Cruse 1972a; Wehner 1972; Cruse 1974) und später von Gould als *eidetic template*-Hypothese wieder aufgegriffen (Gould 1985; 1986; 1988a; Gould & Towne 1988; Gould 1990). Sie wurde in anschließenden Studien immer wieder diskutiert (Dill, Wolf et al. 1993; Dill & Heisenberg 1995; Heisenberg 1995; Cheng 1999b), häufig vor dem Hintergrund, wie sich der als weniger komplex betrachtete Template-Matching-Mechanismus zu Gunsten der verarbeitungsaufwendigeren Parameterextraktion in Versuchsparadigmen ausschließen lässt (Srinivasan 1994; Lehrer 1997).

Unklar bleibt bisher, in welchen Situationen welche Art der Verarbeitung bei Bienen tatsächlich den Vorrang hat, und ob beide Auswertemechanismen nebeneinander parallel eingesetzt werden können. Offen ist ebenfalls, welcher Auswertemechanismus bei einem parallelen Einsatz die größere Aussagekraft besitzt.

Die Parameter-Extraktions-Hypothese und die Template-Matching-Hypothese unterscheiden sich am Wesentlichsten im angenommenen Aufwand der Verarbeitung der visuellen Information bzw. bei der Speicherung der Musterinformation im Zentralen Nervensystem der Insekten. Darüber hinaus erlaubt die Parameter-Extraktions-Hypothese Invarianz-Mechanismen, die in dieser Weise beim Vergleich von gespeicherten Templates nicht erwartet werden können. Daraus lassen sich zwei Grundüberlegungen für die Template-Matching-Hypothese ableiten: Zum einen sollte der Mustervergleich mit Hilfe eines Template-Matching-Mechanismus Bienen nur in geringem Umfang befähigen, gelernte Muster gegenüber rotierten, verschobenen oder in der Größe veränderten Mustern zu generalisieren. Generalisation bezeichnet die Auswahl eines bisher unbekanntes oder abgewandeltes Musters auf Grund eines gemeinsamen Merkmals mit dem gelernten Muster. Da solchermaßen abgewandelte Muster in der Regel keine identischen retinotopen Abbilder des gelernten Musters erzeugen, sollten diese Muster gemäß eines retinotopen Template-Matchings nicht präferiert werden. Template-Matching-Mechanismen erlauben somit keine Größenkonstanz bzw. Rotationsinvarianz. Zum anderen müsste die Ähnlichkeit von Mustern vor allem aus dem Überlappungsgrad, der durch Vergleich retinotoper pixelbasierter Templates des präsentierten mit dem gelernten Muster ausgewertet wird, vorhersagen lassen und nicht allein aus dem Vergleich anderer hervorstechender Mustereigenschaften. Diese Voraussagen werden tatsächlich bei Experimenten zur Mustererkennung mit fixierten Taufliiegen (*Drosophila melanogaster*) erfüllt. Die Fliegen erkannten ein zuvor erlerntes Muster nicht wieder, wenn dieses geringfügig vertikal verschoben wurde (Dill, Wolf et al. 1993). Die Wiedererkennung konnte durch den Überlappungsgrad des Musters mit dem erlernten Muster vorhergesagt werden, was stark auf einen Template-Mechanismus bei der Musterbewertung von Taufliiegen hindeutete (Dill & Heisenberg 1995; Heisenberg 1995). Die Wahl dieses Mustererkennungsmechanismus lässt sich allerdings auch auf die spezifische Trainingssituation der fixierten Tiere im Flugsimulator zurückführen, da Fixierung des Musters als wesentliche Voraussetzung für ein erfolgreiches Template-Matching angesehen wird (Wehner & Lindauer 1966). Andererseits ließ sich die Parameter-Extraktion aber nie völlig auszuschließen (Heisenberg 1995). Tatsächlich zeigten spätere Experimente mit fixierten Fliegen, dass diese auch in einem Flugsimulator in der Lage sind, zusätzlich ein parametrisches Mustermerkmal, die Position des Musterschwerpunkts (*center of gravity*) zu extrahieren und zu bewerten (Ernst & Heisenberg 1999). Umgekehrt ließen sich die Generalisierungsleistungen der

Bienen auch mit Hilfe eines Template-Matching-Mechanismus erklären (Ronacher & Duft 1996). Es gibt also Hinweise darauf, dass Bienen grundsätzlich zu beiden Verarbeitungsweisen in der Lage sind und beide Verarbeitungsmechanismen parallel und in Abhängigkeit von der Aufgabe angewendet werden.

1.3 Fragestellungen dieser Arbeit

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurde untersucht, in welchen Situationen frei fliegende Bienen Template-Matching-Mechanismen bzw. Parameter-Extraktion einsetzen. Ziel war bei einer Versuchsanordnung, die den Bienen beide Auswertemöglichkeiten offen ließ, Hinweise dafür zu finden, inwieweit Bienen die Mustererkennung durch Template-Matching-Mechanismen realisieren, oder Mustereigenschaften parametrisch extrahieren und vergleichen. Eine interessante Frage dabei ist, ob Template-Matching-Mechanismen Parameterauswertungen zum Teil oder vollständig ersetzen können. Von Interesse war auch, welchen der beiden Mechanismen die Bienen in kritischen Testsituationen bevorzugen, in denen die Musterwahl sowohl gemäß des einen oder anderen Mechanismus möglich war.

Die Tiere wurden dafür mit schwarzweißen Mustern dressiert, denen sie sich frei nähern konnten. Dadurch war es den Tieren möglich, Muster entweder als retinotopie Abbilder zu lernen und diese Schablonen durch Template-Matching mit neuen Testmustern zu vergleichen, oder die zu lernenden Muster durch Parameterextraktion in einzelne bzw. mehrere Mustermerkmale (Musterdetails oder grobe Mustermerkmale) zu zerlegen, diese Merkmale zu lernen und mit präsentierten Testmustern zu vergleichen. Durch geeignete Musterauswahl in Diskriminationstests wurden Konkurrenzsituationen erzeugt, in denen Bienen zwischen Mustern mit übereinstimmendem Flächenüberlappungsgrad und Mustern mit identischen Musterparametern mit dem belohnten Muster unterscheiden mussten. Das belohnte Dressurmuster wird im Folgenden mit TR+ bezeichnet, das unbelohnte Muster entsprechend mit TR- abgekürzt. Das Wahlverhalten der Tiere erlaubte Rückschlüsse auf das gelernte und bevorzugte Bewertungsschema.

Da gezeigt werden konnte, dass Bienen bei den verwendeten Dressurparadigmen bevorzugt Musterparameter extrahierten und zur Mustererkennung heranzogen, war ein weiteres Ziel der Arbeit herauszuarbeiten, welche Musterparameter Bienen besonders gut wahrnahmen und von welchen Umständen die Wahrnehmung und Auswahl der betreffenden Parameter abhingen. Parameter können zum Beispiel durch das Dressurdesign gezielt beeinflusst werden oder als Folge einer natürlichen Hierarchie der Wahrnehmung besonders geeignet zur Musterdiskriminierung sein (*most salient cues*) (Hertz 1933; Anderson 1972; Lehrer 1994; 1998). Unterschiedliche Wichtung der Musterparameter könnte jedoch auch Folge eines angepassten Flugverhaltens sein und bestimmte Parameter könnten bevorzugt ausgewertet werden, indem die bewerteten Musterbereiche gezielt angefliegen werden. Die Grundannahme ist, dass das Flugverhalten unterschiedlich zum Informationsgewinn eingesetzt werden kann und die Wahrnehmung der Futterquelle durch die verschiedenen Flugmanöver (zum Beispiel Schweben, Skannen, Fixieren, etc.) beeinflusst wird. Dafür lassen sich in der Literatur viele Hinweise finden (Anderson 1977a; Lehrer, Wehner et al. 1985; Lehrer, Srinivasan et al. 1988; Osorio, Srinivasan et al. 1990; Lehrer 1991b; Srinivasan, Lehrer et al. 1991; Lehrer & Collett 1994; Collett 1995; Lehrer 1996; Zeil 1997; Voss & Zeil 1998). So kann z. B. der Flug- bzw. Bewertungsabstand vor den Mustern durch den dadurch beeinflussten Sehwinkel einen großen Einfluss auf die Musterbewertung haben (Giurfa, Vorobyev et al. 1996; Horridge 1996a; Giurfa & Vorbyev 1998). Die Untersuchungen gingen davon aus, dass die Bienen in den hier vorgestellten Versuchen prinzipiell in der Lage waren ihr Flugverhalten aktiv zur verbesserten Wahrnehmung der Muster zu nutzen, indem sie es zur Perzeption geeigneter Mustereigenschaften einsetzten. Rückschlüsse auf zu Grunde liegende Wahrnehmungsmechanismen lieferte dabei eine Videodokumentation und Einzelbild-Analyse des Flugverhaltens während der Testphasen.

Einen weiteren Bereich der vorliegenden Arbeit stellte die Untersuchung der Abbildungsschärfe bewerteter Muster dar. Die Abhängigkeit der Entscheidungen von Bienen vom Musterabstand deutet darauf hin, dass die Abbildungsschärfe bzw. die Wahrnehmungsschärfe der Muster im Zentralen Nervensystem der Insekten eine Rolle spielt (Gould 1985; Horridge 1996a; Giurfa & Vorbyev 1998). Die Sehschärfe der Bienen ist von der Größe und Anordnung der Rezeptoren im Komplexauge abhängig und liegt im Sehwinkelbereich von etwa 1° bis 18°. Grünrezeptoren, die gleichzeitig für das Bewegungssehen zuständig sind, besitzen dabei die schärfste Auflösung mit ca. 5° - 10°. Die Auflösung farbiger Muster ist insgesamt deutlich geringer als die unfarbiger Muster (Zerrahn 1934; Gould 1988a; Gould & Towne 1988; Giurfa, Zaccardi et al. 1999; Hempel de Ibarra, Giurfa et al. 2001; 2002). Auch die Aufgabe des visuellen Systems hat Einfluss auf die Wahrnehmungsschärfe. So findet Gould Unterschiede zwischen der Abbil-

dungsschärfe der retinotopen Landmarkenerkennung (Untergrenze: 8° - 10° Sehwinkel) und der Musterbewertung (Untergrenze: 3° Sehwinkel). Allerdings sind diese Daten nicht konsistent, da bei den Versuchen von Gould die Auflösung piktoraler Abbildungen erst ab 10° Sehwinkel gelang (Gould 1986; 1988b).

Vor diesem Hintergrund ist von besonderem Interesse, welche Bildinformationen Bienen unbedingt benötigen, um das belohnte Muster (TR+) wiederzuerkennen. Diese Fragestellung wurde mit Hilfe Fouriergefilterter Musterabbilder bearbeitet. Die Fourier-Analyse stellt eine Möglichkeit dar, Musterstrukturinformationen gezielt zu beeinflussen und durch Erzeugung von bandpassgefilterten Abbildungen nur bestimmte Frequenzbereiche der Musterinformation eines Originalbilds abzubilden. Fourier-Filterung wird in der elektronischen Datenverarbeitung genutzt, um bei der Speicherung von digitalen Bildern die Bildinformationen gezielt zu verkleinern. Dies wird zum Beispiel erreicht indem die Bildinformation Fouriergefiltert abgespeichert wird oder Frequenzbereiche des Bildes weggelassen werden, die keinen wesentlichen Beitrag zur Bilderkennung liefern (Russ 1999). Auch bei der Entwicklung von Bilderkennungssystemen findet Fourier-Filterung ihre Anwendung (Man, Poon et al. 1994; Tao, Morrow et al. 1995; Azencott, Wang et al. 1997; Chen & Chen 1999). Dazu wird bei diesem Verfahren die komplexe Schwingung einer schwarzweißen Abbildung durch Fourier-Analyse in die zu Grunde liegenden Sinusschwingungen unterschiedlicher Frequenzen und Ausbreitungsrichtungen zerlegt. Durch gezielte Bandpass-Filterung lassen sich dann Anteile dieser Frequenzen in gefilterte Abbilder des Originals zurückrechnen, die nur einen bestimmten, kleineren Informationsgehalt des Originalbilds besitzen (DeValois & DeValois 1988; Russ 1999). Je nach Wahl der Filtergrenzen ist das Ergebnis ein unscharfes Bild, das entweder Informationen über Schwarzverteilungen innerhalb des Musters enthält (tiefpassgefilterte Abbildungen), oder eine kontrastärmere Abbildung der Musterkanten darstellt (hochpassgefilterte Abbildungen). Auf diese Weise kann ein Bild erzeugt werden, das nur die zur Wiedererkennung notwendigen Bildinformationen enthält.

Diese Form der Bildverarbeitung findet seit langem ihre Anwendung auch in der Erforschung der visuellen Verarbeitungswege im Säugergehirn und bei der Untersuchung der Mustererkennung des Menschen (Blakemore & Campbell 1969; DeValois & DeValois 1988; Fiser & Biederman 1995; Lin & Wilson 1996; Georgeson & Meese 1997; Näsänen & O'Leary 1998; Ukkonen & Derrington 2000; Fiser, Subramaniam et al. 2001). Die Ergebnisse zeigen, dass die visuelle Verarbeitung im menschlichen visuellen Kortex auch von frequenzsensitiven Neuronen bzw. Filtern für richtungsabhängige wie frequenzabhängige Bildinformationen abhängt (Blakemore & Campbell 1969; DeValois & DeValois 1988; Solomon & Sperling 1995; Biederman & Kalocsai 1997).

Bei Insekten konnten ebenfalls orientierungssensitive Neuronen nachgewiesen werden. Daher ist es zu erwarten, auch bei Insekten frequenzsensitive Neurone zu finden (Srinivasan & Dvorak 1980; Frye & Olberg 1995; O'Carroll, Laughlin et al. 1996; Kimmerle & Egelhaaf 2000). Die hier vorgestellten Untersuchungen sollten demonstrieren, welche Bildinformationen Bienen bei der Bewertung von Schwarzweiß-Mustern tatsächlich auswerten können und wie scharf die Muster wahrgenommen wurden. Geeignete Filterung erlaubte es dabei herauszufinden, inwieweit tieffrequente bzw. hochfrequente Informationen unterschiedliche Beiträge zur Mustererkennung bei Bienen leisteten (Olzak & Thomas 1992; Fiser & Biederman 1995; Fiser, Biederman et al. 1996; Fiser, Subramaniam et al. 2001).

Abschließend wurden aus den vorliegenden Befunden Rückschlüsse auf die Bewertungsmechanismen der Bienen gezogen. Die Ergebnisse wurden dabei zum einen vor dem Hintergrund der beiden Musterbewertungssysteme für allgemeine Musterauswertung und Landmarkenerkennung diskutiert. Zum anderen wurde die Entscheidungsfindung der Tiere vor zwei parallel präsentierten Mustern diskutiert. Jeder mit der Umwelt interagierende Organismus muss mitunter von zwei Möglichkeiten die für ihn passendere auswählen. Die dabei zu Grunde liegenden Entscheidungsregeln können kompensatorisch oder nicht kompensatorisch sein (Gigerenzer & Todd 1999). Bei kompensatorischen Regeln summieren sich die Beiträge der bewerteten Eigenschaften auf. Die Nichterfüllung einer wichtigen, die Entscheidung sonst stark beeinflussenden Eigenschaft kann somit durch die Erfüllung mehrerer weniger wichtiger, aufsummierter Eigenschaften kompensiert werden. Ein Beispiel für eine Kompensation von Merkmalen kann der Abgleich zwischen verschiedenen Eigenschaften sein, wie er auch aus der Mustererkennung der Bienen bekannt ist. Bei einem Abgleich werden dann Muster, die unterschiedliche Merkmale des gelernten Musters erfüllen, nicht voneinander unterschieden, weil sie beide dem gelernten Muster gleich ähnlich sind (Ronacher 1979a; b; 1980). Der Beitrag der Merkmale zur Musterunterscheidung ist also gleich stark, das heißt die Erfüllung des einen Merkmals kompensiert die Erfüllung des anderen. Grundsätzlicher Nachteil kompensatorischer Entscheidungsregeln ist, dass der Organismus, um eine gute Entscheidung treffen zu können, möglichst viele Objektinformationen mit einem zum Teil sehr hohen Verarbeitungsaufwand auswerten muss.

Mit Hilfe nichtkompensatorischer Entscheidungsregeln, sogenannter Frugaler Heuristiken, können dagegen Entscheidungen getroffen werden, ohne alle Merkmale auszuwerten. Die auswertbaren Eigenschaften tragen dabei nicht alle zur Unterscheidung bei. Die Auswertung bricht nach dem ersten unterscheidenden Merkmal ab und verhindert somit auch die Kompensation nachrangiger Merkmale. Dadurch verringert sich im Vergleich zu kompensatorischen Heuristiken auch der Verarbeitungsaufwand bzw. die Verarbeitungszeit. Dies macht Frugalheuristiken besonders geeignet, um vor unterschiedlichen Futterquellen möglichst schnell und effektiv Entscheidungen zu treffen. Frugale Heuristiken besitzen dabei eine erstaunlich hohe Vorhersagekraft von Entscheidungen (*Gigerenzer & Todd 1999*).

Bei der Futtersuche ist Ökonomie im Allgemeinen sehr wichtig, zum Beispiel bei der Bestimmung des Verhältnisses von Aufwand des Anflugs zur Blüte zum Nutzen des Zuckers im Nektar. Dies stellt die Grundlage für Bewertungen von Futterquellen bzw. für die Ausschöpfung von Futterquellen dar (*Frisch 1965; Seeley 1997; Shafir, Wiegmann et al. 1999; Seeley, Mikheyev et al. 2000*). Untersuchungen zur Musterunterscheidung bei Fischen lieferten ebenfalls Hinweise auf ökonomisch unterschiedliche Entscheidungsregeln. Es wurden dabei zwei Typen von Wahlverhalten beschrieben: *Short-Sampler*, die wenige Merkmale eines Musters auswerteten und für den Zeitvorteil eine höhere Fehlerquote tolerierten, und *Long-Sampler*, die den Vorteil des geringeren Fehlers gegen den Nachteil einer längeren Entscheidungszeit abwogen (*Jähnichen 1991; Tembrock 2000*). Es ist daher sinnvoll anzunehmen, dass auch Bienen je nach Aufgabe verschiedene ökonomische Entscheidungsmechanismen anwenden können. In der vorliegenden Arbeit sollte nachgewiesen werden, wie weit das Verhalten der Bienen durch ökonomische Frugalheuristiken vorhergesagt werden kann.

2 Material und Methoden

2.1 Versuchstiere

Als Versuchstiere wurden Honigbienen (*Apis mellifera carnica*) verwendet, die das Länderinstitut für Bienenkunde in Hohen Neuendorf freundlicherweise zur Verfügung stellte. In den Jahren 1997-2000 wurde mit insgesamt vier Völkern gearbeitet, die im Innenhof des Institutsgeländes des Fachbereichs Biologie der Humboldt Universität zu Berlin in der Nähe der Versuchsräume aufgestellt wurden. Die Bienen wurden auf Futterstellen in direkter Nähe der Einflugsöffnungen zu den Laborräumen dressiert, an denen Sammlerinnen während der gesamten Versuchszeit (Juli - Oktober) Glucoselösung im Überfluss fanden (siehe Abbildung 1). Die Konzentration der Glucoselösung wurde entsprechend des Angebotes natürlicher Trachten angepasst (8 – 30 Vol %), damit sich stets Sammlerinnen in ausreichender Anzahl an den Futterstellen aufhielten, die auf die geringstmögliche Glucosekonzentration reagierten. Dies sollte in eingeschränkter Weise auch eine Vorauswahl gleich lernbereiter Bienen erlauben (Scheiner, Barnett et al. 2003).



Abbildung 1: Futterstelle vor dem Einflugsloch in das Labor, hier fanden die Sammlerinnen über den gesamten Versuchszeitraum hinweg eine ausreichende Futterquelle mit 8 % - 30 % Glucoselösung vor.

2.2 Messaufbau

2.2.1 Versuchsanordnung

Für die Dressur wurden den Versuchsbienen gleichzeitig zwei Muster auf einer vertikalen Ebene präsentiert, wobei nur an einem der beiden Muster mit Zuckerwasser belohnt wurde. Die Versuchsanordnung bestand aus zwei ineinandergestellten Würfeln aus jeweils vier Plexiglasscheiben (äußerer Würfel: 64 x 64 cm², innerer Würfel: 51 x 64 cm², Firma Grünberg, Berlin), die, auf eine Drehscheibe montiert, um die vertikale Achse gedreht werden konnten (siehe Abbildung 2 A und B). An den vertikalen Flächen des äußeren Würfels konnten jeweils zwei Muster in einem Abstand von 25 cm nebeneinander befestigt werden. Durch Löcher in der geometrischen Mitte der Muster gelangten die Bienen in Belohnungsröhrchen aus Plexiglas (Außendurchmesser 15 mm, Länge 7 cm, siehe Pfeil in Abbildung 2 C), die am inneren Würfel befestigt und nur nach vorn offen waren. In der Dressursituation fanden die Bienen hier beim belohnten Muster einen Tropfen Glucoselösung vor. Um den Tropfen aufzunehmen, mussten die Tiere auf der Musterfläche landen und durch das Loch ganz in das Röhrchen hineinkrabbeln.

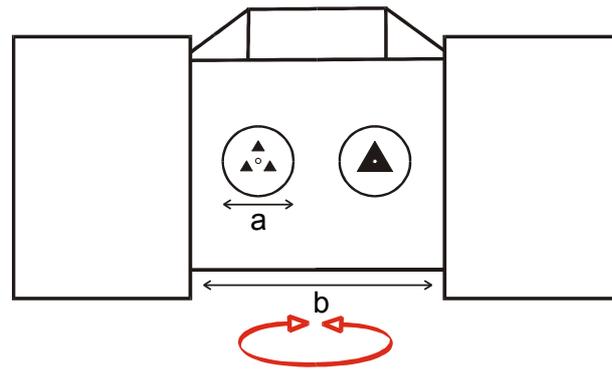
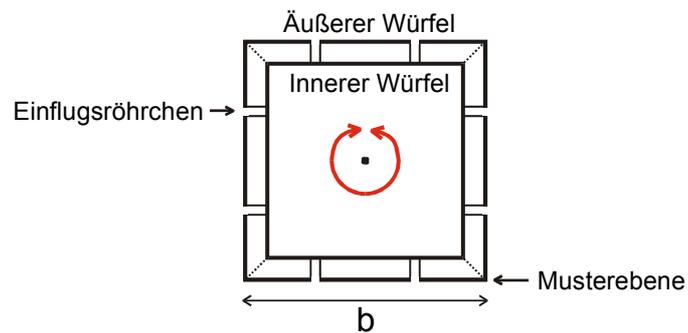
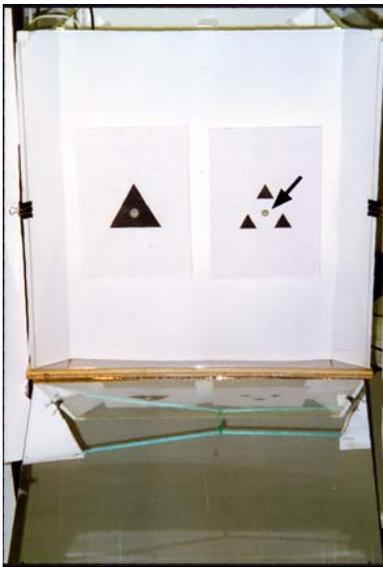
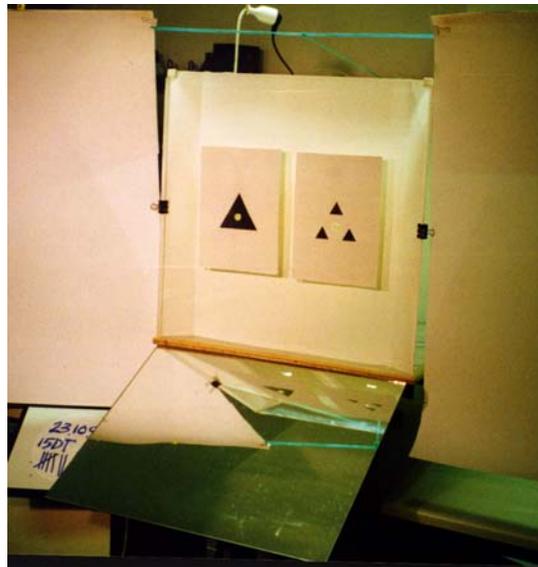
A**B****C****D**

Abbildung 2: Messapparatur zur Differenzdressur der Versuchsbienen: A) schematische Abbildung des drehbaren Würfels und des Sichtschutzes, weiße Punkte in Mustern symbolisieren die Belohnungsröhrchen, B) Schematische Querschnittsskizze des Messapparatur mit dem inneren bzw. äußeren Würfel (Musterebene) und den Belohnungsröhrchen, C) frontale Ansicht der Dressurfläche und Einspiegelung des horizontalen Flugbereichs vor der Messapparatur, entspricht in etwa dem Kamerabild (Aufnahmewinkel etwas steiler als Kamerabild, zu näheren Angaben siehe Kapitel 2.2.4 und 2.5.2), Pfeil kennzeichnet Öffnung des Belohnungsröhrchens, D) Ansicht der Messapparatur von Einflugloch aus betrachtet, Gesamtansicht Versuchsapparatur von der Seite (Testfläche mit eingespannten Testmustern, Spiegel und Fotokartonwänden).

Die in Dressur und Test verwendeten Muster waren schwarzweiße Kopien auf reinweißem, holzfreiem Papier, das mit Hilfe von Plexiglasscheiben (Durchmesser 20 cm) von hinten gegen die äußere Würfelseite gepresst wurde (siehe Abbildung 2 D). Die Muster erschienen dadurch in einer Ebene mit der Plexiglasscheibe. Diese Ebene wird im Folgenden als Musterebene oder Musterfläche bezeichnet. Die Papiervorlagen konnten bei Bedarf ausgetauscht werden. Als Hintergrund der Muster wurde weißer Fotokarton verwendet, der 6,5 cm hinter jeder Fläche auf dem inneren Würfel angebracht wurde. Die Apparatur wurde mit 120 W Wolframglühlampen aus ca. 2,5 m Entfernung (Lichtintensität direkt vor der Fläche ungefähr 1000 lx; 700 lx entsprechen der Lichtintensität bei bedecktem Himmel (Menzel 1967) derart ausgeleuchtet, dass sowohl Schatten als auch Reflexe minimiert wurden. Der Laborraum war vollständig verdunkelt und natürliches Licht konnte nur durch die Einflugsöffnung eindringen, die möglichst klein gehalten wurde. Um die Tiere daran zu hindern, jede Würfelseite nach eigenem Belieben zu besuchen, wurde jeweils nur eine Würfelfläche während Dressur oder Test präsentiert und die übrigen Flächen hinter Wänden aus Fotokarton verborgen (siehe Abbildung 2 D).

2.2.2 Fütterungsapparatur

Während der Dressur wurden die Bienen an einem der beiden sichtbaren Muster belohnt. Eine Belohnung entsprach dabei einem 20 µl großen Tropfen Glucoselösung, der innerhalb des Plexiglas-Röhrchens abgelegt wurde. Die Glucoselösung wurde aus haushaltsüblichem Raffinadezucker hergestellt und die Lösung so eingestellt, dass sie zwischen 10 % - 25 % höher konzentriert war als die Zuckerlösung an der Futterstelle vor dem Labor.

Die Glucoselösung konnte durch den Experimentator von vorne in das Röhrchen mit Hilfe einer Glasspritze mit Metallkanüle (MERCK, TUBERCULIN 1000µl) positioniert werden oder automatisch von hinten über eine elektronisch ansteuerbare Pumpe (Pumpensteuerung von Y. Winter, Universität Erlangen). Die Pumpe befand sich hinter der Versuchsoberfläche im Inneren des Würfels, die Zuckerlösung gelangte aus einer austauschbaren Glasspritze über Polyethylenschläuche (Dialyseschläuche von Merck Chemiebedarf, Berlin) und eine Eppendorfspritze in das Plexiglasröhrchen (siehe Abbildung 3). Sie wurde über eine Bedienungstaste mit Verlängerungskabel ferngesteuert und gab je Knopfdruck die definierte Menge Glucoselösung ab. Belohnungsröhrchen, Röhrchen und Dummy-Pipettenspitze waren bei allen Mustern gleichermaßen vorhanden, sowohl während der Dressur wie auch während des Testes. Allerdings fanden die Bienen nur während der Dressur am belohnten Muster tatsächlich Glucoselösung vor.

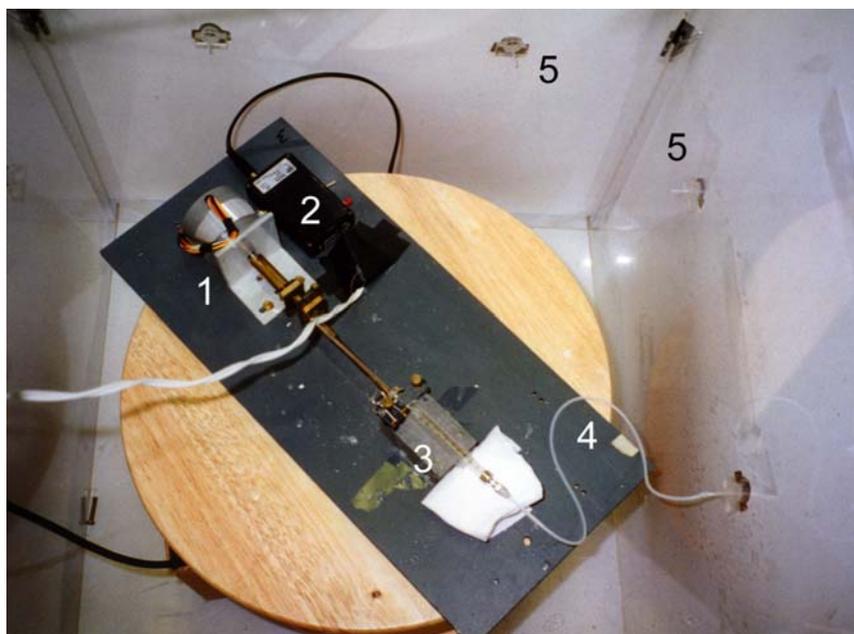


Abbildung 3: Fütterungsautomat: Elektromotor (1), dessen Rotation durch eine Umsetzschraube in Vorwärtstrieb umgewandelt wurde; Schwarzes Kästchen: Steuerungs-CPU (2), weißes Kabel: Verbindung zur Fernsteuerung, austauschbare Glasspritze für Glucoselösung (3) mit Dialyseröhrchen und Eppendorfspritze (4), Dummy-Eppendorfspitzen in unbelohnten bzw. Teströhrchen (5).

2.2.3 Waschreihe

Bienen markieren durch Absetzen von Duftstoffen (Sterzeln) attraktive Futterquellen. Um Fehler durch Duftspuren bei den Dressuren und bei den Tests zu vermeiden, die als Folge der Belohnung durch Zuckerwasser an den Flächen hinterlassen werden, wurden nur zwei der Würfelseiten für die Dressur verwendet, die anderen beiden Flächen des Würfels blieben den Tests ohne Belohnung vorbehalten. Nach jedem Dressurbesuch einer Versuchsbiene wurden die Plexiglasröhrchen ausgetauscht und zuerst in 40 % Ethanol und anschließend in destilliertem Wasser gespült. Die Würfelfläche wurde nach jedem Dressur- bzw. Testbesuch mit 40 % Alkohol und sauberen Baumwolllappen gründlich gereinigt. Es wurde niemals direkt hintereinander an einer Fläche dressiert bzw. getestet, um einen möglichen Einfluss durch den noch nicht abgetrockneten Alkohol von vorne herein auszuschließen.

2.2.4 Videodokumentation

Ein Teil der Versuche wurde zur Analyse der Aufenthalte der Bienen vor den Mustern durch Videoaufnahmen mit einem Videogerät mit Jog Shuttle-Funktion (Mitsubishi BV-2000E) dokumentiert. Die Schwarzweißkamera war in 2,5 m Entfernung von der Musterfläche montiert und nahm 25 Bilder pro Sekunde auf. Durch einen zusätzlichen Timer wurden parallel zur Aufnahme das Datum, die Uhrzeit und eine Stoppuhr mit Hundertstelsekunden-Skalierung eingeblendet und mit dokumentiert. Blende und Bildausschnitt wurden angepasst, um die gesamte Würfelfläche einzufangen und die Bienen auch vor den schwarzen Mustern mit ausreichendem Kontrast abzubilden. Es wurden die Horizontal- und Vertikalbewegungen der Tiere vor der Musterfläche (Außenfläche des Plexiglaswürfels der Versuchsapparatur) aufgenommen und entsprechend der Versuchsbedingungen bei einem Teil der Aufnahmen auch der horizontale Abstand der Tiere von der Fläche dokumentiert. Dies wurde durch Einsatz eines Spiegels erreicht, der im schrägen Winkel an der Unterkante des Messwürfels montiert wurde (siehe Abbildung 2 D und Abbildung 4). Der Winkel zwischen Musterfläche und Spiegel betrug 133° und war so gewählt, dass die Einflugsöffnungen der Musterfläche als Orientierungshilfe im Spiegelbild gerade noch zu erkennen waren. Mit Hilfe des Spiegels wurde damit der Aufenthaltsort der Biene bis hin zu einem Abstand von 38 cm von der Musterfläche dokumentiert.

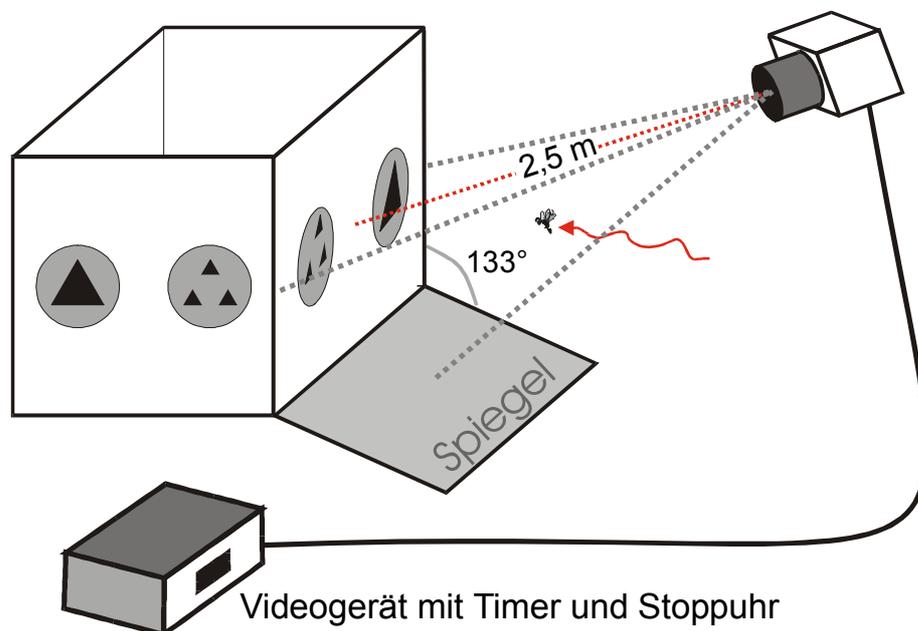


Abbildung 4: Kameraaufbau zur Videodokumentation der Flugbewegungen der Versuchsbienen in drei Raumrichtungen (mögliche Flugtrajektorie der Biene: roter Pfeil), Kameraabstand vom Zentrum der Musterfläche 2,5 m (rote Linie), Winkel des abgekippten Spiegels betrug 133° gegen die senkrechte Musterfläche.

2.3 Musterauswahl

2.3.1 Schwarzweißmuster

Als Muster wurden für Dressur und Test ausschließlich Schwarzweißmuster verwendet, die mit Hilfe von CorelDRAW 5.0 (Corel Corporation) erstellt, auf einem Laserdrucker (brother HL 760) erzeugt und mit hohem Kontrast als Fotokopien vervielfältigt wurden. Das gesamte Papiermaterial stammte aus derselben Herstellungsladung (VPM Hochleistungs-Kopierpapier, chlorarm, matt, holzfrei weiß, 80 g/qm). Die verwendeten Muster leiten sich von einem gleichseitigen schwarzen Dreieck mit Kantenlänge 10 cm ab, dessen Flächeninhalt abzüglich der Fläche des Röhrchens zur Berechnung der Flächenverhältnisse herangezogen wurde. Als Testmuster wurden Muster verwendet, die sich entsprechend einzelner Mustersigenschaften aus den Dressurmustern ableiteten und verschiedene Flächeninhalte besaßen (siehe Abbildung 5). In der Mitte der Piktogramme der Muster wurde das Röhrchen in das Belohnungsröhrchen als weiße Kreisscheibe eingezeichnet. In Anhang E werden alle verwendeten Muster mit ihren genauen Maßen und Flächeninhalten dargestellt.

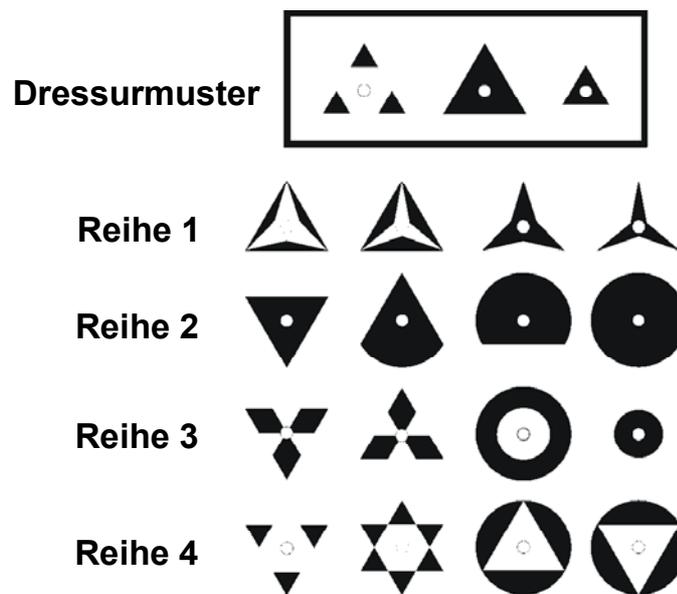


Abbildung 5: Übersicht der wichtigsten Muster, die sich aus dem gleichseitigen Dressurdreieck (Kantenlänge 10 cm) ableiten: Muster innerhalb Kasten: Dressurmuster; darunter: Reihe 1: Variation der Kanten bzw. Ecken mit unterschiedlichem Flächeninhalt; Reihe 2: Variation der Kanten bzw. Ecken bei gleicher Flächenüberlappung mit dem belohnten Dressurmuster (TR+) des Trainingsparadigmas A; Reihen 3 und 4: Variation des Zentrums und seiner Zugänglichkeit bzw. der Musterzerstreutheit (Röhrchen im Zentrum als kleiner weißer Kreis im Zentrum der Piktogramme eingezeichnet).

2.3.2 Bestimmung des Flächenüberlappingsgrads

2.3.2.1 Planare unverzerrte Musterflächen

Jedes Testmuster konnte mit Hilfe einer Ähnlichkeitsfunktion beschrieben werden, die aus früheren Studien zur Mustererkennung von Taufliegen (*Drosophila melanogaster*) abgeleitet wurden (Dill & Heisenberg 1995). Eingang in die Ähnlichkeitsfunktion fanden dabei die Maße von Flächeninhalten nach einem zentrierten Aufeinanderlegen jedes verwendeten Testmusters und des belohnten Musters TR+. Berücksichtigt wurden dabei Flächeninhalte, die die Testmuster mit dem belohnten Muster des Trainingsparadigmas gemeinsam hatten (Q), die dem Testmuster zur Überlappung mit TR+ fehlten (T) und die Flächeninhalte, die nicht in TR+ einbeschrieben werden konnten und als Rest überstanden (R) (Abbildung 6). Die verwendeten Ähnlichkeitsfunktionen 1-5 (Tabelle 1) wurden der Arbeit von Dill entnommen, die Funktionen 6 und 7 leiteten sich von Arbeiten von Cruse ab (Cruse 1972b; Dill 1995).

Kreisscheibe...belohntes Muster
 Balken.....Testmuster

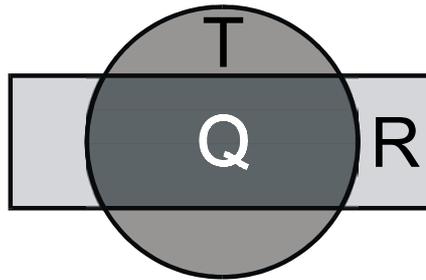


Abbildung 6: Schema zur Verdeutlichung der Bestimmung des Flächeninhalts der überlappenden Fläche Q, der fehlenden Fläche T und der überstehenden Fläche R eines Musters (Balken) im Vergleich zu einem gelernten Muster (Kreisscheibe) (Cruse 1972b).

Tabelle 1: Ähnlichkeitsfunktionen (MF = *Matching Factor*): Überlappungsfläche (Q); Fehlfläche (T); Restfläche R (jeweils auf das belohnte Muster bezogen)

Ähnlichkeitsfunktionen	Quelle
$MF_1 = Q$	Dill (1995)
$MF_2 = T$	Abgeleitet nach Dill (1995)
$MF_3 = R$	Abgeleitet nach Dill (1995)
$MF_4 = \frac{Q}{Q+T}$	Dill (1995)
$MF_5 = \frac{Q}{Q+R}$	Dill (1995)
$MF_6 = \frac{R+T}{Q}$	Cruse (1972)
$MF_7 = \frac{R+T}{Q} \times (Q+T)$	Cruse (1972)

Die Ergebnisse der Ähnlichkeitsfunktionen (das heißt die Ähnlichkeitswerte) ergaben ein Maß für die Ähnlichkeit des jeweiligen Musters im Vergleich zum gelernten Muster. Es wurde erwartet, dass die Differenzen der Ähnlichkeitswerte verschiedener Muster eine gute Abschätzung für das Wahlverhalten der Bienen in einem Transfertest zwischen diesen Mustern ergaben. Zur graphischen Darstellung dieses Befundes wurden Korrelationen errechnet, wobei die Wahlfrequenzen aus den jeweiligen Tests über den Differenzen der Ähnlichkeitsmaße aufgetragen wurden. Die Regressionsgerade wurde bestimmt und der Korrelationskoeffizient mit Microsoft Excel (Microsoft Corporation) errechnet.

2.3.2.2 Verzerrten Musterflächen

Die unter 2.3.2.1 ermittelten Flächenüberlappungsgrade gingen von einer planaren Abbildung des Musters auf der Bienenretina aus. Davon war aber nur auszugehen, wenn sich die Biene sehr weit von dem Muster entfernt befand. Je mehr sich die Biene an das Muster annäherte, desto verzerrter bildete sich das Muster dann aufgrund der gewölbten Struktur des Komplexauges auf der Retina ab. Demnach beschrieb der planare Flächenüberlappungsgrad die verzerrte Abbildung des Musters auf dem Bienenauge nur unzulänglich.

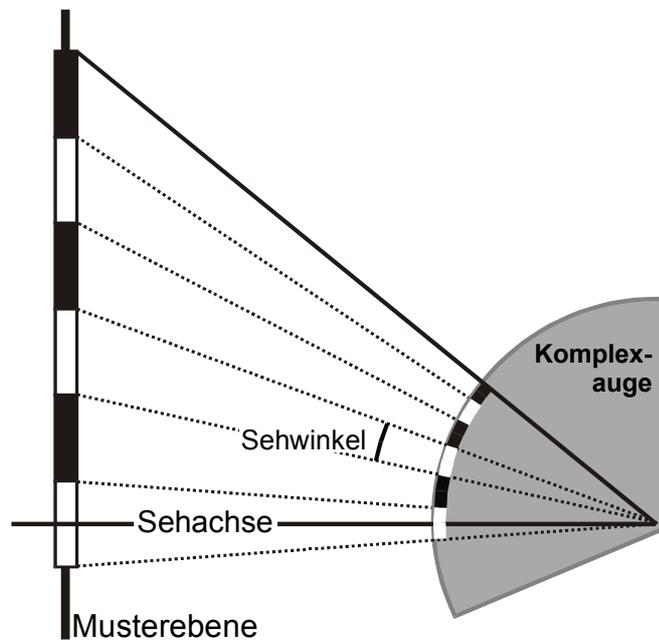


Abbildung 7: Schematische Darstellung der verzerrten Abbildung eines planaren Musters auf dem näherungsweise sphärischen Bienenauge, graphische Herleitung des Wichtungsfaktors (Sehwinkel).

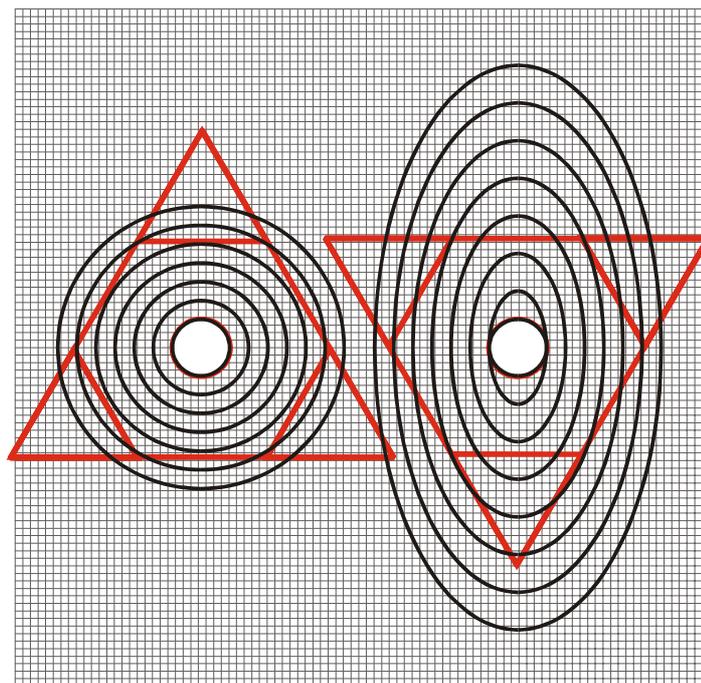


Abbildung 8: Raster (grau) zur Ermittlung des Flächeninhalts von Mustern (rot) durch Auszählung. Masken (schwarz) dienen der anschließenden Wichtung der Teilflächeninhalte mit dem Sehwinkel bei definierten Abständen. Masken für zwei Beschreibungsansätze für die Verzerrungsweise durch das Bienenauge: links: Bienenauge als konzentrische Sphäre, rechts: Bienenauge als 1:2 verzerrte Sphäre. Abbildung nicht maßstabsgetreu, ein Kästchen des Auszählrasters entspricht 1 mm^2 .

In einem ersten Versuch, diese Verzerrung in die Ähnlichkeitswerte einzurechnen, wurde von einer symmetrischen Verzerrung der Abbildung ausgegangen, wobei das Bienenauge in erster Näherung mit einer Halbkugel verglichen wurde (Hertz 1935a; Wehner 1969; Cruse 1974). Die Verzerrung, unter der zentrale und periphere Musterbereiche im untersuchten Abstand bis 38 cm auf der Retina abgebildet

wurden, ließen sich hinreichend gut mit dem Sehwinkel beschreiben (siehe Abbildung 7). Da Sehwinkel und der Tangens des Sehwinkels für kleine Winkel ($\alpha < 15^\circ$) näherungsweise in einer linearen Beziehung zueinander stehen und im Bestreben, den Wichtungsfaktor für die Darstellung der Verzerrung als dimensionslose Zahl zu erhalten, wurde mit dem Tangens des Sehwinkels als Verzerrungs- bzw. Wichtungsfaktor weitergerechnet.

Zur Ermittlung des drehsymmetrisch verzerrten Flächeninhalts wurde das Muster in konzentrische kreisförmige Abschnitte unterteilt. Dazu wurde ein Gitter aus konzentrischen Kreisen in 0,5 cm Abständen auf die Testmuster gelegt und die Fläche innerhalb der einzelnen Ringbereiche ausgezählt (Kästchen des Auszählrasters entspricht 1 mm^2). Kreisgitter und Muster wurden dabei auf das Röhrchen zentriert (siehe Abbildung 8 links). Die ausgezählten Musterflächen wurden dann mit dem Wichtungsfaktor, dem Tangens des Sehwinkels, multipliziert, unter dem dieser Ringbereich in einem bestimmten Abstand vor dem Muster abgebildet wurde. Die Summe aller Ringabschnitte ergab den gesamten verzerrten Flächeninhalt, aus denen für jedes Testpaar eine Differenz berechnet wurde, die mit den Wahlfrequenzen korreliert wurde. Die Prozedur wurde mit Wichtungsfaktoren aus Seh winkeln von acht verschiedenen Entfernungen senkrecht vor dem Röhrchen wiederholt, von denen fünf Entfernungen in der tabellarischen Übersicht (Tabelle 2) mit den zugehörigen Seh winkeln gezeigt werden.

Tabelle 2: Sehwinkel konzentrischer Flächenteile bei verschiedenen Abständen für die kreisförmige und die ellipsoide Maske

	Musterausschnitt (waagrecht vom Zentrum in cm ge- messen)	Betrachtungsabstand in cm Sehwinkel α in Grad ($\tan\alpha$)				
		1	3	5	10	20
Ring 1	0,75-1,25	14,47 (0,258)	8,59 (0,151)	5,48 (0,096)	2,86 (0,05)	1,43 (0,025)
Ring 2	1,25-1,75	8,92 (0,157)	7,63 (0,134)	5,26 (0,092)	2,81 (0,049)	1,43 (0,025)
Ring 3	1,75-2,25	5,77 (0,101)	6,62 (0,116)	4,92 (0,086)	2,75 (0,048)	1,43 (0,025)
Ring 4	2,25-2,75	4 (0,07)	5,65 (0,099)	4,57 (0,08)	2,69 (0,047)	1,43 (0,025)
Ring 5	2,75-3,25	2,86 (0,05)	4,8 (0,084)	4,23 (0,074)	2,63 (0,046)	1,37 (0,024)
Ring 6	3,25-3,75	2,18 (0,038)	4,06 (0,071)	3,83 (0,067)	2,58 (0,045)	1,37 (0,024)
Ring 7	3,75-4,25	1,72 (0,03)	3,43 (0,06)	3,49 (0,061)	2,46 (0,043)	1,37 (0,024)

In einem zweiten Ansatz wurde die errechnete Verzerrung der Bilder stärker an die tatsächliche ellipsoid sphärische Form des Bienenauges angepasst. Dazu wurde das oben beschriebene Vorgehen wiederholt, wobei die Maske aus konzentrischen Kreisen durch eine Maske aus konzentrischen vertikal verzerrten Ellipsen (Verhältnis 2:1) ersetzt wurde (siehe Abbildung 8). Nach Auszählung der neuen Flächeninhalte, Wichtung dieser Flächeninhalte mit dem Tangens des Sehwinkels (siehe Tabelle 2) und Aufsummierung der Ergebnisse, wurden die so erhaltenen ellipsoid-verzerrten Flächeninhalte der Muster bestimmt und die Wahlverhältnisse der Musterpaare wie oben beschrieben über den Differenzen der gewichteten Flächenüberlappungsgrade des jeweiligen Musterpaars aufgetragen.

2.3.2.3 Berechnung der Konturlänge als Ähnlichkeitsmaß

In Anlehnung an Arbeiten von (Hertz 1929a; b; 1933; Schmetter 1968; Cruse 1972a) wurden neben den Flächenüberlappungsgraden auch die Konturlängen der Muster ermittelt und in Beziehung zu den Wahlfrequenzen für Testmusterpaare (nach der Dressur auf Training A und B) gesetzt. Die Dressurmuster von Training A unterschieden sich dabei nicht bezogen auf die Konturlänge, bei Training B war das Verhältnis der Konturlängen des belohnten und des unbelohnten Dressurmusters 3:1. Die Berechnung der Regressionsgeraden und der Korrelationskoeffizienten sollte dabei Aufschluss über den Einfluss der Konturlängenunterschiede auf das Bewertungsverhalten der Bienen zulassen. Tabelle 3 zeigt die dabei verwendeten Bewertungsformeln.

Tabelle 3: Ähnlichkeitsfunktion nach Berücksichtigung der Konturlänge der Dressur- und Testmuster (MF = *Matching Factor*): Überlappungsfläche zu TR+ (Q); Fehlfläche zu TR+ (T); Restfläche (R) und Konturlänge (K)

	Ähnlichkeitsfunktion	Quelle
1	$MF_8 = \Delta K$	Abgeleitet nach Cruse (1972)
2	$MF_9 = \Delta \left(\frac{R+T}{Q} \times (Q+T) \times \lg \Delta K \right)$	Abgeleitet nach Cruse (1972)

2.3.3 Verschobene Muster

In einer Testreihe zur Überprüfung des Einflusses der vertikalen Position der Schwarzweißmuster wurden Muster benötigt, die bezogen auf das Belohnungsröhrchen verschoben waren. Dazu wurden die Muster in jeweils zwei Schritten um 45 mm bzw. 90 mm bezogen auf ihren geometrischen Mittelpunkt vertikal nach oben und unten verschoben (vergleiche Abbildung 38 und Abbildung 39). Die verschobenen Muster besaßen in ihrem Mittelpunkt keine Öffnung mit Belohnungsröhrchen, die Stelle war mit einer weißen Kreisscheibe (Durchmesser 15 mm) markiert. Das eigentliche Belohnungsröhrchen war für die Bienen weiterhin erkennbar. Die um 45 mm nach oben oder unten verschobenen Muster besaßen einen Flächenüberlappungsgrad von etwa einem Viertel der Fläche von TR+, die um 90 mm nach oben oder unten verschobenen Muster besaßen keinerlei Flächenüberlappung mehr mit dem TR+. Dadurch erweiterten sich die Bewertungskriterien für das Verhalten der Bienen von Setzer und Anflug auf die zentrierten Muster auf zusätzliche Setzer und Anflüge auf das verschobene Muster. Des Weiteren wurden Muster erstellt, bei denen die Umrisslinie des Papiers, auf dem sie abgebildet waren, um 90 mm nach unten verschoben wurde (vergleiche dazu die Piktogramme in Abbildung 37).

2.3.4 Gefilterte Muster

Fourier demonstrierte 1822, dass jede periodische Schwingung, unabhängig von ihrer Komplexität, in eine Summe harmonisch verwandter Sinus- bzw. Cosinuswellen bestimmter Frequenzen, Amplituden und Phasen aufgetrennt (analysiert) werden kann. Die Umkehr dieser Fourier-Analyse erlaubt dann wiederum die Erzeugung jeder gewünschten periodischen Schwingung durch Summation ausgewählter Sinuswellen Abbildung 9 A. Später konnte gezeigt werden, dass auch jede nichtperiodische Schwingung in derselben Weise analysiert werden kann, vorausgesetzt die Anzahl der möglichen enthaltenen Schwingungen ist unendlich. Das Fourier-Theorem beschreibt somit die Transformation von Ortsinformation in Schwingungsinformation und umgekehrt (DeValois & DeValois 1988).

Visuelle Muster können als räumliche Schwingungen betrachtet werden, das heißt Schwingungen die nicht nur entlang einer Richtungsachse schwingen können, sondern in alle Richtungen eines zweidimensionalen Raum ausgerichtet sein können. Eine Fourier-Analyse räumlicher Schwingungen ergibt als Ergebnis neben den Informationen der Schwingungen auch die Richtungsinformation in der die Schwingung schwingt. Trägt man diese Informationen wie in Abbildung 9 B (rechte Seite) in der Fourier-Ebene auf, ergibt sich ein Muster aus Punkten unterschiedlicher Größe. Die Entfernung des Punktes vom Mittelpunkt der Fourier-Ebene beschreibt bei dieser Auftragsweise die räumliche Frequenz, der Durchmes-

ser der Punkte beinhaltet die Größe der Amplitude. Die Richtung der Schwingung wird direkt zweidimensional dargestellt (DeValois & DeValois 1988). Abbildung 9 B zeigt für drei einfache Beispiele visueller Muster die Abbildung in der Fourier-Ebene. Grundsätzlich ist die Fourier-Analyse bzw. ihre Umkehrung für jedes visuelle Muster möglich (Abbildung 9 C).

Die Fourier-Analyse erlaubt somit die Beschreibung visueller Muster durch eine Anzahl von Schwingungen. Um zu erfahren welche Schwingungen für die Mustererkennung notwendig sind, müssen gezielt bestimmte Schwingungen bzw. Frequenzen gefiltert und aus diesen beschnittenen Frequenzinformationen erneut visuelle Muster erzeugt werden. Wird das ursprüngliche Muster dann in dem gefilterten Muster wiedererkannt, sind die zur Mustererkennung notwendigen Frequenzanteile enthalten. Dies erlaubt eine frequenzbezogene Beschreibung der im Bild enthaltenen Musterinformation.

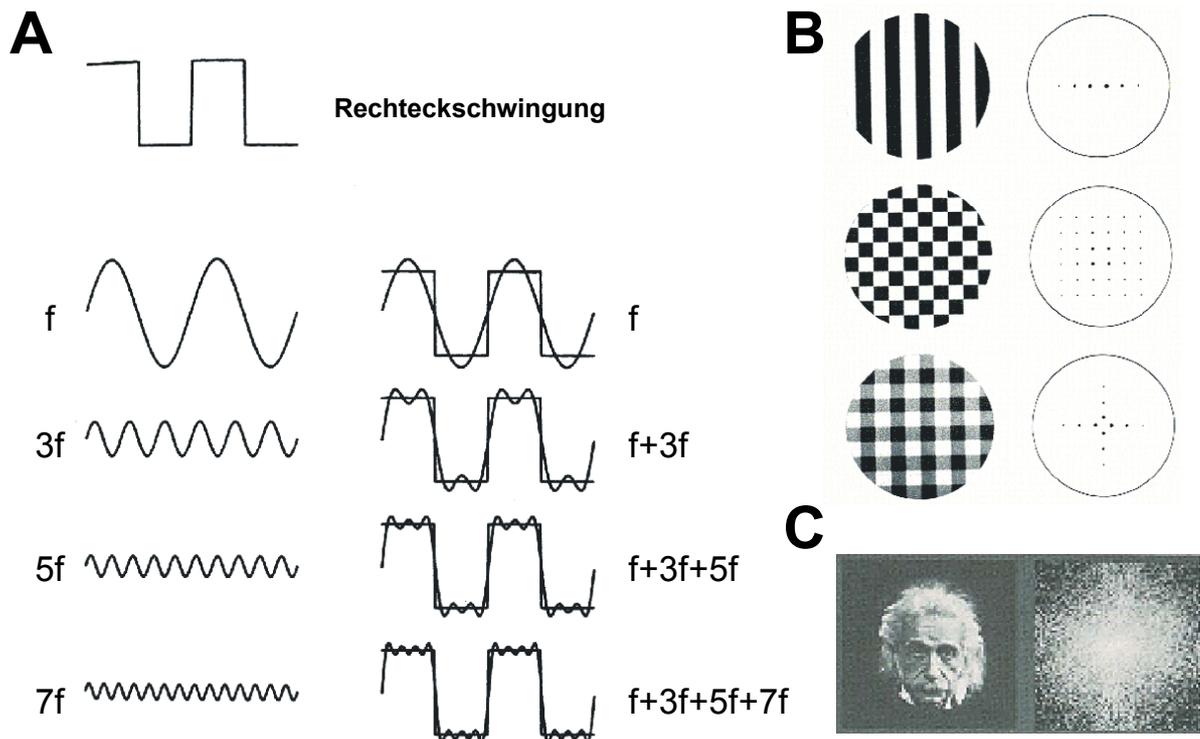


Abbildung 9: Grundlagen des Fourier-Theorems: A) Schematische Darstellung der Fourier-Analyse am Beispiel einer Rechteckschwingung, ihrer Zerlegung in harmonische Sinusschwingungen und deren Summation (f : Grundfrequenz; $3f$, $5f$, $7f$: harmonische Vielfache der Grundschwingungen), B) Einfache Beispiele visueller Muster und ihre Darstellung in der Fourier-Ebene (Erläuterungen siehe Text), C) Komplexes Beispiel eines visuellen Musters und seiner Darstellung in der Fourier-Ebene (veränderte Abbildungen aus Spatial Vision, Oxford University Press (DeValois & DeValois 1988)).

Um herauszufinden, welche räumlichen Frequenzanteile für die Bienen zur visuellen Musterverarbeitung herangezogen werden können, wurden Tests mit hoch-, tief- und bandpassgefilterten Abbildern des Trainingspaars durchgeführt (Abbildung 11). Die Filterungen wurden mit einem von Thomas Knop (Abteilung Professor Dr. K. Obermayer, Technische Universität Berlin, Institut für Softwaretechnik und Theoretische Informatik) entwickelten Programm erstellt. Die Filterung war dabei durch eine obere und eine untere Abbruchfrequenz charakterisiert. Jede räumliche Ausrichtung der enthaltenen Schwingungen wurde zugelassen, so dass sich ein Filter auf der Fourier-Ebene als Ring darstellen ließ (Abbildung 10), dessen Größe von der Wahl der Abbruchfrequenzen bestimmt wurde (sogenannte *Doughnut*-Struktur (Olzak & Thomas 1992; Fiser & Biederman 1995)). Dies erlaubte den Einfluss richtungssensitiver Neurone zu minimieren (Fiser, Biederman et al. 1996; Fiser, Subramaniam et al. 2001). Eine Herausfilterung bestimmter Richtungsinformationen durch *Cigar*-Filter (Olzak & Thomas 1992; Fiser & Biederman 1995), die einzelne Frequenzquadranten abschneiden, hätte im Vergleich dazu bei den verwendeten Mustern zu einer Überbetonung der Musterkanten geführt.

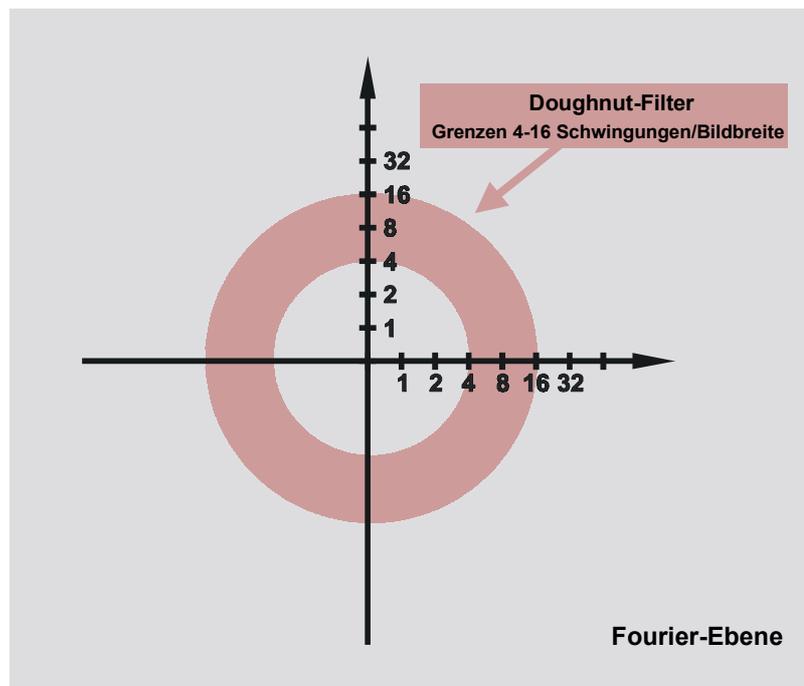


Abbildung 10: Schematische Darstellung eines Bandpass-*Doughnut*-Filters in der Fourier-Ebene nach (Olzak & Thomas 1992) und (Fiser & Biederman 1995).

Für Vorversuche wurden hoch- und tiefpassgefilterte Abbilder mit den Grenzfrequenzen von 16 - 48 Schwingungen/Bildbreite für das Hochpassfilter und 3-8 Schwingungen/Bildbreite für das Tiefpassfilter errechnet. Die Einheit Schwingungen/Bildbreite ist vom Bewertungsabstand vor dem Muster unabhängig und gibt die Anzahl der Schwingungen je Durchschnittsbreite der verwendeten Muster (10 cm) an. Zusätzlich wurden unter Corel Photopaint 5.0 (Corel Corporation) Abbildungen mit Gaußscher Unschärfe erstellt (Pixelradius 50.00), die in ihrer Unschärfe dem Augenmass nach dem tiefpassgefilterten Abbild entsprachen (siehe Anhang D).

Für Reihenversuche wurden anschließend die Abbruchfrequenzen in Abständen von Zweierpotenzen, entsprechend von Oktavabständen (eine Oktave ist definiert als Verdoppelung der Frequenzen) von 1 (2^0) bis 32 (2^5) Schwingungen/Bildbreite variiert. Das verwendete Filterprogramm erlaubte grundsätzlich die Auswahl von Frequenzen von 0 bis 256 Schwingungen/Bildbreite. Als obere Randfrequenz wurde in den Versuchen 32 Schwingungen/Bildbreite gewählt, da zum einen Probefilterungen mit höheren Grenzfrequenzen (z.B. 32 - 64 Schwingungen/Bildbreite oder 64 - 128 Schwingungen/Bildbreite) keine vom menschlichen Auge auf den ersten Blick erkennbaren Unterschiede mehr aufwiesen. Zum anderen diskriminierten Bienen mit 16- 32 Schwingungen/Bildbreite gefilterte Dressurmusterpaare genauso schlecht wie Filterungen mit 8-16 Schwingungen/Bildbreite (vergleiche dazu auch Abbildung 65 B Tests 6 und 7). Daraus wurde geschlossen, dass Frequenzinformationen oberhalb von 32 Schwingungen/Bildbreite keinen wesentlich anderen Beitrag zur Mustererkennung der Bienen hatten. Es wurden breiter werdende Tiefpassfilterungen mit einheitlicher unterer Frequenzgrenze von 0 Schwingungen/Bildbreite und oberer Frequenzgrenze von 1 - 32 Schwingungen/Bildbreite durchgeführt, ebenso wie Hochpassfilterungen, mit festbleibender oberer Frequenzgrenze 32 Schwingungen/Bildbreite und in Oktavschritten variiert unterer Frequenzgrenze von 1 - 16 Schwingungen/Bildbreite. Zusätzlich wurden Bandpassfilterungen im gesamten Frequenzbereich durchgeführt, deren Filterbreite eine, zwei bzw. drei Oktaven betragen. Bei einem angenommenen Bewertungsabstand von 3 cm vor der Musterfläche bilden die Filterungen von 16 – 32 Schwingungen/Bildbreite Mustermerkmale in der Größenordnung von ca. 1,5 mm ab. Der untersten Sehgrenze der Bienen von 1° - 2° Sehwinkel (Zerrahn 1934; Gould 1988a; Gould & Towne 1988; Giurfa, Zaccardi et al. 1999; Hempel de Ibarra, Giurfa et al. 2001) entsprechen in diesem Abstand Musterdetails von ca. 0,5 mm bis 1 mm, das heißt die feinste Hochpassfilterung bildete noch Mustermerkmale ab, die im Bereich der Sehschärfe der Bienen liegen.

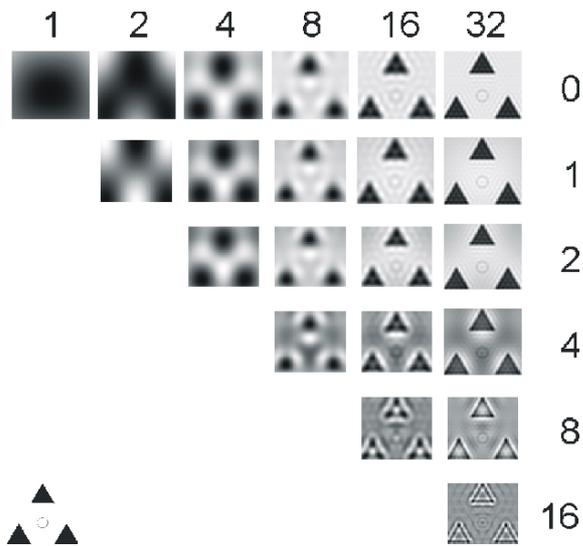


Abbildung 11: Übersicht Fourier-gefilterter Muster am Beispiel des belohnten Dressurmusters des Trainingsparadigmas C (Piktogramm links unten): vertikale Zahlenreihe: untere Filterungsgrenze, horizontale Zahlenreihe: obere Filterungsgrenze.

Die Muster wurden als $10 \times 8,86 \text{ cm}^2$ -Bilder vom Programm eingelesen. Jedes Muster bestand dabei aus Schwarz- und Weißflächen unterschiedlich großen Anteils. Zur Erzeugung der gefilterten Muster wurde aus der Gesamthelligkeit des Ursprungsbilds eine mittlere Helligkeit ermittelt, um welche die Modulation der Frequenzen durchgeführt wurde. Die Ausgabe der gefilterten Abbildungen geschah ebenfalls innerhalb eines $10 \times 8,86 \text{ cm}^2$ -Rechtecks mit der zugehörigen mittleren Helligkeit. Vor allem bei hochpassgefilterten Mustern war das graue Rechteck deutlich zu erkennen (Abbildung 11).

Um den Einfluss des Hintergrunds und der durch ihn entstehenden zusätzlichen Musterinformation zu überprüfen, wurden Muster entworfen, bei denen ein gefiltertes Muster (Frequenzgrenzen von 4 bis 8 Schwingungen/Bildbreite) unterlegt war von einer grauen Kreisscheibe (Durchmesser 20 cm), deren Grauschattierung dergestalt angepasst wurde, dass der Übergang zwischen der Hintergrundfarbe des gefilterten Bildes zur Farbe der Kreisscheibe minimiert wurde. Damit wurde das Bildrechteck des gefilterten Bildes optisch kaschiert. Für eine Kontrolldressur wurden zudem die ungefilterten Trainingsmuster vor Kreisscheiben entsprechender Grauschattierung abgebildet (Abbildung 12).

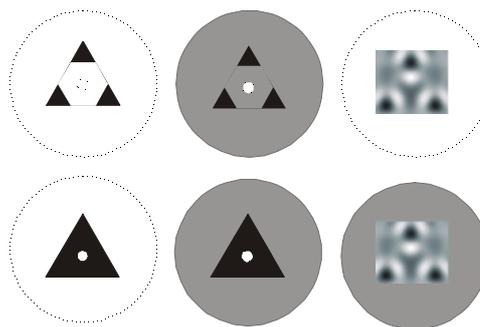


Abbildung 12: Übersicht der Testmuster zur Überprüfung eines möglichen Einflusses der Kontrastkante des Bildrechtecks der gefilterten Muster (Piktogramm rechts oben), Kaschierung der Kontrastkante durch Hinterlegung mit angepasst grauen Kreisscheiben, bzw. hinterlegten weißen Papierscheiben.

2.4 Dressur- und Lernsituation

2.4.1 Andressur

Sammlerinnen wurden von den Futterstellen weggefangen, passiv in die Laborräume verfrachtet und an der Versuchapparatur auf dem zu belohnenden Muster mit konzentriertem Zuckerwasser (25 - 50 Vol %) belohnt. Die Versuchstiere wurden individuell mit eingefärbtem Schellack (Kremer Pigmente, Aichstetten) markiert, um zurückkehrende Bienen identifizieren zu können. Nach Vollbelohnung verließen die Tiere das Labor ungehindert durch die kleine Fensteröffnung und kehrten zum Stock zurück. Bienen, die nach erstmaliger Belohnung nicht selbständig zur Versuchapparatur zurückkehrten, wurden an der Futterstelle vor dem Labor wieder eingefangen und erneut passiv verfrachtet (1 - 5 Mal). Es wurde darauf geachtet, dass mehrfach verfrachtete Bienen nicht wiederholt auf der selben Seite der Versuchapparatur belohnt wurden, um eine Tendenz zur Seitenstetigkeit zu vermeiden. Mit dem ersten freiwilligen Absetzen der Bienen auf die Dressurfläche begann die Datenaufnahme, die eigentliche operante Konditionierung (*Angermeier 1976; Couvillon & Bitterman 1980*). Eine Biene wurde zur weiteren Dressur ausgewählt und die übrigen, für die Dauer der Versuche, unter einem Sieb mit ausreichender Glucoselösung weggesperrt.

2.4.2 Dressur-Paradigmen und Training

Die Bienen wurden in einer Differenzdressur auf zwei schwarzweiße Muster dressiert, von denen nur das eine belohnt wurde. Die Musterpaare konnten sich im Verhältnis der Schwarzfläche und/oder in noch anderen Mustereigenschaften unterscheiden, zum Beispiel Größe, Kompaktheit oder Zentrumsfarbe. In zwei Trainingsparadigmen A und B war das belohnte Dressurmuster (TR+) ein gleichseitiges schwarzes Dreieck (Kantenlänge 10 cm). Bei Training A war das unbelohnte Dressurmuster (TR-) eine Figur aus drei kleinen Dreiecken, die in den Ecken eines angenommenen gleichseitigen Dreiecks von 10 cm Kantenlänge angeordnet waren. Die Schwarzfläche des unbelohnten Musters entsprach dabei näherungsweise einem Drittel der Schwarzfläche des belohnten Musters. Bei Training B war das nicht belohnte Muster ein kleineres gleichseitiges Dreieck (Kantenlänge 5,6 cm), dessen Flächeninhalt ebenfalls näherungsweise einem Drittel des Flächeninhalts des belohnten Musters entsprach. Das dritte Trainingsparadigma C war die Reziprokdressur des ersten Dressurpaares. Die Dressurpaare sind in Abbildung 13 dargestellt. Im folgenden Text wird auf die Trainingsparadigmen entsprechend der Bezeichnungen A, B oder C Bezug genommen. Genauere Angaben zu den Maßen der Dressurmuster finden sich im Anhang E.

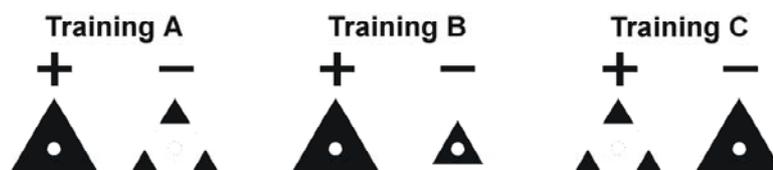


Abbildung 13: Darstellung der Dressurparadigmen: Training A; Training B; Training C, Pluszeichen (+): belohntes Muster des Trainingsparadigmas (TR+), Minuszeichen (-): unbelohntes Muster des Trainingsparadigmas (TR-).

Die Tiere wurden in der Regel 10 bis 20 mal trainiert und danach das erste Mal auf das Dressurpaar ohne Belohnung getestet. Erreichten die Tiere beim Test auf das Dressurpaar A und C nicht eine Unterscheidungsfrequenz von mindestens 75 % (für Training B mindestens 70 %, da die Bienen hier seltener höhere Unterscheidungslevels erreichten), wurden die Tiere weiter dressiert. Einige Bienen, die diese Wahlfrequenz nicht erreichten, wurden aus dem Versuch genommen. Während des gesamten Versuchs wurden die Bienen weiterhin mit 2 - 4 Dressurbesuchen zwischen aufeinanderfolgenden Tests dressiert.

Die Seiten der Dressurmuster wurden stets gewechselt, um zu verhindern, dass die Bienen auf einer Seite häufiger belohnt wurden als auf der anderen. Im Verlauf des Versuchs wurden die Versuchsbienen durch Präsentation von TR+ gegen TR+ auf Seitenstetigkeit getestet. Gegen eine schwache Bevorzugung-

gen einer Seite wurde gegendressiert, indem kurzfristig häufiger auf der nicht präferierten Musterseite belohnt wurde, und der Erfolg kontrolliert. Tiere, die die Nullhypothese des χ^2 -Test (50:50-Wahl) nicht erfüllten, wurden aus dem Versuch genommen. Um den Einfluss einer möglichen Seitenstetigkeit weiter zu minimieren, wurde jeder Test einmal normal und einmal seitenvertauscht durchgeführt und die Ergebnisse beider Tests entsprechend für jede Biene aufsummiert. Ergaben sich dabei größere Abweichungen der Wahlpräferenzen, wurden erneut Seitenstetigkeitstests durchgeführt und die Ergebnisse mit dem χ^2 -Test überprüft.

Die Bienen konnten sich der Versuchsapparatur und den Mustern völlig frei nähern. Die Tiere wurden weder bezüglich ihrer Wahlentfernung vom Muster noch bezüglich der Anflugsrichtung eingeschränkt. Jede gerichtete Annäherung an eines der Muster zählte als Entscheidung, entfernte sich die Biene ohne Berührung der Musterfläche wieder, wurde die Entscheidung als Anflug gezählt und jede unabhängige Berührung der Musterfläche mit Beinen, Antennen und Körper bzw. jedes Landen auf der Musterfläche als Setzer (Grossmann 1970). Die Entscheidung des ersten Anflugs und des ersten Setzers wurden getrennt festgehalten.

2.5 Datenaufnahme und Auswertung

2.5.1 Differenztests

Erreichten die Tiere nach der Dressur das Unterscheidungskriterium von über 70 % bzw. 75 % für das Dressurpaar und erwiesen sich als nicht seitenstet, wurde mit den Testreihen begonnen. Die Bienen wurden während eines Tests im Unterschied zur Dressursituation nie belohnt, die Tiere zeigten reines Suchverhalten. Anflüge und Setzer wurden in gleicher Weise dokumentiert wie während der Dressur und jeweils die ersten Anflugs- und Setzerentscheidungen festgehalten. Jedes Testpaar wurde normal und seitenvertauscht getestet, um den Einfluss einer möglichen Seitenstetigkeit auf die Entscheidungen offensichtlich zu machen. Die Reihenfolge der Testmusterpaare wurde statistisch gemischt, einerseits um die Tiere vor wechselnde Entscheidungssituationen zu stellen und um andererseits einen möglichen Einfluss des Testzeitpunkts auszuschließen. Während eines Tests wurde die Gesamtzeit des Aufenthalts der Biene vor der Testfläche dokumentiert. Die Zeit, in der die Biene sich während eines Tests neben der Apparatur oder außerhalb des Labors verbrachte, ging nicht in die Messung ein.

Tabelle 4: Formeln zur Berechnung der Wahlfrequenz aus Setzern und Anflügen am Beispiel der Entscheidungen für das linke Muster

In Berechnung eingehendes Verhalten	Berechnungsformel
Setzer allein	$\text{Wahlfrequenz [\%]} = \frac{\text{Setzer}_{\text{links}}}{\text{Setzer}_{\text{links}} + \text{Setzer}_{\text{rechts}}}$
Setzer und Anflüge	$\text{Wahlfrequenz [\%]} = \frac{\text{Setzer}_{\text{links}} + \text{Anflüge}_{\text{links}}}{\text{Setzer}_{\text{links}} + \text{Anflüge}_{\text{links}} + \text{Setzer}_{\text{rechts}} + \text{Anflüge}_{\text{rechts}}}$
Anflüge allein	$\text{Wahlfrequenz [\%]} = \frac{\text{Anflüge}_{\text{links}}}{\text{Anflüge}_{\text{links}} + \text{Anflüge}_{\text{rechts}}}$

Die Anzahl der Setzer eines Tieres für gleiche Testpaare wurde für jedes Tier zusammengerechnet. Die Wahlfrequenz der Bienen für ein Muster eines Testpaars berechnete sich aus dem Quotienten der Setzer auf das Muster und die Gesamtsetzer auf beide Muster während eines Dressur- oder Testbesuches, bzw. aus der Zahl der Anflüge (siehe Formeln in Tabelle 4). Bewertet wurden nur solche Tests, deren Wahlfrequenzen sich aus mindestens 10 Gesamtsetzern berechneten. Im Ausnahmefall wurden auch Tests mit geringeren Setzerzahlen berücksichtigt, sofern sich die Biene ausschließlich für eines der beiden Testmuster entschieden hatte. Aus der Gesamtsetzerzahl für ein Muster während eines Tests und aus der gemessenen Testzeit ließ sich die Setzerzahl pro Minute ermitteln, die umso höher war, je bereitwilliger sich die Biene auf die Muster setzte.

2.5.2 Videoaufnahmen

Zur Dokumentation des Flugverhaltens der Versuchsbienen während der Entscheidungssituation zwischen zwei Mustern wurden die Bienen während der Tests auf Video aufgenommen. Die Videoaufnahme begann mit dem ersten Anflug der Bienen auf die Muster und endete nachdem die Biene von den Testmustern wegflug mit Abschluss des Tests. Die Videoaufnahmen wurden durch das Datum, die Uhrzeit, eine mitlaufende Stoppuhr und die Bezeichnung des Tests markiert.

Die Videoaufnahmen wurden als Einzelbildanalyse mit Hilfe eines Computerprogramms (HaSoTec F Maus, Rostock, 1999) teilautomatisiert ausgewertet. Ergebnis der computergestützten Auswertung waren aufeinanderfolgende x/y-Koordinaten von Kopf und Abdomen der Biene innerhalb eines festen Koordinatensystems, das durch die Mittelpunkte der Belohnungsröhrchen in der Vertikalen und den Mittelpunkt zwischen den beiden Musterzentren definiert wurde (vertikale und horizontale Fixpunkte F1 und F2 in Abbildung 14). Es wurden die Ortsdaten horizontal und vertikal vor der Bildebene aufgenommen (Ortsdaten x und y in Abbildung 14, vertikal in direkter Aufsicht vor der Musterebene bzw. Musterfläche, Außenfläche des Plexiglaswürfels der Versuchsapparatur, horizontal als Abbildung im Spiegel). In einem Teil der Auswertungen wurden noch zusätzlich in einem weiteren Koordinatensystem die Abstände der Biene von der Musterfläche dokumentiert. Die Eichung der beiden Koordinatensysteme wurde in der vertikalen Auswertung vor der Musterfläche durch den festen Abstand der beiden Fixpunkte Belohnungsröhrchen gewährleistet (25 cm) und in der horizontalen Ebene vor der Musterfläche durch Fixpunkte am Rand der Musterfläche (64 cm) (siehe Abbildung 2 C). Bedingt durch die Schräge der Spiegelfläche, ergab sich eine optische Dehnung des Abstands der Bienen in einem Verhältnis von 1 : 1,8. In der zweidimensionalen Auftragung wurde dieser Umstand berücksichtigt.

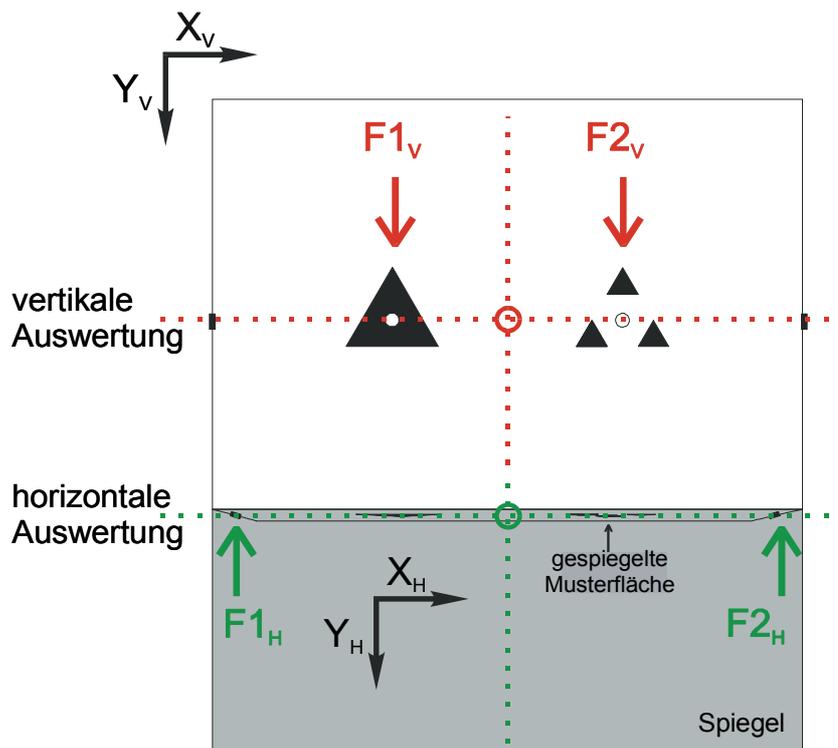


Abbildung 14: Schematische Darstellung der Grundlagen zur computergestützten Ortsauswertung der Videoaufnahmen: F1 bzw. F2: Fixpunkte im Vertikalen bzw. Horizontalen (Röhrchenmittelpunkt); X bzw. Y: Positionskoordinaten der Biene im Vertikalen (Index V) vor der Musterfläche bzw. im Horizontalen (Index H) in der Spiegelabbildung.

Die weitere Verarbeitung der Ortsdaten wurde mit Microsoft Excel 2000 (Microsoft Corporation) und Microcal Origin 5.0 (Microcal Software Inc.) unter Windows 98 (Microsoft Corporation) durchgeführt. Es wurden sowohl die Flugbahnen analysiert, wie auch die Anzahl der Aufenthalte der Bienen vor den Mustern in der vertikalen und der horizontalen Ebene. Die Geschwindigkeiten der Bienen wurden aus der Ortsänderung zwischen zwei Aufnahmen und dem Aufnahmezeitintervall ermittelt und in vier Geschwin-

digkeitsklassen unterteilt und in Abhängigkeit vom Ort in Koordinatensysteme aufgetragen. Durch die Auftragung der x- und y-Koordinaten der Geschwindigkeit nach beiden Raumrichtungen ließ sich zudem die Anflugsrichtung der Bienen darstellen.

2.5.3 Statistische Überprüfung

Zur Beurteilung der Testergebnisse wurden der Mittelwert und die Standardabweichung der Unterscheidungsfrequenzen aller Testbienen eines Datensatzes errechnet. Um den Einfluss einer Sättigung der Wahlreaktion im Bereich um 0 % (nur Setzer auf Muster A) und um 100 % (nur Setzer auf Muster B) zu minimieren, wurden die Prozentwerte *arcsin*-transformiert und erst dann in die Statistikberechnung einbezogen. Die Überprüfung der unabhängigen Stichproben mit kontinuierlichen Prozentwerten erfolgte mit dem einseitigen Student-t-Test zur Abgrenzung gegen eine Gleichverteilung bzw. zur Unterscheidung zweier Mittelwerte mit gleicher Grundgesamtheit und unterschiedlichen Varianzen (*Sachs 1997*). Diskrete Einzelwerte, zum Beispiel die Überprüfung auf Gleichverteilung eines Seitenstetigkeitstestes, wurden mit Hilfe der χ^2 -Verteilung überprüft (siehe Tabelle 5 (*Sachs 1997*)). Fehlerwahrscheinlichkeiten von $p < 0,05$ wurden als signifikant anerkannt, Wahrscheinlichkeiten von $p < 0,01$ und $p < 0,001$ wurden als hochsignifikant betrachtet und in den Abbildungen durch Angabe von einem bis drei Sternchen kenntlich gemacht. Vermutete Korrelationen wurden mit Hilfe des Pearsonschen Korrelationskoeffizienten R überprüft und durch die Funktionsgleichung der Korrelationsgeraden beschrieben.

Tabelle 5: Statistische Verfahren nach *Sachs (1997)*

Student t-Test	χ^2 -Verteilung
$t = \frac{ \mu - \mu_0 }{\sqrt{\frac{\sigma^2}{N}}}$	$\chi^2 = n \left(\frac{\left(\frac{n_1}{n} - 0,5\right)^2}{0,5} + \frac{\left(\frac{n_2}{n} - 0,5\right)^2}{0,5} \right)$
<p>μ.....Wahlfrequenz Testmusterpaar</p> <p>μ_0....Erwartungswert bei Gleichverteilung</p> <p>σ^2...Standardabweichung</p> <p>N....Anzahl Versuchsbiene pro Test</p>	<p>n_1...Setzer Muster 1</p> <p>n_2... Setzer Muster 2</p> <p>$n = (n_1+n_2)$</p> <p>0,5....Erwartungswert bei Gleichverteilung</p>

2.6 Einordnung des Wahlverhaltens der Bienen als Lernerfolgsnachweis

2.6.1 Eignung des Setzerverhaltens bzw. Anflugverhaltens als Lernerfolgsnachweis

Im Versuch dressierte Bienen zeigten ihre Entscheidung für eines der beiden gezeigten Muster an der vertikalen Dressurfläche durch klar zu unterscheidendes Verhalten. Dazu gehörte neben dem Landen auf der Musterfläche bzw. auf dem Belohnungsröhrchen und dem Hineinkrabbeln in das Röhrchen auch das Flugverhalten vor den Mustern, wie z. B. horizontales oder vertikales Vorbeifliegen bzw. Schweben vor Musterbereichen, Anfliegen einzelner Musterbereiche ohne Absetzen bzw. Anflüge, bei denen Teile des Musters mit Beinen, Antennen oder anderen Körperteilen berührt wurden.

Nach dem Vorbild vorangegangener Arbeiten wurden die Setzer der Bienen gezählt, wobei eindeutige Setzer auf das Muster bzw. das Röhrchen und Berührungen der Musterteile mit Beinen und Antennen zusammengefasst wurden (*Grossmann 1970; Anderson 1972; Couvillon & Bitterman 1980; Srinivasan & Lehrer 1984a; Gould 1986; Ronacher 1992a*). Dabei wurde auf eine Unterscheidung von Setzern gegenüber Berührungen (*Srinivasan & Lehrer 1984b; Giger & Srinivasan 1995*) verzichtet, da sich die Bienen in Testsituationen ohnehin nur selten richtig auf das bzw. in das Röhrchen setzten. Die Anflüge wurden getrennt dokumentiert und ausgewertet (*Wehner & Lindauer 1966; Grossmann 1970; Cruse 1972b*), wobei nur Anflüge endgültig bewertet wurden, bei dem die Bienen die Muster berührten (Setzer). Die Anflüge bzw. unvollendeten Setzer wurden zudem dokumentiert (*Menzel 1967; Grossmann 1971; Lunau, Wacht et al. 1996*) und zum Teil auch ausgewertet (Abbildung 15). Das Vorbeifliegen vor den Mustern,

ebenso wie wiederholte Berührungen der Muster, die durch Schwierigkeiten beim Landen verursacht werden, gingen nicht in die Bewertung ein. Als unabhängige Setzer bzw. Anflüge wurde das Flugverhalten gewertet, wenn sich die Bienen zwischen ihren Annäherungen erneut zum Muster hin orientierten.

Zur Überprüfung welches Verhalten den besten Rückschluss auf das Diskriminierungsverhalten der Bienen zuließ, wurde für alle verwendeten Dressurpaare das Wahlverhältnis auf Grundlage von Setzern, Anflügen bzw. der Summe von Setzern und Anflügen berechnet (Tabelle 4). Die Ergebnisse für den Test auf das Dressurpaar wurden zum Vergleich in Abbildung 15 aufgetragen (schwarze Säulen), einschließlich des Wahlverhaltens der Bienen vor zwei identischen belohnten Mustern, die als Test zur Überprüfung einer möglichen Seitenstetigkeit der Tiere dienten (graue Säulen).

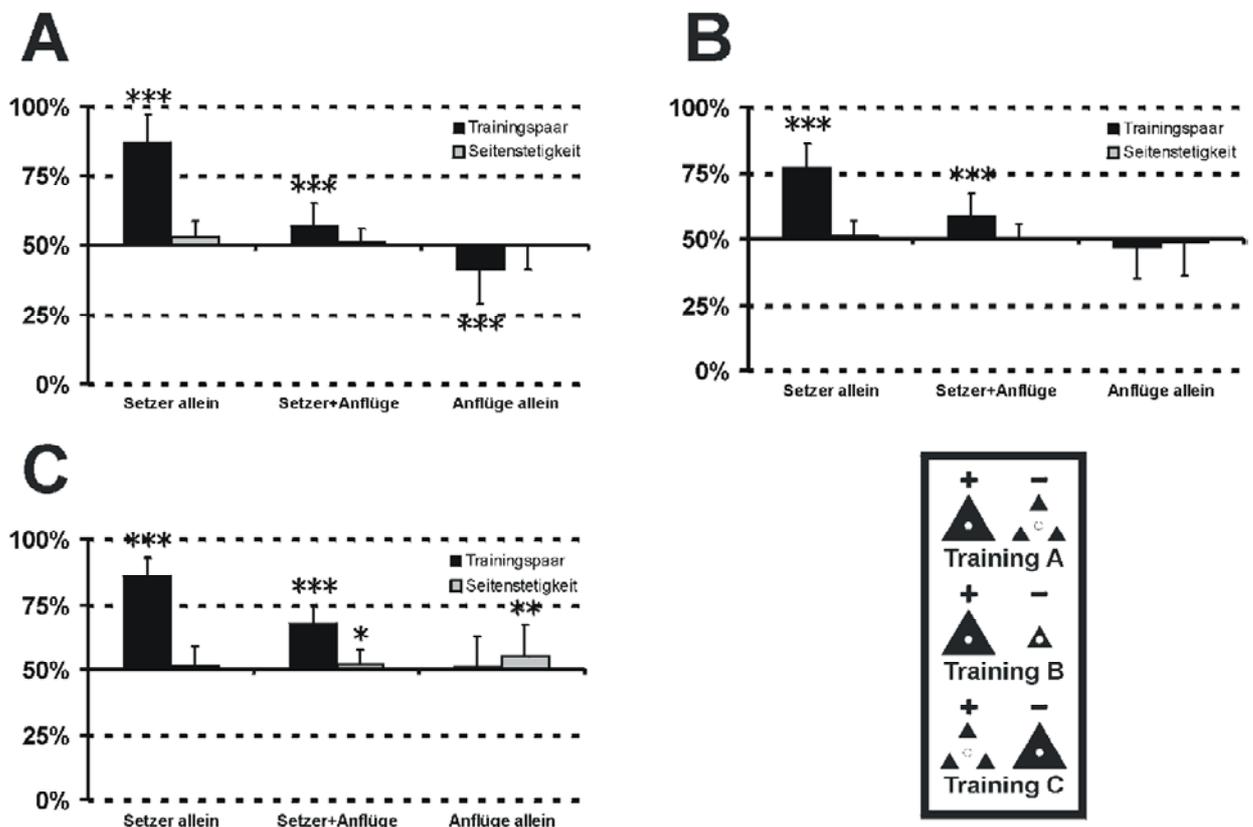


Abbildung 15: Verhältnis Wahlentscheidungen der Versuchsbienen während des Tests auf das Dressurpaar: Ausgewertet wurden jeweils allein die Setzerentscheidungen, die Summe aus Setzern und Anflügen und die Anflüge allein: A, B und C entsprechen den jeweiligen Trainingsparadigmen (Piktogramme der Dressurparadigmen siehe schwarzer Kasten, Signifikanzen der Wahlfrequenz durch Symbole angegeben: $p < 0,05$ (*); $p < 0,01$ (**); $p < 0,001$ (***) ; Tierzahlen: 27 - 61 Tiere).

Die Ergebnisse in Abbildung 15 A lassen klar erkennen, dass das Absetzen der Bienen das geeignetste Maß für die Wahlentscheidungen von Bienen war. Die Tiere machten zwar in einer Entscheidungssituation zwischen zwei identischen Mustern weder in ihrem alleinigen Anflugs-, noch bei ihrem ausschließlichen Setzverhalten einen Unterschied zwischen den beiden Mustern (graue Säulen, Signifikanzen der Wahlreaktionen nach Training C bedingt durch sehr hohe Tierzahl $N = 61$). Die Tiere zeigten die erlernte Präferenz für das belohnte Muster ausschließlich durch ihr Setzverhalten (linke schwarze Säulen), während belohntes wie unbelohntes Muster im Mittel weiterhin gleich häufig angefliegen wurden (rechte schwarze Säulen). Diese Eindeutigkeit der Setzentscheidung gegenüber der Undifferenziertheit der Anflüge war unabhängig von der Art der dressierten Muster und in allen drei verwendeten Trainingspaaren gleich (Abbildung 15 B, C).

Die Auswertung der Summe von Setzern und Anflügen (Setzer + Anflüge, mittleres Säulenpaar) ergab bei Training A eine deutlich geringere Differenzierungsleistung als die Tiere nach Auswerten der Setzerdaten vermuten ließen, geringer als eine Mittelung von Setzer- und Anflugsverhalten erwarten ließe. Dies ließ sich dadurch erklären, dass die Bienen die Muster bei Training A um die Hälfte häufiger anflügen, als sie sich auf die Muster setzten (Tabelle 6). Anflüge enthalten aber ebenfalls Bewertungscharakter (Menzel 1967; Grossmann 1971). Um das Anflugverhalten bei der Berechnung der Wahlreaktion zu berücksichtigen, wurden Setzer und Anflüge erneut zusammengezählt, wobei der Anzahl der Setzer doppelt soviel Aussagewert zugeordnet wurde, wie den Anflügen (Srinivasan & Lehrer 1984b; Giger & Srinivasan 1995). Im Training A wurde dadurch ein Ausgleich des Verhältnisses von Setzern und Anflügen erreicht, was die Wahlfrequenz der Setzer und Anflüge im Vergleich zu Abbildung 15 etwas erhöht (A: $0,72 \pm 0,07$). Bei den Dressuren B und C, wo die Bienen die Muster genauso oft anflügen, wie sie sich darauf setzten, ließe sich die Wahlfrequenz ebenfalls erhöhen (B: $0,67 \pm 0,06$; C: $0,74 \pm 0,09$), die Unterscheidungsfrequenzen, die Bienen aufgrund ihres Setzverhaltens zeigten, wurden jedoch nie erreicht. Bei der Bewertung der Dressuren bzw. Tests wurden im Folgenden daher nur die Mustersetzer der Tiere berücksichtigt und ausgewertet.

Tabelle 6: Mittelwerte der Verhältnisse von Gesamtsetzern zu Gesamtanflügen pro Tier für alle Trainingsparadigmen A, B und C

Verhältnis: Setzer/Anflüge	Trainingspaar	Seitenstetigkeitstest
Training A	$0,66 \pm 0,33$	$0,94 \pm 0,61$
Training B	$0,99 \pm 1,14$	$1,03 \pm 1,04$
Training C	$1,0 \pm 0,65$	$1,62 \pm 2,73$

2.6.2 Vorhandensein einer möglichen „spontanen Präferenz“

Bei den Versuchstieren handelte es sich um Sammlerinnen, die von einer Futterstelle vor dem Labor abgefangen wurden. Es wurde darauf Wert gelegt, möglichst junge Sammlerinnen, erkennbar an ihrer starken Behaarung, auszuwählen. Dennoch konnte nicht ausgeschlossen werden, dass die Bienen schon vor dem Versuchsbeginn Erfahrungen gemacht hatten, die ihr späteres Lern- und Wahlverhalten beeinflussten. In gleicher Weise konnte nicht ausgeschlossen werden, dass die Tiere eine angeborene Präferenz für eines oder mehrere der bei der Dressur verwendeten Muster besaßen.

2.6.2.1 Lernkurven der verwendeten Dressurparadigmen A, B und C

Um das Vorhandensein einer möglichen „spontanen“ Präferenz für eines oder mehrere der verwendeten Trainingsmuster zu überprüfen, wurden für jedes Trainingspaar die Wahlfrequenzen der einzelnen Bienen für die jeweils ersten 12 Dressurbesuche aufgetragen und zusätzlich daraus der Mittelwert und die Standardabweichung aller Bienen bestimmt (Abbildung 16: schwarze Kurven). Die hellgrauen Kurven zeigen die Wahlverhältnisse der Einzelbienen für die ersten zwölf Trainingsbesuche. Zusätzlich wurde durch einen grauen Balken der Zeitpunkt des ersten Tests auf das Dressurpaar dargestellt, da zu die Bienen bei dieser Testsituation das erste Mal das Dressurpaar eine längere Phase ohne eine Belohnung vorzufinden aufsuchten. Die Wahlunterscheidung der Bienen in den beiden auf den Test folgenden Dressuren nahm dabei zwar geringfügig ab, deutete dabei nicht auf eine Verschlechterung der Unterscheidungsleistung durch Extinktion während der unbelohnten Test-Phase hin (Abbildung 16: Dressuren 11 und 12).

Zur Erhebung der Daten für Abbildung 16 wurden nur Bienen bis zur entsprechenden Dressuranzahl berücksichtigt, die in den im Anschluss durchgeführten Tests auf das Dressurpaar das Trainingskriterium von 80 % Wahlunterscheidung für das Trainingspaar der Paradigmen A und C und 70 % für das Trainingsparadigma B erreichten. Das Wahlverhältnis der in Abbildung 16 dargestellten Einzelbienenwerte errechnete sich aus der Zahl der während der Dressursituation erfolgten Setzer. Starke Schwankungen der Bewertungen zu Beginn der Dressur sind zum einem Folge einer Seitenpräferenz, die erst im Verlauf der Dressurbesuche von der Musterbewertung überlagert wurde, zum anderen wurden hierbei alle Besuche bewertet, unabhängig wie oft sich die Bienen setzten (führte z.T. zu großen Unterschieden bei den Prozentwerten!).

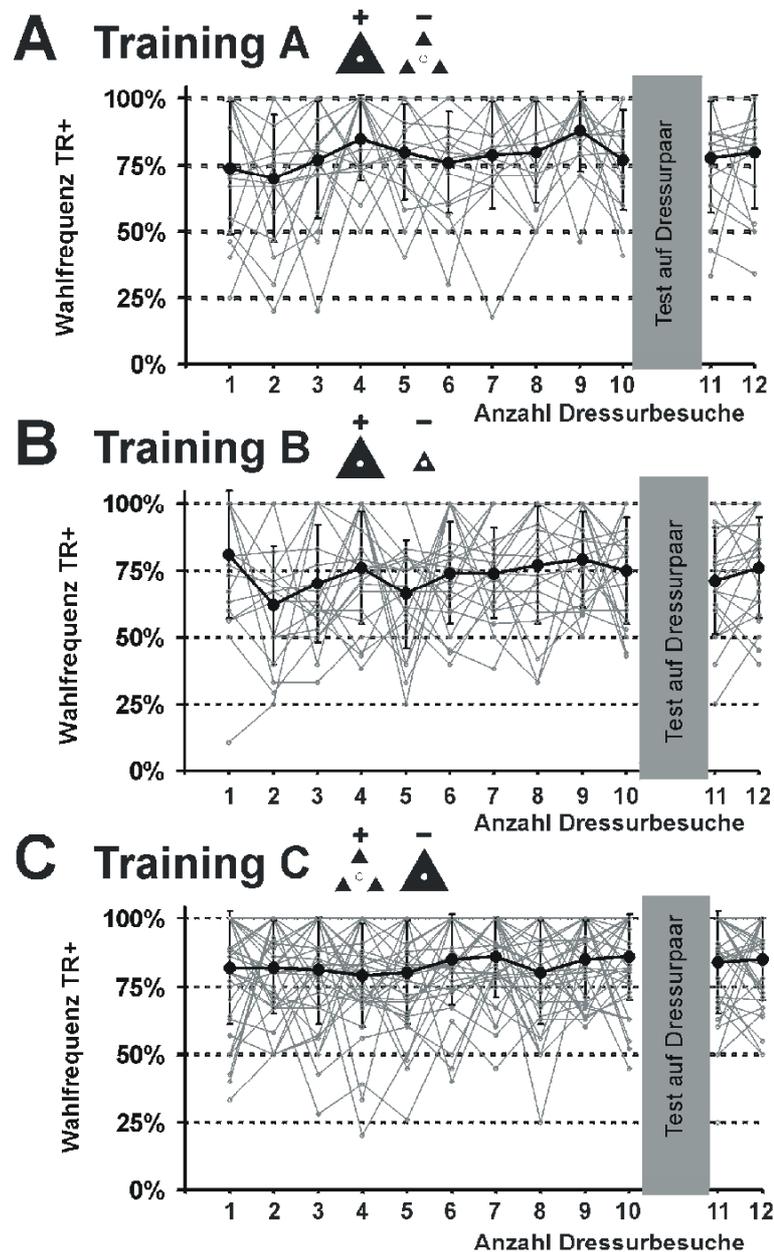


Abbildung 16: Lernkurven der verwendeten Trainingsparadigmen, Auftragung der Wahlverhältnisse der ersten zwölf Dressurbesuche: A, B und C entsprechen den Dressurparadigmen A, B und C: gefüllte schwarze Kurve: Mittelwerte mit Standardabweichung, graue Kurve: Einzelbienendaten, grauer Balken erste unbelohnte Testsituation.

Sowohl in Training A wie in Training C setzten sich die Tiere im Mittel schon beim ersten dokumentierten Trainingsbesuch häufiger auf TR+ (Signifikanz: Training A: $0,74 \pm 0,25$; $p < 0,01$; Training C: $0,82 \pm 0,21$; $p < 0,001$). Während der nächsten 10 - 12 Trainingsbesuche verbesserte sich die Wahlunterscheidung nur geringfügig, bei Training A auf höchstens $0,8 \pm 0,18$ und bei Training C auf $0,86 \pm 0,15$. Diese Differenzierungsleistung während der Dressur blieb nach dem ersten Test auf das Dressurpaar erhalten. In den Tests auf das Dressurpaar erreichten die Differenzierungsleistungen bei Training A $0,87 \pm 0,1$ und bei Training C $0,86 \pm 0,08$ (vgl. Tabelle 7). Die Bienen des Trainings B erreichten zu Beginn der Aufzeichnungen ihre höchste Wahlfrequenz für das Dressurpaar ($0,81 \pm 0,24$; $p < 0,001$). Diese blieb jedoch im Verlauf der Dressuren nicht erhalten, sondern fiel auf einen Mittelwert von etwa 76 % ab, dafür sank die Standardabweichung mit fortlaufendem Training. Im Unterschied zu den anderen Trainingsparadigmen verbesserte sich die Diskriminierungsleistung der Bienen für das Dressurpaar des Trainings B auch während eines Tests auf das Dressurpaar nicht weiter, sie erreichten im Mittel nur eine Unterscheidungsfrequenz von $0,77 \pm 0,09$.

Bei einer Spontanpräferenz für bzw. gegen eines der verwendeten Muster wäre besonders im Vergleich der Dressurpaare A und C eine Abweichung bei den Wahlfrequenzen der ersten Dressuren zu erwarten gewesen. Die Musterpräferenz der Bienen hätte dabei in einem der beiden Dressurparadigmen deutlich unterhalb von 50 % liegen müssen. Die Ergebnisse der Trainingsparadigmen unterschieden sich jedoch nicht, in beiden Dressurparadigmen bevorzugten die Bienen das belohnte Muster signifikant, so dass eine Spontanpräferenz unwahrscheinlich ist. Tatsächlich besitzen die Bienen zu Beginn aller Dressuren schon eine sehr hohe Differenzierungsleistung für das Dressurpaar, die vermutlich während der Andressur erworben wurde.

Tabelle 7: Dressurerfolg der drei verwendeten Trainingsparadigmen gerechnet über den gesamten Versuchszeitraum (Gesamtzahl verwendeter Tiere und Signifikanz des Ergebnisses gegen einen 50:50-Wahl)

	Versuchszeitraum				Dressurwahlverhältnis	Tierzahl	Signifikanzlevel
Training A	1997	1998	1999		87 ± 10 %	N = 38	p < 0,001
Training B	1997	1998	1999		77 ± 9 %	N = 27	p < 0,001
Training C	1997	1998	1999	2000	86 ± 8 %	N = 61	p < 0,001

2.6.2.2 Vergleich der ersten Anflugs- und Setzerentscheidungen

Um ein klareres Maß für eine mögliche Spontanpräferenz für eines der verwendeten Dressurmuster bei den drei Trainingsparadigmen zu erhalten, wurden die jeweils ersten Entscheidungen der Einzelbienen für die ersten 10 Dressurbesuche während einer Dressur zusammengefasst und daraus die Wahlverhältnisse des ersten Anflugs bzw. des ersten Setzers errechnet, vergleichbar zu Versuchen im Y-Wahlstunnel (*Hateren, Srinivasan et al. 1990*). Die Wahlfrequenzen werden in Abbildung 17 über der Anzahl der Dressurbesuche aufgetragen. Es wurden die Entscheidungen für das belohnte Muster jeweils getrennt gezeigt, entsprechend der rechten bzw. linken Präsentation von TR+. Durchgezogene Kurven zeigen die Ergebnisse für den ersten Setzer, unterbrochene Linien die Wahlentscheidungen, die Bienen beim Anfliegen trafen. Der erste Anflug konnte, im Unterschied zu der üblichen Zählung der Anflüge, durch einen Setzer abgeschlossen werden.

Nach Training A und C unterschieden die Bienen in ihrem Anflugverhalten nicht gut zwischen den beiden präsentierten Mustern. Die Wahlfrequenzen der Anflüge verbesserten sich dabei mit zunehmender Zahl an Dressuren bei Training A auf bis zu 86 % und bei C auf 82 % (Abbildung 17 A und C). Sowohl nach Training A wie auch C setzten sich die Bienen dagegen schon bei der ersten Dressur häufiger auf das belohnte als auf das unbelohnte Muster, 58 % (TR+ links) bzw. 78 % (TR+ rechts) bei Training A und 71 % (TR+ links) bzw. 78 % (TR+ rechts) bei Training C. Diese Diskriminierungsleistung stieg mit zunehmender Zahl der Dressurbesuche weiter an (Training A: auf 100 %; Training C: auf 93 %), schwankten aber zum Teil (Training A und B) sehr, unter Umständen eine Folge der geringeren Stichprobengröße.

Nach Training B (Abbildung 17 B) blieben die Bienen in ihrer ersten Entscheidung, sowohl was den ersten Anflug wie auch was den ersten Setzer anging, indifferent und wählten beide Muster, unabhängig davon auf welcher Seite TR+ präsentiert wurde, mit etwa 50 : 50 Wahrscheinlichkeit. Die Wahlfrequenz verbesserte sich jedoch ab dem dritten Dressurbesuch und erreichte nach dem zehnten Besuch eine Präferenz von über 75 % für das belohnte Muster. Dieser Wert entsprach etwa dem Dressurerfolg, den die Bienen in den Tests auf das Dressurpaar zeigten.

Keines der Muster wurde während der ersten Dressuren signifikant vermieden. Die Bevorzugung der positiven Muster trat sowohl bei Training A wie auch bei der Reziprokdressur bei Training C schon während der ersten Dressuren auf. Daraus konnte geschlossen werden, dass zu Beginn der Dressur die Bienen keine innere Präferenz, weder angeboren noch durch Vorerfahrung, für eines der dressierten Muster oder für eine Präsentationsseite besaßen. Sollte eine Präferenz grundsätzlich bestanden haben, zum Beispiel für stark strukturierte Muster (*Hertz 1929b; Zerrahn 1934; Anderson 1977b*), wurde diese schon während des kurzen Antrainings unterdrückt.

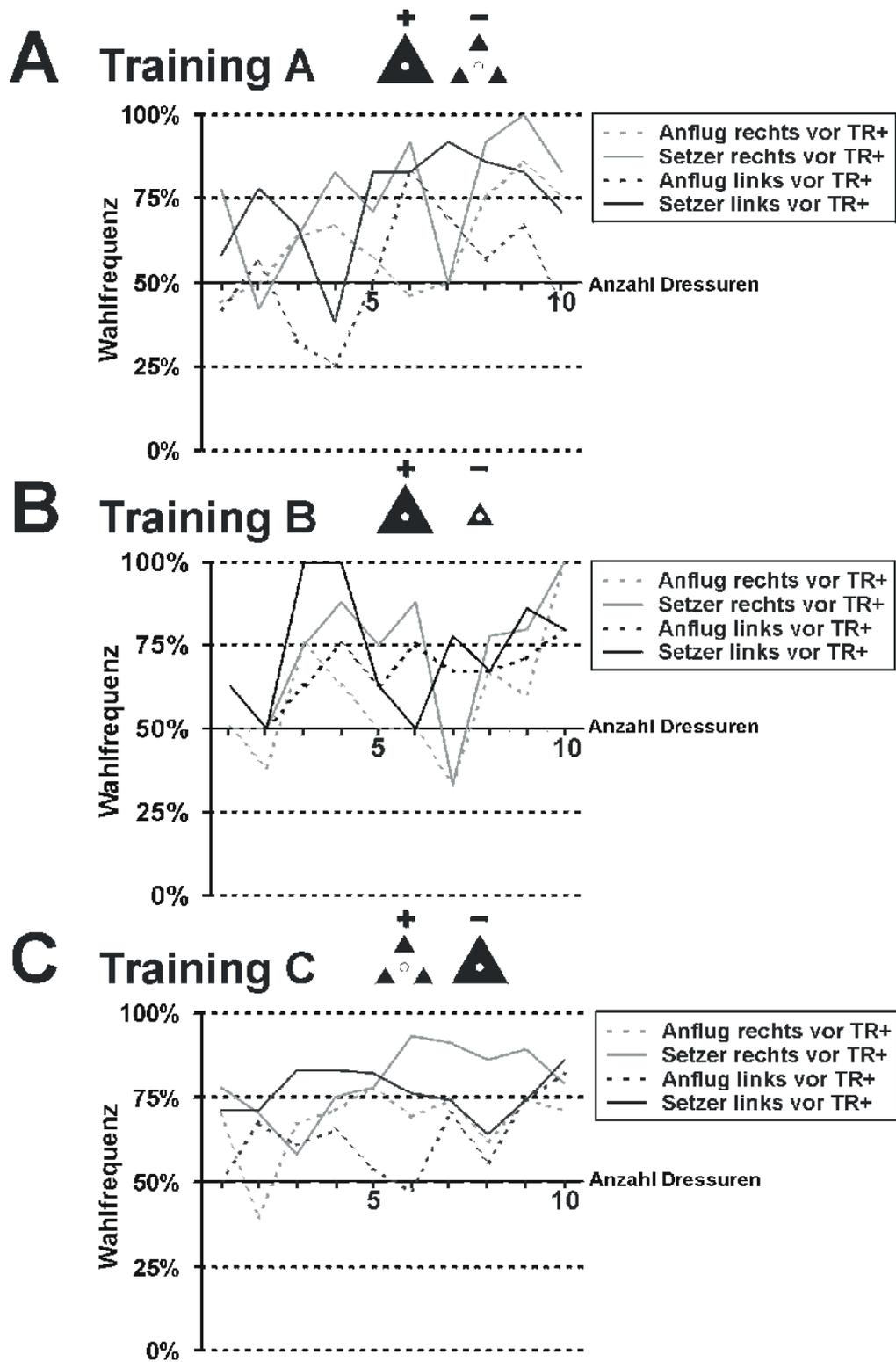


Abbildung 17: Wahlverhältnisse für belohntes Muster für ersten Anflug (gestrichelte Kurve) und ersten Setzer (durchgezogene Kurve) bei linker Präsentation (schwarze Kurve) und rechter Präsentation von TR+ (graue Kurve): A) Training A (21 Bienen) B) Training B (12 Bienen) C) Training C (47 Bienen).

2.6.3 Einordnung der Verhaltensdaten als Grundlage der Musterdiskriminierung

2.6.3.1 Einfluss der Messanordnung auf das Wahlverhalten der Bienen

Um eine Aussage über das Wahlverhalten der Bienen zwischen zwei simultan präsentierten Mustern treffen zu können, muss geklärt sein, inwieweit Art und Aufbau der Messapparatur bzw. die Dressurweise das Wahlverhalten der Tiere beeinflussen.

Neben der genetischen Disposition der Sammlerinnen wird dem Sättigungsgrad der Tiere ein Einfluss auf das Lernverhalten nachgewiesen (Page Jr, Erber et al. 1998; Scheiner, Erber et al. 1999; Ben-Shahar & Robinson 2001). Die Vorauswahl möglichst junger (weil unbeschädigter) Tiere am Spender und schneller Lerner (Kapitel 2.4.1) nach der Andressur ermöglichte die Dressur von vergleichbar alten Nektarsammlerinnen mit ähnlichen Lerndispositionen. Um eine zu schnelle Absättigung und zu starkes Sterzeln vor den Dressurmusterflächen zu vermeiden, wurde mit der jeweils geringst möglichen Zuckerwasserkonzentration belohnt, die sicherstellte, dass die jeweilige Versuchsbiene die Versuchapparatur motiviert besuchte. Die vorhergehende Ortsdressur der Nektarsammlerinnen auf die künstliche Futterquelle beeinflusste das später beobachtete Lernverhalten vermutlich nicht (Menzel 1967).

Der Aufbau der Versuchsapparatur innerhalb eines Labors beeinflusste die Bienen ebenfalls nicht, da nach früheren Untersuchungen auch beim Erlernen von Farbmustern kein Unterschied zu dem im Freiland gezeigten Verhalten besteht, vorausgesetzt die Apparatur wird ausreichend beleuchtet (Menzel 1967; Kriston 1971). Das Apparatelayout besitzt grundsätzlich einen bestimmenden Einfluss auf die Art der Musterbewertung, zum Beispiel durch horizontal bzw. vertikal präsentierte Muster, festgelegte Sehwinkel, die Einschränkung der Musterzugänglichkeit durch Barrieren oder die Verhinderung bestimmter Fortbewegungsarten, die die Musterwahrnehmung der Bienen beeinflussen (Giurfa & Vorbyev 1998; Lehrer 1999b). So kann ein erzwungener Abstand vor oder über der Musterfläche offensichtlich die Ausbildung eines neuronalen Templates verhindern und richtet die Aufmerksamkeit der Tiere verstärkt auf einzelne hervorstechende Mustereigenschaften (Schnetter 1968; 1972; Srinivasan & Lehrer 1988). Nahes Heranfliegen an die kompakten Muster ermöglicht dagegen die Ausbildung eines Templates und das Bienenverhalten wird dann gut durch eine Ähnlichkeitsfunktion basierend auf dem Flächenüberlappungsgrad beschrieben (Wehner & Lindauer 1966). Um einen Template-Matching-Mechanismus anzuwenden, sind Bienen auch selbstständig in der Lage feste Musterpunkte fixieren (Wehner 1969; 1972; Effer & Ronacher 2000). Auch das Wahlverhalten vor der Musterfläche passiv fixierter Insekten (Taufliegen: *Drosophila melanogaster*) lässt sich durch pixelbasierte retinotopie Template-Matching-Mechanismen beschreiben (Dill, Wolf et al. 1993; Dill 1995; Dill & Heisenberg 1995). Allerdings ist selbst bei diesen Versuchen grundsätzlich die Extraktion von Musterparameter, zum Beispiel des Musterschwerpunkts (*center of gravity*), durch die fixierten Insekten möglich (Ernst & Heisenberg 1999).

Die verwendete Versuchsapparatur wurde so gewählt, dass Bienen sich den Dressur- bzw. Testmustern ohne Einschränkung nähern und den Fixierungspunkt vor den Mustern beim Lernen und Bewerten frei wählen konnten. Damit war zu erwarten, dass die Wahl der einzuprägenden Mustereigenschaften für die Bienen frei und unbeschränkt war und (abgesehen von der Art der Muster) der Lern- und Entscheidungssituation im natürlichen Habitat weitgehend ähnelte. Die verwendete Dressurapparatur ermöglichte den Bienen somit die freie Wahl des Musterbewertungsmechanismus. Die Bienen waren prinzipiell in der Lage, sowohl Template-Matching-Mechanismen wie auch die Parameterextraktion zur Mustererkennung anzuwenden.

Die Bienen wurden mit Differenzdressuren trainiert, das heißt ein Muster wurde stets belohnt, während das andere unbelohnt blieb. Dadurch ließ sich der zu erlernende Parameter gezielt beeinflussen (Hertz 1935c; Grossmann & Beller 1971; Angermeier 1976; Horridge, Zhang et al. 1992; Giurfa, Hammer et al. 1999). Die Eigenschaften der Muster prägten sich Bienen während der Andressurphase vermutlich beim Abflug ein (Couvillon & Bitterman 1980; Lehrer 1991a; 1993). Die reziproken Dressurparadigmen Training A und C wurden von den Bienen vergleichbar gut gelernt. Im Mittel reichten zwanzig Dressurbesuche, um das erforderliche Unterscheidungsniveau von 80 % zu erreichen. Bei Training B erreichten die Bienen im Durchschnitt ein geringeres Unterscheidungsniveau von 70 %. Die größere wahrgenommene Ähnlichkeit zwischen den Mustern (vergleiche Abbildung 13 Mitte und links) könnte zu einer weniger guten Unterscheidung zwischen dem Dressurmusterpaar geführt haben, da Bienen sich die Größen- und Formunterschiede von kompakten Mustern weniger gut einprägen können (Hertz 1929b; Ronacher 1979b).

Bei der Differenzdressur ist ein wesentlicher Untersuchungspunkt, inwieweit das unbelohnte Muster (TR-) die Auswahl der gelernten Eigenschaften des belohnten Musters (TR+) beeinflusst. Der Vergleich Verhaltensreaktionen der Bienen zeigte (Abbildung 13), dass die Bienen die gelernten Eigenschaften nicht aus dem Vergleich von TR+ und TR- ableiteten, sondern vor allem Eigenschaften von TR+ lernten. TR- wurde

auch nie eindeutig vermieden und in einigen Fällen vor einzelnen Mustern sogar bevorzugt (Abbildung 34, Abbildung 35 und Abbildung 36). Vermutlich nahmen die Muster bei den Bienen, die sich in der Regel nahe vor dem belohnten Muster aufhielten (größte Aufenthaltshäufigkeit bis 6 cm vor der Musterfläche, Abbildung 30), fast den gesamten Sehbereich der Biene ein (10 cm Kantenlänge bei den Mustern entsprachen in diesem Abstand einem Sehwinkel von etwa 80°). Das zweite Muster wurde in dieser Situation nur im peripheren Sehbereich abgebildet und konnte somit die Entscheidung nicht stark beeinflussen. Dies führte dazu, dass TR- nicht aktiv vermieden wurde. Dies wurde unter Umständen noch unterstützt durch den geringeren Anteil randständiger Bildbereiche am gesamten Sehfeld oder unschärferer Abbildung durch geringere Ommatidienzahl im Randbereich der Komplexaugen (Wehner 1981; Penzlin 1989; Hamdorf 1995; Zollikofer, Wehner et al. 1995). Die hier vorgestellte Trainingsituation ähnelte somit eher einer Absolutdressur, bei der nur Eigenschaften des belohnten Musters gelernt werden (Wehner 1971b; Angermeier 1976; Giurfa, Vorobyev et al. 1996; Giurfa, Hammer et al. 1999; Hempel de Ibarra, Vorobyev et al. 2000). Es ist jedoch nicht auszuschließen, dass Eigenschaften des unbelohnten Musters beim Anfliegen auf TR- gelernt wurden. Bei TR- fehlen allerdings die verstärkenden Reize der Belohnung (Grossmann & Beller 1971), daher trug die beim Anflug auf TR- wahrgenommene Musterinformation vermutlich wenig zur Musterunterscheidung bei. Im Vergleich dazu sind in einem Y-Wahlstunnel dressierte Bienen in der Entscheidungskammer relativ weit von den Mustern entfernt, so dass sie beide Muster fast parallel nebeneinander sehen sollten (Srinivasan & Lehrer 1988; Lehrer, Horridge et al. 1995; Giurfa, Vorobyev et al. 1996; Giurfa & Vorobyev 1998; Giurfa, Dafni et al. 1999; Giurfa, Hammer et al. 1999). In dieser Situation ist es für Bienen ökonomisch sinnvoll beide Muster miteinander zu vergleichen, sich neben dem belohnten Muster auch das unbelohnte Muster einzuprägen und dieses bei späteren Besuchen aktiv zu vermeiden. Auch bei horizontaler Musterpräsentation entscheidet der Flugabstand über der Ebene mit darüber, ob belohnte und unbelohnte Muster unterschieden werden (Schnetter 1972). Bei der hier verwendeten (vertikalen) Musterpräsentation konnten sich die Bienen ihren Abstand von der Musterfläche frei wählen. Grundsätzlich haben Bienen, die mit einer solchen Versuchsanordnung dressiert wurden, TR- aktiv vermeiden gelernt (Ronacher & Duft 1996). Da die Tiere also TR- bei vergleichbarer Dressurapparatur einmal lernten und das andere Mal nicht, muss es vom Versuchsaufbau unabhängige, durch die Bienen frei gewählte, Parameter geben, die beeinflussen, wie stark das unbelohnte Muster gelernt wird. Ein möglicher Einfluss könnte dabei der in den vorliegenden Versuchen von den Bienen gezeigte geringe Flug- und Fixierungsabstand vor den Mustern sein (Abbildung 29, Abbildung 30, Tabelle 8)

2.6.3.2 Einfluss des Wahlverhaltens auf die Dressurleistung der Bienen

Die Bienen näherten sich dem vertikalen Aufbau der Apparatur durch zwei Arten deutlich zu unterscheidenden Flugverhaltens. Bei einem *Setzer* flogen die Tiere die Muster direkt an und berührten Musterfläche bzw. Röhrchen (hier finden die Bienen während der Dressursituation die Belohnungstropfen vor). Danach drehten die Bienen wieder ab oder setzten sich vollständig auf Muster bzw. Röhrchen. Bei einem *Anflug* näherten sich die Tiere dem Muster, drehten in kurzem Abstand wieder ab und flogen eine Schleife, ohne das Muster zu berühren, vergleichbar mit einem unvollendeten Setzer. In früheren Arbeiten wurden diese Anflüge und Setzer gemeinsam als *visits* gewertet (Grossmann 1970; 1971; Anderson 1977b; Srinivasan & Lehrer 1988). Spätere Arbeiten erweiterten die bewerteten Verhaltensmuster der Bienen auf Tippen, Setzen und Saugen oder Einflüge in Musterkammern, die getrennt ausgewertet werden (Menzel 1967; Lehrer, Horridge et al. 1995; Giurfa, Zaccardi et al. 1999; Lehrer 1999b). Auch Berührungen der Muster konnten von Anflügen in direkte Nähe des Musters unterschieden werden (Giurfa, Hammer et al. 1999) bzw. nur das Berühren und Absetzen auf dem Muster bewertet werden, wobei diesen Verhaltensweisen dann verschiedene Wertigkeiten zugeordnet wurden (Giger & Srinivasan 1995; Lehrer 1999a).

Der Lernerfolg der Tiere (Abbildung 15) zeigte, dass in den hier vorgestellten Versuchen nur die Auswertung der Setzerdaten zu einer Unterscheidung des Dressurmusterpaars führte, die deutlich über einer erforderlichen Wahlreaktion von 75 % für TR+ nach Training A und C lagen. Nach Training B erreichten die Tiere allerdings auch bei den Setzern nur eine Unterscheidungsfrequenz von 70 % für das Dressurpaar. Die Zahl der Anflüge verteilte sich in der Regel gleichmäßig auf beide präsentierten Muster (50:50 Wahl). Die Bienen diskriminierten die Musterpaare also nur bei den Flügen auf die Muster, die mit einem Setzer beendet wurden (Tabelle 6). Vergleichbare Ergebnisse wurden in der Literatur für Anflüge in Testphasen zwischen dem belohnten Muster und neuen Mustern erhalten (Giurfa, Hammer et al. 1999), Bienen flogen in dieser Untersuchung die Testmuster gleich häufig an, diskriminierten die Muster jedoch nur durch Musterberührungen.

Während der Dressurphase wurde das belohnte Muster signifikant häufiger angefliegen, allerdings mit deutlich geringerer Unterscheidungsleistung verglichen mit den Setzer-Werten. Die Zahl der Anflüge war dabei weiterhin deutlich höher als die Zahl der Berührungen. Die Anflüge ließen sich also nicht ausschließlich als unvollendete Setzer auf TR- deuten, da Bienen genauso oft TR+ wie TR- anfliegen, ohne

sich darauf zu setzen. Erwartungsgemäß sollten mit zunehmender Unterscheidungsleistung die Zahl der Anflüge auf das unbelohnte Muster ebenso abnehmen wie die Setzer darauf. Dies konnte jedoch nicht beobachtet werden. Daraus lässt sich schließen, dass es verschiedene Arten von Anflügen geben musste: Anflüge, die mit Absetzen enden konnten und reine Anflüge ohne beabsichtigtes Absetzen auf das Muster. Es ist anzunehmen, dass es sich dabei nicht um wahlloses Verhalten handelte, sondern dass der Mustervergleich während dieses Wechsels zwischen den Einzelmustern stattfand (Wehner & Lindauer 1966; Lehrer, Wehner et al. 1985). Für das Lernen von Farbmustern wurde nachgewiesen, dass während des aktiven Flugs erfolgreicher gelernt wird, vergleichbar zum Lernen während des passiven Sitzens auf der Futterquelle (Grossmann 1970). Dies kann weiter durch Videoauswertungen gestützt werden, wonach das Abfliegen der Muster den Bienen zusätzliche Informationen über die Mustereigenschaften schafft (Lehrer 1991b).

In der vorliegenden Arbeit war allerdings nicht zu beobachten, dass jedem Setzer ein zu erwartender vergleichender Anflug voraus ging. Die Ergebnisse der Testserien zeigten, dass TR- nicht zur Auswahl der gelernten Mustereigenschaften beitrug, wie es ein serieller Vergleich der Muster durch Anfliegen erwarten ließe. Demnach lernten die Bienen trotz Anfliegens beider Muster nur das belohnte Muster absolut und es ist anzunehmen, dass die Bewertung der Muster in einer Testsituation bei jedem einzelnen Anflug stattfand. Videoauswertungen der Flugtrajektorien und weitere Versuchsbeobachtungen lieferten auch keinen Hinweis darauf, dass Bewertungseigenschaften erst nach Abfliegen der Muster wahrgenommen wurden. Somit bleibt unklar, warum die Bienen die TR+ genauso oft anfliegen wie TR-. Die Ergebnisse deuteten aber darauf hin, dass die Tiere erst kurz vor der Musterebene die Entscheidung für ein Absetzen trafen und dies bei präferierten Mustern nur in der Hälfte der Anflüge taten (Tabelle 6). Der Sinn der überzähligen Anflüge ist unabhängig von der visuellen Unterscheidungsaufgabe, unter Umständen verfielen die Bienen nach kurzzeitiger Extinktion der gelernten Parameter (aufgrund der fehlenden Belohnung während der Testphase) in ein Suchverhalten (Greggers & Menzel 1993). Es wäre dann jedoch zu erwarten, dass das Suchverhalten im Verlauf der Tests zunähme, worauf die qualitativ gemachten Beobachtungen während der Tests allerdings nicht hindeuteten.

Um den Einfluss auszuschließen, dass durch die erfolgten Belohnungen, sich das Verhalten innerhalb eines Dressurbesuchs änderte, wurde in einem zweiten Ansatz statt aufeinander folgender Setzer nur die ersten Entscheidungen der Tiere eines Dressurbesuchs ausgewertet. Diese Beobachtungen glichen damit den in Y-Wahl-tunnel-Versuchen ausgewerteten ersten Wahlentscheidungen (Srinivasan 1994; Lehrer, Horridge et al. 1995; Giurfa, Zaccardi et al. 1999). Bei dieser Art Auswertung zeigte sich der Lernerfolg der Tiere nach zehn Dressuren nicht nur bei den Setzern sondern auch bei den Anflügen, dann allerdings weniger deutlich (Abbildung 17). Die Entscheidungen waren unabhängig davon, auf welcher Seite TR+ präsentiert wurde. Obwohl die Tiere also bei den Anflügen schon bei der ersten Entscheidung die zu erlernende Präferenz zeigten, flogen die Bienen im weiteren Verlauf beide Muster insgesamt etwa gleich häufig an, unabhängig von der im Test gezeigten Unterscheidungsleistung. Während eines Tests besaßen Anflüge vermutlich keine diskriminierende Bedeutung und wurden zur Auswertung durch die Tiere vermutlich nicht weiter herangezogen. Ein vergleichbares Bild erhielt man bei der Betrachtung der Flugtrajektorien von Bienen bei einem Spontanwahlversuch. Zählte man hier die Wahlhäufigkeit für die einzelnen Muster in Abhängigkeit vom Abstand der Umkehrpunkte vor den Musterflächen aus, ergaben sich aus den Anflügen im Abstand größer als 5 - 10 cm deutlich geringere Wahlfrequenzen als nach Auswertung musternahe Anflüge und Setzer bzw. Zählung der Einflüge in eine Musterkammer (Lehrer, Horridge et al. 1995). Anflüge besaßen demnach auch in diesem Versuch weniger Aussagekraft, verglichen mit Setzern bzw. Berührungen der Musterfläche. Aus diesem Grund wurde in der vorliegenden Arbeit bei der Beurteilung der Musterähnlichkeiten nur das Setzerverhältnis ausgewertet.

2.6.3.3 Einfluss bestehender Präferenzen auf die Dressurleistung der Bienen

Bei der Untersuchung, welche Mustereigenschaften Bienen zur Diskriminierung von Futterquellen heranziehen, ist wichtig nachzuweisen, inwieweit die Versuchsbienen durch erworbene Vorerfahrung oder angeborene Präferenzen bestimmter Eigenschaften in der Wahl der Muster beeinflusst werden. Folge von scheinbar spontanen Präferenzen kann zum Beispiel eine unterschiedlich gewichtete Bewertung der antrainierten Mustereigenschaften sein (Kriston 1971). Der direkte Nachweis von Spontanpräferenzen ist vergleichsweise schwer, da die Tiere das auszuwertende Verhalten in der Regel noch nicht zeigen. Die Versuchsplanung verläuft daher meist über die Andressur auf neutrale Reize (Schachbrettmuster oder unfarbige Muster), die Bienen zum Absetzen motivieren, um dann die Setzerhäufigkeit auf weitere unbekannte Testmuster zu erweitern (Untersuchung von erfahrenen Bienen (Lehrer, Horridge et al. 1995), Untersuchung von naiven Bienen (Giurfa, Nunez et al. 1995)). Eine vergleichbare Möglichkeit besteht bei horizontaler Dressur darin, den Dressurtisch mit Zuckerwasser zu besprengen und danach auf unbelohneter Fläche unbekannte Muster auszulegen (Hertz 1935c). Es bleibt aber in beiden Fällen schwer abzu-

grenzen, inwieweit die Vorerfahrung der „Neutral“-Dressur die spontane Wahlentscheidung beeinflusst. Bienen können zwar leicht auf neue Reize umdressiert werden, die erste Sammelerfahrung bleibt jedoch stets erhalten (je länger die Dressur war, umso stärker) (Menzel 1969). Es ist also nicht auszuschließen, dass Vorerfahrung späteres Verhalten beeinflusst. Auch der Kontext der Untersuchung hat einen Einfluss auf die Musterbewertung, so zeigte Hertz in frühen Versuchen, dass Bienen eine spontane Präferenz für stark gegliederte Muster besitzen (Hertz 1929b; 1935c). Im Unterschied dazu konnte bei Bienen in Heimkehrstimmung eine Präferenz für konturarme geschlossene Formen nachgewiesen werden (Jacobs-Jessen 1959), die durch eine spontane Präferenz für gegliederte Blütenmuster während der Nahrungssuche bzw. die erlernte Präferenz für das Einflugsloch während der Heimkehr begründet werden könnte (Frisch 1965).

Ohne Vorerfahrung sind nur isoliert gehaltene bzw. sehr junge, gerade geschlüpfte (graue) Bienen (Frisch 1993), die unmittelbar nach dem ersten Verlassen des Stockes mit dem Versuch beginnen (Giurfa, Nunez et al. 1995; Kisch & Erber 1999; Scheiner, Erber et al. 1999). Da in der vorliegenden Arbeit nur erfahrene, freifliegende Bienen zur Verfügung standen, war die einzige Möglichkeit, die Menge an Vorerfahrung einzuschränken, indem durch visuelle Kontrolle auf Beschädigung versucht wurde, möglichst junge und erwartungsgemäß unerfahrenere Bienen auszuwählen. Dabei ließ sich aber nicht generell ausschließen, dass die Bienen keine Mustervorerfahrungen hatten, die sie zum Beispiel während der ersten Orientierungsflügen, vor dem eigentlichen Sammelverhalten, sammelten (Capaldi, Smith et al. 2000).

Ein weiteres Verfahren zur Bestimmung von Spontanpräferenzen besteht darin, aus dem Verhalten der Bienen in Reziprokttests auf zu Grunde liegende Spontanpräferenzen zurückzuschließen (Gould 1986). Wären Mustereigenschaften des Dressurmusterpaars den Bienen aus Vorerfahrungen bekannt, stände zu erwarten, dass Bienen diejenigen Muster bevorzugen, die bekannte Merkmale erfüllen. Diese Vorerfahrungen sollten daher die Zunahme des Lernfortschritts entweder positiv oder negativ beeinflussen. In der vorliegenden Arbeit wurde daher die Möglichkeit von Spontanpräferenzen durch den Vergleich der Lernkurven reziproker Dressuren überprüft. Zudem wurden unterschiedliche Musterpräferenzen durch den Test einzelner Muster gegen ein unbekanntes ungeordnetes Schachbrett als angenommenes neutrales Muster untersucht. Die Bienen präferierten zu Beginn keiner Dressur TR+ bzw. TR- signifikant (Abbildung 17). Es ließ sich keine die Adressur beeinflussende Spontanpräferenz für eines der verwendeten Dressurmuster aufzeigen. Auch der Verlauf der Lernkurven der reziproken Dressurpaare war ähnlich (Abbildung 16), das heißt beide Versuchsparadigmen wurden von Bienen vergleichbar schnell und erfolgreich gelernt. Dieses Ergebnis wurde durch den Vergleich der ersten Anflugs- bzw. Setzerentscheidungen gestützt. Bienen setzten sich unabhängig vom Dressurparadigma häufiger auf das jeweils belohnte Muster. Einzige Ausnahme bildete das Dressurparadigma B mit einem geringeren Diskriminierungsniveau und einer größeren benötigten Anzahl an Dressuren bis zum Erwerb eines stabilen Diskriminierungslevels. Die Ursache bestand hier jedoch weniger in einer Spontanpräferenz für das unbelohnte Muster, sondern vor allem darin, dass Bienen zum Erlernen von Größenunterschieden mehr Zeit benötigten (Ronacher 1980; 1983; 1992a).

2.6.3.4 Fazit: Relevante Datengrundlagen zur Musterdiskriminierung

Grundsätzlich war davon auszugehen, dass die Versuchsapparatur den Bienen freistellte, welchen Auswertemechanismus bei der Musterbewertung sie anwenden, ob Template-Matching-Mechanismen oder Parameter-Extraktion. Dabei zeigten die Bienen die gelernten Präferenzen nur durch das Absetzen bzw. Berühren der Muster. Da Bienen sich schon bei den ersten Entscheidungen für das jeweils belohnte Muster entschieden, zeigte, dass die ersten Kontakte mit dem belohnten Muster genügten, um eine etwa vorhandene Präferenz zu überlagern. Es war also nicht auszuschließen, dass in Testsituationen Bienen Vorinformationen mit auswerteten. Allerdings war der Einfluss der Vorinformationen eher gering, da er sich sonst auch in der Dressursituation zeigen sollte. Es konnte also davon ausgegangen werden, dass die vorgestellten Ergebnisse weitgehend unbeeinflusst von erworbenen bzw. angeborenen Präferenzen waren.

3 Ergebnisse

3.1 Wahlverhalten der Bienen vor dem Hintergrund einer Musterbewertung durch retinotopie Template-Matching-Mechanismen

3.1.1 Diskriminierung größenvariiertes Muster durch Bienen nach Training A und Training B

In einem ersten Ansatz wurden Bienen nach Dressur auf Training A auf ihre Differenzierungsleistung zwischen dem belohnten Muster TR+ und einem verkleinerten bzw. vergrößerten Abbild von TR+ getestet. Die Vergrößerungs- bzw. Verkleinerungsschritte entsprachen jeweils einem Drittel der Gesamtmusterfläche von TR+. Getestet wurde TR+ gegen ein 2/3 bzw. 1/3 kleineres Abbild von TR+ und gegen ein 1/3 bzw. 2/3 größeres Abbild von TR+. Bei diesem Ansatz wurde bei gleichbleibenden Form- und Mustereigenschaften nur die Größe des Flächenüberlappungsgrads verändert.

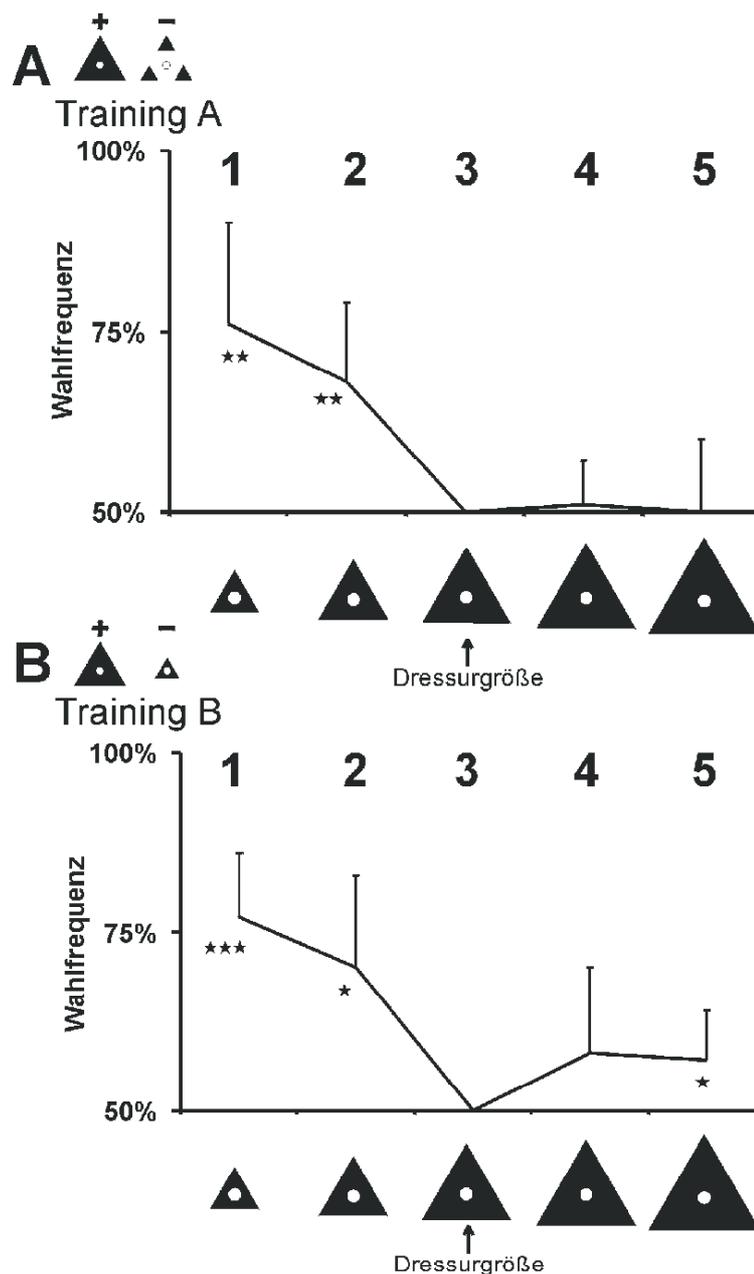


Abbildung 18: Wahlreaktion für das belohnte Muster TR+ in Tests gegen verkleinerte und vergrößerte Abbilder von TR+: A) Training A (Tierzahl: 7 Bienen), B) Training B (Tierzahl: 7-9 Bienen, ausgenommen erster Test: Tierzahl 27 (Dressurpaar)). (Signifikanzen der Wahlfrequenz durch Symbole angegeben: $p < 0,05$ (*); $p < 0,01$ (**); $p < 0,001$ (***)).

Abbildung 18 A zeigt die Mittelwerte der Wahlfrequenzen für TR+ gegen die unterschiedlich großen Abbilder von TR+ nach Training A. Die Bienen unterschieden dabei TR+ signifikant gegen die Muster mit geringerer Flächenüberlappung bezüglich TR+. Muster, die größer waren als TR+ und es daher flächenmäßig vollkommen miteingeschlossen, wurden dagegen nicht mehr signifikant von TR+ unterschieden. Das Wahlverhalten der Bienen entsprach damit einer Bewertung des Flächenüberlappungsgrads im Vergleich zu TR+.

Dieselbe Testserie wurde mit Bienen nach Dressur auf Training B wiederholt. Bei diesem Trainingspaar unterschieden sich die Dressurmuster allein in der Größe, demnach wäre bei dieser Testreihe ein Transfer des Parameters Größe zu erwarten, das heißt Bienen sollten nicht nach dem Grad der Flächenüberlappung, sondern das jeweils größere der beiden Muster wählen. In Abbildung 18 B lassen die Mittelwerte der Wahlreaktionen klar erkennen, dass die Bienen TR+ ebenfalls signifikant vor den kleineren Mustern bevorzugten. Diese Präferenz kehrte sich auch in Tests gegen größere Abbilder von TR+ nicht um, die Bienen flogen weiterhin bevorzugt das originalgroße Muster an. Allerdings war die Wahlfrequenz nur im Test gegen das 1 2/3 große Muster signifikant ($p < 0,05$). Demnach wählten die Bienen nicht das jeweils größere Muster, sondern wählten vergleichbar zu den Tieren in Dressur A entsprechend dem Grad der Flächenüberlappung.

Aus diesen Versuchen ließ sich schließen, dass in Tests zwischen Mustern, die sich in allen anderen Eigenschaften abgesehen von der Größe ähnelten, das Maß der Flächenüberlappung (Q in Tabelle 1) das Wahlverhalten der Bienen gut beschreibt. Bienen generalisierten in keinem Fall den Parameter Größe, das heißt wählten nie das größere Muster. Stattdessen wurde das größte Muster sogar signifikant vermieden (Abbildung 18 B Test 5).

3.1.2 Einfluss des Flächenüberlappungsgrads auf die Diskriminierungsleistung im Vergleich mit weiteren Mustereigenschaften

3.1.2.1 Wahlverhalten bei gleichen Mustereigenschaften und variierten Flächenüberlappungsgraden

In einem weiteren Ansatz wurden Bienen der Dressuren A und B nun mit von TR+ abgewandelten Mustern konfrontiert, die jeweils bezüglich der Mustereigenschaften Durchgezogenheit der Dreieckskanten bzw. gefüllte Dreiecksecken identisch waren, sich jedoch im Grad der Flächenüberlappung unterschieden. Es handelte sich dabei um Sterne und Dreiecke mit weißen Zentren, die im Folgenden als offene Dreiecke bezeichnet werden. Jeweils ein Stern und das dazugehörige offene Dreieck ergänzten sich, wenn man sie übereinander legte zu der Figur des verstärkten Dreiecks. Die jeweiligen Muster enthielten verschiedene Flächenanteile von TR+, jeweils 2/3 bzw. 1/3 des Flächeninhalts von TR+.

Abbildung 19 zeigt die Wahlreaktionen der Tiere. In allen Fällen wurden die Muster mit größerem Schwarzflächeninhalt vor Mustern mit geringerem Flächeninhalt bevorzugt (Abbildung 19 A und B Test 1 bzw. Abbildung 18). Es genügte ein Flächenunterschied von einem Drittel der Gesamtfläche von TR+, um die ansonsten gleichen Muster für die Bienen unterscheidbar zu machen. Dieses Wahlverhalten zeigte, dass Bienen in der Lage waren, einen solchen Flächenunterschied wahrzunehmen und möglicherweise entsprechend eines pixelbasierten Template-Matching-Mechanismus zu bewerten.

Mit Training B dressierte Bienen bevorzugten ebenfalls die Muster mit dem jeweils größeren Überlappungsgrad zu TR+ (Abbildung 19 B).

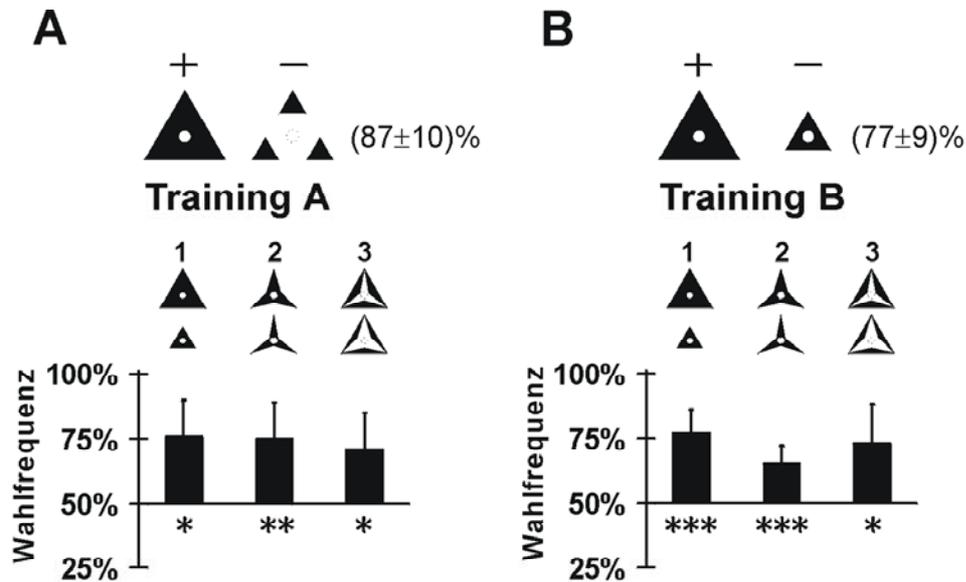


Abbildung 19: Unterscheidung bei gleichartigen Mustern und unterschiedlichen Flächeninhalten von TR+, A) Training A, B) Training B. (Signifikanzen der Wahlfrequenz durch Symbole angegeben: $p < 0,05$ (*); $p < 0,01$ (**); $p < 0,001$ (***) ; Tierzahl: 7-11 Tiere).

3.1.2.2 Wahlverhalten bei verschiedenen Mustereigenschaften und variierten Flächenüberlappungsgraden

In den bisher dargestellten Testserien hatten die Bienen stets zwischen ähnlichen Mustern unterschieden, die sich vor allem durch ihren Flächenüberlappungsgrad mit TR+ unterschieden. Weitere Testserien sollten nun zeigen, inwieweit die Eigenschaften von TR+ (Dreieckigkeit, Kanten, Ecken usw.) von den Bienen als Mustereigenschaft bewertet wurden und welche Rolle der Flächenüberlappungsgrad der Muster spielte. Die Bienen wurden dazu mit Musterpaaren aus TR+ bzw. verschiedenen großen Kreisscheiben und den von TR+ abgeleiteten Mustern (Sterne und offene Dreiecke unterschiedlicher Stärke) konfrontiert.

Die Bienen unterschieden signifikant zwischen TR+ und den beiden Sternen (Abbildung 20 A, Test 2 und 3) und mit höheren Wahlfrequenzen zwischen TR+ und den offenen Dreiecken (Abbildung 20 A, Test 4 und 5). Muster mit geringerem Flächenüberlappungsgrad (1/3) wurden verglichen zu Mustern mit größerem Flächenüberlappungsgrad (2/3) stärker von TR+ diskriminiert. Dieser Unterschied der Wahlfrequenzen war bei den Tests gegen die verschiedenen Sterne signifikant ($p < 0,05$), bei den Tests gegen die offenen Dreiecke dagegen nicht. Bei Mustern mit gleichem Flächenüberlappungsgrad wurden stets die offenen Dreiecke im Vergleich zu den korrespondierenden Sternen gegenüber TR+ stärker vermieden, unabhängig vom jeweiligen Flächenüberlappungsgrad der Muster (Signifikanz: $p < 0,02$ für den Mittelwertvergleich zwischen Abbildung 20 A Test 2 und 4 bzw. Test 3 und 5).

Entgegen der Erwartung unterschieden die Bienen nicht zwischen dem Dreieck und der großen, das Dreieck völlig umschließenden Kreisscheibe (Abbildung 20 B, Test 1) und zeigten auch in Tests gegen die kleinere Kreisscheibe nur eine schwache Präferenz für TR+, obwohl die kleine Kreisscheibe nur etwa 2/3 der Fläche von TR+ besaß (Abbildung 20 C, Test 1). Beide Kreisscheiben wurden gegenüber den Sternen und den offenen Dreiecken bevorzugt (alle Wahlfrequenzen signifikant gegen 50 % mit Ausnahme Abbildung 20 B, E und F, Test 2), unabhängig von der Differenz der Flächeninhalte.

Die Ergebnisse zeigten, daß die Bienen die Kreisscheiben trotz Fehlens von Dreieckseigenschaften bevorzugten. Am deutlichsten wurde das bei den Tests gegen die kleinere Kreisscheibe (Abbildung 20 C). Die Kreisscheibe wurde bevorzugt, trotz fehlender Dreiecks-Eckpunkten bzw. -Kanten und obwohl sowohl Sterne wie offene Dreiecke diese charakteristischen Eigenschaften von TR+ besaßen. Die kleine Kreisscheibe schloss TR+ nicht völlig ein und besaß ungefähr den selben Flächenüberlappungsgrad mit TR+ wie der dickere Stern bzw. das dickere offene Dreieck. Dennoch assoziierten Bienen die Kreisscheiben stärker mit TR+ im Vergleich zu den Sternen bzw. den offenen Dreiecken.

Die Ergebnisse waren sowohl für Bienen der Dressur A wie auch der Dressur B die gleichen (Abbildung 20 D-F). Die Wahlfrequenzen der Bienen nach Training B blieben stets etwas unterhalb der Ergebnisse der Tests nach Training A. Allerdings waren auch die Diskriminierungsleistungen der Bienen für das Dressurpaar bei Training B ($0,77 \pm 0,09$) geringer als bei Training A ($0,87 \pm 0,1$). Durch die geringere Diskriminierungsleistung waren auch die Signifikanzen für die einzelnen Testergebnisse in der Regel etwas kleiner: die Differenz der Wahlfrequenzen für TR+ große bzw. kleine Kreisscheibe gegen die Sterne bzw. offenen Dreiecke mit jeweils gleichem Überlappungsgrad war nur in den Tests gegen die Kreisscheiben signifikant mit $p < 0,02$ (Abbildung 20 E und F Test 2 und 4 bzw. 3 und 5).

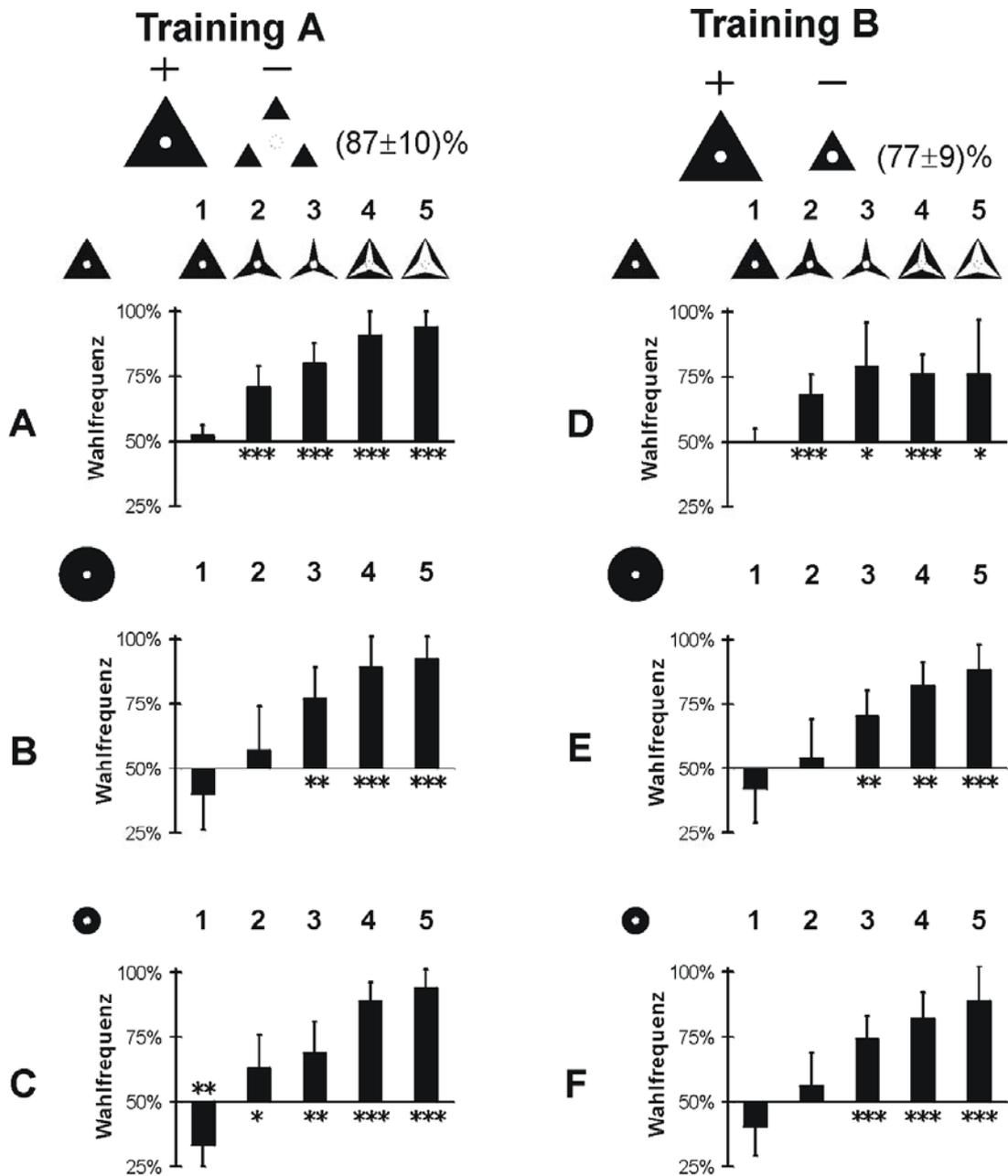


Abbildung 20: Wahlentscheidungen für Muster mit abgeleiteter Dreiecksform (Sterne und offene Dreiecke) nach Dressur-Paradigma A und B: A), D) Tests gegen TR+, B), E) Tests gegen große Kreisscheibe, C), F) Tests gegen kleine Kreisscheibe, (Signifikanzen der Wahlfrequenz durch Symbole angegeben: $p < 0,05$ (*); $p < 0,01$ (**); $p < 0,001$ (***) ; Tierzahl: 7-11 Bienen).

3.1.2.3 Musterunterscheidung bei variierten Mustereigenschaften und gleichen Flächenüberlappungsgraden

Nachdem die ersten Versuche gezeigt hatten, dass Bienen den Grad der Flächenüberlappung mit TR+ zur Unterscheidung zwischen zwei Mustern heranziehen konnten, wurden nun nach Training A dressierte Bienen mit Mustern getestet, die annähernd dieselbe Flächenüberlappung wie TR+ besaßen (entsprechend des Template-Matching-Mechanismus also gleich häufig gewählt werden sollten), jedoch verschiedene Mustereigenschaften von TR+ aufwiesen. Dabei war ein besonders kritischer Test der Vergleich des kleineren Sterns mit dem flächenmäßig größeren der offenen Dreiecke (Abbildung 21 A, letzter Test ganz rechts). Das offene Dreieck teilte dabei doppelt soviel Fläche mit TR+ wie der Stern. Demnach sollten die Bienen das offene Dreieck mit der größeren Flächenüberlappung vor dem schmalen Stern bevorzugen, wenn der Überlappungsgrad mit TR+ der entscheidende Parameter war.

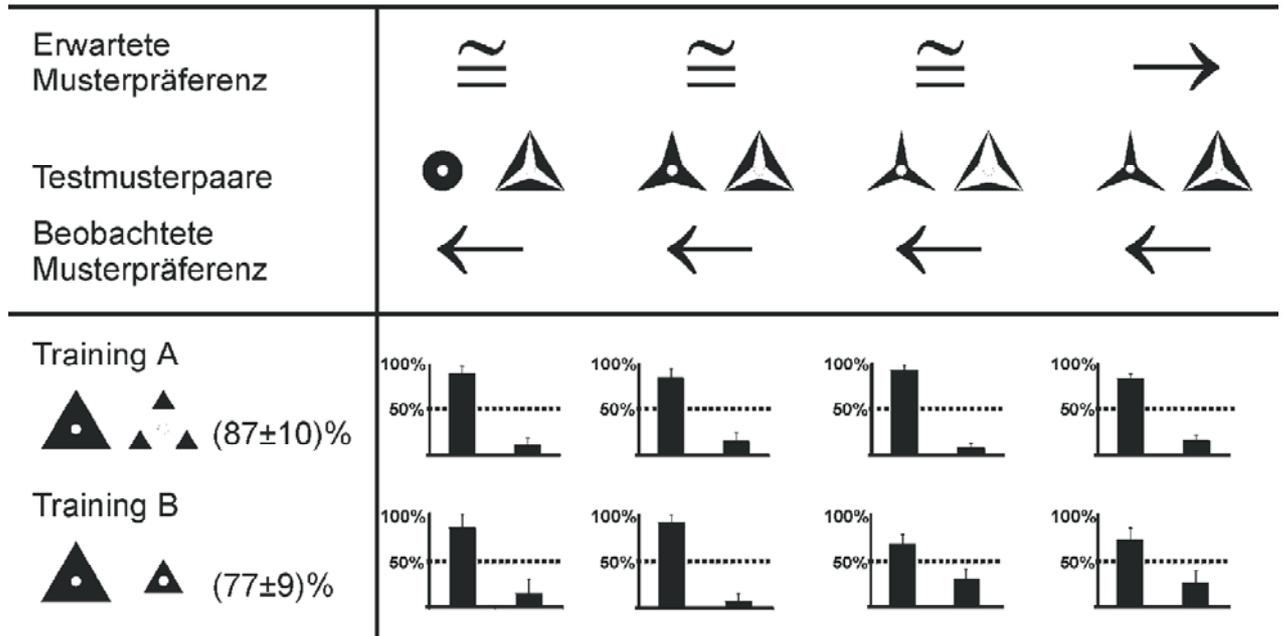


Abbildung 21: Wahlentscheidung für Muster mit gleichem Flächenüberlappungsgrad und unterschiedlicher Zentrumsfarbe nach der Dressur auf Paradigma A (obere Reihe) und B (untere Reihe) mit Angabe der (aus den Vorversuchen) zu erwartenden und der beobachteten Präferenz, Pfeile zeigen auf das erwartete bzw. beobachtete präferierte Muster, Ungefährlichkeitszeichen deutet eine erwartete 50:50-Wahl an, Piktogramme zeigen die im Test verwendeten Muster an, die Wahlfrequenz bezieht sich stets auf das linke der beiden abgebildeten Muster des Testpaares (alle Wahlunterscheidungen signifikant mit $p < 0,001$, Tierzahl: 7-9 Tiere).

Die Abbildung 21 zeigt, dass die Bienen sich in allen Fällen gegen die offenen Dreiecke entschieden, also jeweils für das Muster mit schwarzem Zentrum. Selbst im kritischen Test gegen den schmalen Stern mit der geringeren Flächenüberlappung zu TR+, entschieden sich die Bienen klar für das Muster mit dem geringeren Flächenüberlappungsgrad gegen das größere offene Dreieck.

In einer Entscheidungssituation, in der sich Bienen sowohl nach Flächenüberlappungsgrad als auch nach Musterparametern wie der Zentrumsfarbe richten konnten, bevorzugten die Bienen die Muster, die den Parameter Zentrumsfarbe erfüllten und TR+ nicht entsprechend des Flächenüberlappungsgrads ähnelten. Bei den in Abbildung 21 gezeigten Tests wurden Muster mit schwarzem Zentrum um das Röhrrchen herum deutlich vor Mustern mit weißem Zentrum bevorzugt, unabhängig von der Größe und der Form der Schwarzfläche. Damit erwies sich der Parameter Zentrumsfarbe in einer Konkurrenzsituation der Mustereigenschaften als stärker als der Flächenüberlappungsgrad, der möglicherweise durch einen Template-Matching-Mechanismus ausgewertet wurde.

3.1.2.4 Einfluss des nicht belohnten Musters auf die gelernten Mustereigenschaften nach Training A und Training B

Der Umstand, dass sich die in Training A verwendeten Muster gerade im zentralen Bereich der Muster, um das Röhrchen herum, am deutlichsten unterschieden, hätte eine Präferenz für Muster mit schwarzem Zentrum hervorrufen können. Daher könnte eine Entscheidungsregel der Bienen gewesen sein, Muster entsprechend der Eigenschaften des sich bei der Dressur am stärksten unterschiedenen Musterbereichs zu diskriminieren. Diese Möglichkeit ließ sich anhand der Testergebnisse der Bienen nach Dressur B ausschließen. Beim Training B waren belohntes und unbelohntes Muster am unterschiedlichsten im peripheren Musterbereich, während die Zentren beider Muster identisch waren.

Abbildung 21 zeigt deutlich, dass sich die Präferenz der Bienen zwischen Sternen bzw. Kreisscheibe und offenen Dreiecken auch nach der Dressur B nicht änderte. Die Bienen bevorzugten stets das Muster mit schwarzem Zentrum und vermieden die Muster mit weißem Zentrum, ungeachtet der Tatsache, dass gerade die offenen Dreiecke im peripheren Bereich der Muster eine hohe Flächenüberlappung mit TR+ erreichten.

Zusammenfassend zeigten die Ergebnisse, dass die Bienen nach Dressur auf Trainingsparadigmen mit unterschiedlichen unbelohnten Mustern sich auch in kritischen Tests gleich verhielten und ihre Wahl offenbar nicht aufgrund von Mustereigenschaften trafen, die sie aus dem Vergleich von belohnten und unbelohnten Mustern extrahierten. Das Wahlverhalten ließ sich auch nicht durch einfache Vermeidung des unbelohnten Musters erklären (vergleiche dazu auch Kapitel 3.2). Die Bewertungen der Bienen folgten vor allem Eigenschaften des belohnten Musters, unabhängig davon, welches unbelohnte Muster während der Dressur präsentiert wurde. Dabei wurden eher grobe Eigenschaften bewertet, die auch bei unscharf wahrgenommenen Mustern unterschieden werden konnten, wie zum Beispiel die Schwärze des Zentrums um das Röhrchen herum, unabhängig vom jeweiligen Flächeninhalt des Musters.

3.1.3 Erweiterung des Template-Matching-Begriffs

Die bisherigen Ergebnisse zeigten, dass das Wahlverhalten der Bienen in den meisten Tests durch den Vergleich der Überlappungsflächen der Testmuster mit dem gelernten Muster beschrieben werden konnte, wobei allerdings die in Kapitel 3.1.2.3 beschriebenen Versuche bzw. einige Versuche aus Kapitel 3.1.2.2 (Abbildung 20 B und E jeweils zweiter Test) sich überhaupt nicht durch Template-Matching-Mechanismen erklären ließen. Lassen sich jedoch Ähnlichkeitsfunktionen finden, die diese Daten im Sinne einer Auswertung gemäß Template-Matching-Mechanismen besser beschreiben? Es bestand die Möglichkeit, dass die Bienen statt der Verhältnisse der Flächeninhalte von Überlappungsfläche (Q), nicht überlappender Fläche (R) und zur vollständigen Überlappung fehlender Fläche (T) bewerten, bzw. die Konturlänge des Musters bei der Bewertung der Ähnlichkeit zu TR+ miteinbeziehen.

3.1.3.1 Verwendung der Konturlängendifferenz zur Beschreibung der Musterähnlichkeiten

Bienen und andere Insekten zeigen ein Kantennachfolgeverhalten entlang der Kontrastkanten von Schwarzweißmustern (Wehner 1971a; Lehrer & Srinivasan 1993). Daher bestand die Möglichkeit, dass die Bienen beim Lernen der Dressurmuster auch Informationen über die Konturlänge der Muster extrahierten und bei der Musterdiskriminierung berücksichtigten. Um diesen Zusammenhang zu überprüfen, wurde eine Korrelation zwischen Wahlreaktion der Bienen für die getesteten Musterpaare und deren Differenz an Konturlänge zueinander berechnet. Die dargestellten Testmusterpaare wurden zur Verdeutlichung in zwei Klassen unterteilt. Testpaare, bei denen beide Muster bezüglich ihrer Zentrumsfarbe identisch waren (gefüllte Datenpunkte in den Grafiken) und Testmuster, die sich in ihrer Zentrumsfarbe unterschieden (offene Datenpunkte in den Grafiken). Abbildung 22 zeigt die Auftragung der Werte und die zugehörigen Regressionsgeraden.

Das Wahlverhalten der Bienen der Dressur A ließ sich durch eine Bewertung der Differenz der Konturlängen nur schlecht beschreiben. Bei Testmusterpaaren mit identischem Zentrum ergab sich eine schwache negative Korrelation, das heißt je größer der Betrag der Längendifferenz war, desto schlechter wurden die Muster unterschieden (Abbildung 22 A). In der Klasse der Testmusterpaare mit unterschiedlichen Zentrumsfarben kehrte sich dieser Zusammenhang dagegen um, das heißt je größer hier der Differenzbetrag wurde, desto besser ließen sich die Muster unterscheiden. Da die Einzelwerte jedoch stark streuten und der Korrelationskoeffizient in beiden Fällen sehr klein war ($R < 0,22$), konnte nicht von einer Korrelation des Wahlverhaltens der Bienen mit der Differenz der Konturlängen ausgegangen werden.

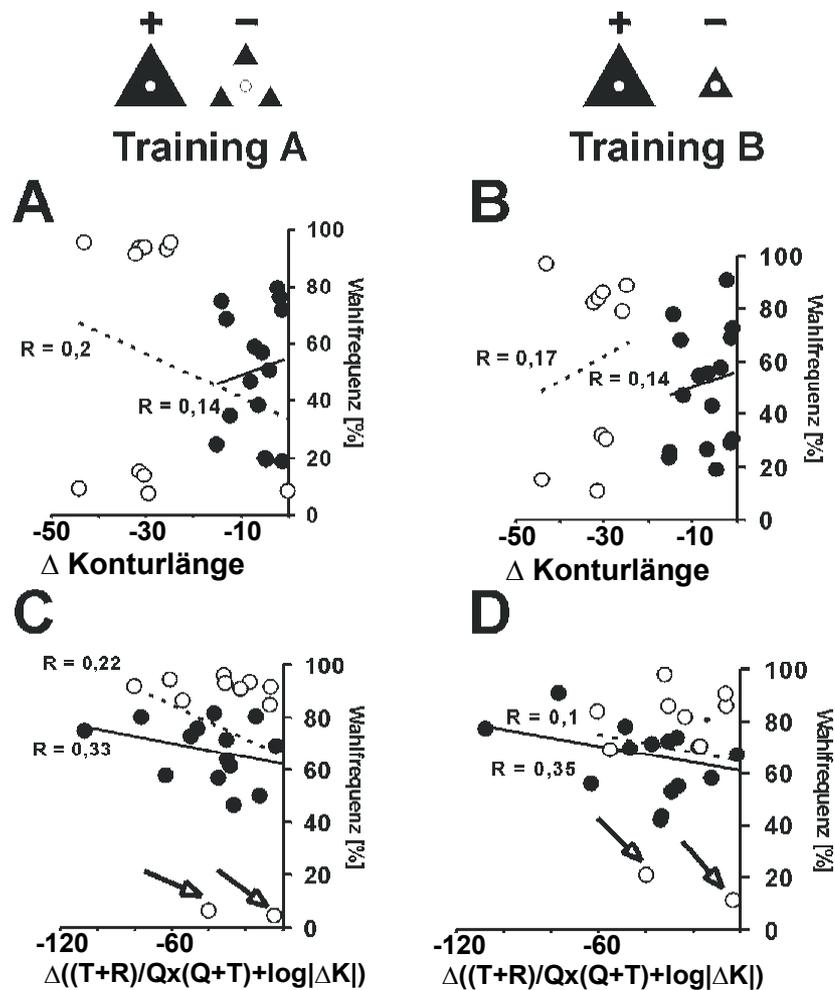


Abbildung 22: Korrelation von Wahlfrequenzen für verschiedene Testpaare mit der entsprechenden Differenz der Konturlänge der Muster: A) Training A; B) Training B bzw. der Differenz des Verhältnisses der Flächeninhalte Q, R und T [mm²] und der Konturlänge K [mm] (Schnetter 1968; Cruse 1972b) C) Training A, D) Training B (Ausreißerwerte siehe Pfeilspitzen); durchgezogene Kurve/gefüllte Symbole: Testmusterpaare mit gleicher Zentrumsfarbe; gestrichelte Kurve/offene Symbole: Testmusterpaare mit unterschiedlicher Zentrumsfarbe.

Auch bei Training B, bei dem die Dressurmuster im Unterschied zu Training A schon eine Differenz der Konturlänge aufwiesen, beschrieb die Differenz der Konturlängen nicht das Wahlverhalten der Bienen (Abbildung 22 B). Allerdings zeigte sich hier in beiden Klassen von Testmusterpaaren ein negativer Zusammenhang zwischen Konturlänge und Wahlfrequenz, jedoch wiederum nur mit sehr kleinen Korrelationskoeffizienten ($R < 0,2$) zwischen Konturlängendifferenz und Wahlfrequenz. Die Korrelationskoeffizienten R der in Abbildung 22 dargestellten Ergebnisse waren zudem nicht signifikant (ausgehend von neun Freiheitsgraden für Tests mit unterschiedlicher Zentrumsfarbe (Testzahl $N=9$) und dreizehn Freiheitsgraden für die Tests mit identischer Zentrumsfarbe (Testzahl $N=13$)).

Bezog man zur Konturlänge noch das Verhältnis aus den Flächeninhalten der Deckungsfläche Q, der Fehlfläche T und der Restfläche R (Cruse 1972b) in die Korrelation mit ein, ergaben sich bei Testmusterpaaren mit identischem Zentrum höhere Korrelationskoeffizienten ($R < 0,35$) (Abbildung 22 D), die Regressionen blieben aber fast parallel zur Abszisse, so dass auch mit Einbeziehung von Flächeninhalten und Konturlänge kein wesentlicher Einfluss auf das Wahlverhalten der Bienen nachgewiesen werden konnte. Auffällig waren in der Klasse der Testmusterpaare mit unterschiedlicher Zentrumsfarbe einzelne Ausreißer, die den Regressionskoeffizienten deutlich negativ beeinflussten (Abbildung 22 C und D, Pfeile).

3.1.3.2 Überlappungsflächen und Restflächen als Bewertungsgrundlage für Template-Matching-Mechanismen

Die Konturlängendifferenz hatte also nur geringen Einfluss auf das Wahlverhalten der Bienen und dieser Einfluss hing wesentlich von dem Verhältnis aus den Flächeninhalten der Testmuster ab. In einem weiteren Ansatz wurden nun unterschiedliche Verhältnisse aus den Flächenbereichen Q, R und T (Flächenüberlappung mit TR+, zusätzliche Fläche und fehlende Fläche zu TR+) berechnet (Cruse 1972b; Dill 1995; Dill & Heisenberg 1995) und die Wahlfrequenzen der Bienen nach Dressur A für die verschiedenen Testpaare über den Differenzen der unterschiedlichen Flächeninhaltsfunktionen aufgetragen (Abbildung 23). Die Testergebnisse wurden erneut in zwei Klassen eingeteilt, Testpaare mit gleicher Zentrumsfarbe (gefüllte Datenpunkte in den Grafiken) und Testpaare mit unterschiedlicher Zentrumsfarbe (offene Datenpunkte in den Grafiken).

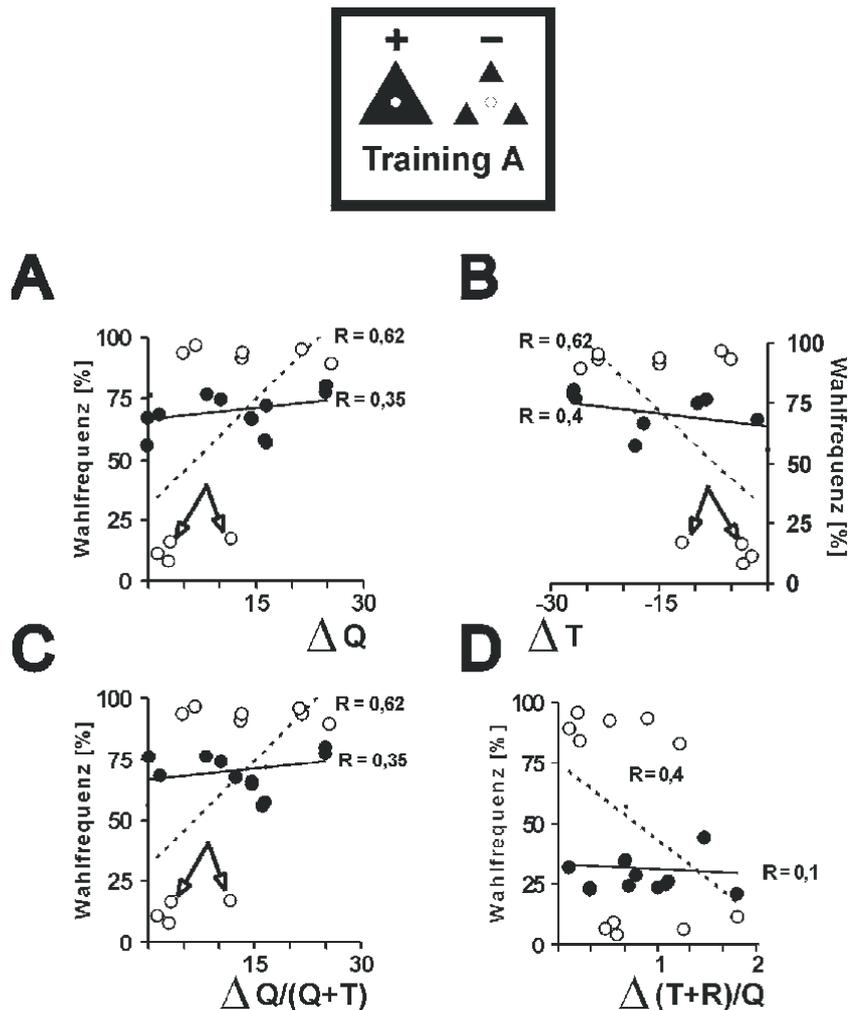


Abbildung 23: Korrelationen zwischen Wahlfrequenzen von Bienen nach Training A für unterschiedliche Testpaare und den entsprechenden Differenzen der Flächeninhalte Q, R und T [mm²] in verschiedenen Verhältnissen zueinander: A) Differenz Überlappungsfläche Q, B) Differenz Fehlfläche T, C) Differenz Flächenverhältnis Q/(Q+T) (Dill 1995), D) Differenz Flächenverhältnis (T+R)/Q (Cruse 1972b) (Q: Überlappungsfläche mit TR+, T: Fehlfläche zu TR+, R: Zusatzfläche gegenüber TR+; Ausreißerwerte siehe Pfeilspitzen); durchgezogene Kurve/gefüllte Symbole: Testmusterpaare mit gleicher Zentrumsfarbe; gestrichelte Kurve/offene Symbole: Testmusterpaare mit unterschiedlicher Zentrumsfarbe, Piktogramme des Dressurparadigmas in schwarzem Kasten angegeben.

Die Auftragungen in Abbildung 23 zeigten die enge rechnerische Beziehung zwischen den Flächeninhalten, da sich Q und T zur Gesamtfläche des Dressurmusters ergänzten und sich daher die Korrelationen symmetrisch verhielten (Abbildung 23 A und B). Auch die in Abbildung 23 C gezeigten Ergebnisse entsprachen einer auf das Dressurmuster normierten Abhängigkeit, identisch zu den Ergebnissen in Abbildung 23 A. Nur der Quotient aus Restfläche und Fehlfläche über der Überlappungsfläche ergab eine neue Beziehung zwischen Wahlreaktion und Flächeninhalten. Die Differenzen aus Q (und damit abgeleitet auch aus T und $Q/(Q+T)$) und aus $(T+R)/Q$ waren jedoch nur im Falle der Testmusterpaare mit identischen Zentrumsfarben mit den Wahlfrequenzen korreliert. Die Regressionsgeraden verliefen wiederum fast parallel zur Abszisse und besaßen daher nur kleine Korrelationskoeffizienten R (am höchsten für die Korrelation mit der Differenz von Q: $R = 0,35$). Bei den Testmusterpaaren mit unterschiedlichen Zentrumsfarben ergaben sich zwar höhere Werte für die Korrelationskoeffizienten, die mit Ausnahme der Korrelation in Abbildung 23 D auch signifikant mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $p < 0,05$ waren (ausgehend von neun Freiheitsgraden für Tests mit unterschiedlicher Zentrumsfarbe und dreizehn Freiheitsgraden für die Tests mit identischer Zentrumsfarbe). Diese scheinbar hohe Korrelation wurde jedoch nur durch einzelne Ausreißer erreicht (Abbildung 23 A - C Pfeile), während die anderen Werte in etwa auf einer Parallele zur x-Achse lagen, das heißt keinerlei Korrelation zwischen Flächenüberlappungsgrad und Wahlfrequenz zeigten. Die Ausreißer waren Tests zwischen Musterpaaren, die sich bezüglich der Flächenüberlappungsgrade praktisch nicht unterschieden (x-Werte nahe Null), aber dennoch mit hohen Wahlfrequenzen diskriminiert wurden. Dies widersprach der Hypothese einer Musterwahl durch Bewertung der Flächenüberlappungsgrade.

3.1.3.3 Einfluss der Augengeometrie auf die Bewertung des Flächenüberlappungsgrads

Die Resultate der Abbildung 23 zeigten, dass die Farbe im zentralen Bereich des Musters großem Einfluss auf das Wahlverhalten der Bienen hatte. Testmusterpaare mit identischem Zentrum verhielten sich ähnlicher zueinander als Testmusterpaare mit unterschiedlichem Zentrum. Es stellte sich nun die Frage, inwieweit die Wichtigkeit des zentralen Bereichs Folge der optischen Verzerrung der Bilder durch das Bienenauge war, die durch Abbildung eines planaren Musters auf die gewölbte Oberfläche des Komplexauges der Bienen entstand (*Hertz 1935a; Wehner 1969; Cruse 1974*). Zur Klärung dieser Frage wurde in erster Annäherung das Bienenauge als sphärische Halbkugel betrachtet, auf die das Muster zentral projiziert wurde (Kapitel 2.3.2.2). Mit abnehmendem Bildabstand von der Kugel nahmen zentrale Bildbereiche einen immer prominenter werdenden Teil der Abbildung ein, während die peripheren Bildteile nahezu verschwanden. Abbildung 24 A zeigt die Wahlfrequenzen der einzelnen Musterpaare bevor die Wichtungsfunktion zur Nachempfindung der optischen Krümmung des Bildes auf die Daten angewendet wurde. Aufgetragen wurden die Wahlfrequenzen über der Differenz der Flächenüberlappung Q mit TR+. Die Tests wurden in zwei Klassen eingeteilt: Tests zwischen zwei Mustern mit identischer Farbe des Zentrums (gefüllte Datenpunkte in den Grafiken) und Tests zwischen Mustern mit unterschiedlichen Zentrumsfarben (offene Datenpunkte in den Grafiken). Beispiele für die erste Gruppe waren Tests zwischen TR+ bzw. den Kreisscheiben und den Sternen. Tests der letztgenannten Gruppe waren zum Beispiel die Tests aus Abbildung 21. Diese Tests wurden in Abbildung 24 durch Pfeile gesondert hervorgehoben.

Die Daten in Abbildung 24 A vor der Wichtung zeigten eine schwach positive Korrelation für Muster mit identischen Zentrumsfarben ($R = 0,62$; $p < 0,05$). Die Verteilung der Ergebnisse aus Tests mit unterschiedlichen Zentrumsfarbe lieferte ein widersprüchliches Bild. Einige Tests liegen dabei deutlich unter der 20 % Marke, was einer klaren Bevorzugung des Musters mit der geringeren Flächenüberlappung mit TR+ entsprach (Abbildung 24 A, durch Pfeile markierte Datenpunkte). Die Korrelationskoeffizienten waren mit Ausnahme der Tests mit unterschiedlichen Zentrumsfarben in Abbildung 24 B signifikant mit $p < 0,05$ bzw., $p < 0,01$, wenn man von neun Freiheitsgraden bei den Tests mit verschiedenen Zentrumsfarben und dreizehn Freiheitsgraden für die Tests mit identischen Zentrumsfarben ausging.

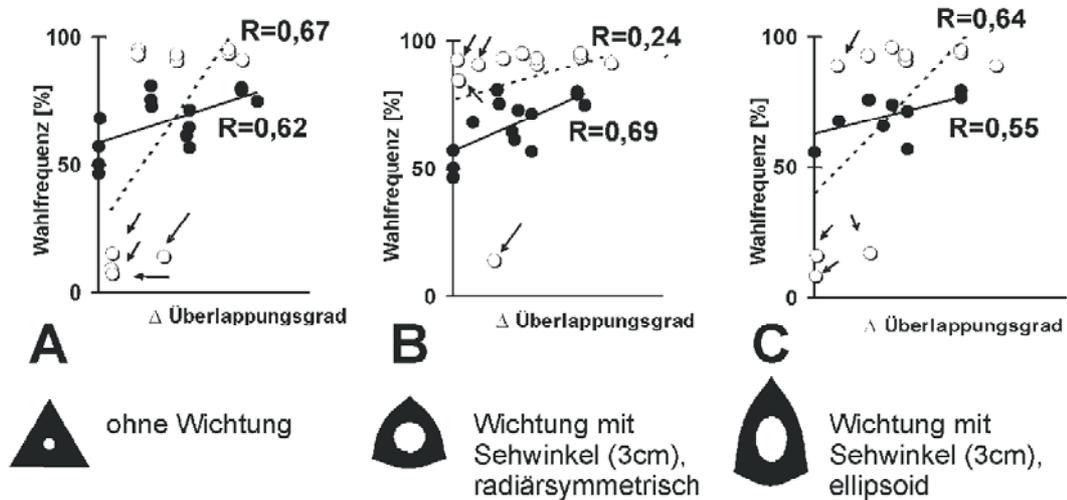


Abbildung 24: Korrelation zwischen Wahlverhalten der Bienen nach Dressur A für verschiedene Testpaare und entsprechende Differenzen der Überlappungsfläche mit TR+: A, B und C zunehmende Verzerrung des Musters bei der Abbildung auf dem Bienenkomplexauge (A) keine Wichtung, entspricht keinerlei Verzerrung, B) Wichtung durch Sehwinkel (berechnet für 3 cm Entfernung zwischen Tier und Musterfläche) für radiärsymmetrische Musterabschnitte, entsprechend einer Verzerrung durch eine Halbkugel, C) Wichtung durch Sehwinkel (berechnet für 3 cm Entfernung zwischen Tier und Musterfläche) für ellipsoid-symmetrische Musterabschnitte, entsprechend einer Verzerrung durch 1:2 gestreckte Ellipse (Ausreißer siehe Pfeile) (siehe Abbildung 7 und Abbildung 8); durchgezogene Kurve/gefüllte Symbole: Testmusterpaare mit gleicher Zentrumsfarbe; gestrichelte Kurve/offene Symbole: Testmusterpaare mit unterschiedlicher Zentrumsfarbe, Piktogramme des Dressurparadigmas in schwarzem Kasten angegeben.

Für den Fall, dass der starke Einfluss des schwarzen Zentrums allein durch eine Verzerrung des Bildes im Bienenauge hervorgerufen wurde, war die Erwartung, dass sich auch die bisher herausfallenden Testpunkte in eine allgemeine Tendenz einfügten. Abbildung 24 B zeigt die Resultate nach Wichtung der Muster entsprechend der zugehörigen Sehwinkel der verschiedenen Musterbereiche bei einer angenommenen Entfernung der Bienen vor dem Bild von 3 cm. Diese Entfernung entsprach im Mittel dem Abstand, in dem sich die Bienen am häufigsten vor der Musterfläche aufhielten (vergleiche Abbildung 30). Die Verteilung der Gruppe mit den schwarzen Punkte wurde von der Wichtung nur geringfügig beeinflusst, die Verteilung der offenen Symbole änderte sich aber deutlich, da drei der vier Ausreißer sich in die Verteilung der anderen Daten einfügten. Dennoch wäre es vorschnell von einer Verbesserung der Korrelation zu sprechen, da immer noch ein Testergebnis deutlich unter der 20 %-Grenze lag, und die übrigen Wahlentscheidungen, auch für nahezu verschwindende Flächendifferenzen, alle bei 90 % liegen. Demnach konnte der Differenz der Überlappung gemessen an TR+ nur eine untergeordnete Bedeutung zugemessen werden (Abbildung 24 B, Pfeile kennzeichnen die Positionen der Ausreißertests). Die Variation der Wichtungsfunktion, wodurch das Bienenauge als gestrecktes vertikales Ellipsoid und nicht als konzentrische Sphäre beschrieben wurde, verbesserte die Korrelation nicht weiter.

Aus diesen Ergebnissen konnte geschlossen werden, dass der Flächenüberlappungsgrad der Testmuster auch nach stärkerer Wichtung des zentralen Flächeninhalts (entsprechend einer Verzerrung des Abbilds bei der Projektion auf das Komplexauge der Biene) nur geringfügig zur Bewertung der Musterähnlichkeit zu TR+ herangezogen wurde.

3.1.4 Befunde der Reziprokdressur Training C

Die bisher dargestellten Ergebnisse zeigten eine wesentliche Bedeutung des zentralen Musterbereichs, die nicht auf einen Einfluss der Verzerrung von Abbildungen durch die Komplexaugen der Bienen zurückgeführt werden konnte, jedoch unter Umständen mit der zentralen Zuckerwassergabe verknüpft war. In den folgenden Testreihen wurde die Hypothese einer musterunabhängigen Einheitlichkeit der Wahlkriterien überprüft, mit besonderem Augenmerk auf mögliche Bewertung des Flächenüberlappungsgrads bzw. wesentlicher Bedeutung der zentralen Musterfarbe. Dazu wurden Bienen auf das reziproke Dressurpaar von Training A dressiert, das heißt die Tiere wurden nun an einem Muster mit weißem Zentrum belohnt (Training C).

3.1.4.1 Wahlverhalten bei gleichen Mustereigenschaften und variierten Flächenüberlappungsgraden

In diesem Ansatz wurde überprüft, ob die nach Training C dressierten Bienen in der Lage waren, den unterschiedlichen Flächenüberlappungsgrad der beiden Muster zu bewerten, wenn sie mit zwei sehr ähnlichen Mustern konfrontiert wurden. Abbildung 25 zeigt, dass sich die mit der Reziprokdressur trainierten Tiere sich bei diesem Test in ihrem Wahlverhalten deutlich von Bienen des Trainings A unterscheiden. Nach Training C machten dressierte Bienen keinen Unterschied zwischen den verschiedenen dicken Sternen bzw. offenen Dreiecken. Demnach bewerteten die Bienen den Grad der Flächenüberlappung mit TR+ nicht oder nur untergeordnet.

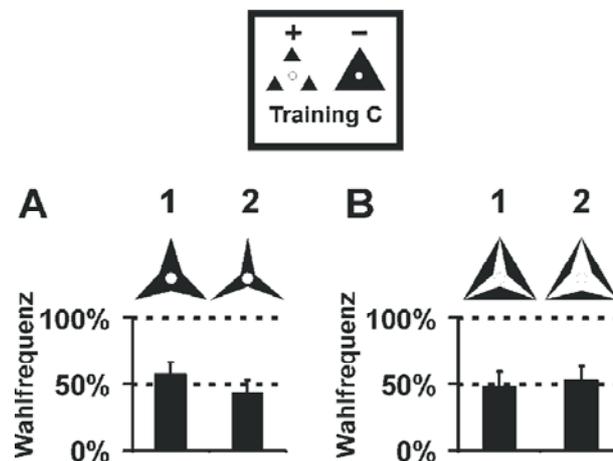


Abbildung 25: Wahlverhalten bei gleichartigen Mustern mit unterschiedlichen Flächenüberlappungsgraden von 2/3 bzw. 1/3 des Flächenüberlappungsgrads von TR+ (Training C): A) Sterne B) Offene Dreiecke (Piktogramme des Dressurparadigmas in schwarzem Kasten angegeben, alle Unterschiede nicht signifikant; Tierzahlen: N = 8 Tiere).

3.1.4.2 Wahlverhalten bei verschiedenen Mustereigenschaften und variierten Flächenüberlappungsgraden

Um die Hypothese der allgemeinen Wichtigkeit des zentralen Bereichs zu überprüfen, wurden die unter Kapitel 3.1.2.2 durchgeführten Versuche noch einmal mit den Bienen wiederholt, die nach Training C dressiert wurden. Es wurde erwartet, dass sich bei einer reziproken Testsituation, bei der die Bienen ihre Wahlentscheidung auf denselben Mustermerkmalen zu begründen lernen, sich die Wahlentscheidungen symmetrisch umkehren, das heißt in diesem Fall die Tiere anstelle der Muster mit schwarzem Zentrum die Muster mit weißem Zentrum bevorzugten. Dieses Wahlverhalten sollte sich vor allem bei Tests von TR- bzw. Kreisscheiben in unterschiedlicher Größe gegen die offenen Dreiecke zeigen.

Training C

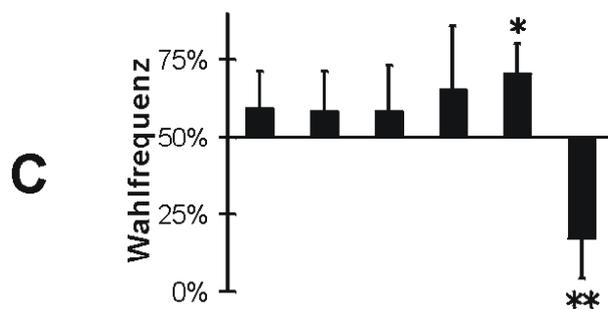
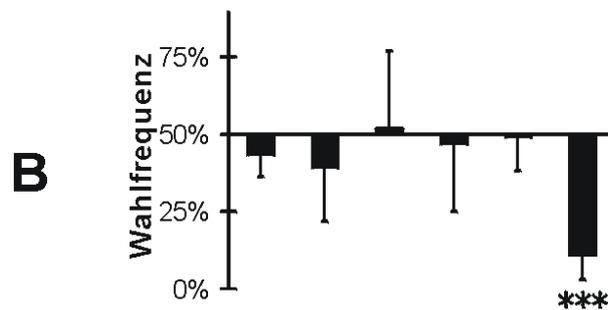
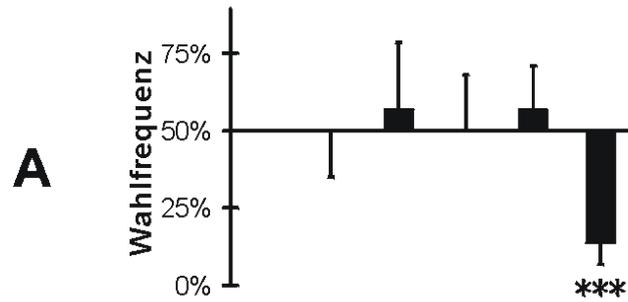
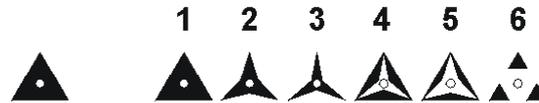
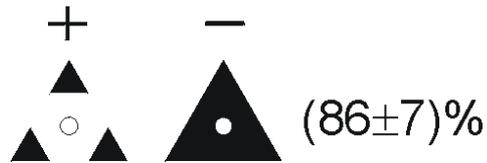


Abbildung 26: Wahlentscheidungen für Muster mit abgeleiteter Dreiecksform (Sterne und offene Dreiecke) nach Dressur C: A) Tests gegen TR-, B) Tests gegen große Kreisscheibe, C) Tests gegen kleine Kreisscheibe; Signifikanzen der Wahlfrequenz durch Symbole angegeben: $p < 0,05$ (*); $p < 0,01$ (**); $p < 0,001$ (***) ; Tierzahl: 7-11 Bienen.

Betrachtet man nun die Ergebnisse in Abbildung 26, wird offensichtlich, dass die Bienen mit Umkehr der Dressursituation ihre Präferenz nicht gleichermaßen umkehrten. Die Tiere machten keinen Unterschied zwischen TR- bzw. der großen Kreisscheibe und den Sternen und offenen Dreiecken unterschiedliche Stärke, obwohl bei Annahme einer Bewertung nach der Zentrumsfarbe die offenen Dreiecke größere Ähnlichkeit mit TR+ aufweisen sollten. TR- und die Kreisscheiben wurden dagegen hochsignifikant von TR+ diskriminiert. Die Bienen bevorzugten sogar die kleine Kreisscheibe (Abbildung 26 C) vor TR-, den Sternen und den offenen Dreiecken, allerdings nur gegen das kleinere der offenen Dreiecke signifikant mit $p < 0,05$ (Abbildung 26 C Test 5). Vor dem Hintergrund einer angenommen eindeutigen Bevorzugung von Mustern mit Überlappungsfläche mit TR+ konnte man die Signifikanzen bezüglich einer sehr konservativen Wahlpräferenz von nur 65 % für die Sterne und offenen Dreiecke erneut berechnen, statt von einer neutralen 50:50-Wahlsituation auszugehen. Entsprechend dieser Annahme wurde die kleinere Kreisscheibe in allen Fällen signifikant bevorzugt (Abbildung 26 C Tests 1-5, $p < 0,01$). Die Bevorzugung der kleineren Kreisscheibe war weder nach Bewertung entsprechend der Zentrumsfarbe, noch nach Auswertung der Deckungsfläche erwartet worden, da die kleinere Kreisscheibe keine Überlappungsfläche mit dem belohnten Muster der Dressur C gemeinsam hatte.

Diesen Ergebnissen zufolge kehrte sich das Wahlverhalten in reziproker Dressursituation nicht symmetrisch um, das heißt die Bienen wendeten bei reziproken Dressurparadigmen nicht eine einzige Lernstrategie an. Weitere Merkmale der getesteten Muster (zum Beispiel das Fehlen von durchgezogenen Kanten bei den Sternen, das diese mit TR+ gemeinsam hatten, bzw. das Vorhandensein der Kanten bei den offenen Dreiecken, das diese TR- ähnlicher machte) wurden von den Bienen nicht ausgewertet. Weder Sterne noch offene Dreiecke besaßen Eigenschaften, die sie verglichen mit TR- bzw. der großen Kreisscheibe ähnlicher zu TR+ machten.

3.1.4.3 Musterunterscheidung bei variierten Mustereigenschaften und gleichen Flächenüberlappungsgraden

Auch die kritischen Tests aus Kapitel 3.1.2.3 wurden mit Bienen nach der Dressur C wiederholt. Die Ergebnisse zeigten deutlich, dass die Bienen nach der Reziprokdressur nicht das Bewertungsschema symmetrisch umkehrten. Sie bevorzugten weder Muster mit weißem Zentrum (Abbildung 27 Test 1-3), bewerteten auch nicht den Grad der Flächenüberlappung mit TR+ (Abbildung 27 Test 4) und machten keinen weiteren Unterschied zwischen den im Test präsentierten Mustern.

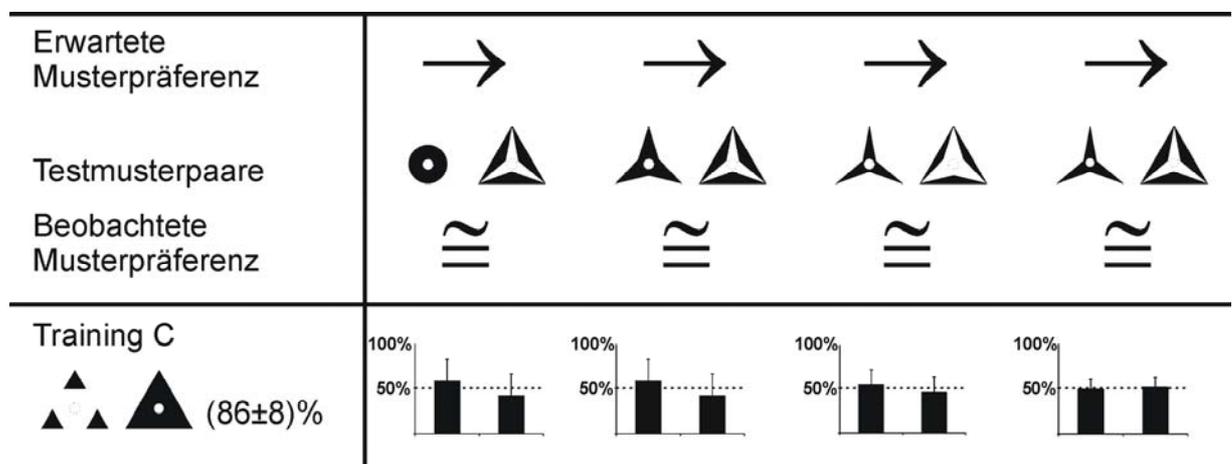


Abbildung 27: Wahlentscheidung für Muster mit gleichem Flächenüberlappungsgrad und unterschiedlicher Zentrumsfarbe nach der Dressur auf Paradigma C, Piktogramme zeigen die im Test verwendeten Muster an, Wahlfrequenz bezieht sich stets auf linkes der beiden abgebildeten Muster des Testpaares (alle Wahlunterscheidungen nicht signifikant, Tierzahl: 7-12 Tiere).

3.1.4.4 Bewertung der Zentrumsfarbe nach Training C

Die Bienen kehrten in reziproker Dressur-Situation ihr Wahlverhalten nicht symmetrisch um. Die bisher verwendeten Testmuster wurden von den Bienen in der Regel nicht unterschieden. Weder in Tests gegen TR- noch in Tests untereinander diskriminierten die Bienen die Muster signifikant, ausgenommen im Test gegen die kleinere Kreisscheibe. Dieses Muster besaß jedoch weder ein weißes Zentrum noch gemeinsame Flächenbereiche mit TR+. Damit konnte das Wahlverhalten der Bienen weder durch einen Mechanismus des Template-Matchings, noch durch einen einfachen allgemeingültigen Parameter Zentrumsfarbe vorhergesagt werden.

3.1.5 Retinotoper Template-Matching-Mechanismus als mögliche Grundlage für Größen-generalisation nach Training C

Bisher zeigte sich keinerlei Evidenz, dass die Bienen den Flächenüberlappingsgrad der Muster bewerteten. In der folgenden Testreihe wurde der Flächenüberlappingsgrad der Testmuster durch Größenvariation des Dressurpaares verändert. Dadurch sollte der Einfluss zusätzlicher Mustereigenschaften ausgeschlossen werden.

3.1.5.1 Generalisierungsleistung bei größenvariierten Abbildern des Dressurpaares

Bienen des Trainings C wurden in einer Reihe von Kontrollexperimenten mit größeren bzw. kleineren Abbildungen des Dressurpaares konfrontiert, um aufzuzeigen, inwieweit die Bienen Änderungen der Gesamtgröße der Muster tolerierten. Die Mustergrößen wurden so gewählt, dass es zu keiner Flächenüberlappung des kleineren bzw. größeren Abbildes von TR+ mit dem belohnten Muster kam. Eine erste Testreihe überprüfte Unterschiede für das jeweils vergrößerte oder verkleinerte Dressurpaar. In einer zweiten Testreihe wurden die beiden größenveränderten Muster gegen das belohnte Dressurmuster getestet, um zu überprüfen, inwieweit die Bienen die Größenänderung für ihre Wahlentscheidung überhaupt wahrnahmen.

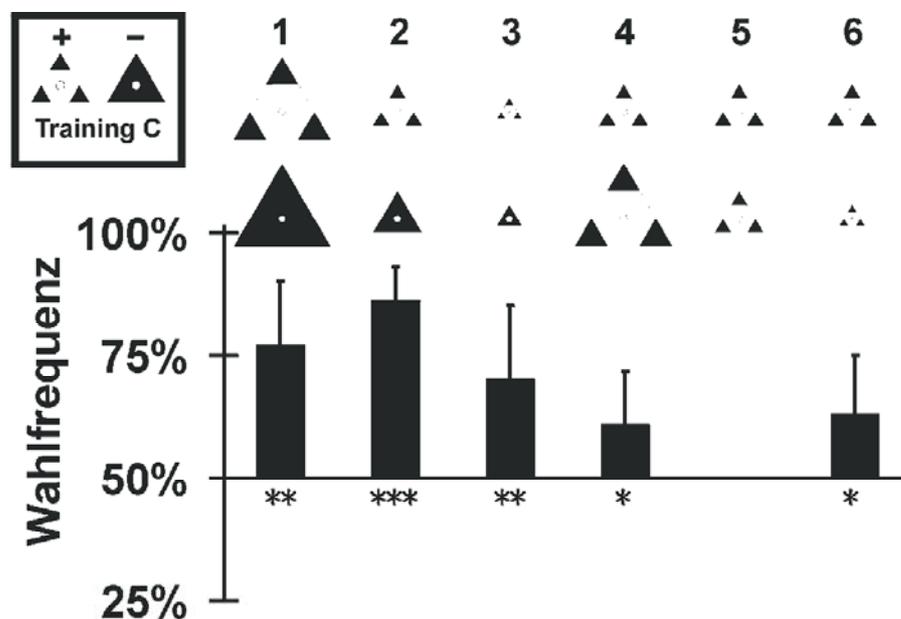
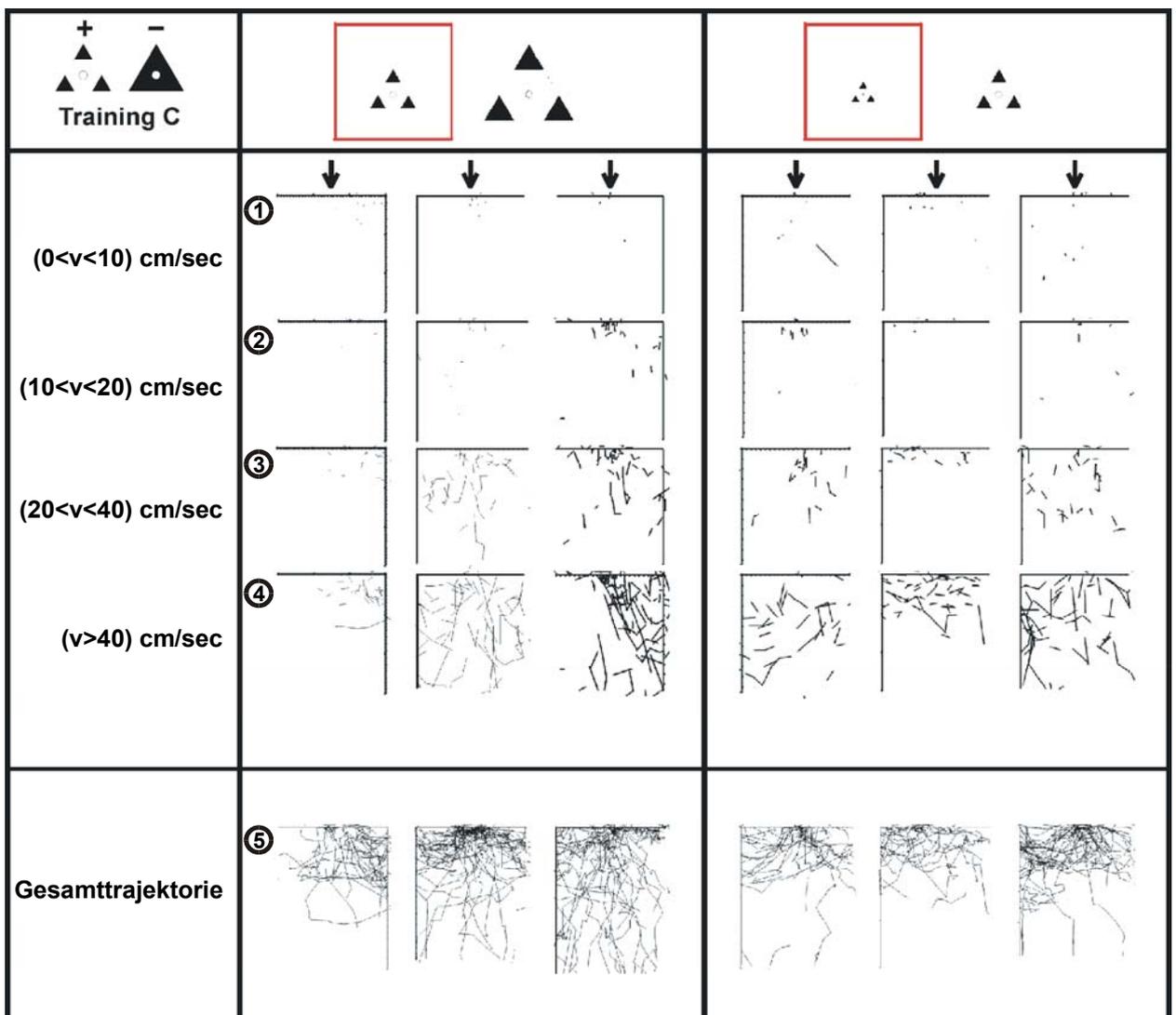


Abbildung 28: Unterscheidungsleistung für das Dressurpaar (Training C) und TR+ in Abhängigkeit von der Größe, Test auf das Dressurpaar: Test 2 (Piktogramme des Dressurparadigmas in schwarzem Kasten angegeben, Signifikanzen der Wahlfrequenz durch Symbole angegeben: $p < 0,05$ (*); $p < 0,01$ (**); $p < 0,001$ (***); Tierzahlen: 7-9 Tiere).

Die in Abbildung 28 dargestellten Ergebnisse zeigten, dass die Bienen auch bei veränderter Größe bei der Unterscheidung des Dressurpaares stets signifikant das Abbild des belohnten Dressurmusters bevorzugten. Allerdings erreichten die Tiere für das Dressurpaar in originaler Größe deutlich höhere Wahlfrequenzen. Dieser Unterschied zwischen Originalgröße und vergrößertem bzw. verkleinertem Abbild zeigte sich auch beim direkten Größenvergleich zwischen dem belohnten Muster und den größenvariierten Abbildern. Die Tiere bevorzugten hier das originalgroße Muster vor dem abgewandelten, allerdings nicht sehr stark ($\approx 62\%$) und mit geringer Signifikanz ($p < 0,05$). Die Vergrößerung bzw. Verkleinerung des Musters wurden von den Tieren dabei nicht unterschiedlich bewertet.

3.1.5.2 Videoanalyse des Flugabstands vor der Musterfläche

Die Unterscheidungsexperimente ergaben, dass die Bienen die Größenveränderung der Dressurmuster sehr gut zu generalisieren vermochten und das normalgroße TR+ und die größeren bzw. kleineren Abbilder von TR+ nur schwach signifikant unterschieden. Die Analyse des Flugverhaltens vor der Musterfläche bzw. Musterebene (das heißt der äußeren Fläche des Plexiglaswürfels der Versuchsanordnung) sollte Aufschluss darüber geben, inwieweit die Generalisierungsleistung der Bienen auf einer Anpassung des Flugabstands beruhte, aus welchem die Bienen die Muster bewerteten.



(Fortsetzung der Abbildung: folgende Seite)

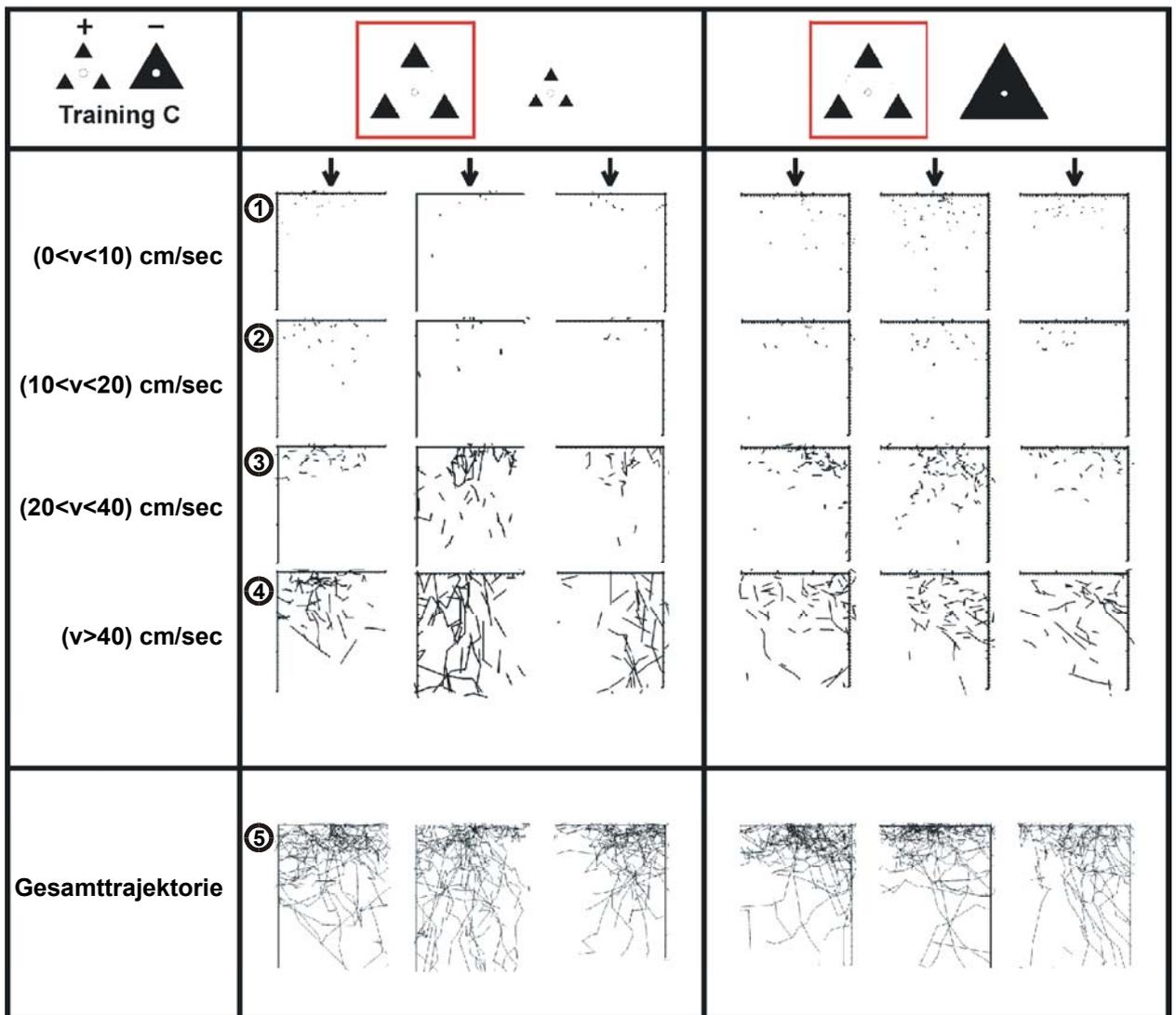


Abbildung 29: Videoauswertung der Flugabstände von Bienen: Ausgewählte Beispiele von jeweils drei verschiedenen Individuen zur Demonstration der Variabilität der Bienenaufhalte vor einem Muster (roter Rahmen) nach Training C; Piktogramme oberhalb der Grafiken zeigen jeweils beide Testmuster, abgebildet werden nur Flugspuren vor dem roteingerahmten Muster: oben links: originalgroßes TR+, oben rechts: verkleinertes TR+, unten: vergrößertes TR+ in Tests gegen das originalgroße TR+ (links) und das vergrößerte TR- (rechts); Klassen 1 bis 4: Flugspuren nach Geschwindigkeitsklassen aufgeteilt, dargestellt werden diejenigen Aufenthaltssequenzen, bei denen Bienen zwischen zwei aufeinanderfolgenden Aufenthalten innerhalb der jeweiligen Geschwindigkeitsklassen blieben; Gesamttrajektorie (Klasse 5): Überlagerung aller Geschwindigkeitsklassen zusammen (unterste Reihe); Pfeile: Lage des Belohnungsröhrchens; Koordinatensystem der Flugspuren auf Zentrum der Musterebene bezogen: y-Achse rechts: rotumrandetes Muster wird links präsentiert, y-Achse links: rotumrandetes Muster wird rechts präsentiert.

Bewertete die Biene das Muster zum Beispiel aus einer größeren Entfernung, konnte das vergrößerte Abbild von TR+ denselben Sehwinkel einnehmen wie das belohnte Muster von einem näheren Punkt aus betrachtet. Entsprechend verhält es sich mit dem verkleinerten Muster und einer noch näheren Bewertungsposition vor der Musterfläche. Abbildung 29 zeigt anhand einzelner Beispieltrajektorien, welche Flugpositionen die Bienen vor den Einzelmustern (jeweils roter Rahmen) einnahmen. Abgebildet sind Flugsequenzen, bei denen sich die Bienen in einheitlicher Geschwindigkeit vor den Mustern bewegten. Die Geschwindigkeiten wurden in vier Klassen eingeteilt ($0 < v \leq 10$ cm/sec; $10 < v \leq 20$ cm/sec; $20 < v \leq 40$ cm/sec; > 40 cm/sec). Als Übersicht wurden noch die vollständigen Flugtrajektorien der Einzelbienen vor den Mustern gezeigt.

Der Vergleich der Flugtrajektorien gleicher Geschwindigkeit ergab, dass Bienen die Muster nie parallel zur Musterfläche abflogen und die Muster somit auch nicht skannten, vorausgesetzt dass ein Skannflug eine gleichförmige Bewegung ist. Die Auswertung der Gesamttrajektorien zeigte ebenfalls, dass einzelne Trajektorien, vor allem wenn Bienen schnell flogen, parallel zur Musterebene von einem Muster zum anderen führten bzw. vom Muster weg führten (zum Beispiel Abbildung 29 oben: verkleinertes TR+, mittleres Tier, Klasse 4: zweites Testmuster befindet sich in diesem Fall links von der y-Achse). Diese Flugbewegungen entsprachen dem Anflug oder Abflug zu den Mustern bzw. dem Wechsel zwischen beiden in gleicher Höhe angebrachten Mustern. In keinem Fall waren horizontale Skannbewegungen ausschließlich vor einem einzelnen Muster zu beobachten. In einigen Fällen flogen Bienen das jeweilige Muster direkt und aus verschiedenen Richtungen an (sternförmig) an, dann vor allem mit hohen Geschwindigkeiten über 20 cm/sec (zum Beispiel Abbildung 29 oben: originalgroßes TR+, rechtes Tier, Klasse 4 und Abbildung 29 unten: vergrößertes TR+, mittleres Tier, Klasse 3).

Bei genauerer Betrachtung der Trajektorien war erkennbar, daß die Bienen sich vor dem verkleinerten TR+ etwas häufiger näher vor der Musterfläche aufhielten, während sie beim Test TR+ gegen das vergrößerte Abbild etwas größere Schleifen flogen.

Zur besseren Quantifizierung dieser Beobachtung wurde die durchschnittliche Aufenthaltshäufigkeit von vier bis sechs Bienen vor der Musterfläche ermittelt und über dem Abstand in Zentimeterschritten aufgetragen (Abbildung 30). Um vergleichbare Ergebnisse zu erhalten, wurden die Werte bezogen auf die jeweils maximale Häufigkeit normiert, notwendig vor allem auf Grund der unterschiedlich langen Testzeiten.

Abbildung 30 zeigt die Ergebnisse für die vier Muster der Testpaare, wie sie auch schon in Abbildung 28 (Tests 1, 4 und 6) und Abbildung 29 gezeigt wurden. In Abbildung 30 A wurden die Flugaufenthalte vor dem normalen (rote Kurve), dem verkleinerten (grüne Kurve) und dem vergrößerten Abbild von TR+ (blaue Kurve) verglichen. Es wurde deutlich, daß die Bienen sich vor allen drei Mustern in etwa denselben Abständen bevorzugt aufhielten. Weder war die Aufenthaltsverteilung vor dem vergrößerten Muster flacher, was einträte, wenn die Bienen sich häufiger vom Muster entfernten, noch zeigte sich ein zweites Maximum der Aufenthaltshäufigkeiten in einem größeren Abstand von TR+. Die Erwartung war, dass die Bienen sich vor dem vergrößerten Muster in doppeltem Abstand aufhalten würden. Es wurde der Abstand bis 38 cm Entfernung dargestellt und damit der Flugabstand erfasst, in dem sich die Bienen erwartungsgemäß entscheiden sollten. Auch vor dem verkleinerten Muster waren keine klaren Unterschiede zu den Aufhalten vor dem normalgroßen TR+ zu erkennen. Wären die Bienen im Bestreben, das retinale Abbild des Musters zu vergrößern, noch näher an die Musterfläche heran geflogen, wäre dies in der Auftragung durch eine steilere Kurve sichtbar geworden.

Die eigentliche Generalisierungsleistung zeigten die Bienen jedoch in der Diskriminierung der größenveränderten Dressurpaare. Daher wurden in Abbildung 30 C erneut die Flugabstände der Bienen vor dem normalen und dem vergrößerten Muster aufgetragen, letzteres jedoch in beiden Testsituationen: im Unterscheidungstest gegen das originale TR+ und im Generalisierungstest gegen das vergrößerte TR-. Vor allem bei dem letztgenannten Test wäre die deutlichste Abweichung vom normalen Flugverhalten zu erwarten gewesen. Aber auch hier zeigten die Bienen keinen Unterschied bei ihrem Flugverhalten.

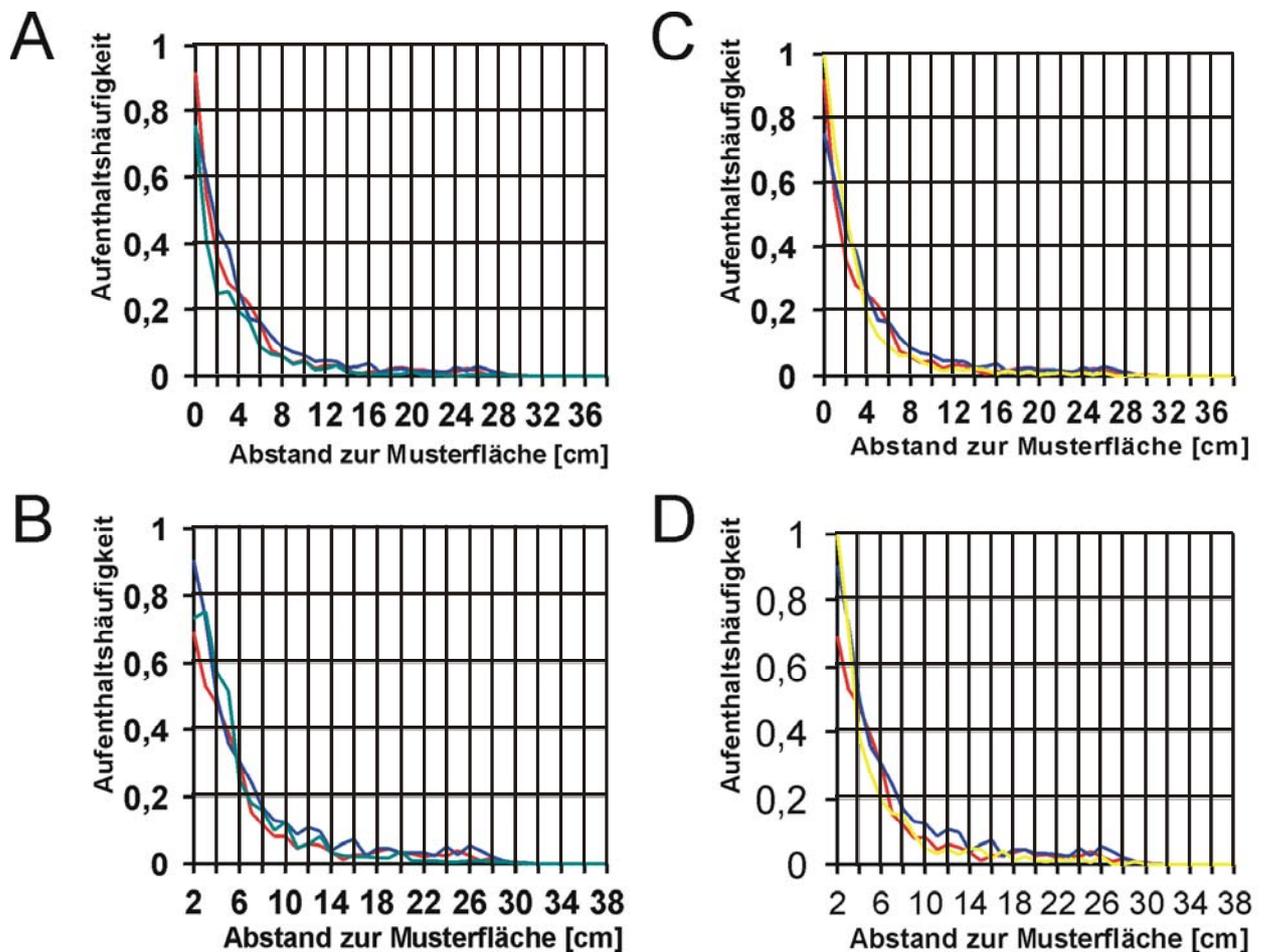


Abbildung 30: Auftragung der normierten durchschnittlichen Aufenthaltshäufigkeit (bezogen auf die größte Häufigkeit je Testpaar, 4-6 Bienen zusammengefasst) über dem Flugabstand vor der Musterfläche nach Dressur C (x-Achse: Auftragung in cm), A) und C) Auftragung einschließlich des Nullwerts (entspricht der Musterebene, d.h der äußeren Plexiglasscheibe der Versuchsapparatur): fliegende und landende Bienen eingeschlossen, B) und D) Auftragung ab 2 cm Abstand: ausschließlich fliegende Bienen; rote Kurve: TR+ Normalgröße (10cm) gegen TR+ vergrößert; blaue Kurve: vergrößertes TR+ gegen normales TR+; grüne Kurve: verkleinertes TR+ gegen normales TR+; gelbe Kurve: vergrößertes TR+ gegen vergrößertes TR- (vergleiche Testpaar-Piktogramme in Abbildung 29).

Die Bienen hielten sich direkt vor dem Muster in einem Abstand von 0-2 cm überdurchschnittlich häufig auf, beim Versuch zu Landen bzw. durch Absetzen und Umherlaufen auf dem Muster (der Nullwert entspricht dabei der Musterebene, d.h der äußeren Plexiglasscheibe der Versuchsapparatur). Um eine Verzerrung der Beobachtung durch den Einfluss dieses Landeverhaltens bzw. des Absetzens der Bienen auf der Musterfläche einzuschränken, wurden die Aufenthaltshäufigkeiten in einem zweiten Rechenansatz erneut für den Abstand von 2 bis 38 cm berechnet und normiert. Dieser konservativere Ansatz ließ ebenfalls keinerlei Anpassung des Flugverhaltens der Bienen an die Größe des Musters erkennen (Abbildung 30 B und D). Auch die quantitative Beschreibung der Kurven durch einen 50 %-Wert (Abstand bis zu dem 50 % der Aufenthalte der Bienen enthalten sind) zeigte, dass die geringen Abweichungen der Kurven voneinander jeweils innerhalb der Streuung der Daten um den Mittelwert lagen und daher nicht signifikant waren (Tabelle 8).

Tabelle 8: Darstellung der 50 %-Werte der Abstandsmaße in cm (Abstand bis zu dem 50 % der Aufenthalte der Bienen enthalten sind, Angabe jeweils vor einem der Muster, Gegenmuster des Tests in Klammern angegeben):

Abstand 50 %-Wert		50 %-Wert	Fehler unten (größtmöglicher Abstand)	Fehler oben (geringstmöglicher Abstand)
Werte bis 0 cm Abstand enthalten	TR+ (TR+ groß)	2,5	- 1,6	+ 0,9
	TR+ groß (TR+)	2,9	- 1,4	+ 0,6
	TR+ klein (TR+)	2,6	- 0,4	+ 0,2
	TR+ groß (TR- groß)	2,0	- 0,6	+ 0,2
Werte bis 2 cm Abstand enthalten	TR+ (TR+ groß)	4,9	- 1,2	+ 0,5
	TR+ groß (TR+)	5,2	- 1,8	+ 1,0
	TR+ klein (TR+)	4,6	- 0,6	+ 0,3
	TR+ groß (TR- groß)	4,1	- 0,7	+ 0,9

3.1.6 Retinotoper Template-Matching-Mechanismus als mögliche Basis für die Rotationsinvarianz nach Training C

Nachdem gezeigt wurde, daß die Größenkonstanz der Bienen nicht auf einer Anpassung des Flugabstands beruhte und damit auch nicht durch einen pixelbasierten Template-Matching-Mechanismus erklärt werden konnte, wurde in den folgenden Tests die Musterdiskriminierung der Bienen des Trainings C vor dem Hintergrund eines möglichen Template-Matching-Mechanismus untersucht und dabei die Aufenthalte der Bienen vor verschiedenen Musterbereichen protokolliert.

3.1.6.1 Generalisierungsleistung bei rotierten Abbildern des belohnten Dressurmusters

Bienen der Dressur C wurden mit den in Kapitel 3.1.2 eingeführten Sternen und offenen Dreiecken konfrontiert und mussten diese Muster von TR+ und abgewandelten Formen von TR+ unterscheiden. Letztere entstanden durch Rotation des belohnten Musters um 180° und zusätzliche Beschneidung des Musters um einen Abschnitt. Dadurch wurden Muster erzeugt, die keinerlei Deckungsfläche mit TR+ aufwiesen, wenn man sie zentriert aufeinander legte (Abbildung 31 Muster 6 und 7). Diese abgewandelten Muster konnten beide von den Bienen signifikant von TR+ unterschieden werden (Abbildung 31 A Test 6 und 7; signifikant mit $p < 0,05$ und $p < 0,01$).

Die Ergebnisse in Abbildung 31 B und C zeigen, dass sowohl das rotierte Abbild von TR+ als auch die beschnittene Form von den Bienen signifikant vor den übrigen Mustern bevorzugt wurden. Das bedeutete, daß die Bienen Muster generalisierten, die keinerlei Deckungsfläche mit TR+ aufwiesen, obwohl Muster zur Wahl standen, die sowohl Überlappungsfläche mit TR+ aufwiesen, wie auch zum Teil die gleiche Zentrumsfarbe wie das belohnte Muster aufwiesen.

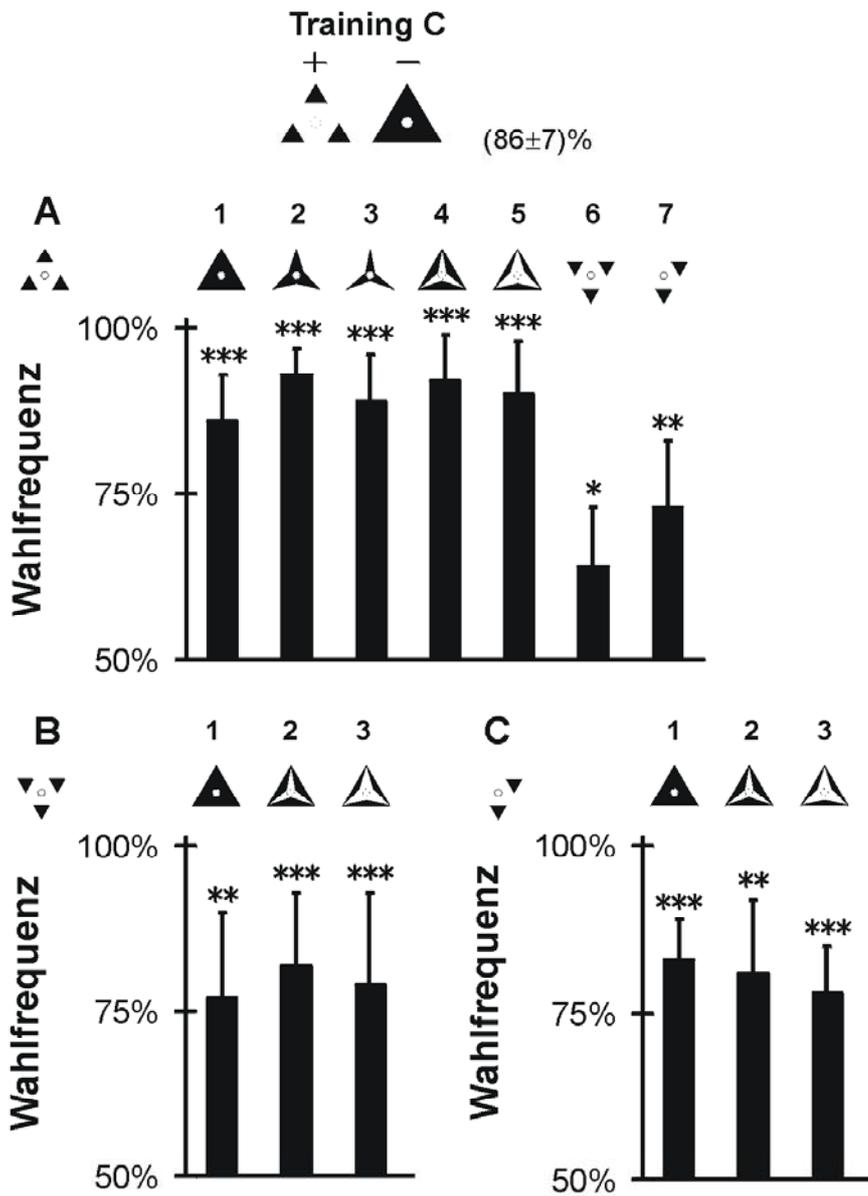


Abbildung 31: Wahlfrequenz und Generalisierungsleistung in Abhängigkeit von Anordnung und Anzahl der Schwarzflächen, A) Tests mit TR+ von Training C, B) Tests mit rotiertem TR+, C) Tests mit rotiertem und beschnittenem TR+. Piktogramme über den Abbildungen zeigen im Test verwendete Muster, angegebene Wahlfrequenz bezieht sich stets auf Piktogramm ganz links, Signifikanzen der Wahlfrequenz durch Symbole angegeben: $p < 0,05$ (*); $p < 0,01$ (**); $p < 0,001$ (***); Tierzahl A) Test 1: N=61 (Dressurmusterpaar), Tests 2-7: N = 7, B) N = 8, C) N = 5.

3.1.6.2 Einfluss der Vollständigkeit des Testmusters auf das Wahlverhalten

Als Ergänzung wurde überprüft, inwieweit die Bienen die Beschneidung des rotierten Dressurmusters bewerteten. Folgt den Bienen dem Template-Matching-Mechanismus, wären sowohl das rotierte Abbild von TR+ wie auch das rotierte und beschnittene Abbild bezogen auf den Grad der Flächenüberlappung mit TR+ identisch, das heißt die Bienen sollten keinen Unterschied zwischen dem rotierten vollständigen und dem rotierten unvollständigen Muster machen. Wie aus Abbildung 32 hervorgeht, werteten die Bienen die beiden Muster jedoch als unterschiedlich und präferierten das rotierte vollständige Muster signifikant vor dem beschnittenen Muster ($p < 0,01$).

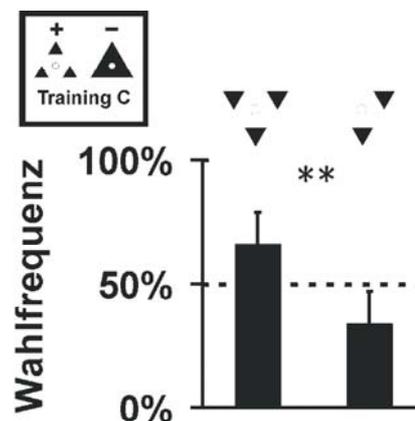


Abbildung 32: Wahlverhalten der Bienen im Test des vollständigen rotierten TR+ gegen das unvollständige rotierte TR+ nach Dressur C: Signifikanz der Wahlfrequenz angegeben durch Symbole: (**) $p < 0,01$; Piktogramme zeigen das verwendete Testmusterpaar (N = 9 Tiere, Piktogramme des Dressurparadigmas in schwarzem Kasten angegeben).

3.1.6.3 Videoanalyse der Aufenthaltsverteilung vor den rotierten Mustern

Bienen konnten bei uneingeschränktem Anflug die Bewertungsposition vor den verschiedenen Mustern frei anpassen. Das bedeutet, dass bei Annahme, die Bienen nutzten einen pixelbasierten Template-Matching-Mechanismus, die Flugposition vor abgewandelten Mustern so gewählt werden konnte, dass eine größtmögliche Überlappung mit TR+ erreicht wurde. Dies geschieht im Fall des rotierten TR+ durch eine Verschiebung des Fixierungspunkts nach links bzw. rechts unten. Um zu überprüfen, ob Bienen vor den in Abbildung 31 B und C präferierten Mustern nicht doch einen anderen Fixierungspunkt annahmen und auf diese Weise eine teilweise Deckung mit dem Flächenüberlappungsgrad von TR+ erreichten, wurden die Flugaufenthalte der Bienen vor TR+ und vor den beiden rotierten Abbildern von TR+ ausgewertet und die Aufenthaltshäufigkeiten berechnet.

Für Abbildung 33 A wurde die Aufenthaltshäufigkeit vor dem belohnten Dressurmuster klassiert und farblich kodiert aufgetragen. Dabei zeigte sich, dass die Bienen sich im Mittel am häufigsten im zentralen Musterbereich um das Belohnungsröhrchen herum aufhielten. Die oberen beiden Häufigkeitsklassen ergaben gemeinsam einen Erwartungsbereich, der in Abbildung 33 B vor dem rotierten Muster aufgetragen wurde, entsprechend einer maximalen Deckungsfläche mit TR+ verschoben (nach links und rechts unterhalb des Röhrchen). Sollten die Bienen bei ihrer Generalisierungsfähigkeit auf eine Auswertung der Flächendeckung angewiesen sein, wäre zu erwarten, dass die Aufenthaltmaxima der Bienen vor dem rotierten Muster innerhalb dieses Erwartungsbereichs lägen. Abbildung 33 C zeigt die tatsächliche Verteilung der Flugaufenthalte der Bienen vor dem rotierten TR+. Wiederum hielten sich die Bienen vornehmlich im zentralen Musterbereich, um das Belohnungsröhrchen herum auf. Damit war eine Bewertung der Musterähnlichkeit durch den Grad der Flächenüberlappung, die durch eine Verschiebung der Flugaufenthalte erzeugt wurde, für diese Tests auszuschließen.

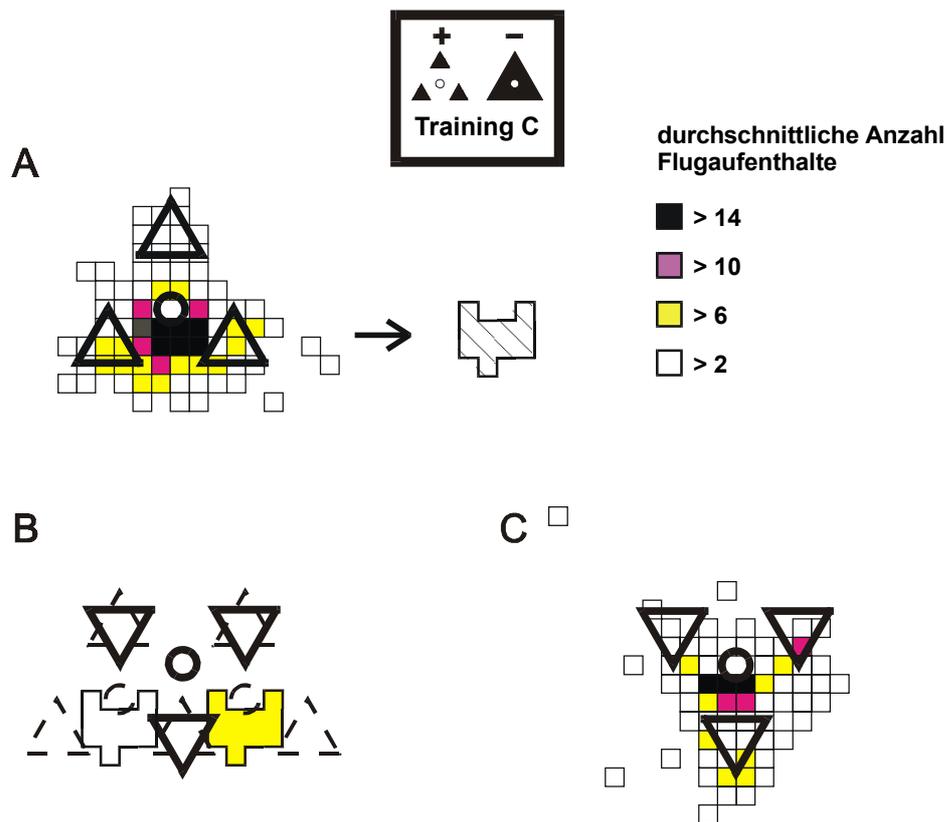


Abbildung 33: Videoanalyse des Flugverhaltens vor rotierten Mustern nach Dressur C: A) Aufenthalte vor TR+; B) Erwartungswerte für Flugaufenthalte nach einem Template-Matching-Mechanismus entsprechend der angenommenen größten Überlappungsfläche von TR+ und dem rotierten Abbild (Links- bzw. Rechtsverschiebung der Flugaufenthaltsmaxima der Bienen vor dem Muster weiß bzw. gelb kodiert; C) aus Videoaufnahmen ermittelter Aufenthalt vor dem rotierten Abbild von TR+: Aufenthalte der Bienen in A) und C) farbkodiert entsprechend Legende rechts oben, Piktogramme des Dressurparadigmas in schwarzem Kasten angegeben.

3.1.7 Zusammenfassung: Evidenzen gegen einen retinotopen Template-Matching-Mechanismus

Die vorgestellten Ergebnisse konnten die Hypothese, dass Bienen bei der Bewertung von Musterähnlichkeiten allein einen pixelbasierten Template-Matching-Mechanismus anwenden, nicht stützen. Die Präferenz für Muster mit geringerer bzw. völlig fehlender Flächenüberlappung mit TR+ und das Fehlen von angepasstem Flugverhalten, das zu einer Flächenüberlappung führen würde, zeigten, dass Bienen in ihrer Wahlentscheidung nicht auf dieses Auswertekriterium angewiesen sind. Auch die Miteinbeziehung einer möglichen Verzerrung der Musterabbildungen im Bienenauge erbrachte keinerlei Evidenz für eine solche Bewertung des Flächenüberlappungsgrads mit TR+. Ergebnisse mit Bienen der Dressur A und B zeigten, dass Bienen durchaus in der Lage sind, Muster zu diskriminieren, deren einziger Unterschied im Grad der Flächenüberlappung mit TR+ bestand, wobei der Unterscheidungsgrad nicht nur qualitativ, sondern auch quantitativ dem Unterschied angemessen war. Somit waren Bienen grundsätzlich in der Lage Muster mit verschiedenem Flächenüberlappungsgrad zu TR+ zu differenzieren, jedoch trat diese Musterspezifität gegenüber anderen, zum Beispiel der Beschaffenheit des Zentrums zurück. Die Ergebnisse waren jedoch nicht für alle Entscheidungen der Bienen allgemeingültig, da sich die Präferenzen der Bienen nach Dressur auf ein reziprokes Dressurpaar (Paradigma C) nicht symmetrisch umkehrten.

3.2 Vermeidung des unbelohnten Dressurmusters als einfache Bewertungsregel

3.2.1 Wahlverhalten in Tests gegen das unbelohnte Dressurmuster nach Training A

Eine Erklärung für die bisherigen Ergebnisse wäre auch eine Regel, das unbelohnte Muster einfach zu vermeiden. Bienen der Dressuren A und C wurden daher Testreihen unterzogen, die die Annahme überprüften, inwieweit TR- vermieden wurde.

In einem ersten Ansatz wurden Bienen des Trainings A vor die Wahl zwischen dem nicht belohnten Muster und den Sternen, offenen Dreiecken und Kreisscheiben gestellt. Die Erwartung im Fall einer erlernten Vermeidung von TR- war, dass jedes Muster vor TR- bevorzugt wurde. Abbildung 34 zeigt die Wahlfrequenzen der Bienen in diesen Tests.

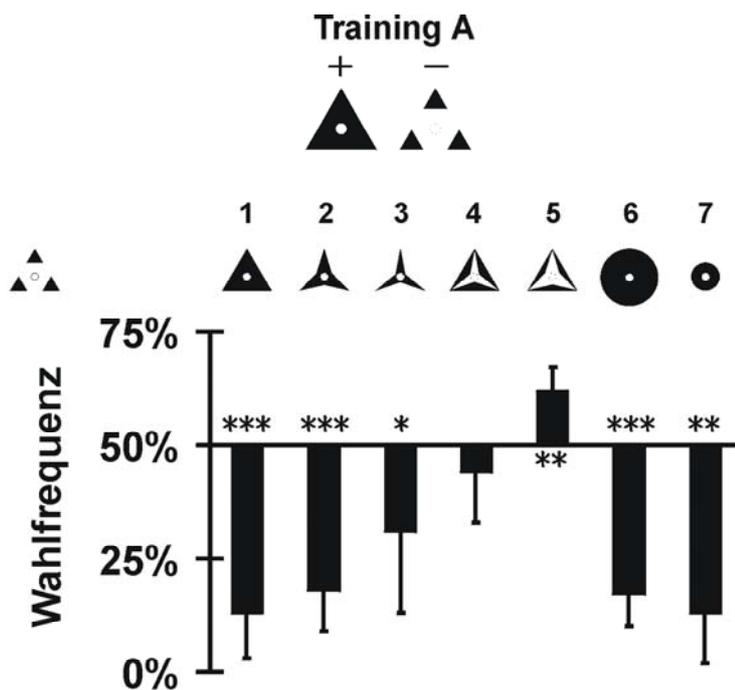


Abbildung 34: Wahlverhalten der Bienen bei Tests gegen das unbelohnte Muster aus Training A, Piktogramme zeigen in Tests verwendete Muster, Wahlverhältnisse werden bezüglich TR- angegeben (Piktogramm ganz links), Signifikanzen der Wahlfrequenz durch Symbole angegeben: $p < 0,05$ (*); $p < 0,01$ (**); $p < 0,001$ (**); Tierzahl: $N = 7 - 8$ Tiere.

In den meisten Tests gegen das unbelohnte Muster bevorzugten die Bienen das jeweils andere Muster. Nur in den Tests gegen die offenen Dreiecke wurde TR- nicht diskriminiert und im Fall des dünnen offenen Dreiecks sogar signifikant bevorzugt ($p < 0,01$). Damit bevorzugten die Bienen, wie schon bei anderen Versuchen nach Dressur A und B, alle Muster mit schwarzem Zentrum, so dass sich daraus noch keine Vermeidungsregel für das negative Muster ergab. Allerdings wurde TR- gegen die offenen Dreiecke nie vermieden, trotzdem keines der Muster ein schwarzes Zentrum aufwies und bei angenommener Bewertung entsprechend eines Template-Matching-Mechanismus das flächengrößere offene Dreieck für die Bienen sogar attraktiver sein sollte (Abbildung 34 Test 4). Außerdem vermieden die Bienen das kleinere offene Dreieck sogar signifikant von TR-, trotz gleicher Flächenüberlappung mit TR+. Die offenen Dreiecke wurden somit von den Bienen weder ähnlicher zu TR+ eingeschätzt. Das Verhalten der Bienen ließ sich auch durch die Vermeidung des unbelohnten Musters nicht voraussagen. Eine Musterdiskriminierung der Bienen aufgrund eines retinotopen Template-Matching-Mechanismus konnte aufgrund des Ergebnisses von Test 4 erneut ausgeschlossen werden.

3.2.2 Wahlverhalten in Tests gegen das unbelohnte Dressurmuster nach Training C

Bienen nach Dressur auf Training C zeigten ebenfalls keinerlei Vermeidung des unbelohnten Musters (vergleiche Kapitel 3.2.1), wie die in Abbildung 35 gezeigten Wahlverhältnisse verdeutlichen. Die Bienen zeigten in ihrem Wahlverhalten überhaupt keine Unterscheidung zwischen den vom Dreieck abgeleiteten Mustern und TR-. Dabei blieb erneut unberücksichtigt, welche Zentrumsfarbe die einzelnen Muster aufwiesen und welchen Flächenüberlappungsgrad sie mit TR+ gemeinsam hatten.

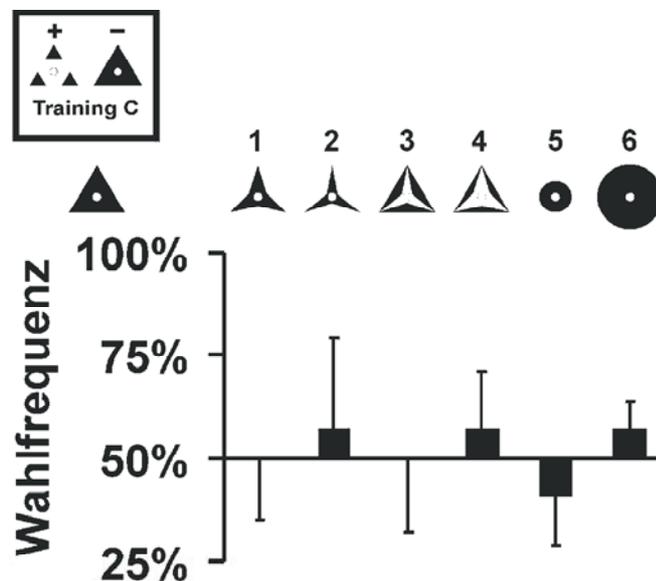


Abbildung 35: Wahlverhalten in Tests gegen das unbelohnte Muster aus Training C, keine der gezeigten Unterscheidungen war signifikant (Tierzahlen: 7 - 8 Tiere), Piktogramme zeigen die in Tests verwendete Muster, die Wahlverhältnisse sind bezogen auf TR- dargestellt (Piktogramm ganz links, Piktogramme des Dressurparadigmas in schwarzem Kasten angegeben).

3.2.3 Wahlverhalten in Tests gegen neutrale bzw. unbekannte Muster nach Training C

Die bisherigen Ergebnisse zur Vermeidung von Mustern wurden aus Tests gewonnen, bei denen die verwendeten Muster alle in irgendeiner Weise von den dressierten Mustern abgeleitet werden konnten. Um eindeutige Präferenzen für bzw. gegen einzelne Muster nachzuweisen, wurden einige dieser Muster gegen ein dressurfremderes Muster getestet, das heißt ein Muster, das sich nicht aus TR+ oder TR- ableiten ließ. Dabei handelte es sich hier um ein Schachbrettmuster aus zehn auf zehn Kästchen mit jeweils der Kantenlänge 1 cm (Piktogramm in Abbildung 36). Die einhundert Kästchen waren nicht regelmäßig schwarzweiß gefärbt, sondern zufällig in einem 50:50-Verhältnis auf der Fläche verteilt. Das Muster wird im Folgenden Pixelschachbrett genannt.

Abbildung 36 zeigt die dabei erhaltenen Ergebnisse. Es lässt sich ablesen, dass die Bienen das belohnte Muster und auch sein rotiertes Abbild klar vor dem Pixelmuster bevorzugten. Das offene Dreieck, die kleinere Kreisscheibe und das nicht belohnte Muster wurden weder bevorzugt noch vermieden, obwohl die kleinere Kreisscheibe in den bisherigen Situationen stets bevorzugt und das nicht belohnte Muster etwas stärker vermieden wurde.

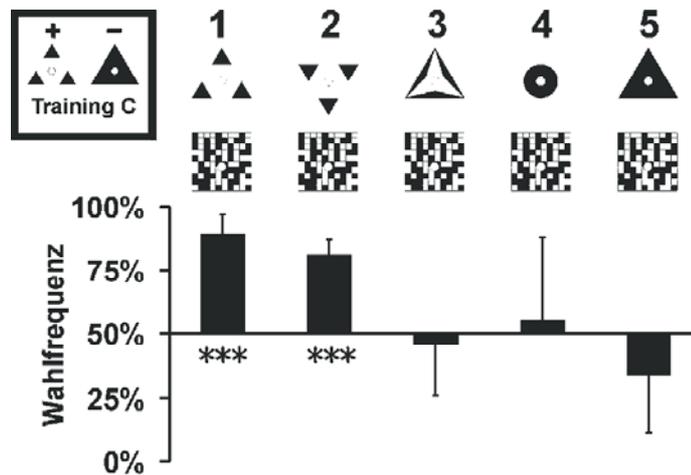


Abbildung 36: Wahlverhalten gegen ein neutrales nicht aus dem Dressurmusterpaar ableitbares Muster als Test für erlernte bzw. spontane Vermeidung der verwendeten Testmuster: (***) signifikante Unterscheidung mit $p < 0,001$, Tierzahl $N = 6 - 8$ Bienen, Piktogramme zeigen in Tests verwendete Testmuster, Piktogramme des Dressurparadigmas in schwarzem Kasten angegeben, Wahlverhältnisse beziehen sich auf das jeweils obere der beiden Muster.

3.2.4 Zusammenfassung der Evidenzen gegen eine Vermeidung des unbelohnten Musters

Aus den hier vorgestellten Experimenten ließ sich keine eindeutige Evidenz ableiten, dass Bienen das unbelohnte Muster negativ bewerteten oder aktiv vermieden. Zusammenfassend ließ sich somit feststellen, dass das unbelohnte Muster weder bei der Auswahl der Bewertungskriterien (aus dem Vergleich belohntes mit unbelohntem Muster) noch durch aktives Vermeidungslernen das Wahlverhalten der Bienen stark beeinflusste.

3.3 Verwendung globaler Parameter zur Ähnlichkeitsbewertung der Testmuster

Mit den folgenden Testreihen sollte überprüft werden, inwieweit sich die Tiere bei ihrer Entscheidung nach globalen Eigenschaften der Muster richteten, wie zum Beispiel nach der Position des Musters auf der Versuchsfläche oder der Stellung des Hintergrundes bezogen auf das Muster. Globale Merkmale beschreiben hier Merkmale, die sich nur durch Auswertung des gesamten Musters erschließen lassen (Wilkinson, Wilson et al. 1998; Wilson & Wilkinson 1998).

3.3.1 Position des Papierhintergrunds im Vergleich zur Musterposition

Bienen wurden entsprechend Training A dressiert. Anschließend wurde die Position des Dressurpaares um 90 mm nach oben verschoben, dadurch hatte keines der Muster mehr eine Überlappungsfläche mit dem Originalmuster. Die Tiere hatten somit die Wahl zwischen vier möglichen Musterpositionen: die gewohnten zentralen Stellen (um die sichtbare Belohnungsröhrchen herum) und die verschobenen Muster, in deren Mitte jeweils eine weiße Kreisscheibe das Röhrchen andeutete. Gewertet wurden die Anflüge und die Setzer auf das Belohnungsröhrchen und auf das Muster. Wahlverhältnisse wurden für Setzerentscheidungen gebildet, sowohl für die reinen Musterentscheidungen wie auch für die Röhrchensetzer und zusätzlich für die Gesamtsetzerzahl auf der jeweiligen Musterseite (Summe aus Setzer Muster und Setzer Röhrchen). In einem weiteren Test blieb die Position der Muster um die Röhrchen herum erhalten, dafür wurde die Fläche des Hintergrunds (DIN A4-Papier) um 90 mm nach unten verschoben, um zu überprüfen, inwieweit Bienen die relative Position zwischen Muster und Hintergrundpapier bewerteten.

Abbildung 37 zeigt die Ergebnisse dieser beiden Testansätze. Betrachtete man nur die Verhältnisse aus den Setzern auf die Muster, diskriminierten die Tiere in allen Fällen ähnlich gut wie in den Testreihen mit zentrierten Mustern zwischen dem belohnten und dem unbelohnten Muster, unabhängig ob das Muster bezüglich des Einfluglochs oder des Hintergrunds verschoben wurde. Betrachtete man im Fall der verschobenen Muster die Setzer auf die Röhrchen, ergab sich jedoch kein signifikanter Unterschied zwi-

schen den beiden Musterseiten ($0,51 \pm 0,12$), verglichen mit der Wahlfrequenz von $0,78 \pm 0,12$ %, wenn ausschließlich Setzer direkt auf die Muster berücksichtigt wurden (Abbildung 37 Test 2). Beim Test auf das Dressurpaar mit verschobenem Papier verhielten sich die Tiere dagegen wie beim normalen Dressurpaar, wenn auch mit etwas geringerem Unterscheidungserfolg ($0,78 \pm 0,15$, Abbildung 37 Test 3).

In den Tests zwischen identischen TR+ aber mit unterschiedlicher Papierposition machten die Bienen keinen Unterschied zwischen den verschiedenen Anordnungen von Muster zu Hintergrundpapier. Die Bienen flogen in beiden Situationen TR+ etwa gleich häufig an ($0,52 \pm 0,03$, Abbildung 37 Test 5). Zusammenfassend ließ sich aus diesen Ergebnissen ableiten, dass die Bienen dem belohnten Muster nachfolgten, unabhängig von der Bezugsposition, die der Hintergrund dazu einnahm.

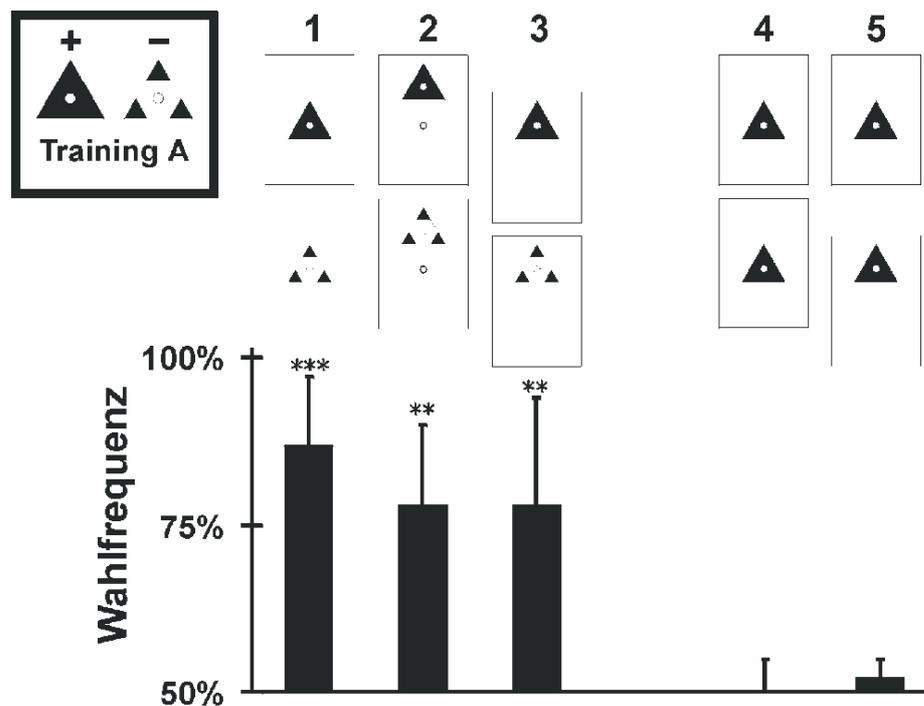


Abbildung 37: Einfluss der Anordnung des Hintergrunds auf das Wahlverhalten der Bienen für das Dressurpaar bzw. TR+ (Training A), Piktogramme: Papierhintergrund und getestetes Muster, angeordnet um horizontale Mittellinie der Testfläche: obere Reihe linkes Muster; untere Reihe: rechtes Muster, Piktogramme des Dressurparadigmas in schwarzem Kasten angegeben, Wahlverhältnisse angegeben bezogen auf obere Musterreihe, berechnet aus Setzern auf Musterfläche ohne Röhrchen, Signifikanzen der Wahlfrequenz durch Symbole angegeben: $p < 0,05$ (*); $p < 0,01$ (**); $p < 0,001$ (***); Tierzahl: $N = 6 - 8$ Tiere.

3.3.2 Musterposition bezogen auf das Belohnungsröhrchen

3.3.2.1 Unterscheidung der verschobenen Abbildungen des belohnten Dressurmusters vom zentrierten Dressurmusterpaar

Wenn die Verschiebung des Bildhintergrunds in Bezug auf die Muster die Attraktivität von TR+ nur wenig beeinflusste, blieb noch zu klären, inwieweit die Verschiebung von TR+ bzw. TR- das Wahlverhalten veränderte. Dazu wurden Bienen nach der Dressur auf Training A mit dem Dressurpaar bzw. mit zwei identischen TR+ konfrontiert, wobei eines der beiden Muster nach oben bzw. unten verschoben wurde, jeweils um 45 mm bzw. 90 mm. Bei der Verschiebung um 90 mm besaßen die verschobenen Muster keinerlei Deckungsfläche mit TR+ in der Originalposition mehr; war TR+ nur um 45 mm verschoben, hatten die beiden Muster etwas mehr als ein Drittel der Fläche gemeinsam. Ausgewertet wurden wieder die Setzer sowohl vor der zentrierten Position (Röhrchen) als auch vor den verschobenen Mustern. Die Wahlverhältnisse wurden einmal aus den Setzern auf die Muster (schwarze Kurve) und aus den Gesamtsetzern pro Seite (graue Kurve) berechnet (Abbildung 38).

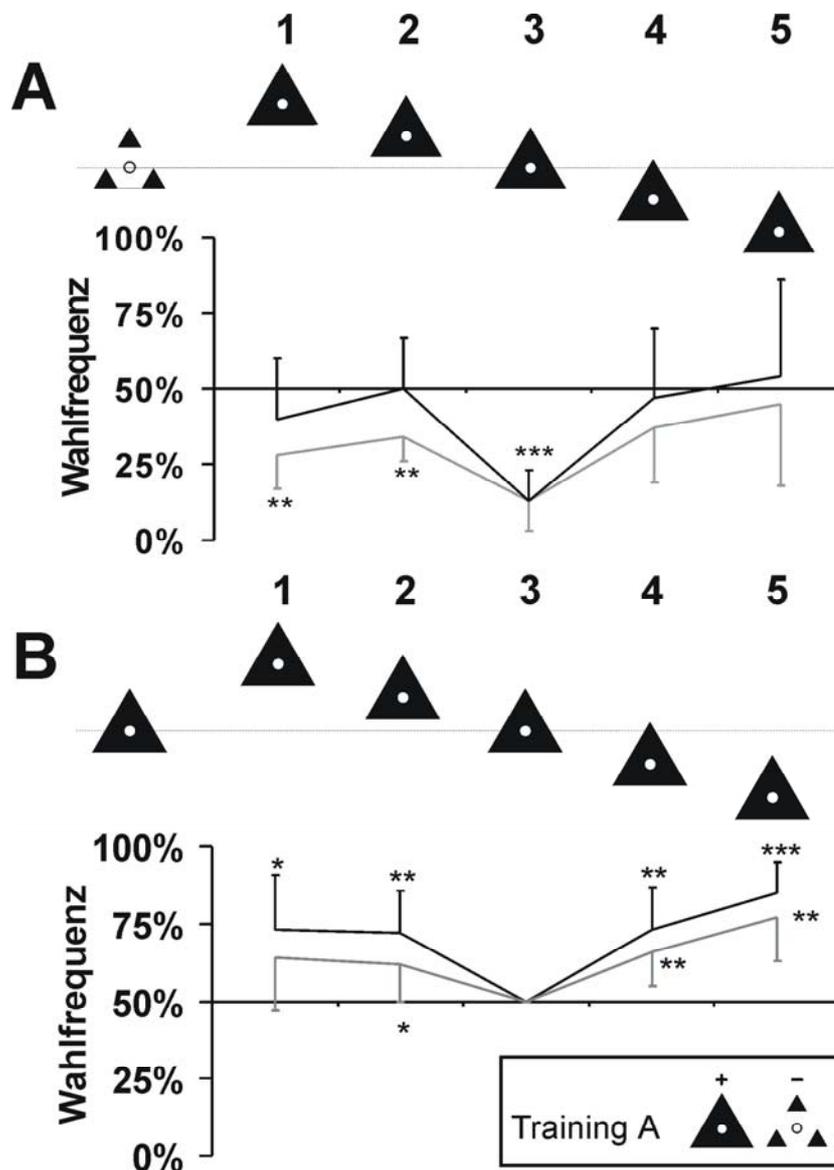


Abbildung 38: Einfluss der Verschiebung von TR+ auf Wahlverhalten in Tests gegen TR+ und TR- (Training A): Die Piktogramme zeigen in Tests verwendete Testmuster, die Gerade zeigt horizontale Mittellinie der Testfläche: Wahlverhältnis stets bezogen auf ganz links abgebildetes Piktogramm: A) Tests gegen TR- zentriert, B) Tests gegen TR+ zentriert. Verschiebungen entsprechen 90 mm bzw. 45 mm nach oben oder unten; schwarze Kurve: Wahlverhältnisse nur aus Setzern auf Musterfläche; graue Kurve: Wahlverhältnisse aus Gesamtsetzer auf Testmusterseite (das heißt Summe aus Setzern auf Musterfläche und Röhren); Piktogramme des Dressurparadigmas in schwarzem Kasten angegeben; Signifikanz der Wahlentscheidungen angegeben durch Sterne: $p < 0,001$ (***) ; $p < 0,01$ (**); $p < 0,05$ (*) (Tierzahl: 7 - 8 Tiere).

Die Ergebnisse zeigten, dass die zentrierten Muster gegenüber verschobenen Mustern bevorzugt wurden (Abbildung 38). Betrachtete man die Setzersumme aus Setzern auf die Muster und auf die Röhren unterhalb der Muster, ergab sich, dass die Bienen das Dressurpaar bei Verschiebung von TR+ nach oben noch signifikant ($p < 0,01$) unterscheiden konnte, bei nach unten verschobenen TR+ jedoch nicht mehr signifikant (Abbildung 38 A graue Kurve). Bewertete man nur die Setzer auf die Musterfigur, brach die Unterscheidung jedoch zusammen, die verschobenen Muster wurden dann nicht mehr diskriminiert (Abbildung 38 A schwarze Kurve). Offenbar war das zentrierte unbelohnte Muster genauso attraktiv wie ein verschobenes belohntes Muster, unabhängig wie weit und wohin das TR+ verschoben wurde. Konfrontierte man die Bienen mit einem verschobenen TR+ gegen ein zentriertes TR+, wurde das zentrierte Muster sowohl bezüglich der Mustersetzer (Abbildung 38 B schwarze Kurve), wie auch der Gesamtsetzer

(Abbildung 38 B graue Kurve) in fast allen Fällen signifikant bevorzugt. Die Wahlfrequenzen der Gesamtsetzer waren dabei etwas geringer als die Wahlfrequenzen der Setzer auf die Figur, was vermutlich daran lag, dass die Bienen das Röhrchen unabhängig vom darüber oder darunter präsentierten Muster wählten, unter Umständen eine eigenständige Wahl gemäß der Röhrchenmerkmale. Die nach oben verschobenen Muster wurden etwas weniger stark diskriminiert, wie die nach unten verschobenen Muster, da die Wahlfrequenzen etwas geringer sind und auch weniger stark signifikant. Das um 90 mm nach unten verschobene Muster wurde dabei seltener gewählt als Muster, die nur um 45 mm verschoben wurden und noch teilweise mit der Fläche der Originalmuster überlappten. Dieser Effekt blieb bei der Verschiebung um 90 mm nach oben aus (Abbildung 38 A und B erster Test).

3.3.2.2 Unterscheidung der verschieden weit verschobenen Abbildungen des belohnten Dressurmusters

In einem weiterführenden Ansatz wurden Bienen mit zwei gegen die Normalposition verschobenen Abbildern von TR+ konfrontiert. Damit sollte sich die Frage klären lassen, ob die Bienen die Verschiebung nach oben bzw. unten gleichermaßen tolerieren und welchen Einfluss die Größe der Verschiebung auf das Wahlverhalten der Bienen hatte. Die in Abbildung 39 gezeigten Ergebnisse machen deutlich, dass die Bienen leichte Verschiebungen um 45 mm nach oben bzw. nach unten gleichermaßen tolerierten und keine Unterscheidung zwischen den Mustern trafen.

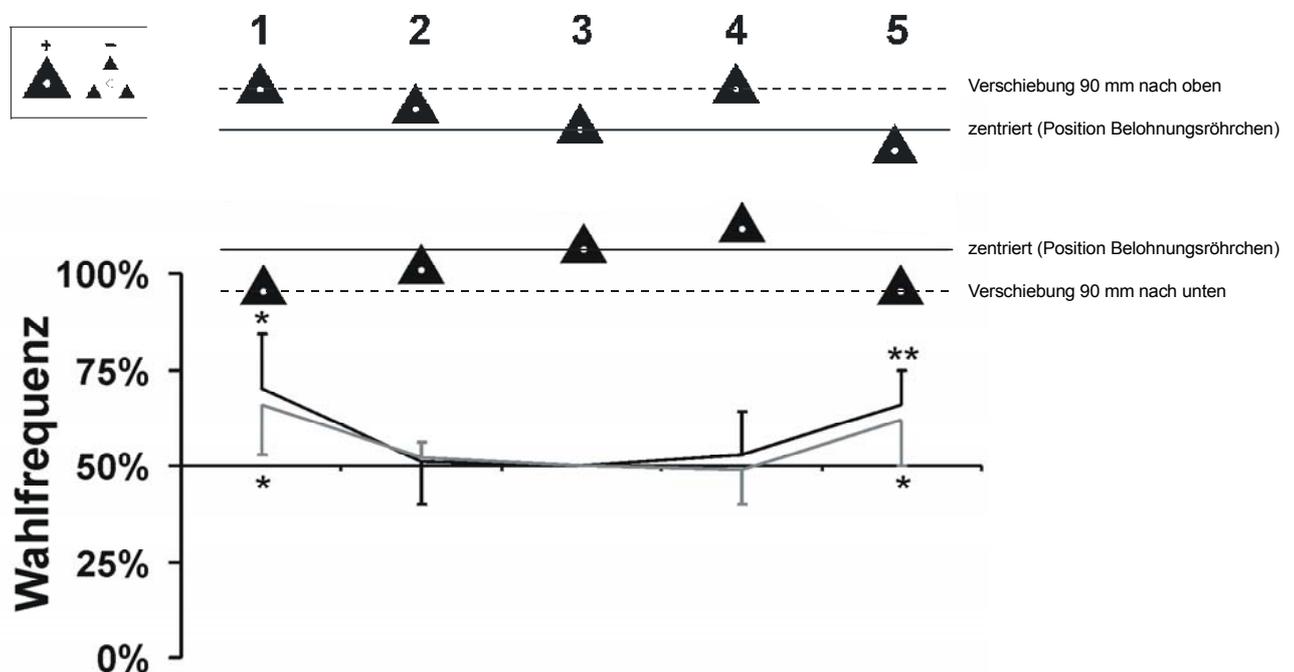


Abbildung 39: Einfluss der Position von TR+ auf Unterscheidungsleistungen zwischen zwei identischen Mustern nach Dressur A, Tests mit verschobenen Abbildungen von TR+ (Training A) (Hilfslinien zeigen zentrale bzw. verschobene Positionen): Testergebnisse bezogen auf obere Musterreihe: Verschiebungen entsprechen 90 mm bzw. 45 mm nach oben oder unten; schwarze Kurve: Wahlverhältnisse nur aus Setzern auf Musterfläche; graue Kurve: Wahlverhältnisse aus Gesamtsetzer auf Testmusterseite (Musterfläche und Röhrchen); Signifikanz der Wahlentscheidungen angegeben durch Sterne: $p < 0,01$ (**); $p < 0,05$ (*) (Tierzahl $N = 7$ Bienen).

Ein um 90 mm nach oben verschobenes Muster wurde vor einem ebenso weit nach unten verschobenen Muster jedoch signifikant bevorzugt ($p < 0,05$), sowohl was die Wahlverhältnisse aus den Mustersetzern betraf, als auch die Gesamtsetzerverhältnisse (Abbildung 39 Tests 1 und 2). Waren beide Muster unterschiedlich weit nach oben verschoben, machten die Bienen ebenfalls keinen Unterschied zwischen den verschobenen Abbildern von TR+ (Abbildung 39 Tests 4). Das um 45 mm nach unten verschobene TR+ wurde dagegen signifikant ($p < 0,01$) vor dem um 90 mm verschobenen tieferen Muster bevorzugt, das Verhältnis der Gesamtsetzer pro Seite war immer noch mit $p < 0,05$ signifikant (Abbildung 39 Tests 5). Dieses Ergebnis stützt die Beobachtung, dass Bienen eine Verschiebung nach oben leichter tolerierten,

als eine Verschiebung nach unten, wobei Verschiebungen um 90 mm deutlicher unterschieden wurden als Verschiebungen um 45 mm.

3.3.2.3 Einfluss einer Attrappe des Belohnungsröhrchens bei verschobenen Mustern

Bisher wurde noch nicht darauf eingegangen, inwieweit das Einzeichnen einer Röhrchenattrappe bei den verschobenen Mustern das Setzerverhalten der Bienen beeinflusste. Zur Überprüfung dieser Frage wurden einzelne Bienen mit verschobenen Mustern konfrontiert, die im Zentrum der Muster eine Röhrchenattrappe aufwiesen (weiße Scheibe von 15 mm Durchmesser) und solchen ohne Attrappe. Die Muster unterschieden sich dabei allein durch das Vorhandensein bzw. Fehlen dieser Attrappe. Die aufsummierten Setzerdaten für die Muster bzw. für das eigentliche Röhrchen sind in Tabelle 9 protokolliert und die errechneten χ^2 -Werte angegeben. Dabei zeigt sich, daß die Bienen die Muster nie signifikant differenzierten. Um dennoch die verschobenen Muster den zentrierten Mustern so ähnlich wie möglich nachzugestalten, wurden die verschobenen Muster alle mit einer Röhrchenattrappe, das heißt mit einer kleinen weißen Kreisscheibe im Zentrum der Muster, getestet.

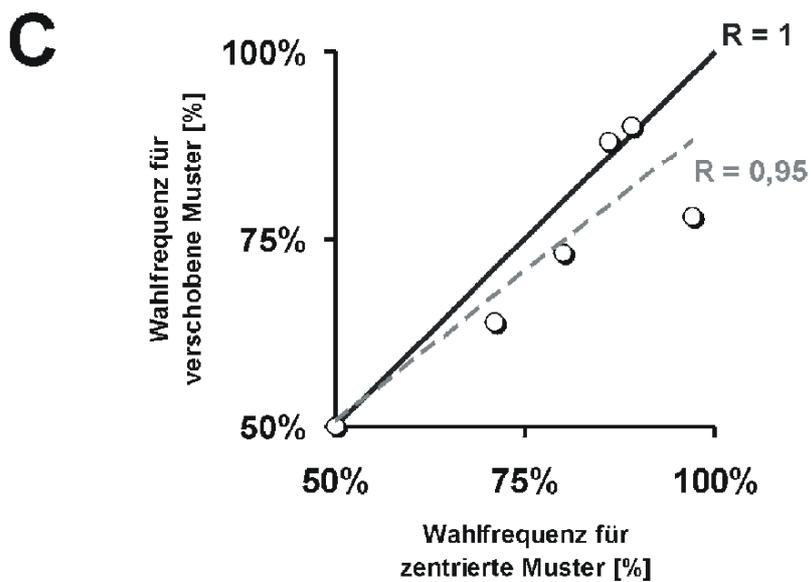
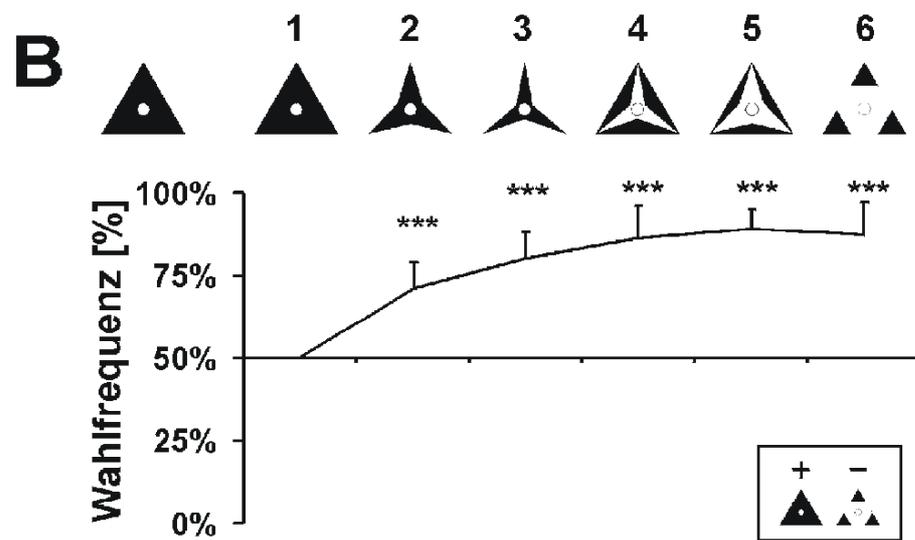
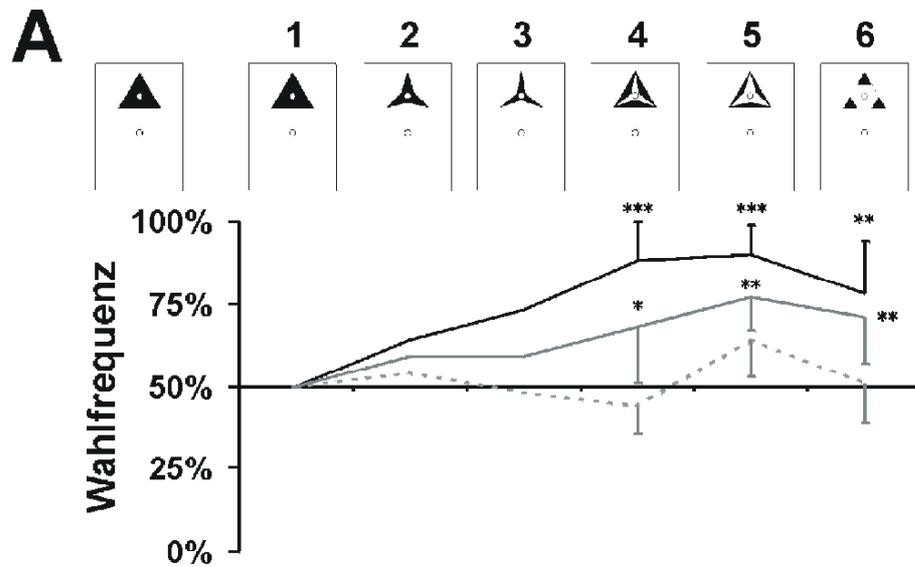
Tabelle 9: Ergebnisse Kontrolltest Setzerhäufigkeit auf Muster mit und ohne Attrappe des Belohnungsröhrchens im Zentrum des verschobenen Musters (Tierzahl: N = 3)

Ergebnisse Training A	Setzer auf verschobenes TR+ mit zentraler Röhrchenattrappe	Setzer auf verschobenes TR+ ohne zentrale Röhrchenattrappe	Setzerverhältnis mit Attrappe/ ohne Attrappe	χ^2 -Wert
Setzer Muster	22	33	0,4	2,2 (nicht signifikant)
Setzer Röhrchen	15	10	0,6	1 (nicht signifikant)
Setzer gesamt	37	43	0,46	0,51 (nicht signifikant)

3.3.3 Musterunterscheidung einiger gleichweit verschobener Testmuster

Um zu überprüfen, inwieweit sich die Verschiebung von Mustern auf die Differenzierung anderer Muster als dem Dressurpaar auswirkte, wurden die Bienen nach Dressur A mit den Sternen und offenen Dreiecken aus dem Kapitel 3.2.1 konfrontiert, allerdings wurden beide Muster um 90 mm nach oben verschoben präsentiert. Erneut wurden sowohl die Setzer auf Muster und Röhrchen als auch die Gesamtsetzer pro Seite ausgewertet und die Wahlverhältnisse errechnet. In einer ersten Testserie wurden die Bienen auf die Unterscheidungsleistung zwischen dem belohnten Muster und Sternen und offenen Dreiecken getestet. Dabei zeigte sich, dass das Wahlverhalten bei den verschobenen Mustern, verglichen mit den unverschobenen Testmusterpaaren, weiterhin erhalten blieb (am deutlichsten sichtbar bei der Auswertung der Setzer auf die Musterfläche Abbildung 40 A, schwarze Kurve). Die Wahlfrequenzen für die Mustersetzer waren in der Regel etwas niedriger als in den Tests mit unverschobenen Mustern. Diese Beobachtung wurde umso klarer, wenn die Wahlfrequenzen der zentrierten Musterpaare gegen die der verschobenen Musterpaare aufgetragen wird, wobei die Regressionsgerade in Abbildung 40 C (gestrichelt graue Kurve) aufgrund der geringeren Wahlfrequenzen gegen die Winkelhalbierende ($R = 1$, durchgezogene schwarze Kurve) nach unten verschoben ist. Die Werte der verschobenen Testmuster besitzen den Korrelationskoeffizienten von $R = 0,95$ bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $p < 0,01$. Die Abnahme der Wahlfrequenz ist jedoch nicht signifikant.

Die Diskriminierung von TR+ und den Sternen war bei den verschobenen Mustern erkennbar, allerdings ließ sich auf Grund der geringen Tierzahl ($N = 1$) bei diesen Tests keine Signifikanzbewertung durchführen. Die Wahlreaktion zwischen TR+ und den offenen Dreiecken war signifikant, aber nur mit $p < 0,01$ verglichen zu den Tests der zentrierten Muster ($p < 0,001$). Bei ihrem Setzverhalten auf die Belohnungsröhrchen machten die Bienen in der Regel keinen Unterschied zwischen den Mustern. Dadurch wurde insgesamt auch die Wahlfrequenz der Gesamtsetzer gesenkt (Abbildung 40 gestrichelte und graue Kurve).



(Beschriftung der Abbildung: folgende Seite)

Abbildung 40: Differenzierungsleistungen der Bienen für um 90 mm nach oben verschobenen Testmustern (Training A): A) verschobene Muster; B) zentrierte Muster: schwarze Kurve: Wahlverhältnisse nur aus Setzern auf Musterfläche; graue Kurve: Wahlverhältnisse aus Gesamtsetzern auf Testmusterseite (Musterfläche und Röhrchen); gestrichelte Kurve: Wahlverhältnisse aus Setzern auf Röhrchen allein; C) Auftragung der Korrelation der Wahlfrequenzen zentrierter und verschobener Musterpaare; graue Kurve: Regressionsgerade der Werte, schwarze Vergleichskurve: angenommene vollständige Regression (entspricht der Winkelhalbierenden). Piktogramme geben verwendete Testmuster bzw. Testmuster auf Papierhintergrund an: Wahlverhältnisse stets bezogen auf das ganz linke Piktogramme angegeben; Signifikanz der Wahlentscheidungen durch Sterne symbolisiert: $p < 0,001$ (***) ; $p < 0,01$ (**); $p < 0,05$ (*) (Tierzahl: 6 - 8 Tiere, ausgenommen: Abbildung A Tests 2 - 3: $N = 1$, vollständigheitshalber eingefügt).

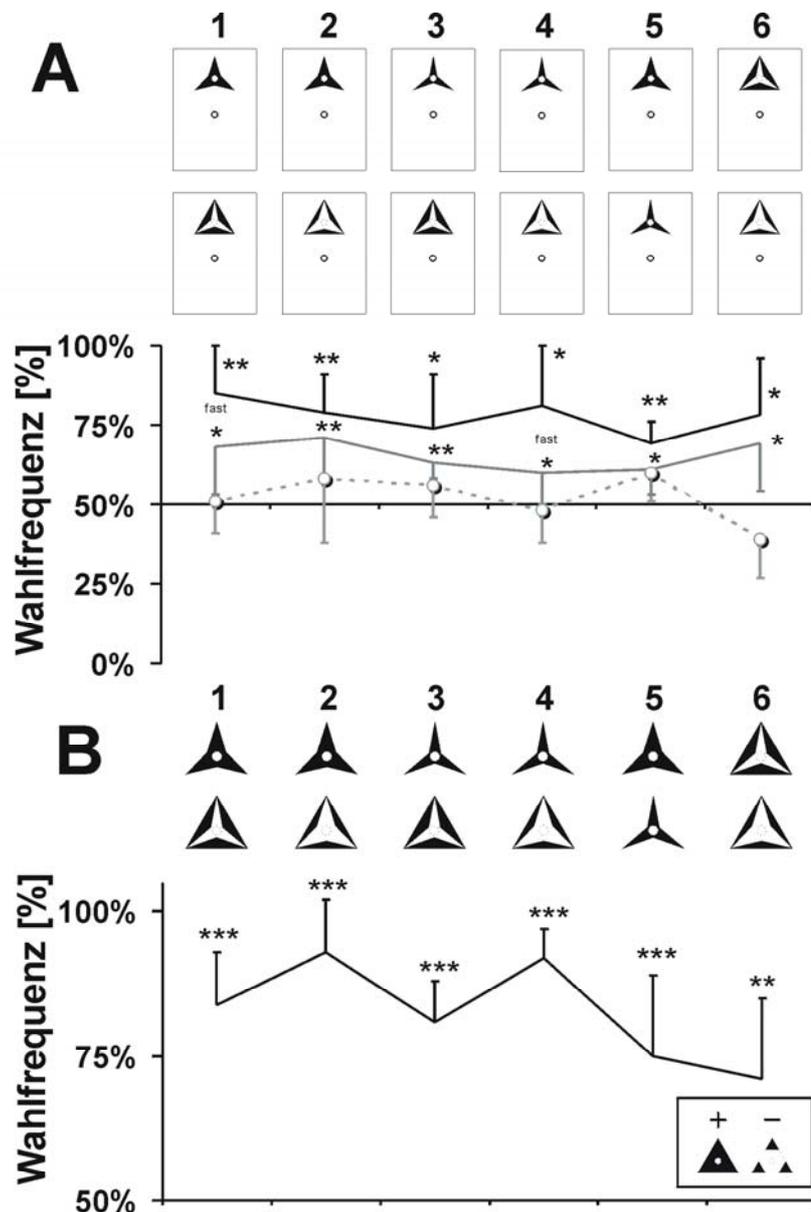


Abbildung 41: Differenzierungsleistungen der Bienen für um 90 mm nach oben verschobenen Testmustern (Training A): A) verschobene Muster, B) zentrierte Muster: Piktogramme geben verwendete Testmuster (teilweise mit Papierhintergrund): schwarze Kurve: Wahlverhältnisse nur aus Setzern auf Musterfläche; graue Kurve: Wahlverhältnisse aus Gesamtsetzern auf Testmusterseite (Musterfläche und Röhrchen); gestrichelte Kurve: Wahlverhältnisse aus Setzern auf Röhrchen allein; Wahlverhältnisse stets bezogen auf das obere Piktogramm angegeben; Signifikanz der Wahlentscheidungen durch Sterne symbolisiert: $p < 0,001$ (***) ; $p < 0,01$ (**); $p < 0,05$ (*) (Tierzahl: $N = 6 - 7$ Tiere).

Testete man die Bienen mit Testpaaren aus verschobenen Sternen und verschobenen offenen Dreiecken, zeigten die Bienen vor den verschobenen Mustern ähnliche Diskriminierungsleistungen wie vor den zentrierten Mustern (Abbildung 41 A und B, schwarze Kurve). Dabei blieb die Diskriminierungsleistung auch bei den verschobenen Mustern geringer als bei den zentrierten Mustern. Bei den Setzern auf das Röhrchen machten die Bienen keinen Unterschied zwischen den Mustern und setzten sich gleich häufig auf jedes der Röhrchen (Abbildung 41 gestrichelte Kurve).

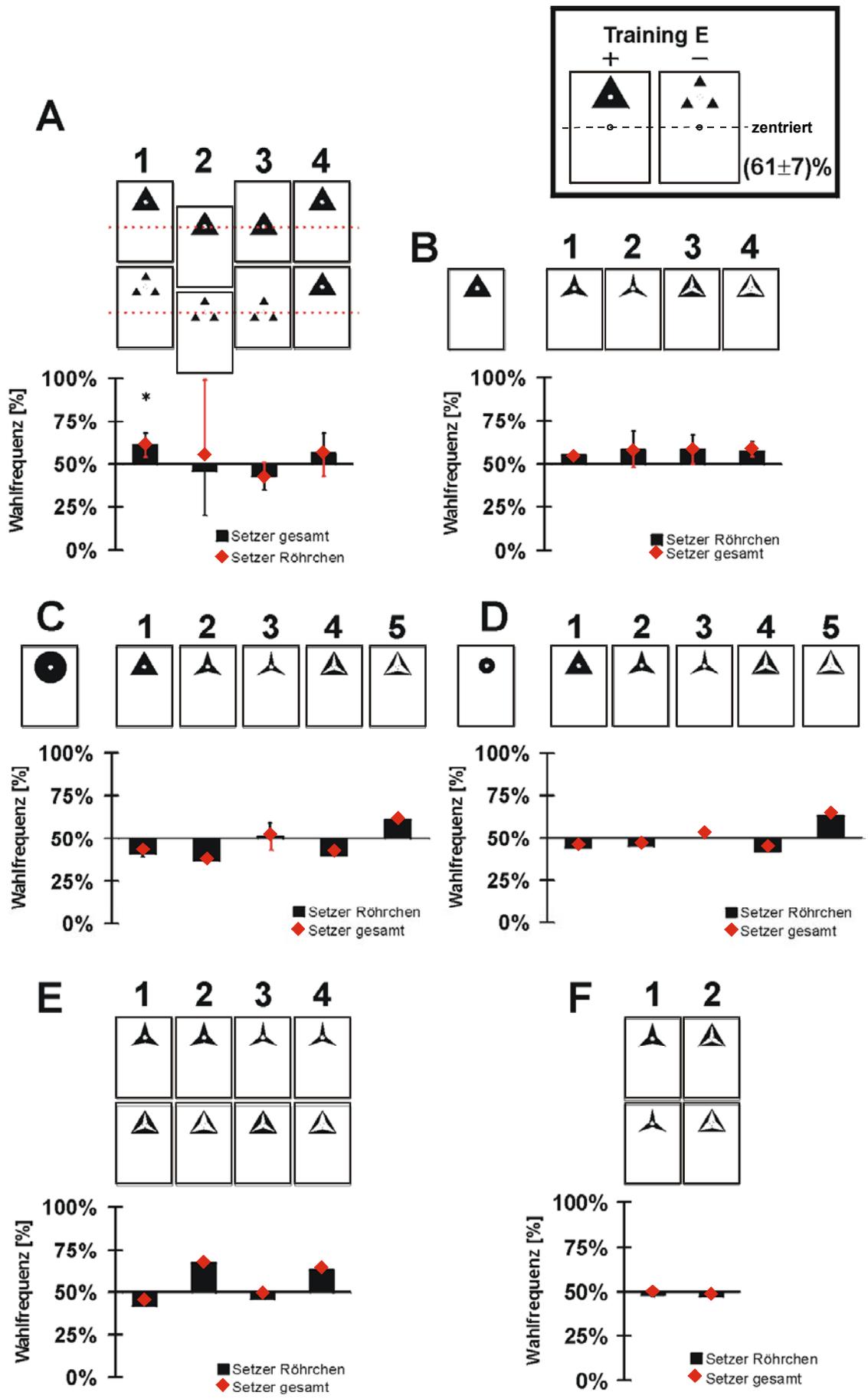
3.3.4 Dressur auf verschobenes Dressurmusterpaar des Trainings A

Nachdem bisher nur die Rede von Bienen war, die auf zentrierte Muster dressiert waren und auf verschobene Muster getestet wurden, sollen hier erste Daten vorgestellt werden, die aus der Dressur auf verschobene Muster erhalten werden konnten. Die Überlegung hinter den Experimenten war der Vergleich des Wahlverhaltens von Bienen bei Mustern, die stets im Zentrum der Dressurmuster ihre Belohnung erhielten. Bei der Dressur auf verschobene Muster gibt es den Bezug zwischen Zentrum des Musters und Belohnung nicht, da die Dressurmuster des Trainings A 90 mm verschoben über den Belohnungsröhrchen angebracht wurden. Die Erwartung war, dass die Bienen weniger Gewicht auf die Gestalt des Zentrums legen würden. Bedingt durch diesen Versuchsaufbau ergab sich die Schwierigkeit, die Bienen überhaupt auf die Muster zu dressieren. Von über 70 adressierten Bienen waren nur 6 Bienen in der Lage das Röhrchen wieder aufzufinden. Davon ließen sich nur vier Tiere soweit dressieren, dass sie das Dressurpaar überhaupt auseinander hielten und nur zwei Bienen brachten es zu Differenzierungsleistungen über 60 % für das belohnte Muster. Mit diesen beiden Tieren wurde eine Reihe von Tests gemacht, die hier unter dem Vorbehalt vorgestellt werden, nur einen ersten Eindruck von einer dezentralen Dressursituation vermitteln zu können. Für die Betrachtung der Wichtigkeit der Position des Musters ist dabei auch die Unfähigkeit der Bienen sich ein von der Belohnung räumlich getrenntes Muster einzuprägen von Interesse.

In einem ersten Ansatz wurden die Bienen auf die Muster des Dressurpaars in verschiedenen Positionen bezogen auf das Belohnungsröhrchen und das Hintergrundpapier getestet. Aufgetragen wurden jeweils die Setzer auf das Röhrchen (Säule) bzw. die Gesamtsetzer auf die jeweilige Seite (rote Raute). Die Verschiebung des Musters gemeinsam mit dem Papier wurde von den Bienen nur vereinzelt toleriert (beachte die große Streuung zwischen den beiden Tieren) (Abbildung 42 A Test 2). Hier war zu sehen, dass die eigentlich korrekten Entscheidungen der Bienen (Setzer auf ein nicht vorhandenes Röhrchen unterhalb der Muster) nur in die Gesamtsetzerzahl einfließen, das heißt die durch die rote Raute dargestellten Werte entscheidender waren. Wurde nur das Muster verschoben, während die Ausrichtung des Papiers identisch zur Dressur blieb, differenzierten die Bienen das Dressurpaar nicht mehr (Abbildung 42 A Test 3).

Die Ergebnisse der Tests in Abbildung 42 B bis F zeigten, dass die Bienen abgesehen von der Präferenz für das belohnte Muster (Abbildung 42 A - C Test 1, Wahlfrequenzen nicht signifikant, aber durchgehende Präferenz von TR+!) sich nicht vergleichbar zu Bienen nach Dressur A verhielten (unter dem Vorbehalt, dass die Wahlverhältnisse aufgrund der zu geringen Tierzahl nicht signifikant sind).

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass die Belohnung der Bienen außerhalb der Muster das Erlernen der Trainingsaufgabe erschwerte. Diese Art der Präsentation führte dabei zu keiner mit Training A (identisches, jedoch zentriertes Dressurmusterpaar) vergleichbaren Bewertung der Testmuster.



(Beschriftung der Abbildung: folgende Seite)

Abbildung 42: Tests zur Mustererkennung von verschobenen Mustern bei Dressur auf verschobene Muster (Training E): A) Verschiebung des Dressurpaares bzw. des Hintergrundpapiers, B) Test gegen kanten- bzw. eckenvariierte Muster, C) und D) Transfertests gegen verschieden große Kreisscheiben, E) und F) Tests von Sternen und offenen Dreiecken verschiedener Überlappungsfläche zu TR+ gegeneinander; Säulen: Setzer auf Röhrchen; Raute: Gesamtsetzer Seite (Summe Setzer auf Röhrchen und auf Musterfläche); alle Wahlverhältnisse nicht signifikant (ausgenommen A 1: $p < 0,05$); Piktogramme des Dressurparadigmas in schwarzem Kasten angegeben; Tierzahlen: A, B: N = 2 - 3 sonst N = 1 (ausgenommen: C 3: N = 2).

3.3.5 Zusammenfassung: Einfluss der Musterposition auf die Musterunterscheidung durch Bienen

Die Ergebnisse der Tests mit bezogen auf das Belohnungsröhrchen bzw. das Hintergrundpapier verschobenen Mustern ließen deutlich erkennen, dass die Position der Muster für die Bienen bei der Bewertung der Ähnlichkeit verschiedener Muster mit dem gelernten belohnten Dressurmuster eine eher untergeordnete Rolle spielt. Vor gleich weit verschobenen Mustern zeigten Bienen dasselbe Wahlverhalten wie vor auf das Belohnungsröhrchen zentrierten, unverschobenen Mustern und generalisierten dieselben abgewandelten Muster. Die Bienen setzten sich auf die verschobenen Abbilder der Muster und diskriminierten die Muster auch nur bei diesem Verhalten. Die weiterhin für die Bienen sichtbaren Belohnungsröhrchen wurden, unabhängig vom Testpaar, stets gleich häufig aufgesucht.

Verschiebungen wurden im Fall von unterschiedlich weit verschobenen aber sonst identischen Mustern sehr wohl wahrgenommen. Dabei zeigte sich, dass Verschiebungen um 45 mm nach oben bzw. nach unten leichter toleriert wurden als Verschiebungen um 90 mm. Zudem wurden nach oben verschobene Muster vor nach unten verschobenen Mustern präferiert.

Dabei zeigen die Ergebnisse mit Dressuren auf die verschobenen Muster des Trainings A, dass dieses Verhalten wahrscheinlich Folge der zentrierten Dressur war und auch durch die Auffälligkeit des Belohnungsröhrchens beeinflusst wurde. Die auffällig schwierige Dressur der Bienen auf das verschobene Dressurpaar und die damit einhergehende schlechtere Diskriminierung des Dressurpaares verglichen mit dem Diskriminierungslevel des Trainings A, machten deutlich, daß die Position des Belohnungsröhrchens einen Einfluss auf die Diskriminierungsleistung der Biene bezüglich zweier Dressurmuster haben muss. Die Position des Musters, relativ zur Belohnung während der Dressur, beeinflusste also wahrscheinlich bei den gezeigten Testserien die Bewertungskriterien der Bienen für die jeweiligen Testmuster.

3.4 Ähnlichkeitsbewertung der Testmuster durch lokale Musterparameter

3.4.1 Rotation von Musterelementen

Die bisher beschriebenen Versuche lassen erkennen, dass Bienen globale Eigenschaften der Muster, das heißt Merkmale, die durch die Auswertung des Gesamtmusters erschließbar sind, wie z. B. die Dreiecksgestalt der Muster, eher gering bewerteten. Wie nahmen Bienen im Vergleich dazu lokale Mustermerkmale wahr, das heißt Eigenschaften, die sich aus der Auswertung von einzelnen Musterbereichen ergaben. Eine weiterführende Testserie sollte aufdecken, inwieweit Bienen der Dressur C lokale Veränderungen an den Mustern mitbewerteten. Dabei wurde TR+ durch Rotation der einzelnen drei kleinen Dreiecke bzw. der gesamten Figur abgewandelt und sowohl gegen die Muster des Dressurpaares als auch untereinander getestet, um zu überprüfen, inwieweit diese Veränderungen für die Bienen relevant waren.

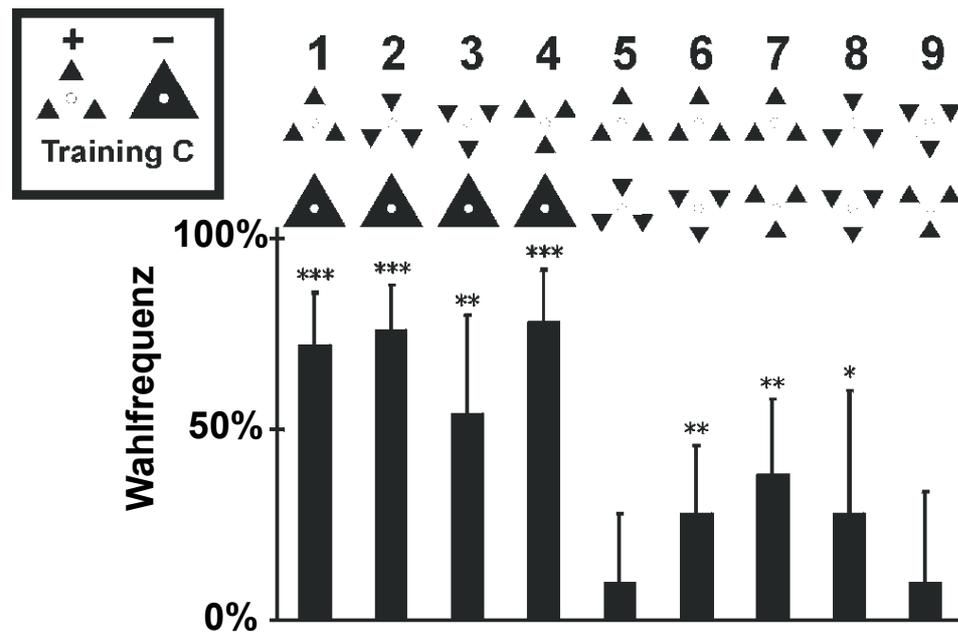


Abbildung 43: Diskriminierungsleistung der Bienen bei Tests mit Mustern mit lokalen und globalen Veränderungen (Rotationen der einzelnen Musterbestandteile bzw. des gesamten Musters): Piktogramme geben die verwendeten Testmuster an (Training C); Wahlverhältnis stets bezogen auf obere Reihe der Piktogramme angegeben; Piktogramme des Dressurparadigmas in schwarzem Kasten; Signifikanz der Wahlentscheidungen durch Sterne symbolisiert: $p < 0,001$ (***); $p < 0,01$ (**); $p < 0,05$ (*) (Tierzahl: $N = 7 - 9$ Tiere).

In Abbildung 43 werden die Ergebnisse dieser Testserien dargestellt. Alle abgewandelten Muster wurden, genau wie das originale belohnte Muster, signifikant vor dem nicht belohnten Muster präferiert bzw. generalisiert (Abbildung 43 Tests 1-4). In Tests der abgewandelten Muster gegen TR+ und gegen das rotierte Abbild von TR+ zeigten die Bienen eine signifikante Präferenz für diejenigen Muster, deren Schwarzflächenanordnung der des belohnten Musters entsprach (Abbildung 43 Tests 6 - 8). Bei gleicher Anordnung der Schwarzflächen wurden die jeweiligen Muster nicht signifikant differenziert (Abbildung 43 Tests 5 und 9).

Die Ergebnisse dieser Versuche wiesen daraufhin, dass Bienen lokale Veränderungen der Muster tolerierten. Bewertet wurde in dieser Testreihe nur die globale Anordnung der Schwarzflächen, das heißt die Ausrichtung des Gesamtmusters, lokale Abwandlungen durch Rotation einzelner Musterelemente führten nicht zur Diskriminierung von TR+. Alle abgewandelten Muster wurden jedoch vor dem unbelohnten Muster bevorzugt.

3.4.2 Verschiebung, Vergrößerung oder Wegnahme von Musterelementen

Nachdem sich gezeigt hatte, dass eine Rotation von Musterelementen keinen Einfluss auf das Wahlverhalten hatte, wurden die Bienen der Dressur C mit stärker abgewandelten Mustern konfrontiert. Abwandlungen waren dabei zum Beispiel die Verschiebung aller Musterteile nach innen bzw. außen bezogen auf den Mustermittelpunkt (das heißt das Belohnungsröhrchen) oder die Verschiebung, Größenveränderung bzw. Auslassung einzelner Musterelemente.

3.4.2.1 Differenzierung lokalveränderter Testmuster vom belohnten Dressurmuster

Zunächst wurde die Diskriminierungsleistung der Bienen für die abgewandelten Muster gegenüber dem belohnten Muster überprüft. Abbildung 44 zeigt die Ergebnisse der verschiedenen Testreihen.

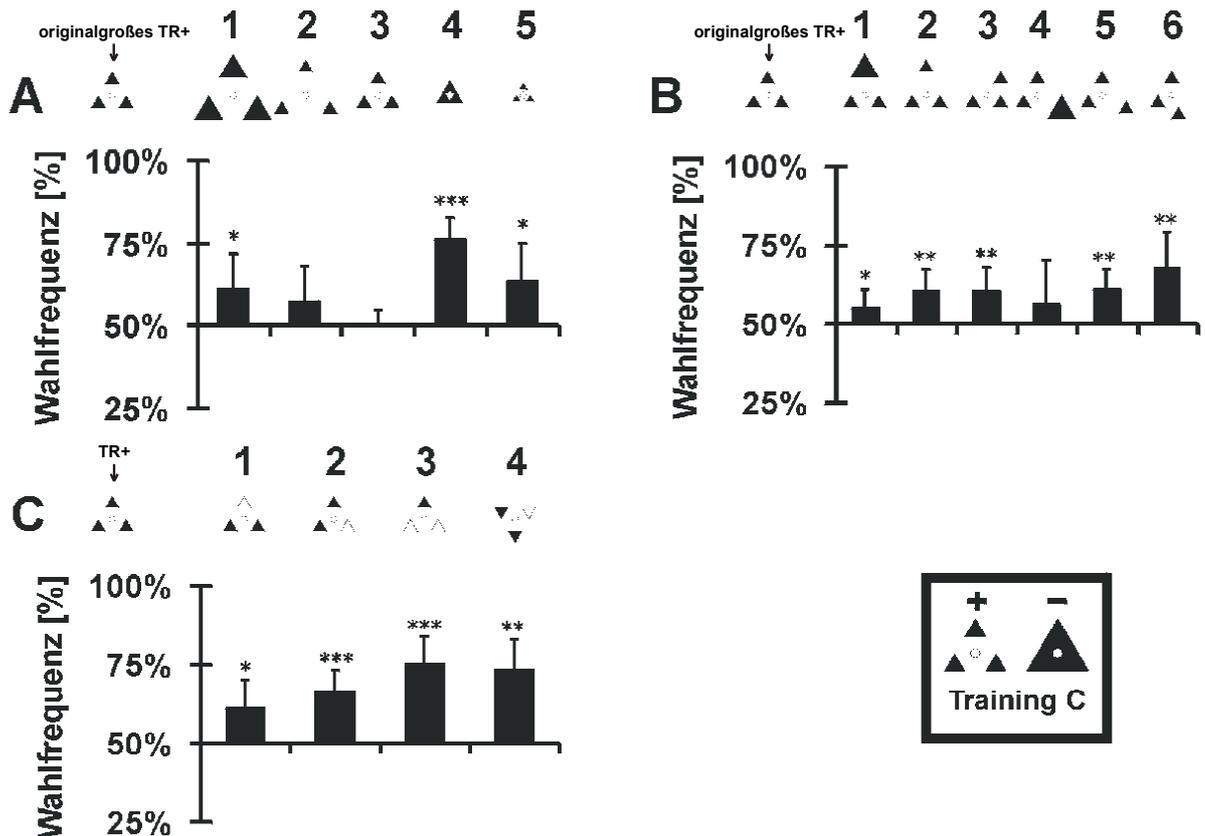


Abbildung 44: Einfluss der Veränderung lokaler Mustereigenschaften (Verschiebung, Vergrößerung, Wegnahme von Musterelementen) auf die Differenzierung der Muster von TR+ (Training C): A) Gesamtverschiebung, -vergrößerung bzw. verkleinerung der Musterelemente B) Verschiebung und Vergrößerung einzelner Musterelemente C) Wegnahme einzelner Musterelemente; Signifikanz der Wahlentscheidungen angegeben durch Sterne: $p < 0,001$ (***) ; $p < 0,01$ (**); $p < 0,05$ (*) (Tierzahl: $N = 7 - 10$ Bienen); Piktogramme zeigen verwendete Testmuster; Wahlfrequenz jeweils bezogen auf Piktogramm ganz links (belohntes Dressurmuster TR+), Piktogramme des Dressurparadigmas in schwarzem Kasten angegeben.

Abbildung 44 A zeigt die Ergebnisse der Tests von TR+ gegen Abbilder mit nach außen bzw. innen verschobenen Musterelementen, wobei alle Musterbereiche gleichartig abgewandelt und zum Teil zusätzlich noch in ihrer Größe verändert wurden. Die Veränderungen wurden in der Regel wahrgenommen und von TR+ diskriminiert. Dabei veränderten Verschiebungen der Musterelemente nach innen, zum Zentrum hin, das Muster mehr, als Veränderungen der Größe. Verschiebungen der Musterelemente vom Zentrum weg wurden nicht signifikant unterschieden, wenn die Musterteile nicht gleichzeitig vergrößert wurden. Im Vergleich dazu verhielten sich die Bienen anders, wenn nur einzelne Musterelemente verschoben, bzw. vergrößert wurden (Abbildung 44 B): Hier wurden Muster mit Verschiebungen einzelner gleichgroßer Musterteile unabhängig von der Richtung der Verschiebung gegen TR+ signifikant, allerdings nur mit

Wahlfrequenzen unter 65 %, diskriminiert (signifikant mit $p < 0,01$). Wurden die verschobenen Musterelemente zusätzlich noch vergrößert, sank sowohl die Wahlfrequenz, als auch die Signifikanz. Durch die Vergrößerung der verschobenen einzelnen Musterelemente wurden die abgewandelten Testmuster TR+ also wieder ähnlicher, allerdings sank die Unterscheidung in einem Fall unter die Signifikanzgrenze (Abbildung 44 B Test 4).

Entfernte man ein oder zwei Musterelemente, wurden die so abgewandelten Muster durchweg signifikant gegenüber TR+ vermieden (Abbildung 44 C). Dabei beeinflusste die Wegnahme im Bereich der oberen Musterhälfte die Ähnlichkeit des abgewandelten Musters zu TR+ weniger als die Auslassung anderer Musterteile (Abbildung 44 C Test 1).

3.4.2.2 Generalisation lokal veränderter Testmuster

Um einen klareren Eindruck von der Wahrnehmung der Bienen für lokal abgewandelte Muster zu erhalten, wurden die in Kapitel 3.4.2.1 eingeführten Muster gegeneinander getestet, um die Generalisierungsleistung der Bienen für diese Muster zu prüfen. Die Ergebnisse dieser Tests sind in Abbildung 45 dargestellt.

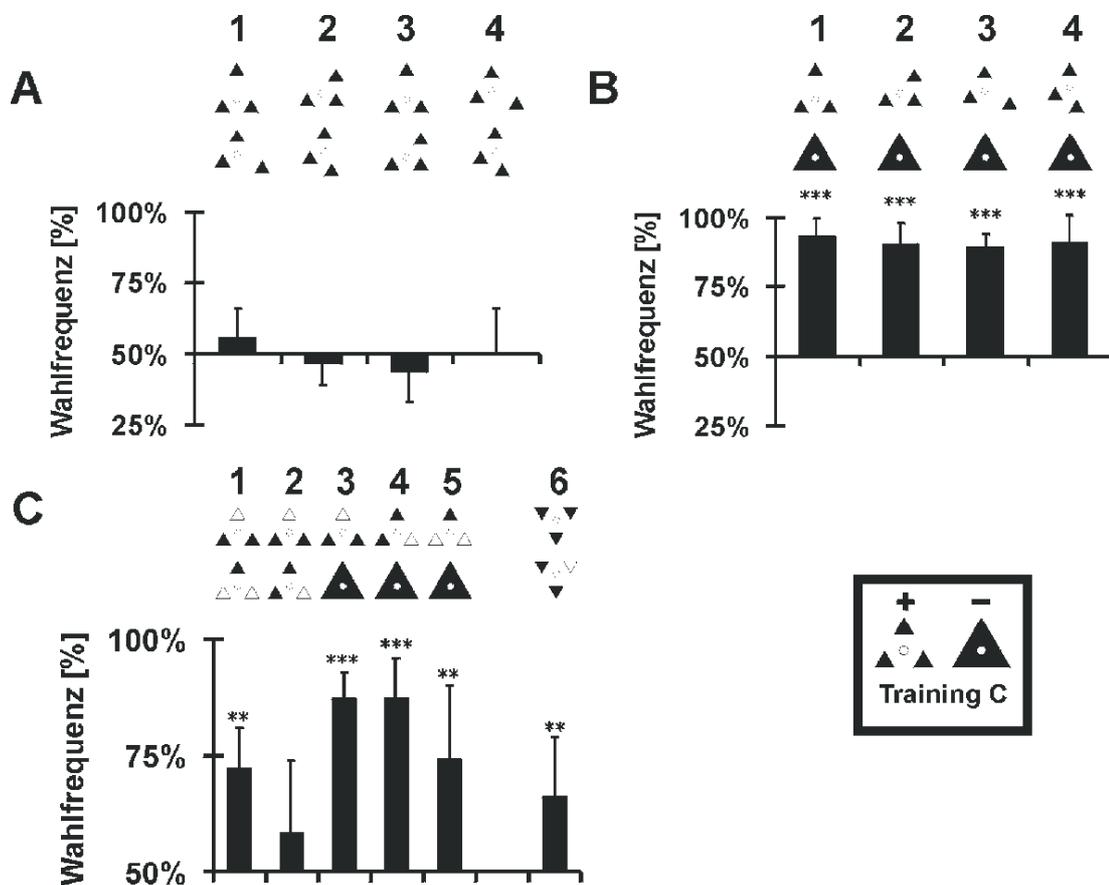


Abbildung 45: Einfluss der Veränderung lokaler Musterbereiche (Verschiebung und Wegnahme von Musterelementen) auf die Generalisierungsleistung der Bienen nach Training C (schwarzer Kasten): A) Diskriminierung von Mustern mit symmetrisch und asymmetrisch verschobenen Musterelementen voneinander, B) Generalisation von Mustern mit symmetrisch und asymmetrisch verschobener Musterelemente gegen TR-, C) Diskriminierung beschnittener Muster voneinander und von TR-; Piktogramme zeigen verwendete Testmuster; Wahlfrequenz jeweils bezogen auf obere Piktogrammreihe; Signifikanz der Wahlentscheidungen angegeben durch Sterne: $p < 0,001$ (***) ; $p < 0,01$ (**); $p < 0,05$ (*) (Tierzahl: $N = 6 - 9$ Tiere).

Für die Bienen machte es keinen Unterschied, welches Element bzw. wohin ein einzelnes Musterelement verschoben war und inwieweit damit die Mustersymmetrie verändert wurde. Die Bienen diskriminierten zwischen den so abgewandelten Mustern nicht signifikant (Abbildung 45 A). Alle Muster wurden jedoch hochsignifikant vor TR- präferiert ($p < 0,001$) (Abbildung 45 B).

Wurden einzelne Musterelemente dagegen ausgelassen, zeigte sich, daß den Bienen der untere Musterbereich signifikant wichtiger war, als der obere Musterabschnitt. Waren die unteren beiden Musterelemente vorhanden, wurden die Muster präferiert bzw. mit höherer Signifikanz vor TR- generalisiert als Muster, die nur noch den oberen Musterbereich aufwiesen (Abbildung 45 C Tests 1 bzw. 3 - 5, Unterschied zwischen Test 4 und 5 allerdings nicht signifikant). Ob im unteren Musterbereich eines oder beide Musterelemente vorhanden waren, machte für die Wahlreaktion der Bienen dagegen keinen Unterschied (Abbildung 45 Test 2 bzw. 3-4). Die Unvollständigkeit des rotierten Musters wurde entsprechend dem Fehlen eines oberen Musterelementes wahrgenommen und das beschnittene Muster signifikant mit $p < 0,01$ vermieden (Abbildung 45 Test 6).

3.4.3 Zusammenfassung: Bewertung lokaler Mustereigenschaften durch die Bienen

Konfrontierte man die Bienen in Tests mit lokal veränderten Mustern, konnten diese Muster gegen das belohnte Muster diskriminiert werden (wenn auch nur mit teilweise geringen Wahlfrequenzen). Keines der Muster wurde TR+ so unähnlich, dass die Bienen es nicht gegen TR- zu generalisieren vermochten. Bei den Tests mit beschnittenen Mustern zeigten die Bienen, dass der untere Musterbereich für ihre Bewertung der Ähnlichkeit der Muster wichtiger war als der obere Musterbereich. Einfache Verschiebungen von Musterteilen bewerteten die Bienen gleich, unabhängig davon, ob durch die Verschiebung die Symmetrie der Muster gestört war oder nicht. Die Position der Musterteile an sich wurde stärker bewertet, als Verschiebungen und Rotationen.

Lokale Musterveränderungen waren somit für die Bienen grundsätzlich wahrnehmbar. Im Vergleich zu TR+ und zu anderen Mustern (vergleiche hierzu Kapitel 3.1.6) wurden diese Mustereigenschaften aber nur mit geringen Wahlfrequenzen unterschieden oder ohne Einschränkungen generalisiert. Demnach wurden lokale Mustereigenschaften von den Bienen nur untergeordnet ausgewertet.

3.5 Überprüfung weiterer Mustereigenschaften auf ihre Bedeutung für die Bewertung von Musterähnlichkeiten

In den folgenden Testserien wurden weitere Mustereigenschaften des Dressurpaares auf ihre Wichtigkeit für die Bewertung von Mustern durch die Bienen untersucht. Es wurde vor allem der Einfluss von Kontrastkanten und ihrer Orientierung, wie auch der offene Zugang zum Belohnungsröhrchen im Zentrum des Musters überprüft. Musterzugänglichkeit bzw. Musterzerstretheit (*pattern disruption*) bedeutete dabei, dass Bienen auf dem Weg zum Belohnungsröhrchen schwarze Musterflächen optisch nicht „überqueren“ mussten.

3.5.1 Durchgezogene Kanten im Vergleich zu unterbrochenen Kanten nach Training A

Das Wahlverhalten von Bienen, die entsprechend Training A dressiert waren, wurde daraufhin überprüft, ob die Konturlinie von TR+ zur Identifizierung des Musters herangezogen wurde. Negativabbilder von TR+ (im folgenden auch negative Dreiecksmuster genannt) wurden erzeugt, indem die Fläche von TR+ aus der schwarzen großen Kreisscheibe ausschnitten wurde. In einer ersten Versuchsreihe erhielten die Bienen die Wahl zwischen der Kreisscheibe und TR+ bzw. der Kreisscheibe und dem negativen Dreiecksmuster von TR+ (Abbildung 46 A). Als Kontrolle wurden diese Versuche gegen das rotierte negative Dreiecksmuster wiederholt, um zu klären, inwieweit die Bienen zudem die Orientierung der Kanten wahrnahmen.

Die Bienen machten im Test zwischen Kreisscheibe und TR+ bzw. rotiertem TR+ keinen signifikanten Unterschied, bevorzugten die Kreisscheibe jedoch signifikant ($p < 0,05$) vor den negativen Dreiecksmustern ebenso wie vor TR- (Abbildung 46 2 - 3 bzw. 4 - 6). Die Ausrichtung der Kanten bei den negativen Dreiecksmustern war dabei ohne Einfluss für das Wahlverhalten der Bienen. Einzig im direkten Test zwischen TR+ und seinem rotierten Abbild unterschieden die Bienen sich signifikant für das aufrecht stehende Muster (Abbildung 46 A Test 1).

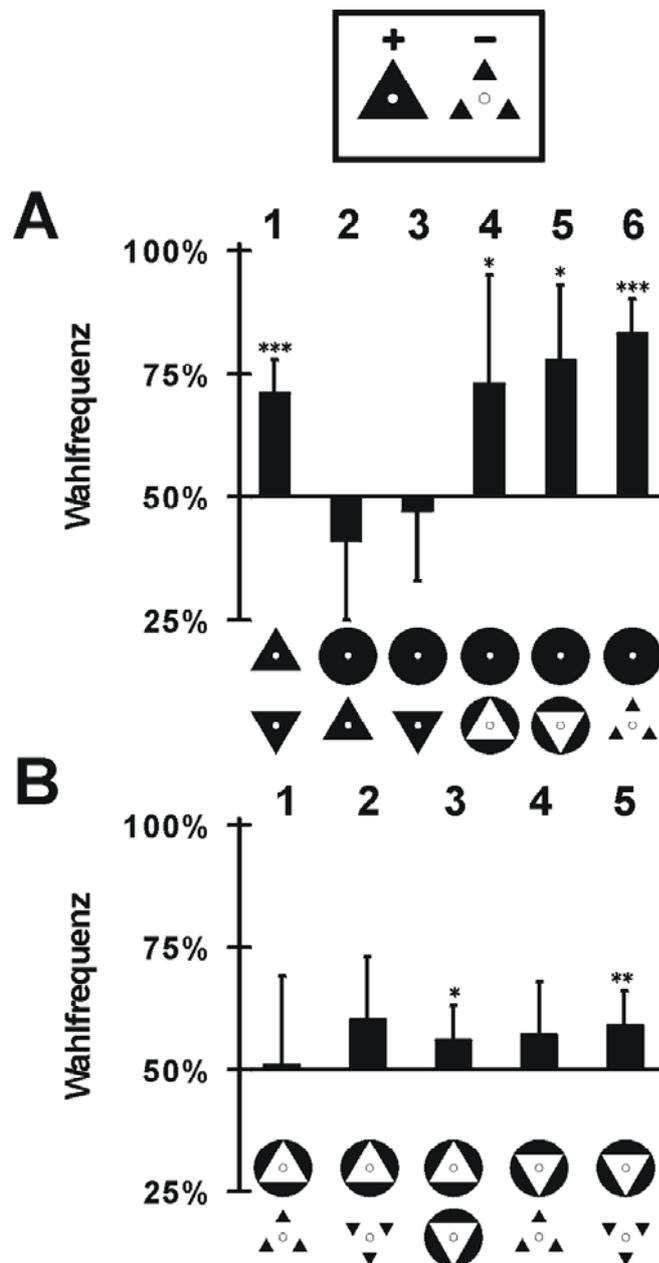


Abbildung 46: Differenzierungsleistung der Bienen für Muster mit TR+ entsprechenden durchgezogenen Kontrastkanten nach Training A (siehe schwarzer Kasten): A) Diskriminierung zwischen kantenlosen Mustern (große Kreisscheibe) und Mustern mit Kanten, B) Diskriminierung zwischen Mustern mit Kontrastkanten (negatives Dreiecksmuster) gegen Muster mit unterbrochenen Kanten; Piktogramme zeigen die verwendeten Testmuster; Wahlfrequenz jeweils bezogen auf das obere Piktogramm; Signifikanz der Wahlentscheidungen angegeben durch Sterne: $p < 0,001$ (***); $p < 0,01$ (**); $p < 0,05$ (*) (Tierzahl: $N = 6 - 11$ Tiere).

3.5.2 Einfluss des Vorhandenseins und der Orientierung von Kanten nach Training A

In einer weiteren Testreihe wurde die Möglichkeit überprüft, inwieweit Bienen die negativen Dreiecksmuster tatsächlich generalisierten oder eine Bewertung entsprechend der Flächenüberlappung vornahmen. Das negative Dreiecksmuster hatte dieselben Kontrastkanten wie TR+, jedoch keinerlei Flächenüberlappung, genau wie das rotierte Abbild von TR-. Das rotierte negative Dreiecksmuster besaß dagegen dieselbe Flächenüberlappung wie TR- und außerdem noch durchgezogene Kanten, die jedoch anders orientiert waren (Abbildung 46 B Tests 3 - 5). Es waren daher zwei Überlegungen von Interesse: inwieweit bewerteten die Bienen die durchgezogenen Kanten der negativen Dreiecksmuster und wie stark ging der Flächenüberlappungsgrad in die Bewertung mit ein.

Die Ergebnisse zeigten, dass Bienen das Vorhandensein durchgezogener Kanten nicht bewerteten. Ausgenommen bei Tests der rotierten und der aufrechten negativen Dreiecksmuster gegeneinander und gegen das rotierte TR- (Abbildung 46 B Test 3 und 5) zeigten die Bienen keine Diskriminierung der verwendeten Testmuster. Dabei fiel auf, dass die Bienen häufiger auf den schwarzen Bereichen der negativen Dreiecksmuster landeten, diese Musterbereiche also ähnlich präferierten wie die vergrößerten Schwarzflächen der Muster in Abbildung 44 B (Test 1 und 4). Dieses Verhalten wurde jedoch nicht durchgehend gezeigt, und führte auch nicht in allen Tests zu einer Gesamtbevorzugung der negativen Dreiecksmuster (Abbildung 46 B Test 2 und 4). Der Test der negativen Dreiecksmuster gegeneinander (Abbildung 46 B Test 3) ergab eine schwache, signifikante Bevorzugung ($p < 0,05$) der Muster mit den zu TR+ identischen Kontrastkanten, unabhängig vom Grad der Überlappungsfläche mit TR+.

Folgte man diesen Ergebnissen, bewerteten Bienen die Testmuster nicht durch Generalisation der Kontrastkanten des Dreiecks. So wurde die große Kreisscheibe stets bevorzugt, wobei die Bienen hier das Muster mit dem kompakten schwarzem Zentrum wählten. Gegen die Abbilder des unbelohnten Musters wurden die Kontrastkanten ebenfalls nicht generalisiert und lediglich im Test der negativen Dreiecksmuster mit verschiedenen orientierten Kanten zeigten die Bienen eine schwache Präferenz für das korrekt orientierte Abbild. Damit spielten die Kontrastkanten eher eine untergeordnete Rolle bei der Bewertung von Musterähnlichkeiten.

Die vorangegangenen Testserien zeigten, dass das Vorhandensein und die Lage der Kontrastkanten allein nicht von den Bienen ausgewertet wurde. Es wurden daher Muster entworfen, die sowohl Dreieckskanten entsprechend dem belohnten Muster von Training A aufwiesen, als auch die Ecken von TR+ besaßen (siehe Abbildung 47: Piktogramme der verwendeten Tropfen- und Kreissegmentmuster). Die Muster ließen sich aus der Kreisscheibe durch Beschneidung erhalten, wobei Kreissegmente und Tropfen in unterschiedlichen Orientierungen möglich waren. Zunächst wurden Tropfen und Kreissegment in zwei verschiedenen Orientierungen gegen das belohnte Muster getestet. Die Musterpaare besaßen damit bei jedem Test jeweils eine bzw. zwei identische Kanten, je nach Ausrichtung die Grund- oder die Seitenfläche, oder schlossen identische Ecken des Dreiecks ein, entweder die obere bzw. die linke untere Spitze.

Abbildung 47 A zeigt, dass das belohnte schwarze Dreieck aus Dressur A von allen Tropfenformen und Kreissegmenten bevorzugt wurde. Das Wahlverhalten war jedoch nur in den Tests gegen die Tropfen unterschiedlicher Orientierung signifikant ($p < 0,01$ bzw. $p < 0,05$). Kreissegmentmuster und die Kreisscheibe selbst wurden nicht signifikant von TR+ unterschieden, unabhängig davon, welche Kante das Kreissegment mit der Dreiecksform von TR+ teilte. Damit bewerteten die Bienen diejenigen Testmuster dem belohnten Dressurmuster als ähnlicher, die weniger gemeinsame Kanten besaßen. Die Kanten wurden demnach nicht als wesentliches Merkmal von TR+ bewertet. Allerdings zeigte sich der Unterschied nur in einer geringeren Streuung, die dazu führte, dass die Unterscheidung signifikant wurde. Die Wahlfrequenzen selbst waren beide ähnlich klein (Abbildung 47 A Test 3 und 4).

In einem zweiten Ansatz wurde überprüft, inwieweit Tropfen und Kreissegmente gegen die große Kreisscheibe bevorzugt wurden (Abbildung 47 B). Die Bienen bevorzugten hier die Tropfen in beiden Ausrichtungen und das Kreissegment mit unterer Kante signifikant vor der Kreisscheibe ($p < 0,01$ % bzw. $p < 0,05$ %). Die zusätzliche Kante des auf der Seite liegenden Tropfens (Abbildung 47 B Test 3) verbesserte die Diskriminierungsleistung gegenüber dem Kreissegment ohne Unterkante signifikant ($p < 0,05$, Abbildung 47 B, Test 3 und 5), während der Unterschied zwischen oberer Spitze (aufrechter Tropfen) und Unterkante (Segment mit unterer Dreieckskante) nicht signifikant war, weder bei den Tests gegen TR+ noch im Vergleich zur großen Kreisscheibe (Abbildung 47 A und B; Tests 2 und 4). Die unterschiedliche Ausrichtung der Tropfen bzw. der Kreissegmente wurde ebenfalls nicht signifikant unterschieden.

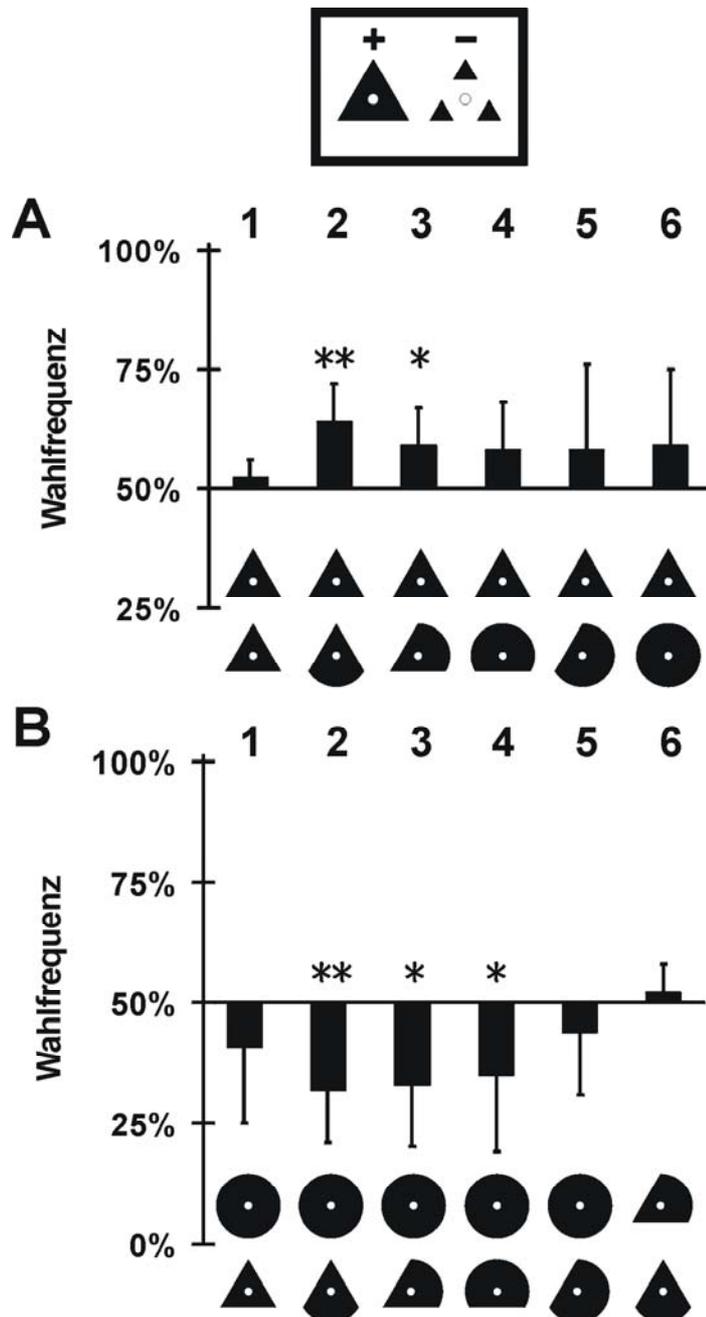


Abbildung 47: Wahrnehmung der Dreiecksform durch Anordnung und Anzahl der Dreiecksseiten nach Training A (schwarzer Kasten), A) Kontrolle gegen TR+, B) Generalisierungsleistung gegen Umkreis; Trainingspaar in schwarzem Kasten über Abbildung; Piktogramme zeigen verwendete Testmuster; Wahlverhältnis stets bezogen auf obere Reihe, Signifikanz der Wahlentscheidungen angegeben durch Sterne: $p < 0,001$ (***) ; $p < 0,01$ (**); $p < 0,05$ (*) (Tierzahl: $N = 7 - 11$ Bienen).

Diese Ergebnisse zeigten, dass das Vorhandensein der unteren Dreiecksseite bzw. zweier Dreiecksseiten (Ecken) die Diskriminierung zweier Muster zum Teil unterstützten konnte. Es ließ sich jedoch kein einheitlicher Zusammenhang zwischen Anzahl und Ausrichtung der Seiten finden. Dies wurde noch weiter unterstützt durch das Ergebnis, dass Bienen TR+ selbst nicht signifikant von der schwarzen Kreisscheibe unterschieden. So ließ sich zwar eine signifikante Verbesserung der Wahlfrequenz gegen die Kreisscheibe bei Tests zwischen Tropfen (zwei Seiten) und Kreissegmenten (eine Seite) finden, aber nicht für Muster mit drei Seiten (TR+). Bienen nahmen nach Dressur A somit Seiten zwar wahr, zogen diese jedoch zur Unterscheidung von Mustern nur wenig heran.

3.5.3 Durchgehende Kanten im Vergleich zur zentralen Kompaktheit nach Training A

Nach Training A dressierte Bienen zeigten eine klare Präferenz für Muster mit schwarzem Zentrum. Durch Abwandlung des belohnten Musters zu einem „Mitsubishi-Stern“ (drei zentrierte, mit einer Spitze zum Musterzentrum ausgerichtete, gleichseitige Rauten) erhielt man ein Muster mit Eigenschaften von TR+ (Ecken, Deckungsfläche 2/3) und TR- (durchbrochene Kanten, freier Zugang zum Zentrum, siehe Piktogramme in Abbildung 48). In einer Testserie wurde überprüft, inwieweit die Kompaktheit des Zentrums zur Identifizierung des belohnten Musters notwendig war. Dazu wurden Bienen mit Mitsubishi-Sternen in Tests gegen das Dressurpaar und gegen die große Kreisscheibe konfrontiert.

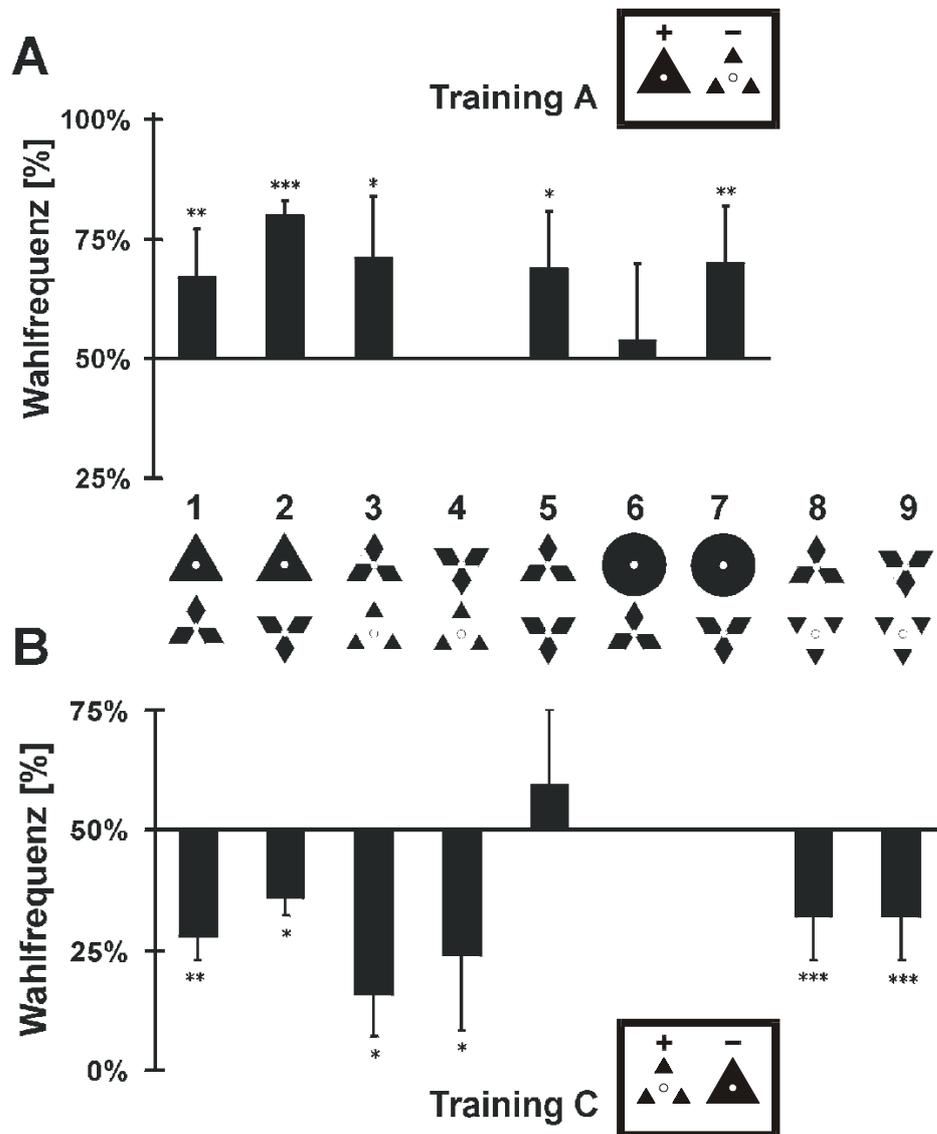


Abbildung 48: Differenzierungsleistung entsprechend dem Einfluss von Dreiecksspitzen bzw. zentraler Kompaktheit: A) Training A B) Training C; Piktogramme zeigen verwendete Testmuster; Tests 6 und 7 fehlen in Abbildung B; Piktogramme der Dressurparadigmen in schwarzem Kasten angegeben; Wahlfrequenzen entsprechen Piktogramme der oberen Reihe aufgetragen; Signifikanz der Wahlentscheidungen angegeben durch Sterne: $p < 0,001$ (***); $p < 0,01$ (**); $p < 0,05$ (*) (Tierzahl: N = 6 - 9 Tiere).

Abbildung 48 A zeigt die Ergebnisse der mit Training A dressierten Tiere. Die Bienen diskriminierten TR+ signifikant von den Mitsubishi-Sternen ($p < 0,01$ bzw. $p < 0,001$, Abbildung 48 A 1,2). Die große Kreisscheibe wurde dagegen nur noch vor dem rotierten Mitsubishi-Stern bevorzugt, in Tests gegen den aufrechten Stern machten die Tiere keine signifikante Unterscheidung mehr zwischen den beiden Mustern

(Abbildung 48 A 6, 7). Dagegen wurde dieser aufrechte Mitsubishi-Stern signifikant sowohl vor TR- wie auch vor seinem rotierten Abbild bevorzugt (Abbildung 48 A 3, 5).

Entsprechend dieser Ergebnisse machte der offene Zugang zum Zentrum, bzw. die durchbrochenen Kanten die Muster nicht grundsätzlich unattraktiver, die Bienen bevorzugten allerdings in der Regel die Muster mit größerer Deckungsfläche mit TR+. Die fehlende Unterscheidung der Muster im Test des aufrechten Mitsubishi-Sterns gegen die große Kreisscheibe widersprach jedoch einer Musterwahl allein auf Grundlage von kompaktem Zentrum bzw. Deckungsfläche mit TR+.

3.5.4 Bewertung der Musterzerstreutheit nach Training C

3.5.4.1 Bewertung der durchbrochenen Kanten nach Training C

Die unter Kapitel 3.5.3 vorgestellten Tests wurden zum Teil mit Bienen der Dressur C wiederholt. Damit sollte überprüft werden, inwieweit sich die Bewertung der durchbrochenen Kanten für das Training C umkehren ließ. Die Ergebnisse sind in Abbildung 48 B dargestellt. Die Tiere bevorzugten signifikant das belohnte Muster vor den Mitsubishi-Sternen ($p < 0,001$, Abbildung 48 B Test 3 und 4), unabhängig von deren Ausrichtung. Auch das rotierte Abbild von TR+ wurde hochsignifikant vor den Mitsubishi-Sternen präferiert ($p < 0,001$; Abbildung 48 B 8 und 9). Gegen TR- getestet, wurden dagegen die Mitsubishi-Sterne hochsignifikant bevorzugt und damit generalisiert ($p < 0,001$, Abbildung 48 B Test 1 und 2). Die Bienen der Dressur C unterschieden jedoch im Gegensatz zu den Bienen der Dressur A nicht mehr signifikant zwischen der aufrechten und der rotierten Form der Mitsubishi-Sterne (Abbildung 48 B Test 5).

Mit dem rotierten Mitsubishi-Stern wurde damit erneut ein Muster generalisiert, das keinerlei Flächenüberlappung mit TR+ aufwies (Abbildung 48 B Test 2). Auch durch die Generalisation des rotierten TR+ vor den Mitsubishi-Sternen wählten die Bienen ein Muster ohne jede Flächenüberlappung vor einem nicht zum Dressurpaar gehörenden Muster mit voller Flächenüberlappung (Abbildung 48 B 8). Zudem waren die Bienen der Dressur C in der Lage, den freien Zugang zum Zentrum bei den Mitsubishi-Sternen als Eigenschaft von TR+ zu bewerten, und diese Sterne gegen TR- zu generalisieren, obwohl sie die Sterne der Tests in Kapitel 3.1.4.2 in Abbildung 26 A Test 2 und 3 nicht von TR- unterschieden. Demnach unterschieden sich die Sterne und die Mitsubishi-Sterne durch weitere Eigenschaften, nicht allein durch eine nicht durchgehende Kante. Da TR+ und das rotierte TR+ dennoch von den Mitsubishi-Sternen signifikant unterschieden wurden, besaßen diese Muster offenbar zusätzliche Eigenschaften, die sie wiederum mit den Mitsubishi-Sternen nicht teilten.

3.5.4.2 Bewertung des fehlenden Zugangs zum Zentrum bei Ringmustern nach Training C

Die oben beschriebene Präferenz von TR+ und seinem rotierten Abbild vor den Mitsubishi-Sternen und deren Bevorzugung vor TR- nach Dressur C deuten darauf hin, dass die Bienen Muster bevorzugten, deren Musterstruktur nicht kompakt, sondern gestreut und strukturiert ist und die einen freien Durchgang zum Zentrum besitzen, das heißt dass Bienen auf dem Flug zum Musterzentrum optisch keine schwarze Fläche überqueren müssen. Um zu überprüfen, inwieweit die Musterzerstreutheit oder der freie Zugang zum Zentrum von den Bienen bewertet wird, wurden Bienen nach der Dressur C mit Ringmustern verschiedener Größe gegen das Dressurpaar und gegen Kreisscheiben getestet. Das mittlere Ringmuster wurde so entworfen, das es die volle Überlappungsfläche mit TR+ besaß. Zudem wies der Ring wie TR+ ein weißes Zentrum auf, ohne jedoch weiter strukturiert zu sein, und besaß keinen freien Durchgang zum Zentrum. Die Vergrößerung bzw. Verkleinerung der Ringe war entsprechend so gewählt, dass Ringe entstanden, die keine Flächendeckung mit TR+ aufwiesen (siehe Piktogramme in Abbildung 49 obere Reihe, Dreieckumriss von TR+ eingezeichnet).

Die Bienen bevorzugten sowohl TR+ als auch ein Muster, das sich aus dem belohnten Muster und seinem rotierten Abbild zusammensetzte (Abbildung 50 Piktogramm ganz links, im Folgenden aufgrund der Ähnlichkeit Davidsstern genannt) klar vor den Ringen, wenn auch im Fall der Tests zwischen Davidsstern und kleinen Ring nicht signifikant. Dagegen war die kleine Kreisscheibe ähnlich attraktiv wie die Ringe. In den Tests gegen TR- bzw. die große Kreisscheibe wurden jedoch alle Ringe signifikant bevorzugt.

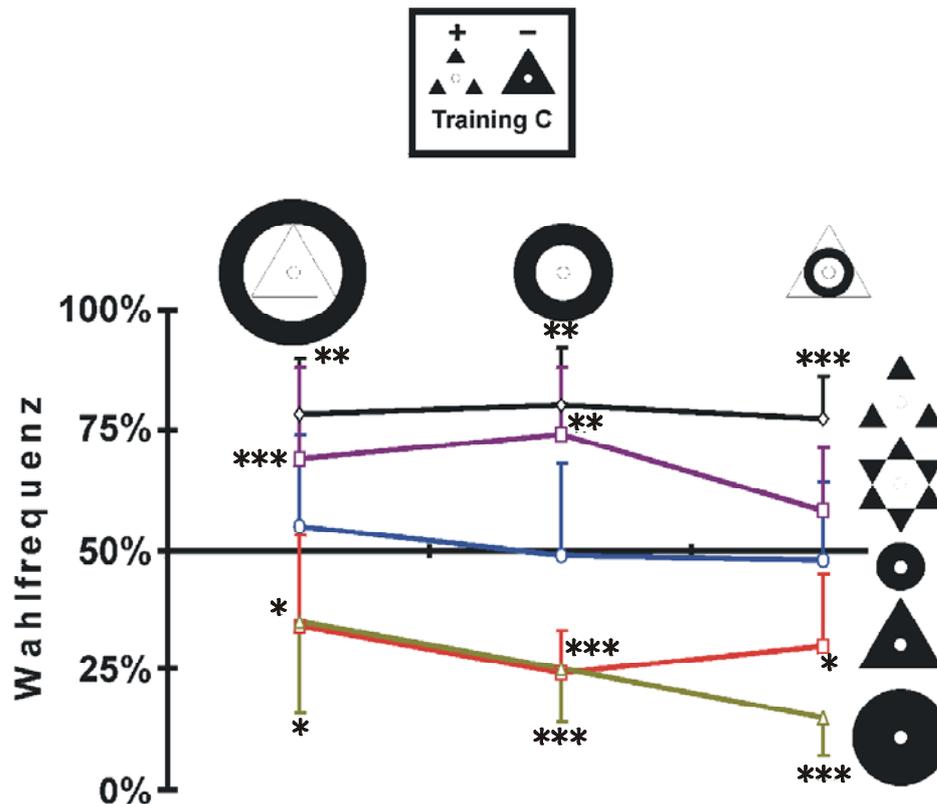


Abbildung 49: Wahlreaktion für Ringe verschiedener Größe nach Dressur auf Training C (schwarzer Kasten); Piktogramme zeigen verwendete Testmuster; Auftragung der Wahlfrequenzen entsprechend der rechts abgebildeten Piktogramme: Tests gegen TR+: schwarze Kurve; gegen Davidsstern: lila Kurve; gegen kleine Kreisscheibe: blaue Kurve; gegen TR-: rote Kurve; gegen große Kreisscheibe: grüne Kurve. Wahlverhältnisse beziehen sich auf die seitlich abgebildeten Muster, Signifikanz angegeben durch Symbole ($p < 0,001$ (***) ; $p < 0,01$ (**); $p < 0,05$ (*); Tierzahl: 7 - 9 Tiere).

Bei den vorliegenden Tests in Abbildung 49 bevorzugten die Bienen diejenigen Muster mit höherer Strukturiertheit bzw. Musterzerstreutheit (TR+ und Davidsstern). Die höheren Wahlfrequenzen für TR+ belegten, dass TR+ im Vergleich zum Davidsstern noch weitere Eigenschaften besaß, die die Bienen bevorzugten. Die kleine Kreisscheibe wurde nicht von den Ringmustern bevorzugt, das heißt sie besaß genauso viel oder wenig Ähnlichkeit mit TR+ wie die Ringe. Die Ringe wurden jedoch alle vor den kompakteren Mustern mit schwarzem Zentrum bevorzugt, konnten also als abgewandelte Form von TR+ generalisiert werden, obwohl sie keinen offenen Zugang zum Zentrum besaßen. Damit wurden die Ringe zwar gegen strukturierte Muster diskriminiert, waren TR+ aber hinreichend ähnlich, um generalisiert zu werden.

Bienen präferierten mit den Ringen somit Muster, die ein weißes Zentrum und eine durchgehende Konturlinie besaßen (das heißt keinen Zugang zum Zentrum) vor kompakten schwarzen Mustern, diskriminierten die Ringe jedoch gegenüber Mustern, die eine größere Musterzerstreutheit bzw. freien Zugang zum Musterzentrum besaßen.

3.5.4.3 Bewertung der Musterzerstreutheit des Davidssterns nach Training C

Um zu überprüfen, ob ein Unterschied zwischen der Musterzerstreutheit und dem freien Zugang zum Zentrum besteht, wurden weitere Tests mit dem Davidsstern durchgeführt (Abbildung 50). Dieses Muster besaß die gesamte Fläche von TR+ und eine höhere und damit TR+ ähnelichere Musterzerstreutheit (das heißt das Muster war nicht kompakt an einer Stelle, sondern verteilt sich auf mehrere Musterelemente) als die Mitsubishihisterne. Allerdings waren bei dieser Figur die weißen „Zugänge“ zum Zentrum im Unterschied zu den Mitsubishi-Sternen weiter geschlossen, nur die aufeinandertreffenden Spitzen der Dreiecke gewährten grundsätzlich Zugang zum Zentrum, ohne dass die Bienen dazu die Schwarzfläche des Musters überfliegen mussten. Im Folgenden wurde getestet, inwieweit die Bienen die Musterzerstreutheit des

Davidsterns bzw. den freien Zugang zum Zentrum bewerteten. Abbildung 50 zeigt dazu das Wahlverhalten der Bienen für den Davidstern gegen das Dressurpaar, abgeleitete Formen von TR+ und zudem gegen die kleine Kreisscheibe und verschieden große Ringe.

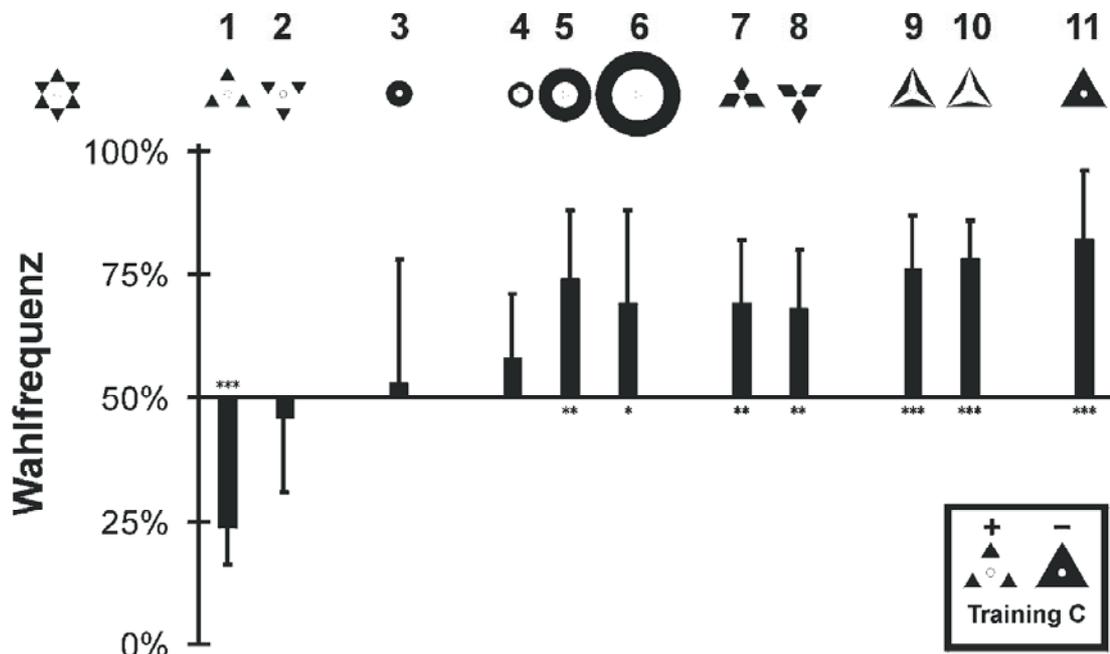


Abbildung 50: Differenzierungsleistung entsprechend der Musterzerstreutheit bzw. der offenen Zugangs zum Zentrum nach Training C (schwarzer Kasten), Piktogramme zeigen verwendete Testmuster; Wahlfrequenzen entsprechend linkem Piktogramm (Davidstern) aufgetragen; Signifikanz der Wahlverhältnisse: (***) $p < 0,001$; (**) $p < 0,01$; (*) $p < 0,05$ (Tierzahl $N = 6 - 9$ Bienen).

Mit Ausnahme des belohnten Dressurmusters und seines rotierten Abbilds wurde der Davidstern vor den meisten anderen Mustern bevorzugt (Abbildung 50). Damit wurde nicht ausschließlich der offene Durchgang zum Zentrum bewertet, da der Davidstern im Gegensatz zu den Mitsubishi-Sternen präferiert und auch das rotierte TR+ lediglich gleich oft gewählt wurde. Auffallend war in diesem Zusammenhang die schlechte Diskriminierung des Davidsterns von dem kleinsten der Ringe (Abbildung 50 Test 4). Beim Kontrollversuch gegen die kleine Kreisscheibe wurde erneut die Besonderheit der kleinen Kreisscheibe klar, die, ohne eine erkennbare Ähnlichkeit mit TR+ aufzuweisen, genauso oft gewählt wurde wie der Davidstern (Abbildung 50 Test 3, vergleiche auch Abbildung 26 C).

Das Wahlverhalten der Bienen folgte also nicht allein dem Vorhandensein eines offenen Zugangs zum Zentrum. Stattdessen bewerteten die Bienen beim Davidstern eher eine Strukturiertheit bzw. Musterzerstreutheit, die ihn vor den Mitsubishi-Sternen und den Ringen auszeichneten. Diese Eigenschaft erfüllte offenbar auch das rotierte Abbild von TR+ in vergleichbarer Weise. Das belohnte Dressurmuster wurde allerdings so klar vor dem Davidstern bevorzugt, dass es sich noch durch weitere Eigenschaften vom Davidstern unterscheiden haben muss. Erstaunlicherweise erfüllten auch die kleine Kreisscheibe bzw. der kleinste der Ringe ein entsprechendes, TR+ ähnliches Merkmal.

3.5.5 Präferenz von Mustern ohne Ähnlichkeiten mit dem belohnten Muster - der Ausnahmefall der kleineren Kreisscheibe

Im Verlauf der Testserien ließ sich fast das gesamte gezeigte Wahlverhalten der Bienen auf Merkmale zurückführen, die sich aus dem belohnten Muster TR+ ableiteten. Eine wesentliche Ausnahme stellte das Wahlverhalten von Bienen nach Dressur C für die kleinere der beiden Kreisscheiben dar. Abbildung 51 zeigt zusammengefasst das Wahlverhalten dieser Bienen in allen Tests, die mit der kleineren Kreisscheibe durchgeführt wurden.

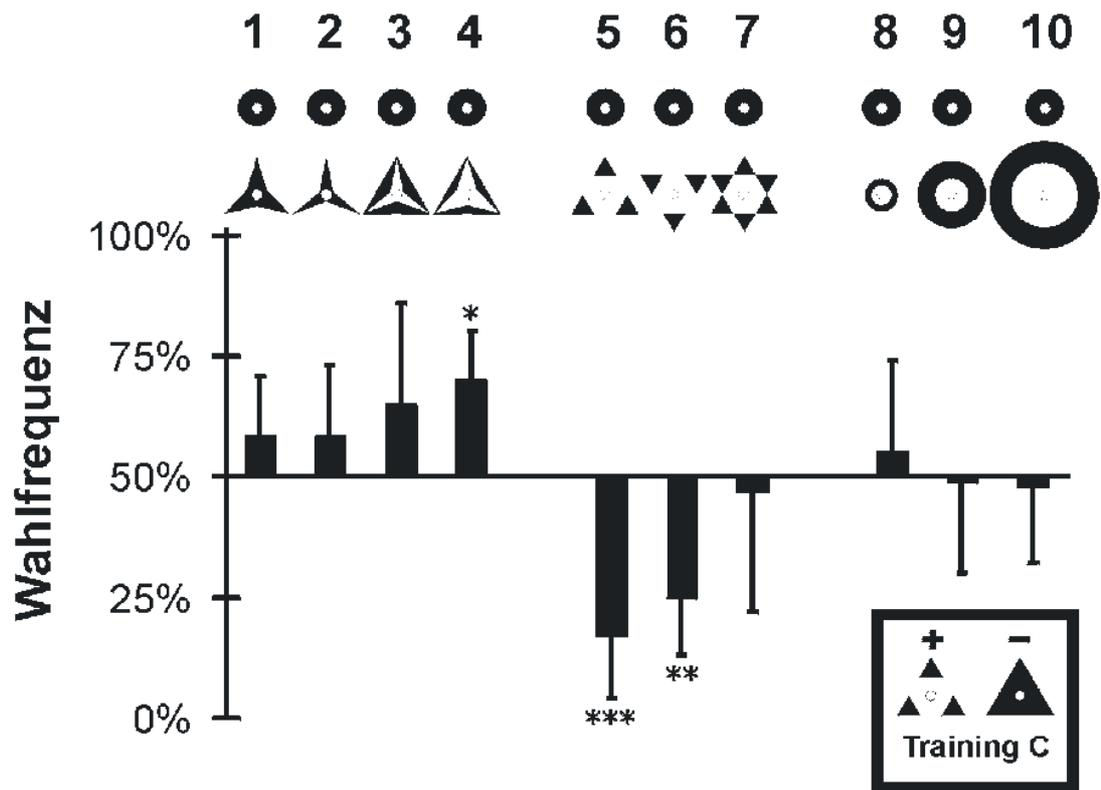


Abbildung 51: Wahlreaktion in Tests gegen die kleinere Kreisscheibe nach Dressur auf Training C (schwarzer Kasten); Piktogramme zeigen verwendete Testmuster; Wahlfrequenzen entsprechend oberem Piktogramm (kleinere Kreisscheibe) aufgetragen, Signifikanz angegeben durch Symbole ($p < 0,001$ (***) ; $p < 0,01$ (**); $p < 0,05$ (*); Tierzahl: 7 - 9 Tiere).

Die kleinere Kreisscheibe wurde nur gegen das belohnte Muster TR+ und dessen rotiertes Abbild diskriminiert (Abbildung 51 Test 5-6). In allen anderen Tests wurde die kleinere Kreisscheibe entweder genauso häufig oder sogar häufiger angefliegen. Diese Präferenz war jedoch nur gegenüber dem dünneren offenen Dreieck mit $p < 0,05$ signifikant. Wendete man vor dem Hintergrund, dass die Bienen eigentlich die dreiecksähnlicheren Muster bevorzugen sollten, eine Signifikanzbewertung mit einem erwarteten Verhältnis von 65 : 35 für die Sterne oder offenen Dreiecke an (vergleiche auch Kapitel 3.1.4.2), wurde die kleinere Kreisscheibe allerdings in allen Fällen vor diesen Mustern signifikant bevorzugt (Abbildung 51 Tests 1-4). Erstaunlich war die fehlende Diskriminierung zwischen der kleinen Kreisscheibe und dem stärker gegliederten Davidsstern (höhere Musterzerstreutheit, Abbildung 51 Test 7) oder den mit weißem Zentrum versehenen Ringmustern (Abbildung 51 Tests 8-10). Dies deutet auf ein Merkmal der kleinen Kreisscheibe hin, dass von den Bienen genauso bevorzugt wurde, wie die Eigenschaften Musterzerstreutheit und weißes Zentrum der anderen Muster. Allerdings lässt sich diese Eigenschaft hier nicht weiter eingrenzen oder zu bestimmen, da die kleinere Kreisscheibe keines der Merkmale erfüllte, die TR+ zugeschrieben werden konnten.

3.5.6 Zusammenfassung: Beteiligung weiterer Mustereigenschaften bei der Bewertung der Ähnlichkeit von Testmustern

In den vorangegangenen Testreihen wurden Eigenschaften der Muster der Dressuren A und C gezielt auf ihren Einfluss auf die Musterdiskriminierung überprüft. Es konnte festgestellt werden, dass das Vorkommen bzw. die Orientierung von Kanten zur Musterunterscheidung herangezogen werden konnte, aber keines der Hauptmerkmale war, die sich die Bienen bei der Dressur eingeprägt hatten. Auch die Unterbrochenheit der Kanten allein war kein hinreichendes Merkmal für die Bienen, wurde jedoch gemeinsam mit dem Merkmal freier Zugang zum Zentrum von Bienen der Dressur C zum Vergleich mit TR+ herangezogen. Als ein die Muster besser beschreibendes Merkmal stellte sich die Strukturiertheit bzw. Zerstreutheit der Muster (*pattern disruption*) heraus, die sowohl TR+, als auch die Mitsubishi-Sterne und der Davidsstern erfüllten. Das Merkmal Musterzerstreutheit war allerdings zur Generalisation nicht zwingend

notwendig, ermöglichte den Bienen jedoch Unterscheidung des Davidssterns von den Ringen. Die Versuche mit der kleinen Kreisscheibe zeigten, dass weitere Merkmale existierten, die nicht auf die Strukturiertheit bzw. Zerstreutheit von TR+ zurückzuführen waren.

Zusammenfassend ließ sich sagen, dass Bienen offenbar mehrere Merkmale der Dressurmuster wahrnahmen und zur Unterscheidung von Testmustern nutzten. Diese Merkmale trugen jedoch nicht gleichermaßen zur Musterunterscheidung von TR+ bei und ließen sich in entsprechenden Tests gegeneinander abgleichen bzw. diskriminieren. Diese Eigenschaften in eine Rangfolge einordnen, da Musterzerstreutheit TR+ ähnlicher machte als die Durchgängigkeit zum Zentrum und das weiße Zentrum. Diese Merkmalsrangfolge (Parameterhierarchie) wird in den Anhängen B und C tabellarisch dargestellt. Die dabei für Training A und B aufgeführten, wesentlichen Parameter sind zunächst das schwarze Musterzentrum und der Flächenüberlappingsgrad mit TR+. Diese Merkmale werden gefolgt vom Vorhandensein langer Kanten, einer geschlossenen kompakten Form und weiteren untergeordneten Merkmalen (Anhang B). Für Training C ließ sich eine Rangfolge aus der Getrenntheit der Schwarzflächen und der Orientierung bzw. Anzahl dieser Musterabschnitte gemäß TR+ aufstellen, gefolgt von der Kompaktheit einzelner Musterabschnitte, der Ausrichtung von Kanten und weiteren Merkmalen (Anhang C).

3.6 Anpassung des Flugverhaltens an die Wahrnehmung von Mustereigenschaften

Bei den bisherigen Ergebnissen wurde nur aus dem Wahlverhalten der Bienen vor abgewandelten Mustern darauf geschlossen, welche Bewertungskriterien dem Verhalten zu Grunde lagen. In den folgenden Auswertungen sollte das Verhalten der Bienen während des Flugs vor den Testmustern analysiert werden, um so einen Eindruck davon zu erhalten, in welcher Weise Bienen die einzelnen Muster jeweils abflogen. Aus der Art dieses Flugverhaltens könnte es möglich sein, auf die Art der Musterbewertung durch die Bienen rückzuschließen.

3.6.1 Flugtrajektorien der Bienen vor verschiedenen Mustern

Videoaufnahmen der Bienen bei Tests gegen verschiedene Muster wurden ausgewertet und die Aufenthalte während der ersten halben Minute vor den Mustern zu einer Flugtrajektorie zusammengefasst, da es Ziel war, die Musterbewertung von teilweise unbekanntem Mustern abzubilden. Die Zeitbeschränkung diente dabei der Übersichtlichkeit und Vergleichbarkeit der Erhebung, die Auswahl zum Beginn des Testzeitraumes sollte gewährleisten, dass die erste Konfrontation der Bienen mit den neuen Mustern aufgezeichnet wurde, für den Fall, dass das Bienenflugverhalten im Verlauf der teilweise deutlich länger dauernden Tests habituierte. Für Abbildung 52 wurden zwei Einzelbientrajektorien zur Verdeutlichung der interindividuellen Varianz ausgewählt und über die einzelnen Flugtrajektorien die Umrisslinien der jeweiligen Muster gelegt (rote Umrisse).

Der Abbildung 52 kann man entnehmen, dass die Bienen nicht alle Muster in stereotyper Weise anflogen. Teilweise flogen die Bienen nur von unten an das Muster heran, in anderen Fällen nur von oben oder von der Seite. Es war nie zu beobachten dass einzelne Muster stets in der gleichen Weise angeflogen wurden, bzw. die Flugtrajektorien ähnlicher Muster vergleichbarer waren als die von ganz unterschiedlichen Mustern. Dennoch war allen Trajektorien gemein, dass die Bienen einerseits das Zentrum direkt anflogen (führt zu den zum Beispiel in Abbildung 52 D und E abgebildeten sternförmigen Trajektorien) oder einen Teil der Flugbahn achsenparallel vor den Mustern hin- und herflogen (besonders deutlich bei dem Ringmuster: Abbildung 52 F, oberes Beispiel). In anderen Fällen schienen die Bienen tatsächlich den Kanten der Testmuster zu folgen (Abbildung 52 G oberes Beispiel) bzw. zwischen den Schwarzflächen des Musters hin- und herzufliegen (Abbildung 52 C unteres Beispiel). Solches Verhalten könnte man als Skannen der Musterteile beschreiben. Dieser nur qualitative Vergleich zeigte diese Verhaltensweisen jedoch auf, ohne sie quantitativ verwertbar zu machen. Daher wurden die erhobenen Daten der Trajektorien weiter quantifiziert.

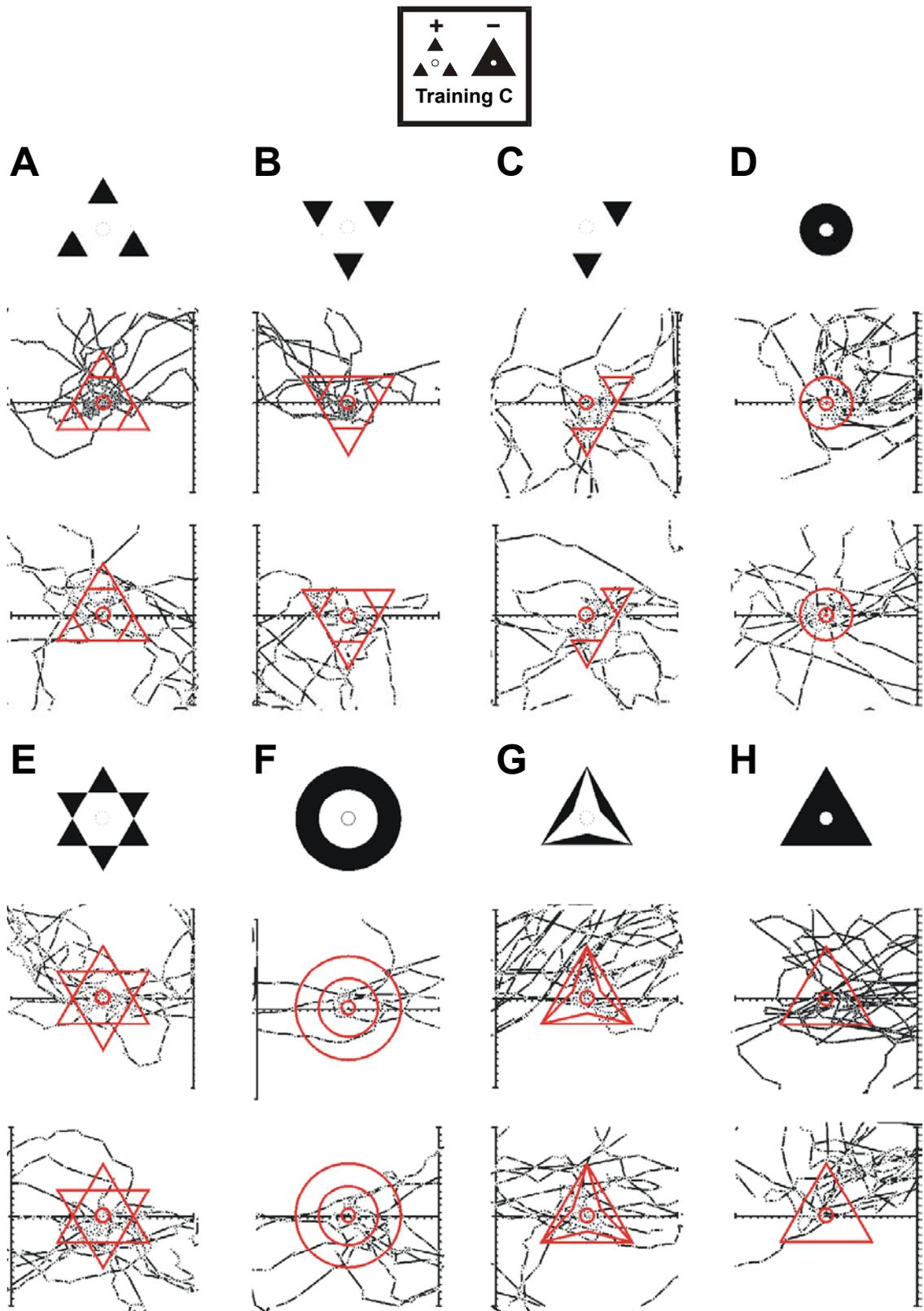


Abbildung 52: Beispiele von Flugtrajektorien von zwei verschiedenen Bienen (oberes und unteres Diagramm) vor unterschiedlichen Mustern (A - H) nach Dressur auf Training C (schwarzer Kasten): TR+ (A) und TR- (H); Einheit der Koordinaten 1 cm; schwarze Punkte: Aufenthalte der Bienen; schwarze Linie: Flugbahn zwischen zwei Aufenthalten; Zeitintervall zwischen zwei Aufenthalten: 40 ms; rote Linie: Umriss des getesteten Musters.

3.6.2 Aufenthaltsverteilung der Bienen im Verhältnis zu ihrer Geschwindigkeit

In einem ersten Ansatz wurde das Flugverhalten der Bienen vor den einzelnen Mustern untersucht. Dazu wurden die Fluggeschwindigkeiten der Bienen wie zuvor (vergleiche Kapitel 3.1.5.2) in vier verschiedene Geschwindigkeitsklassen eingeteilt. Die Geschwindigkeit wurde dabei aus der Koordinatendifferenz zwei aufeinander folgender dokumentierter Aufenthalte und der Bildfolge (40 ms) berechnet. Die mit einer bestimmten Geschwindigkeit angeflogenen Aufenthaltspunkte wurden dokumentiert. Beispiele für einzelne solcher Aufenthalte vor den überprüften Mustern werden in Abbildung 53 gezeigt. Die Auftragung links bzw. rechts von der Ordinate war Folge der Normierung aller Daten auf den Mittelpunkt der Testfläche und der rechten und linken Präsentation der Musterepaare auf der Musterebene (vergleiche Kapitel 2.2.4 und 2.4).

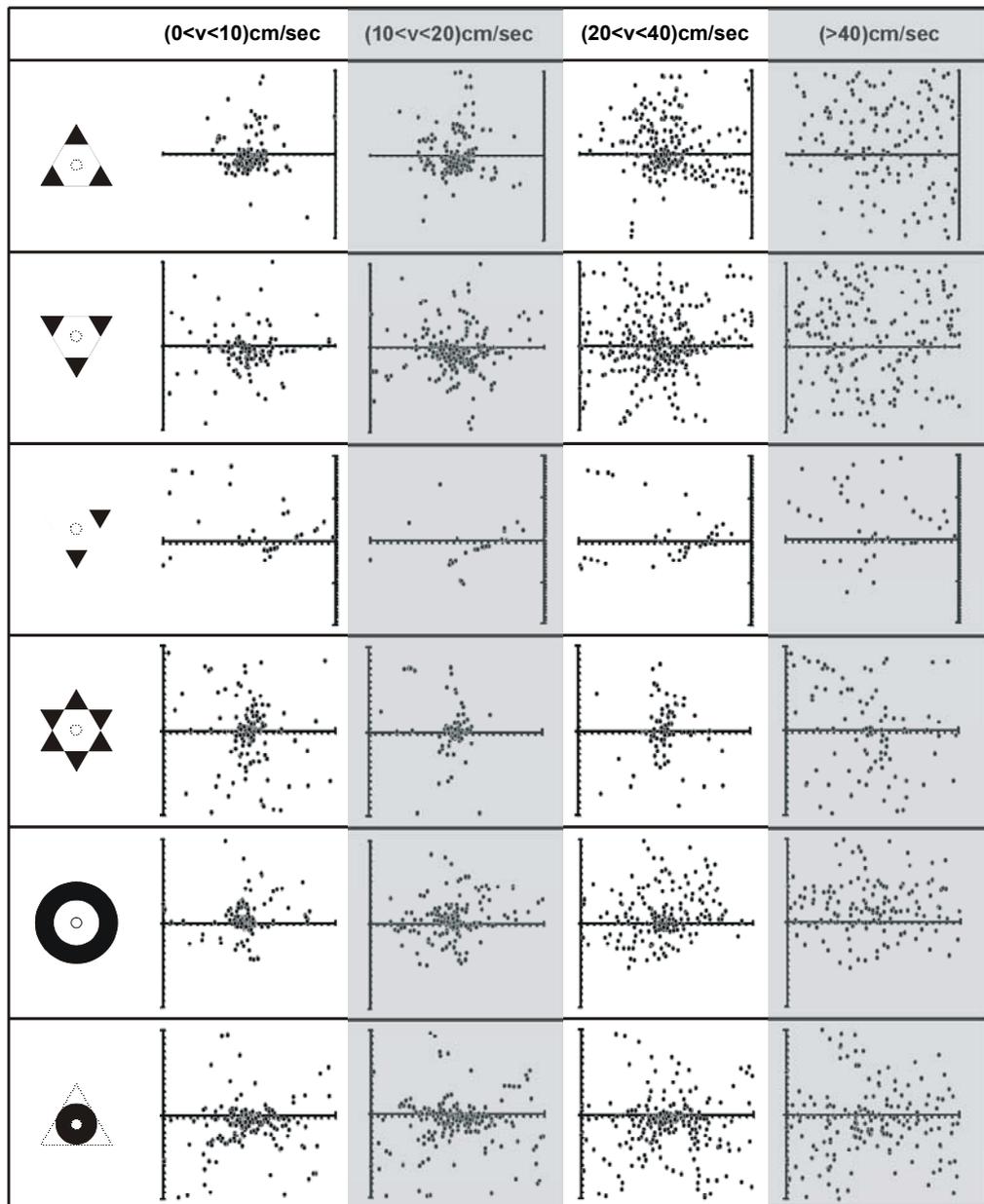


Abbildung 53: Einzelbeispiele von Aufenthalten von Bienen vor verschiedenen Testmustern nach Dressur C (schwarzer Kasten); nach Fluggeschwindigkeit der Bienen unterschieden.

Die Gegenüberstellung der Einzelbeispiele (jede Reihe in Abbildung 53 entspricht einem einzelnen Test auf das links dargestellte Muster) ließ erkennen, dass die Bienen sich den Mustern nicht immer in der selben Weise näherten bzw. bestimmte Musterbereiche häufiger anfliegen. Dennoch war allen Mustern gemeinsam, dass die Tiere bei geringerer Geschwindigkeit sich eher im Zentrumsbereich um das Belohnungsröhrchen der Muster aufhielten und dort sich regelrechte Aufenthaltsmassierungen abzeichneten, während mit zunehmend größerer Geschwindigkeit die Aufenthalte sich in dem gesamten betrachteten Flugraum verteilten.

Dieser Umstand ließ sich als Folge einer mehr bis weniger zielgerichteten Annäherung bzw. Landen der Bienen auf dem Belohnungsröhrchen im Zentrum der Muster erklären, wenn man davon ausging, dass die Bienen zur Landung den Anflug abbremsten (Srinivasan, Zhang et al. 1996; Srinivasan, Zhang et al. 2000; Srinivasan, Zhang et al. 2001). Die Flugbahnen mit höherer Geschwindigkeit waren daher auch weiter weg vom Zentrum und verteilten sich somit im gesamten Raum um das Zentrum herum.

Die Verteilung der Bienen in den Geschwindigkeitsklassen wurde daraufhin untersucht, inwieweit die Tiere bestimmte Musterbereiche innerhalb einer bestimmten Geschwindigkeitsklasse häufiger abflogen als mit anderen Geschwindigkeiten. Eine Form des Abskannens der Kanten oder bestimmter Musterbereiche bei gleichbleibender Geschwindigkeit sollte sich dabei durch Aufenthaltshäufungen in einer der vier Geschwindigkeitsklassen bemerkbar machen. Es wurde die Zahl der Aufenthalte je Klasse bestimmt und die Verteilung der Aufenthalte bezogen auf die Gesamtzahl errechnet. Die Mittelwerte der Aufenthalte je Geschwindigkeitsklasse wurden auf signifikante Abweichungen von einer angenommenen Gleichverteilung (25% der Aufenthalte je Klasse) auf alle vier Klassen geprüft. In Abbildung 54 sind die Ergebnisse dieser Signifikanzbetrachtungen für alle überprüften Testmusterpaare gesammelt dargestellt (Klasse 1-4 von oben nach unten). Die Schnittpunkte der Reihen und Spalten der Tabelle entsprachen dem jeweiligen Testmusterpaar, in den eingeschlossenen Zellen wurden jeweils die Signifikanzergebnisse der vier Geschwindigkeitsklassen für das linke (Signifikanzangaben in der Zelle links) bzw. obere Muster (Signifikanzangaben in der Zelle rechts) dargestellt. Die Pfeile geben die Wahlpräferenz der Bienen im Test zwischen dem linken bzw. oberen Muster an.

 Training C							
	ns ns ns ns ns ns ns ns	+ + ns ns ns ns ns ns	ns + ns ns ns ns ns ns	ns ns ns ns ns ns ns ns	+++ + --- ns --- ns ns +	+ ns --- ns --- ns ns ns	
			ns ns ns ns ns ns ns ns			+ + --- ns --- ns ns +	
			ns ++ --- ns ns ns ns ns		ns ns ns ns ns ns ns ns		+++ ++ --- --- --- --- + ++
		ns ++ --- ns ns ns ns ns			+ ++ --- ns --- ns + ns		

Abbildung 54: Auftragung der gemittelten Häufigkeiten der Aufenthalte der Bienen innerhalb der vier Geschwindigkeitsklassen für verschiedene Testpaare (Training C, alle Aufenthalte einschließlich 0 cm/sec): Geschwindigkeitsklassen übereinander aufgetragen: von oben nach unten: $0 \leq v \leq 10$ cm/sec, $10 < v \leq 20$ cm/sec, $20 < v \leq 40$ cm/sec, $v > 40$ cm/sec; Kürzel geben signifikante Abweichungen nach oben (+: $p < 0,05$; ++: $p < 0,01$; +++: $p < 0,001$) bzw. nach unten (-: $p < 0,05$; --: $p < 0,01$; ---: $p < 0,001$) der gemittelten Häufigkeiten von einer Gleichverteilung für alle vier Geschwindigkeitsklassen an (ns: nicht signifikante Abweichung); Angaben links-unten in einem Feld beziehen sich auf die links abgebildeten Piktogramme der getesteten Muster, rechts-oben bezieht sich auf die obere Reihe von Mustern; rote Pfeile zeigen die Präferenz der Bienen für die getesteten Musterpaare an.

Betrachtete man die Ergebnisse für die Testpaare TR+ gegen rotierte TR+ bzw. Davidsstern (Muster mit ähnlichem Aufbau) zeigte sich, dass die Einteilung der Geschwindigkeitsklassen jeweils ungefähr ein Viertel der Aufenthalte während eines Tests enthielten, da die Mittelwerte in allen Klassen nicht signifikant von der Gleichverteilung abwichen. In allen übrigen Tests zeigte sich in der Regel eine signifikante Unterrepräsentation der Geschwindigkeitsklasse von 10 bis 20 cm/sec, das heißt die Mittelwerte waren signifikant kleiner als die Gleichverteilung. Vereinzelt gingen mit dieser Unterrepräsentation signifikant mehr Aufenthalte innerhalb der kleinsten Geschwindigkeitsklasse ($0 \leq v < 10$ cm/sec) bzw. der Klasse der größten Geschwindigkeiten ($v > 40$ cm/sec) einher. Die teilweise zu beobachtende Häufung bei den hohen Geschwindigkeiten ließ sich als Folge systeminterner Fehler der Videoaufnahme und -auswertung erklären zum Beispiel durch unscharfe Abbildungen aufgrund zu hoher Geschwindigkeiten der Bienen bzw. verlorener Zwischenbilder, wodurch eine höhere Geschwindigkeit vorgetäuscht wurde. Die Massierung in der Klasse der kleinsten Geschwindigkeiten war dagegen vermutlich Folge der zeitintensiveren Setzer der Bienen auf dem Muster (wiederholte Zählung).

Abgesehen davon, ließen sich aus der Verteilung der Aufenthalte je Geschwindigkeit keinerlei Rückschlüsse auf mögliches Skannverhalten bzw. andere Formen des angepassten Flugverhaltens finden.

Um die Fehlerquelle durch Setzer der Bienen auszuschließen, wurden unbewegte Aufenthalte (Geschwindigkeit: $v = 0$) der Bienen aus der Bewertung herausgenommen und die Signifikanzen für die vier Geschwindigkeitsklassen erneut berechnet (Abbildung 55). Es zeigte sich, dass dagegen bei fast allen Testmustern signifikant weniger Aufenthalte in der kleinsten Geschwindigkeitsklasse gezählt wurden, während der Anteil der Aufenthalte in der Klasse $v > 40$ cm/sec in entsprechender Weise signifikant größer wurde. Aber auch durch den Ausschluss der unbewegten Aufenthalte wurde kein Skannverhalten erkennbar.

Training C							
	ns + ←	ns + ←	ns + ←	ns + ←	ns + ←	ns + ←	
			- ns ++ ns				
			- ns + ↑		ns ns ns ns ns ns		ns ns ns ns ns ns ns ns
	- ns ++	- ns ++			- ns ++		

Abbildung 55: Auftragung der gemittelten Häufigkeiten der Aufenthalte der Bienen innerhalb der vier Geschwindigkeitsklassen für verschiedene Testpaare (Training C, alle Aufenthalte ohne 0 cm/sec): Geschwindigkeitsklassen übereinander aufgetragen: von oben nach unten: $0 \leq v \leq 10$ cm/sec, $10 < v \leq 20$ cm/sec, $20 < v \leq 40$ cm/sec, $v > 40$ cm/sec; Kürzel geben signifikante Abweichungen nach oben (+: $p < 0,05$; ++: $p < 0,01$; +++: $p < 0,001$) bzw. nach unten (-: $p < 0,05$; -: $p < 0,01$; ---: $p < 0,001$) der gemittelten Häufigkeiten von einer Gleichverteilung für alle vier Geschwindigkeitsklassen an (ns: nicht signifikante Abweichung); Angaben links-unten in einem Feld beziehen sich auf die links abgebildeten Piktogramme der getesteten Muster, rechts-oben bezieht sich auf die obere Reihe von Mustern; rote Pfeile zeigen die Präferenz der Bienen für die getesteten Musterpaare an.

3.6.3 Richtungspräferenz des An- und Abflugverhaltens der Bienen

In einem weiteren Ansatz wurde untersucht, inwieweit Bienen vor verschiedenen Mustern bestimmten Flugrichtungen folgten. Es wurde davon ausgegangen, dass Bienen, sollten sie zum Beispiel den Kanten der Dreiecke folgen, gehäuft in Richtungen von $\pm 30^\circ$ vom Lot gemessen fliegen würden. Um diese Möglichkeit zu überprüfen, wurden die Vektoren der Flugbewegungen zwischen zwei gewerteten Aufenthaltspunkten festgestellt und in einem Koordinatensystem eingetragen. Die Strecke vom Nullpunkt dieses Koordinatensystems zum eingetragenen Punkt entsprach dem Flugvektor. In Abbildung 56 werden ausgewählte Vektorverteilungen vor den untersuchten Mustern gezeigt, zusammen mit Hilfsgeraden, die Häufungen bestimmter Vektoren andeuten. Auszählung der Werte in den vier Quadranten des Koordinatensystems (ohne die achsenparallelen Vektoren) identifizierte Häufungen bestimmter Richtungen für jeden Test, die statistische Überprüfung der Mittelwerte für jedes Testpaar gab an, ob diese Häufungen signifikant waren. Bei dieser Art der Analyse wurden Anflüge und Abflüge mit gleichem Vektor (einmal zum Zentrum hin und einmal vom Zentrum weg) gleich gewertet.

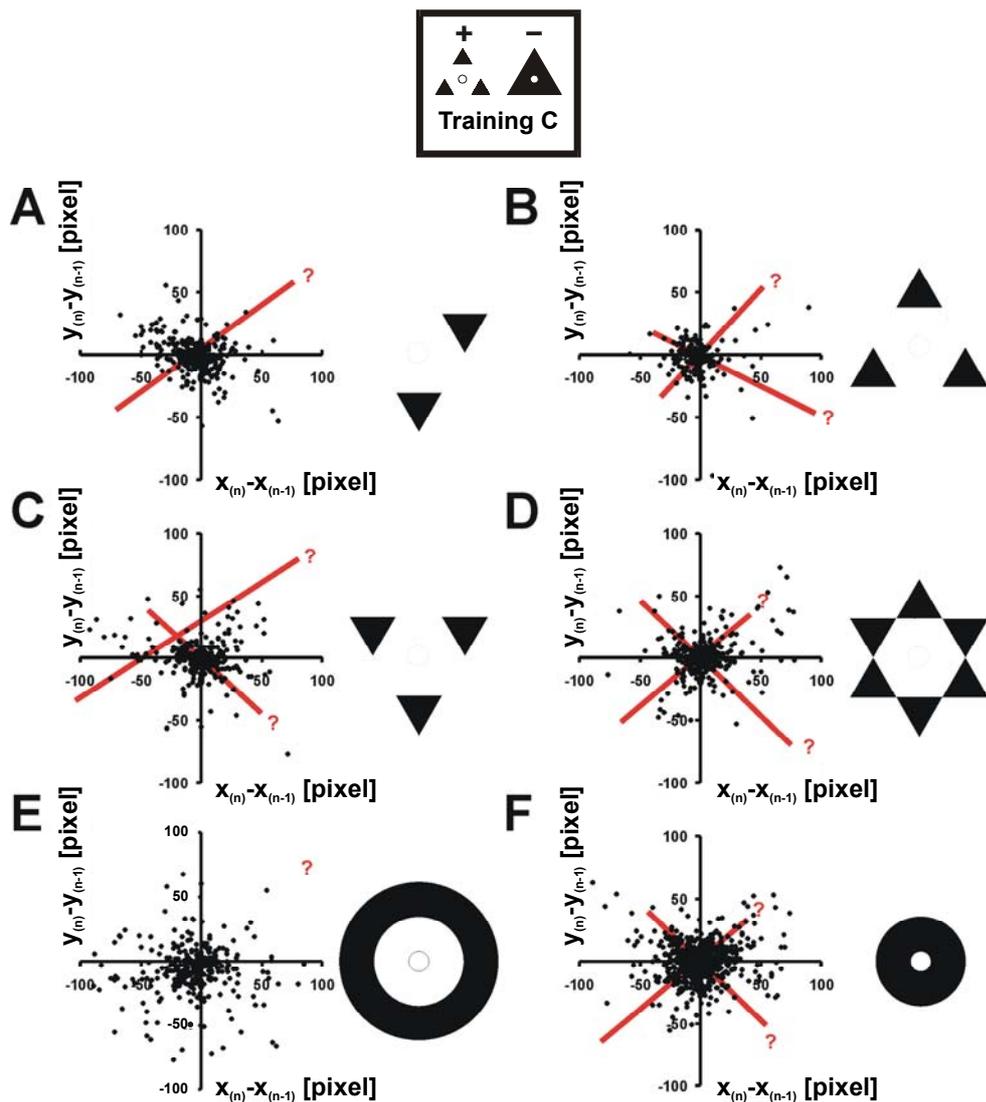


Abbildung 56: Darstellung der Richtungsauftragung der Flugvektoren der Einzelaufenthalte der Bienen während des Flugs vor verschiedenen Testmustern nach Dressur C am Beispiel ausgewählter Einzelergebnisse: abgebildete Einheit: Differenz zwischen Koordinaten eines Flugaufenthalts (n) und des vorangegangenen Aufenthalts (n-1); rote Geraden deuten erwartete bzw. vorstellbare Richtungspräferenzen der Flugrichtung an, Piktogramme des Dressurparadigmas in schwarzem Kasten angegeben.

Abbildung 57 zeigt die Ergebnisse im Überblick, die Schnittpunkte von Reihen und Spalten der Tabelle entsprechen den jeweiligen Testmusterpaaren, in den entsprechenden Zellen wird für jedes Muster und die Signifikanzbetrachtung der Verteilung gegen eine angenommene Gleichverteilung über alle vier Quadranten dargestellt. Gleichverteilung bedeutet dabei jeweils 25 % der ausgewerteten Flugabschnitte (Flugvektoren) für jede der vier Richtungsklassen, diese entsprechen den vier Quadranten des Koordinatensystems. Die Pfeile zeigen die Präferenz der Bienen in Tests jeweils für die linken bzw. die oberen Muster.

 Training C							
	3:1 $\frac{ns ns}{ns ns}$ $\frac{ns ns}{ns ns}$ $\frac{ns ns}{ns ns}$ $\frac{ns ns}{ns ns}$	2:4 $\frac{ns ns}{ns ns}$ $\frac{ns ns}{ns ns}$ $\frac{ns ns}{ns ns}$ $\frac{ns ns}{ns ns}$	$\frac{ns +}{ns =}$ $\frac{ns =}{ns =}$	$\frac{ns ns}{ns ns}$ $\frac{ns ns}{ns ns}$ $\frac{ns ns}{ns ns}$ $\frac{ns ns}{ns ns}$	$\frac{ns ns}{ns ns}$ $\frac{ns ns}{ns ns}$ $\frac{ns ns}{ns ns}$ $\frac{ns ns}{ns ns}$	3:2 $\frac{ns ns}{ns ns}$ $\frac{ns ns}{ns ns}$ $\frac{ns ns}{ns ns}$ $\frac{ns ns}{ns ns}$	
			$\frac{ns ns}{ns ns}$ $\frac{ns ns}{ns ns}$ $\frac{ns ns}{ns ns}$ $\frac{ns ns}{ns ns}$				
			$\frac{ns ns}{ns ns}$ $\frac{ns ns}{ns ns}$ $\frac{ns ns}{ns ns}$ $\frac{ns ns}{ns ns}$		$\frac{ns ns}{ns ns}$ $\frac{ns ns}{ns ns}$ $\frac{ns ns}{ns ns}$ $\frac{ns ns}{ns ns}$		$\frac{ns ns}{ns ns}$ $\frac{ns ns}{ns ns}$ $\frac{ns ns}{ns ns}$ $\frac{ns ns}{ns ns}$
	3:2 $\frac{++ ns}{ns ns}$ $\frac{ns =}{ns =}$ $\frac{ns =}{ns =}$ $\frac{ns =}{ns =}$	$\frac{ns ns}{ns ns}$ $\frac{ns ns}{ns ns}$ $\frac{ns ns}{ns ns}$ $\frac{ns ns}{ns ns}$			$\frac{ns ns}{ns ns}$ $\frac{ns ns}{ns ns}$ $\frac{ns ns}{ns ns}$ $\frac{ns ns}{ns ns}$		

Abbildung 57: Auftragung der gemittelten Häufigkeiten von Aufenthaltsszählungen entsprechend der vier Richtungsquadranten vor verschiedenen Testmusterpaaren nach Dressur C: Auftragung innerhalb der Felder: links-unten entspricht linker Piktogrammreihe der verwendeten Testmuster; rechts-oben entspricht oberer Piktogrammreihe; Kürzel bezeichnen signifikant höhere (+: $p < 0,05$; ++: $p < 0,01$; +++: $p < 0,001$) bzw. signifikant niedrigere (-: $p < 0,05$; --: $p < 0,01$; ---: $p < 0,001$) Abweichungen der gemittelten Häufigkeiten von einer Gleichverteilung über alle vier Quadranten des Koordinatensystems (ns: nicht signifikante Abweichung); rote Pfeile entsprechen der Wahlpräferenz der Bienen für das Testmusterpaar; Zahlenangaben zeigen ungleiche Verteilung von Test/Reziprokttests an, wenn keine Angaben, dann Anzahl der Tests bzw. Reziprokttests jeweils $N=3$.

Die Auswertung der in Abbildung 57 gezeigten Ergebnisse ließen keinen Rückschluss auf musterangepasstes Flugverhalten der Bienen zu. Es wurden keine Häufungen der für die bei Dressur und Test relevanten $\pm 30^\circ$ Winkel (bezogen auf Lot) gefunden. Bei einer Reihe Tests wurden die Quadranten links oben und rechts unten signifikant vermieden, vor dem einzigen nicht rotationssymmetrischen Muster (TR+ rotiert und beschnitten) zeigten die Bienen gar keine Richtungspräferenz. Zusammengefasst ließ sich aus den Daten keinerlei Richtungspräferenz des Flugverhaltens der Bienen vor den verschiedenen Mustern nachweisen. Damit erbrachte auch diese Form der Auswertung keinen Hinweis auf ein durch das Flugverhalten unterstütztes Lernen bzw. Wiedererkennen der Muster.

3.6.4 Aufenthaltshäufigkeiten der Bienen vor unterschiedlichen Musterbereichen

3.6.4.1 Verteilung der Flugaufenthalte der Bienen

Nachdem die Analyse der Geschwindigkeitsverteilung des Flugverhaltens der Bienen, bzw. der Richtungsvektoren der Flugtrajektorien keinerlei Aufschluss über ein angepasstes Flugverhalten ergab, wurde der Gesamtaufenthalt der Bienen während eines Tests vor den einzelnen Musterbereichen ausgewertet. Dazu wurde die Anzahl der Aufenthalte vor den Mustern aufsummiert und gerastert, indem die Aufenthalte von $1 \times 1 \text{ cm}^2$ jeweils zusammengefasst wurden. Die Anzahl der Aufenthalte innerhalb der Raster wurde bei jedes Testmuster über die sechs bis sieben Einzelergebnisse gemittelt, die Verteilung der Mittelwerte

farblich kodiert dargestellt (siehe Legende) und das Gesamtergebnis für alle Testpaare in Abbildung 58 zusammengefasst dargestellt. Die Schnittpunkte zwischen Reihen und Zeilen der Tabelle entsprechen jeweils den zugehörigen Testmusterpaaren, deren Umrisse über den Ergebnissen zusätzlich abgebildet werden.

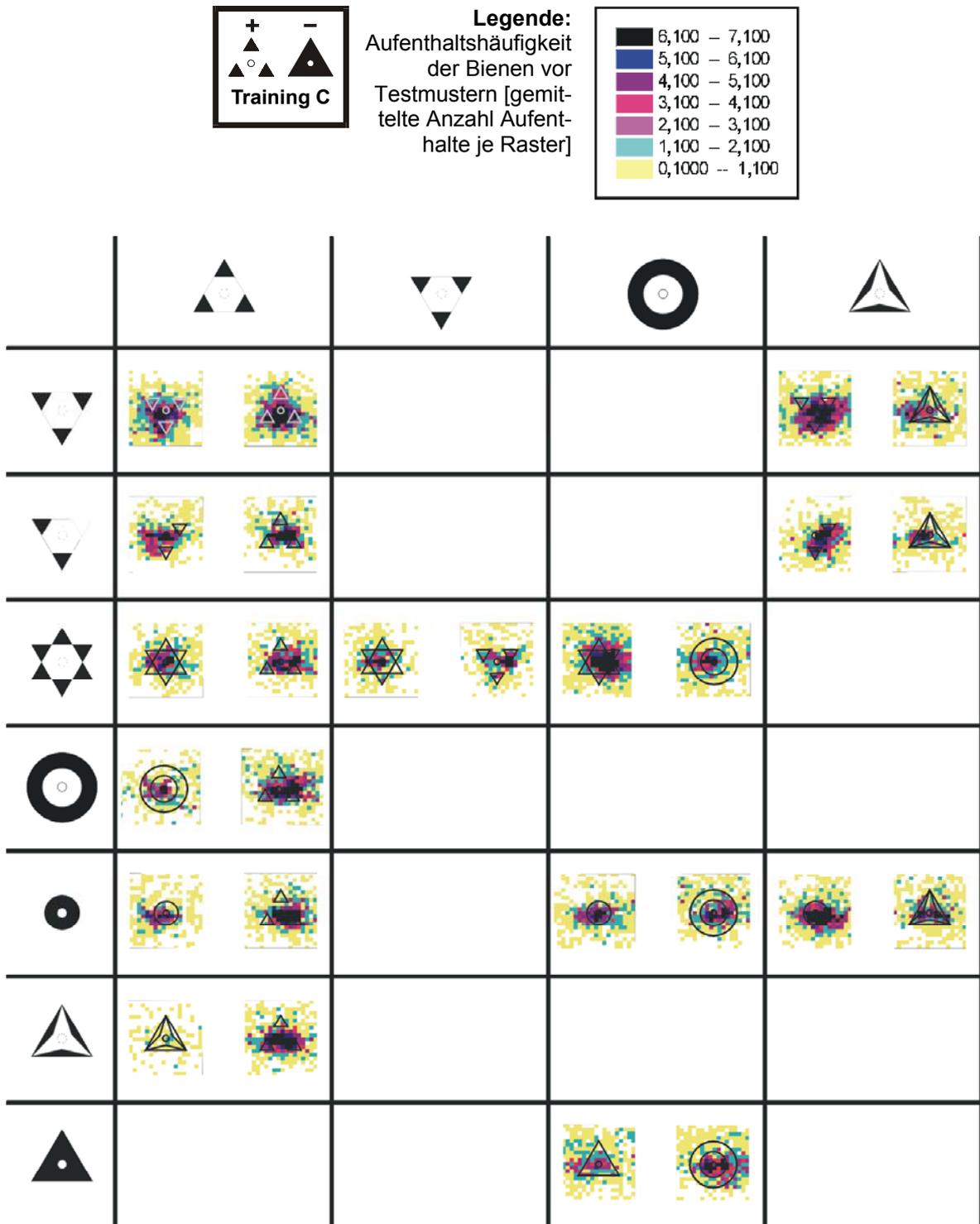


Abbildung 58: Mittlere Aufenthaltshäufigkeit der Bienen vor ausgewählten Mustern in unterschiedlichen Testsituationen nach Dressur C (schwarzer Kasten): Farbkodierung gibt über mehrere ausgewertete Tiere gemittelte Anzahl der Aufenthalte vor einem 1x1cm²-Raster an, Farbkodierung siehe Legende, (Anzahl Auswertungen je Muster: N = 6 – 7).

Die Ergebnisse in Abbildung 58 lassen erkennen, daß Bienen nicht in allen Testsituationen in der gleichen Weise vor den Mustern flogen bzw. schwebten. Es gab kein Flugverhalten, das die Bienen in stereotyper Weise vor jedem Muster wiederholten. Wie schon die Ergebnisse in Kapitel 3.1.6.3 zeigten, hielten sich die Bienen vornehmlich im Zentrum der Muster auf, verschoben ihr Aufenthaltsmaximum also nicht im Bestreben, die größtmögliche Überlappung mit TR+ herzustellen. Dennoch war zu erkennen, dass sich die Bienen mit der größten Wahrscheinlichkeit im Zentrum des Musters im Bereich des Belohnungsröhrchens bzw. vor der Fläche des Gesamtmusters oder den Schwarzflächen aufhielten. Lediglich beim Ringmuster wurde die Schwarzfläche seltener besucht und die Bienen hielten sich fast ausschließlich vor dem Röhrchen auf.

3.6.4.2 Vergleich der Aufenthalte der Bienen im oberen bzw. unteren oder linken bzw. rechten Musterbereich

Nachdem die qualitative Analyse der Aufenthalte der Bienen vor den Mustern ergab, daß sich die Bienen vornehmlich vor dem Zentrum und der Schwarzfläche der Muster aufhielten, wurde versucht, dieses Ergebnis weiter zu quantifizieren. Zunächst wurde die Anzahl der Aufenthalte im oberen Musterbereich mit dem unteren und im linken mit dem rechten Musterbereich verglichen. Dazu wurden alle mittleren Aufenthaltshäufigkeiten, die für jedes Testmusterpaar bewertet wurden, zusammengefasst und die Verhältnisse für die jeweiligen Muster gemittelt und statistisch gegen eine Gleichverteilung geprüft. Die Häufigkeiten sind in Abbildung 59 als Tortendiagramme für jedes Muster aufgetragen: oberer Musterbereich gegen unteren (gelb bzw. blau) und linker gegen rechter Musterbereich (grün bzw. rot). Der Zentrumsbereich direkt auf dem Röhrchen (sitzende Bienen) wurde bei dieser Bewertung ausgeschlossen, um eine Verzerrung der Ergebnisse zu vermeiden.

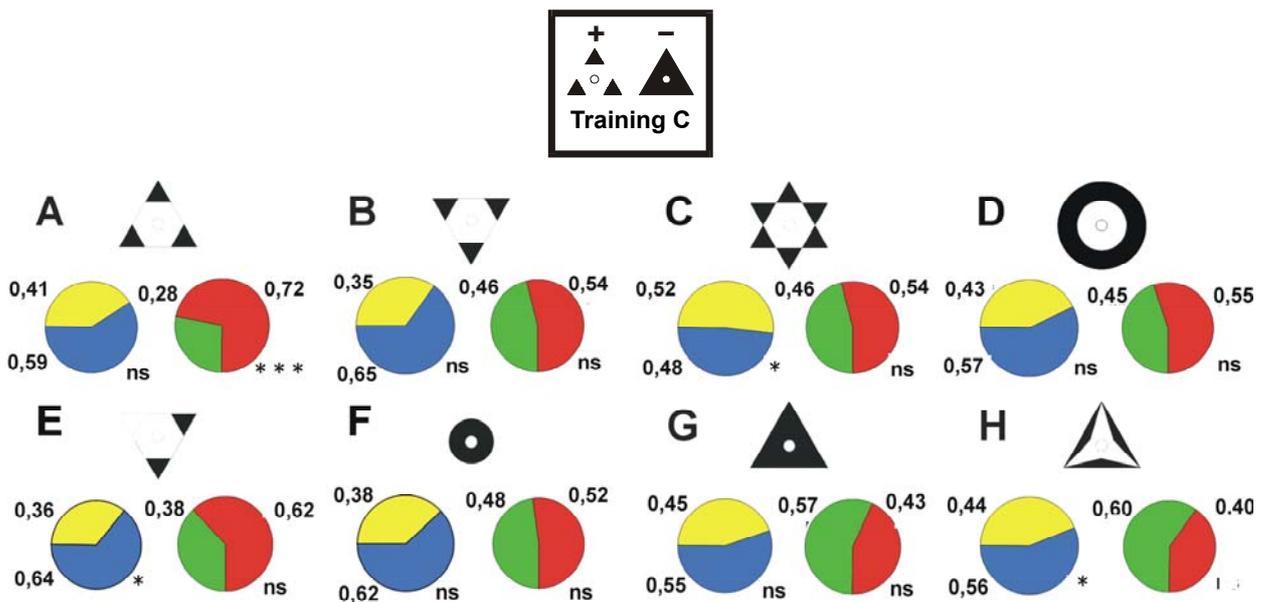


Abbildung 59: Verhältnis der gemittelten Aufenthalte der Bienen oberhalb und unterhalb der horizontalen Mittellinie bzw. links und rechts der vertikalen Mittellinie vor ausgewählten Mustern nach Dressur C (schwarzer Kasten): gelb: oben; blau: unten; grün: links; rot: rechts vom Zentrum; Signifikanzbetrachtung gegen eine Gleichverteilung vor oberen und unteren bzw. linken und rechten Musterteilen, Signifikanz rechts unten angegeben (Tierzahlen: N = 3 - 6; ausgenommen: E) N = 2; G) N = 1), Standardabweichung aus Übersichtlichkeitsgründen nicht angegeben.

Betrachtete man die Ergebnisse, ließ sich eine Tendenz erkennen, dass bei asymmetrischer Schwarzverteilung sich die Bienen bevorzugt auf der Seite aufhielten, die mehr Schwarzflächen besaß. Dieses Verhalten war jedoch auf Grund großer Standardabweichungen nicht signifikant und auch bei symmetrischen Mustern zu beobachten (Abbildung 59 F bzw. H). Bei allen Mustern mit Ausnahme des Davidssterns hielten sich die Bienen prinzipiell häufiger im unteren Musterbereich auf, wenn auch ebenfalls nicht immer signifikant. Diese Befunde ließen sich dadurch erklären, dass Bienen sich den Mustern öfter von unterhalb des Musters her annäherten (auch beim Wechsel zwischen den Mustern). Die Bevorzugung der

rechten Musterseite war nicht bei jedem Muster nachzuweisen, daher konnte der Befund kein Artefakt der Tatsache sein, dass sich die Bienen in einem vorgegebenem Anflugwinkel vom Fenster her der Apparatur näherten.

3.6.4.3 Aufenthalt der Bienen vor schwarzen bzw. weißen Musterbereichen

Die grobe Unterteilung der Muster in obere, untere, linke bzw. rechte Musterbereiche war bezogen auf die Schwarzfläche ungenau. Auswertungen der Aufenthalte vor den Schwarzflächen der Muster sollten eine genauere Beschreibung der Aufenthaltsverteilung der Bienen bezogen auf die eigentlichen Muster ergeben. Dazu wurden für alle Tests mit dem jeweiligen Muster die Aufenthalte der Bienen vor der Schwarzfläche, der Weißfläche des Musters (vom Muster eingeschlossenen Fläche, mit Ausnahme der kleinen Kreisscheibe in Abbildung 60 F, hier entspricht das weiße Segment der Fläche, die der Kreisscheibe zur Fläche von TR+ fehlt, außerhalb des Zentrums) und vor dem Rest der Testfläche gemittelt. In Abbildung 60 werden die drei Bereiche mit schwarz, weiß und gelb dargestellt.

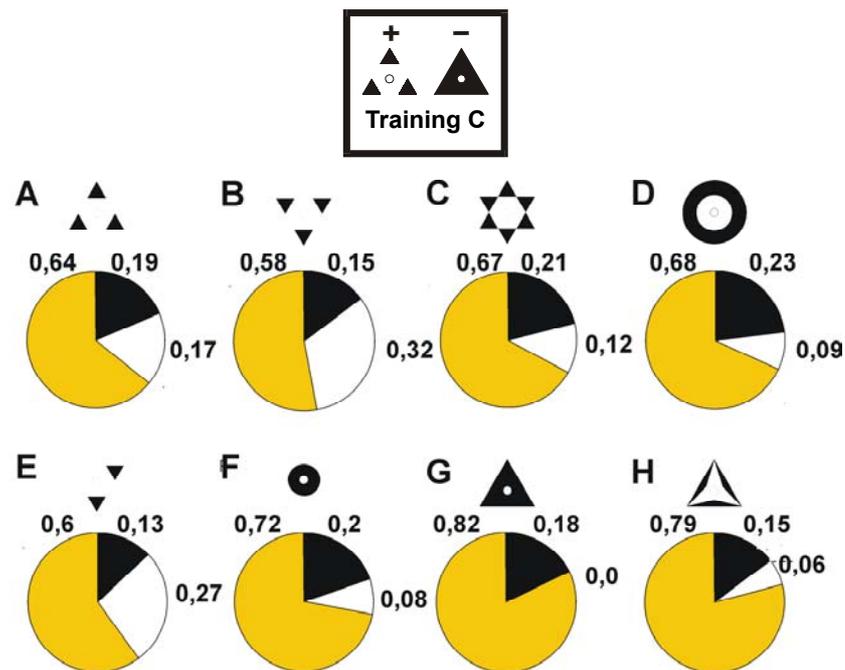


Abbildung 60: Gemittelte Aufenthalte der Bienen entsprechend der Verteilung der Absolutwerte vor ausgewählten Testmustern nach Dressur C (schwarzer Kasten): weiß: weißer Musterbereich (ohne Röhrchen); schwarz: schwarze Musterbereich; gelb: Restbereich (N = 3 - 6; ausgenommen: E) N = 2 G) N = 1), Standardabweichung aus Übersichtlichkeitsgründen nicht angegeben.

Die Ergebnisse in Abbildung 60 zeigen, dass die Anzahl der Aufenthalte der Bienen außerhalb der Muster die Aufenthalte der Bienen vor den Mustern klar überschritten. Dieser Befund erklärte sich aus dem Flächenverhältnis von Musterfläche zu Restfläche, wonach die Wahrscheinlichkeit für eine Biene, sich vor der Restfläche aufzuhalten deutlich höher war. Dennoch war erkennbar, dass die Tiere sich vor den Schwarz- bzw. Weißflächen der einzelnen Muster unterschiedlich häufig aufhielten. Daher wurden die Aufenthaltsverhältnisse vor der Schwarz- bzw. Weißfläche der jeweiligen Muster ohne Berücksichtigung der Restfläche berechnet und in Abbildung 61 dargestellt. Eine Ausnahme stellte die kleine Kreisscheibe in Abbildung 61 F dar, hier lag der weiß dargestellte Bereich außerhalb des Musterzentrums in den fehlenden Ecken verglichen mit TR+.

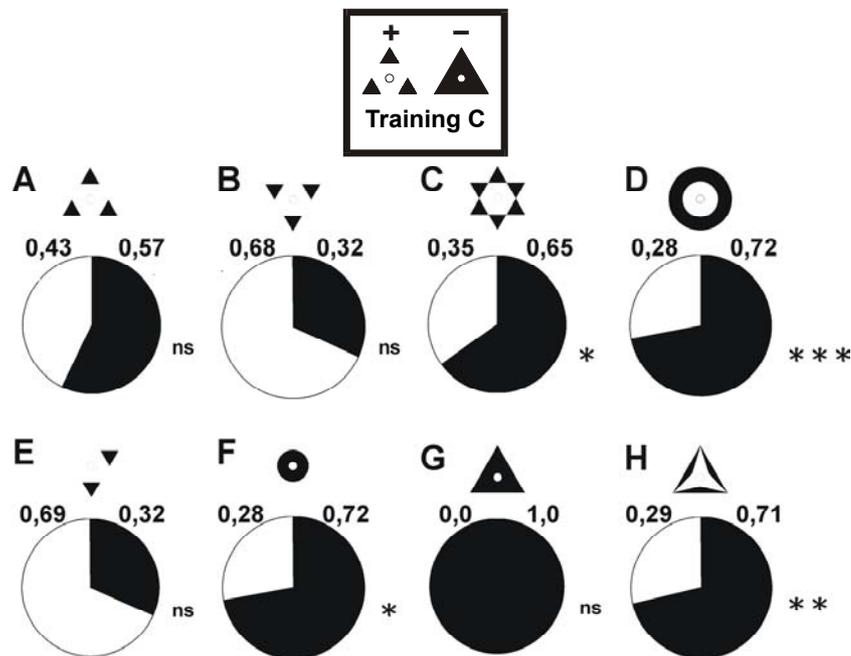


Abbildung 61: Gemittelte Aufenthalte der Bienen entsprechend der Verteilung der Absolutwerte vor ausgewählten Testmustern nach Dressur C (schwarzer Kasten): weiß: weißes Musterzentrum (ohne Röhrchen); schwarz: schwarze Musterperipherie; Signifikanzbetrachtung gegen eine Gleichverteilung vor schwarzen und weißen Musterteilen, Signifikanz rechts unten angegeben (Stichprobenzahl: N = 3 - 6; ausgenommen: E) N = 2; G) N = 1), Standardabweichung aus Übersichtlichkeitsgründen nicht angegeben.

Die Ergebnisse in Abbildung 61 lassen erkennen, dass sich die Bienen in der Regel tatsächlich häufiger vor den Schwarzflächen als vor den Weißflächen im Zentrum der Muster aufgehalten haben. Dabei fiel auf, dass dies nur für Muster der Fall war, die eine Überlappungsfläche mit TR+ besaßen, ausgenommen die kleine Kreisscheibe, die keinerlei Überlappungsfläche mit TR+ besaß. Allerdings fielen bei diesem Muster Zentrum und Schwarzfläche zusammen, und da die Bienen sich auch verstärkt im Zentrum aufhielten, war das vermutlich der Grund für die Ausnahme. Bei den beiden rotierten Abbildern von TR+ (vollständig und beschnitten, Abbildung 61 B und E) hielten sich die Bienen dagegen auf den weißen Musterflächen häufiger auf. Allerdings war die Weißfläche der Muster aufgrund der fehlenden Überlappungsfläche hier anteilmäßig größer war verglichen mit den übrigen Mustern.

Um den Zusammenhang von Aufenthaltshäufigkeit und Flächenverhältnis Schwarz- zu Weißfläche auszuschließen, wurde die Häufigkeit der Aufenthalte normiert entsprechend des Anteils von Schwarz- bzw. Weißfläche. Die Ergebnisse wurden in Abbildung 62 zusammengestellt. Es wurde deutlich, dass der Eindruck, die Bienen hielten sich tatsächlich häufiger vor der Schwarzfläche auf als vor der weißen Fläche bzw. im Zentrum der Muster, ein Artefakt war, hervorgerufen durch den höheren Flächenanteil der Schwarzbereiche. Tatsächlich hielten sich die Bienen verstärkt auf der Weißfläche, das heißt im Zentrum des Musters auf, weshalb sich das Verhältnis bei der kleineren Kreisscheibe umkehrte Abbildung 62 F). Einzige Ausnahme war das Verhalten vor dem beschnittenen rotierten Abbild von TR+ (Abbildung 62 E), bei dem sich die Tiere etwa gleich häufig sowohl vor den schwarzen wie den weißen Bereichen des Musters aufhielten. Die unterschiedlichen Aufenthalte ließen sich als Folge der Asymmetrie des Musters bzw. Sonderstellung des Musters deuten, wodurch die Bienen vermehrt in der Nähe der einzelnen schwarzen Flächen flogen (vergleiche hierzu kleinere Kreisscheibe, Abbildung 62 F). Ein Zusammenhang zwischen der Verteilung der Aufenthalte und der Überlappungsfläche mit TR+ (vergleiche Anhang E 2) ließ sich dagegen nicht nachweisen.

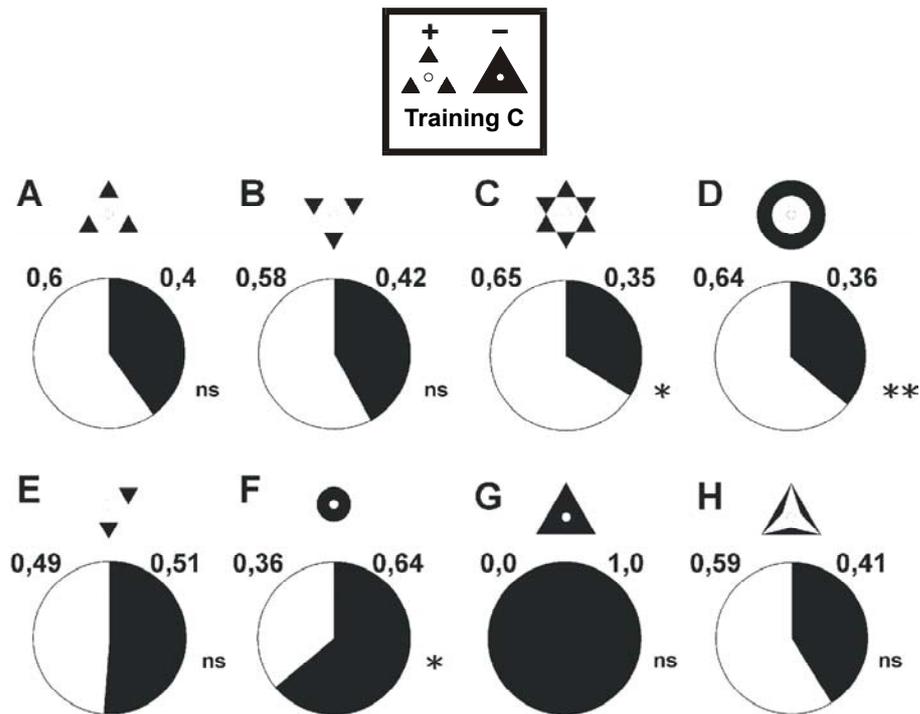


Abbildung 62: Gemittelte Aufenthalte der Bienen entsprechend der Verteilung vor den anteilmäßig normierten schwarzen und weißen Bereichen der Muster vor ausgewählten Testmustern nach Dressur C (schwarzer Kasten): Normierung bezogen auf Gesamtmusterfläche und Flächenanteil der Schwarz- und Weißflächen; weiß: weißes Musterzentrum (ohne Röhrchen); schwarz: schwarze Musterperipherie; Signifikanzbetrachtung gegen eine Gleichverteilung vor schwarzen und weißen Musterteilen, Signifikanz rechts unten angegeben (Stichprobenzahlen: N = 3 - 6; ausgenommen: E) N = 2 G) N = 1), Standardabweichung aus Übersichtlichkeitsgründen nicht angegeben.

3.6.5 Zusammenfassung: Ergebnisse der Videoanalyse des Flugverhaltens der Bienen

Aus dem Flugverhalten der Bienen ließ sich ableiten, dass beim Lernen der Muster während der Dressur keine stereotypen Flugmuster eingeprägt wurden und dass auch nicht ausschließlich nur die gleiche Position am Muster (Zentrum) angeflogen wurden. Bienen flogen in der Regel direkt das Musterzentrum an und zeigten nur vereinzelt Skannen vor den Mustern bzw. entlang von Kanten. Die Bienen zeigten auch keine Präferenz für eine der überprüften Fluggeschwindigkeiten, woraus sich eine Form des gleichförmigen Skannens ableiten lassen könnte. Dies galt auch für die Annäherung an das Muster (vergleiche Kapitel 3.1.5.2). Eine bestimmte Flugrichtung wurde ebenfalls weder in Abhängigkeit vom belohnten Muster noch beeinflusst vom jeweiligen Testmuster präferiert. Es ließ sich jedoch zeigen, dass die Bienen vornehmlich das Zentrum der Muster aufsuchten, ohne dass eine Verschiebung der Aufenthaltspräferenzen entsprechend einer größtmöglichen Überlappungsfläche mit TR+ stattfand (vergleiche hierzu auch Kapitel 3.1.6.3, Abbildung 31). Die Bienen hielten sich, unabhängig von der Symmetrie der Muster, etwas häufiger im unteren Bereich der Muster auf. Etwa bei einem Drittel der Aufenthalte vor den Mustern hielten sich die Bienen vor der Schwarzfläche der Muster auf, ansonsten vor der Weißfläche im Zentrum der Muster. Dabei war der Anteil der Schwarzfläche unerheblich. Dies änderte sich nur bei den Mustern mit schwarzem Zentrum bzw. beim beschnittenen Abbild von TR+.

3.7 Einfluss der unterschiedlichen Abbildungsschärfe auf die Musterbewertung

Während die Bienen in den vorangegangenen Testreihen mit kontrastreichen schwarzweißen Mustern getestet wurden, wird in den folgenden Kapiteln die Fragestellung noch erweitert. Wie viel der visuellen Information nutzten die Bienen aus bzw. waren die Bienen zu nutzen in der Lage? Dazu wurden die Schwarzweißmuster entsprechend des Fourier-Theorems in die Grundfrequenzen zerlegt und mit unterschiedlichen Ober- bzw. Untergrenzen gefiltert (vergleiche Kapitel 2.3.4 und Abbildung 9). Durch diese Hoch-, Tief- bzw. Bandpassfilterung war es möglich, durch Frequenzinformationen die Schärfe der Muster wiederzugeben und so den Informationsgehalt der Muster genau zu beschreiben. Damit ließ sich die Frequenzinformation bestimmen, die Bienen zur Differenzierung von TR+ bzw. Unterscheidung des Dressurpaars benötigten.

3.7.1 Nehmen Bienen unterschiedlich gefilterte Muster gleich gut wahr?

3.7.1.1 Vorversuche mit Tiefpass-, Hochpass- und Gauß-gefilterten Mustern

Als Vortests wurden Bienen der Dressur C mit unterschiedlich gefilterten Mustern konfrontiert, die gegen das Dressurpaar bzw. gegeneinander getestet wurden. Beide Muster des Dressurpaars wurden bandpassgefiltert, einmal bei tiefen Frequenzen (Tiefpass: 3 - 8 Schwingungen/Bildbreite, Abbildung 63 A Test 3), das andere bei hohen Frequenzen (Hochpass: 16 - 48 Schwingungen/Bildbreite, Abbildung 63 A Test 4). Zum Vergleich der Fourier-Filterung mit einer ausschließlich unscharfen Abbildung wurden die Muster zudem noch einmal Gauß-gefiltert, das heißt die Bildpunkte entsprechend der Gauß-Verteilung gestreut (Abbildung 63 A Test 2, Corel Photopaint, Corel Corporation, Pixelradius: 50.00 Pixel) und das unscharfe Abbild in die Testreihe miteinbezogen.

In Abbildung 63 werden die Ergebnisse der Versuche dargestellt. Die Bienen waren sowohl nach Abschneiden der hohen Frequenzen (Tiefpassfilter) wie auch nach Wegnahme der tiefen Frequenzen (Hochpassfilter) weiterhin fähig das Dressurpaar zu unterscheiden, vorausgesetzt, beide Muster wurden gefiltert. Dabei war die Unterscheidungsleistung für das tiefpassgefilterte Dressurpaar deutlich besser ($0,73 \pm 0,01$; $p < 0,01$) als für die hochpassgefilterten Muster ($0,64 \pm 0,12$; $p < 0,05$; Abbildung 63 A Tests 3 und 4). In gleicher Weise verhielten sich die Bienen in den Tests der gefilterten TR+ gegen das ungefilterte TR-. Hier konnten die Bienen das hochpassgefilterte Muster nicht mehr von TR- differenzieren, wählten aber das tiefpassgefilterte TR+ signifikant (mit etwas geringeren Wahrfrequenzen als das hochpassgefilterte Muster, $p < 0,01$; Abbildung 63 B Test 3 und 4). Die Gauß-gefilterten Muster bereiteten den Bienen dagegen keine Probleme bei der Unterscheidung, das gefilterte TR+ wurde sowohl vom gefilterten wie vom ungefilterten TR- signifikant unterschieden, allerdings ebenfalls mit etwas geringeren Wahrfrequenzen ($p < 0,01$ bzw. $p < 0,001$; Abbildung 63 A, B zweiter Test).

Testete man die gefilterten Muster gegen das ungefilterte TR+ (Abbildung 63 C), konnten die Bienen das Gauß-gefilterte Muster vom Original nicht differenzieren, unterschieden jedoch signifikant zwischen den hoch- bzw. tiefpassgefilterten Mustern und dem ungefilterten TR+. Doch auch zwischen den verschiedenen gefilterten Abbildern von TR+ nahmen die Bienen noch Unterschiede wahr (Abbildung 63 D), hier wurden sowohl das Gauß-gefilterte wie auch das tiefpassgefilterte Muster signifikant vor dem hochpassgefilterten Muster präferiert. Diese beiden Muster wurden untereinander jedoch nicht mehr weiter unterschieden (Abbildung 63 D Test 3), obwohl das Gauß-gefilterte Muster in den bisherigen Tests die höheren Wahrfrequenzen erreicht hatte.

Zusammenfassend ließ sich feststellen, dass die Bienen die Filterungen und die damit verbundene unscharfe Abbildung des Musters tolerierten und im Fall der Gauß-Filterung auch keine weiteren Unterschiede zu TR+ bewerteten. Von den Fourier-gefilterten Mustern wurde das tiefpassgefilterte dem hochpassgefilterten Muster vorgezogen.

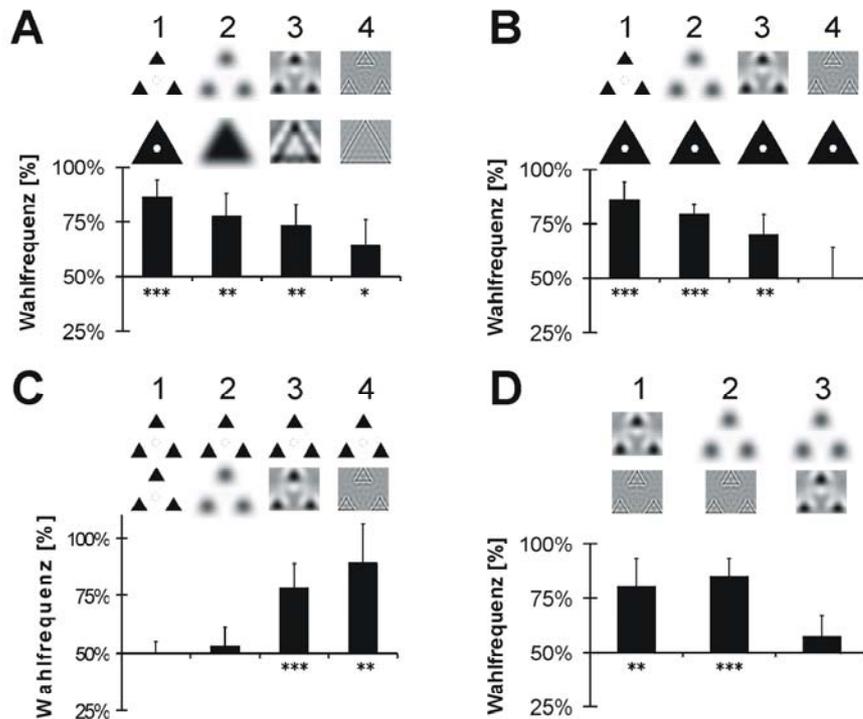
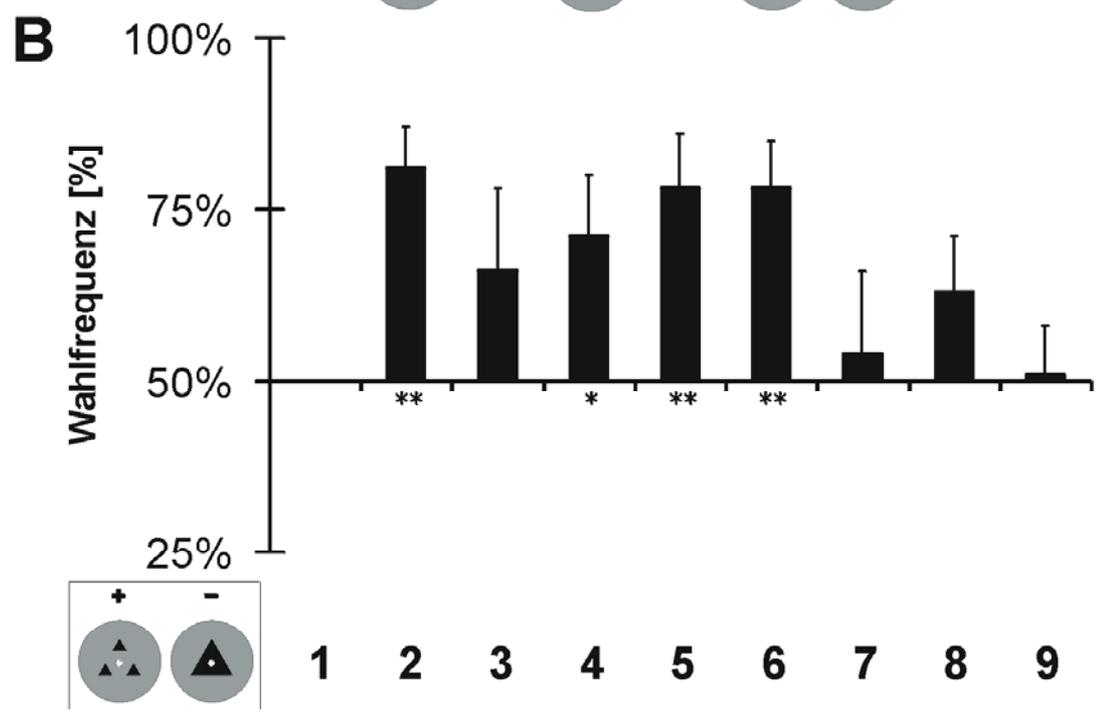
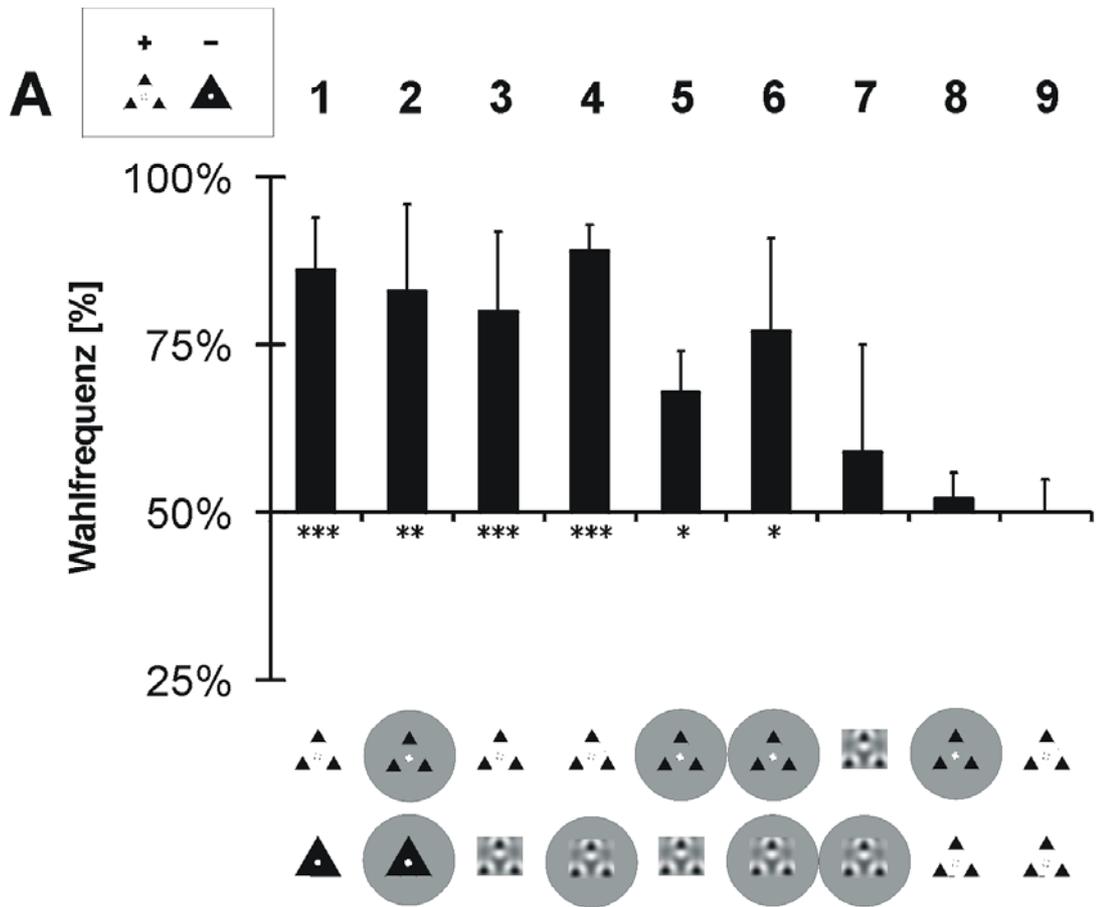


Abbildung 63: Einfluss der Bildschärfe auf die Differenzierungsleistung der Bienen nach Dressur C (schwarzer Kasten): A) Unterscheidung des Dressurpaares, B) Generalisation von TR+ gegen ungefilterte TR-, C) Diskriminierung gefilterter Abbilder von TR+ gegen ungefiltertes TR+, D) Diskriminierung der gefilterten Abbilder von TR+ untereinander; Piktogramme zeigen verwendete Testmuster (für A-C gilt: 1: ungefiltert, 2: Gauß-Filter, 3: Tiefpass-Filter, 4: Hochpass-Filter); Angabe der Wahlfrequenz stets bezogen auf obere Reihe; Signifikanzwerte: (***) $p < 0,001$, (**) $p < 0,01$, (*) $p < 0,05$; (Tierzahl: $N = 7 - 8$).

3.7.1.2 Herabsetzung des Kontrasts zwischen Bild und Hintergrund

Fourier-gefilterte Muster lagen als Folge der Berechnung der Bilder stets vor einem grauen, rechteckigen Hintergrund, dessen Graufärbung von der Gesamtheit der Muster abhing. Dieser Hintergrund musste als Eigenschaft ausgeschlossen werden. Dazu wurde die Annahme überprüft, dass Bienen den Kontrastübergang zwischen Musterhintergrund und Papierhintergrund bzw. zwischen Muster und Graufäche als Mustermerkmale werteten und aus diesem Grund gefilterte Muster aktiv vermieden (vergleiche dazu Abbildung 63 C). Daher wurden Bienen in einem abgewandelten Training auf die Dressurmuster des Paradigmas C mit schwachem Kontrast zum Hintergrund (graue Scheibe von 20 cm Durchmesser) dressiert. Die Bienen lernten das Dressurpaar ohne starken Kontrastübergang als Merkmal, da sowohl das belohnte wie das unbelohnte Muster nur schwach kontrastiert waren. Die so dressierten Bienen wurden ebenso wie die Bienen nach Dressur C mit einer Reihe Testmuster mit bzw. ohne Hintergrund zum Vergleich getestet (Abbildung 64). Als Beispiel für ein gefiltertes Muster wurde das Muster mit 4 – 8 Schwingungen/Bildbreite (untere Filtergrenze 4 Schwingungen/Bildbreite, obere Grenze 8 Schwingungen/Bildbreite) ausgewählt, das nach Training C von TR+ signifikant ($p < 0,001$) unterschieden und vor dem gefilterten und dem ungefilterten TR- signifikant bevorzugt wurde ($p < 0,01$ und $p < 0,001$). Es wurde erwartet, dass bei besonderer Bewertung des grauen Hintergrunds der gefilterten Abbilder die Differenzierungsleistung zwischen Fourier- und Gauß-gefilterten bzw. Fourier-gefilterten und ungefilterten Mustern nach Dressur vor einer Graufäche zusammenbrechen würde.



(Fortsetzung der Abbildung: folgende Seite)

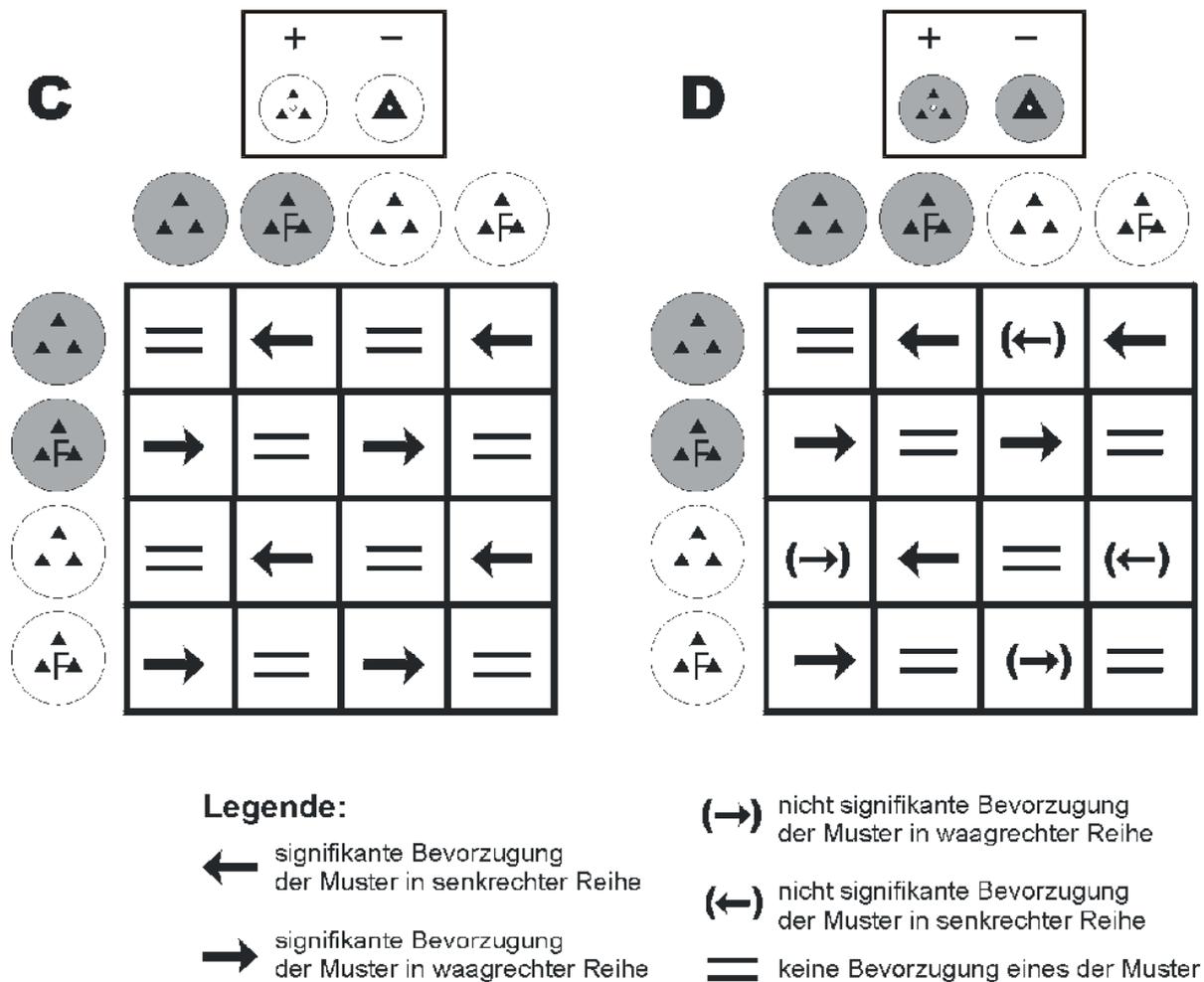


Abbildung 64: Einfluss des grauen Hintergrunds gefilterter Muster und des daraus resultierenden kontrastreichen Übergangs zwischen Filterbereich und Hintergrund auf Differenzierungsleistung der Bienen und tabellarische Darstellung der gezeigten Musterpräferenzen: A) Testserie mit Training C (siehe Piktogramme links oben), B) Testserie mit Training S (Dressurpaar identisch zu Training C mit kontrastreduzierter Präsentation, siehe Piktogramme links unten), C) Training C, D) Training S; Piktogramme zeigen in Tests verwendete Muster, Piktogramme der jeweils verwendeten Dressurparadigmen: siehe schwarzer Kasten. F: gefiltertes Muster; Wahlverhältnis stets bezogen auf obere Reihe, Signifikanzen: (***) $p < 0,001$; (**) $p < 0,01$; (*) $p < 0,05$; Tierzahl: $N = 4$; Präferenzangaben entsprechend Pfeilrichtungen: vergleiche Legende in Abbildung.

Die Wahlfrequenzen der einzelnen Dressuren und Tests werden in Abbildung 64 dargestellt und in tabellarischer Form die Präferenzen zusammengefasst. Die Ergebnisse zeigen, dass die Bienen in der Lage waren, das Trainingspaar unabhängig vom Hintergrund zu lernen und die Tiere das erwartete Wahlverhalten zeigten. Der graue Hintergrund beeinflusste die Bienen wenig in ihrer Entscheidung. Die Präferenz für TR+ vor dem gefilterten Muster mit oder ohne Hintergrund (Abbildung 64 A 3 – 4 und B 5 - 6) wies nach, dass die Wahrnehmung des gefilterten Musters nicht durch den Hintergrund oder durch die Kaschierung der Kontrastkanten durch den Hintergrund beeinflusst wurde. Die Bienen beider Dressuren wählten im kritischen Test (Abbildung 64 A bzw. B Test 7) das gefilterte Muster gleich häufig unabhängig vom Hintergrund, was daraufhin deutete, dass für Bienen beider Dressuren unerheblich war, inwieweit Kontrastkanten sichtbar waren oder nicht.

Die tabellarisch dargestellten Präferenzen machten noch deutlicher, wie symmetrisch sich Bienen nach den beiden Trainingsparadigmen verhielten (Abbildung 64 C und D). Die Präferenz des ungefilterten Musters ohne Hintergrund vor dem gefilterten Testmuster ohne Hintergrund war nur für Bienen der Dressur C signifikant (Abbildung 64 A und B Test 3). Die fehlende Signifikanz der anderen Trainingsgruppe

lag vermutlich an der zu geringen Tierzahl ($N = 4$). Allerdings unterschieden Bienen der Dressur S (mit Hintergrund) zwischen TR+ mit bzw. ohne Hintergrund, wenn auch nicht signifikant (Abbildung 64 B Test 8). Dieses Abweichen ließ sich ebenfalls durch die zu geringe Tierzahl erklären, es könnte jedoch auch darauf hinweisen, dass Bienen im direkten Vergleich den Hintergrund mitbewerten konnten. Bienen würden dann je nachdem, ob einem Muster etwas Erlerntes fehlte (grauer Hintergrund) oder es zusätzliche Eigenschaften aufwies, unterschiedlich wählen.

Es ließ sich zeigen, dass Bienen nach entsprechendem Training in der Lage waren, fehlenden Kontrast zwischen Muster und Hintergrund wahrzunehmen, sie durch die Kontrastkante des Musterhintergrunds der gefilterten Abbilder und des Papierhintergrunds jedoch nicht in ihrem Wahlverhalten vor gefilterten Abbildern beeinflusst wurden.

3.7.2 Welche Frequenzanteile sind für die Bewertung von Mustern wesentlich?

3.7.2.1 Wahlverhalten nach Wegnahme der tiefen Frequenzanteile (Hochpassfilter)

Nachdem nachgewiesen wurde, dass Bienen durch den Hintergrund der gefilterten Bilder nicht entscheidend in ihrem Wahlverhalten beeinflusst wurden, stellte sich die Frage, innerhalb welcher Frequenzgrenzen Musterunterscheidung für die Bienen noch möglich war. Dazu wurden Bienen der Dressur C mit hochpassgefilterten Mustern verschiedener Filterbreite getestet. Abbildung 65 zeigt die Ergebnisse, wobei auf der Abszisse die Filterbreiten vom gesamten Frequenzbereich ganz links über 5, 4, 3 usw. Oktaven bis hin zu nur einer Oktave ganz rechts angeordnet wurden. Eine Oktave entspricht dabei einer Frequenzverdoppelung (zum Beispiel Abbildung 65: 1 Schwingung/Bildbreite verglichen mit 2 Schwingungen/Bildbreite ganz links bzw. 16 Schwingungen/Bildbreite verglichen mit 32 Schwingungen/Bildbreite ganz rechts). Die obere Frequenzgrenze blieb stets gleich, während die unteren Frequenzen immer weiter abgeschnitten wurden, die schmalste Bandpassfilterbreite wurde in Abbildung 65 rechts abgebildet. Der Versuchsansatz überprüfte die Unterscheidung des Originalmusters TR+ von seinem gefilterten Abbild und die Musterdifferenzierung zwischen den auf gleiche Weise gefilterten Mustern des Dressurpaars. Einzelne gefilterte Abbilder von TR+ mit sehr dunklem Gesamteindruck wurden zusätzlich gegen TR- (ungefiltert) getestet, um zu überprüfen, inwieweit Bienen diese Muster aufgrund der Gesamthelligkeit bzw. der fehlenden Schwarzfläche vermieden. Diese Testergebnisse wurden zusätzlich als Säulen zu den Graphen der Dressurmusterunterscheidung eingezeichnet (Abbildung 65 B).

Hatten die Bienen die Wahl zwischen dem ungefilterten TR+ und dem gefilterten Abbild mit Frequenzen im Bereich von mindestens 4 Oktaven, machten die Bienen keinen Unterschied zwischen dem gefilterten und dem ungefilterten Muster. Enthielt der Hochpassfilter nur noch Frequenzen von drei bzw. weniger Oktaven, präferierten die Bienen signifikant das nichtgefilterte Muster (Abbildung 65 A Test 5 - 7). Testete man dagegen die Fähigkeit der Bienen zur Diskriminierung des Dressurpaars, zeigte sich, dass Bienen auch mit hochfrequenter Information noch signifikant ($p < 0,01$) in der Lage waren, die Muster zu unterscheiden, sogar noch mit der minimalen Information einer Oktave von 16 Schwingungen/Bildbreite bis 32 Schwingungen/Bildbreite. Die Kurve in Abbildung 65 B zeigte jedoch ebenfalls einen Einbruch der Wahlfrequenzen, wenn der Informationsgehalt der Abbilder geringer wurde als vier Oktaven. Testete man hochfrequente Muster mit ein, zwei bzw. drei Oktaven Information gegen das nicht gefilterte TR-, konnten die Bienen gefilterten Muster vergleichbar gut wie gegen das gefilterte TR- unterscheiden. Mit nur einer Oktave Information wurde allerdings TR+ nicht mehr von TR- unterschieden. Daraus ließ sich ableiten, dass die schwarze Musterfläche des ungefilterten Musters nicht einfach nur vermieden wurde. Warum die Filterung mit der kleinsten Bandbreite gegen das gefilterte TR- noch vermieden wurde, gegen das ungefilterte TR- jedoch nicht, blieb unklar.

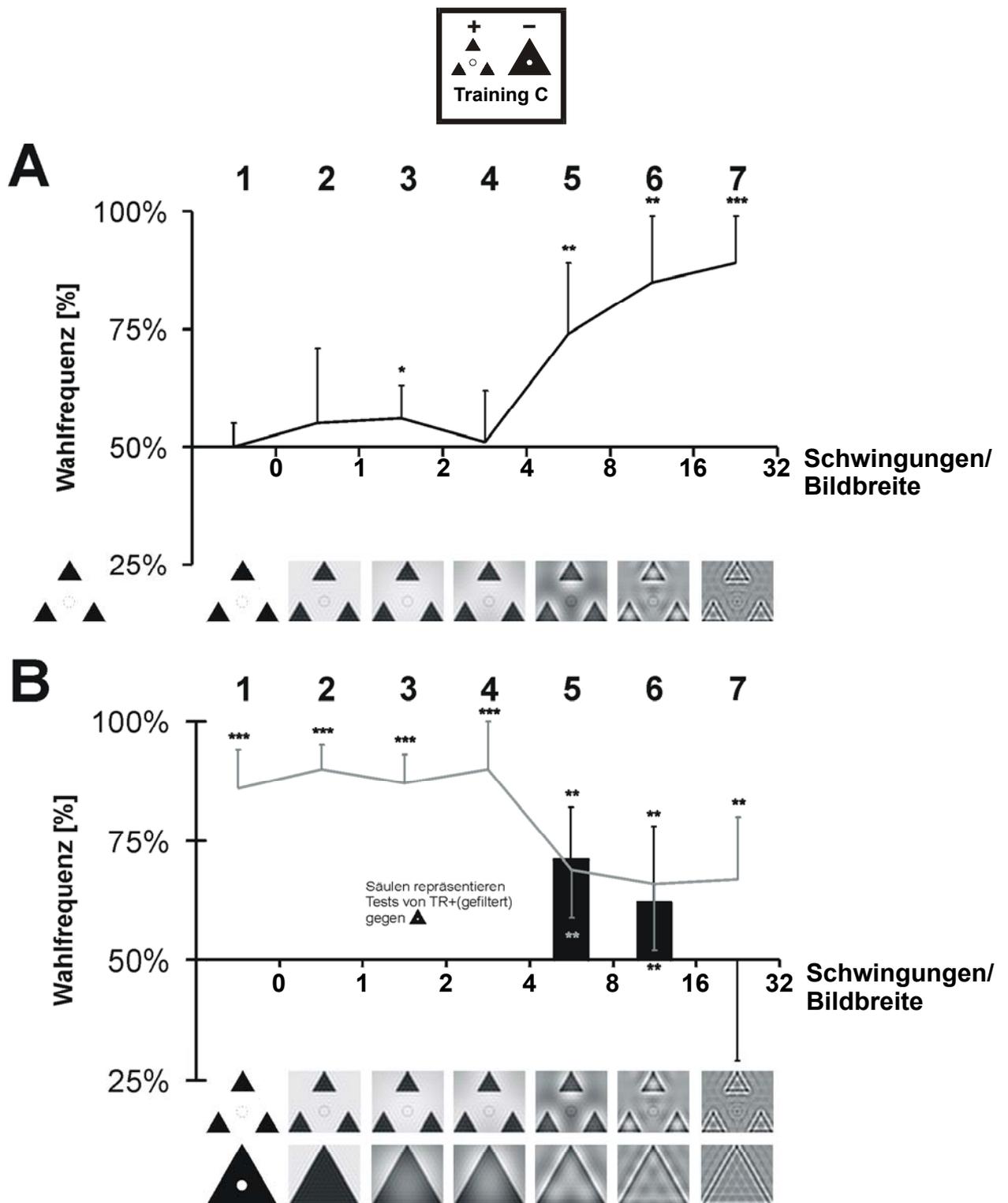


Abbildung 65: Wahlverhalten der Bienen für gefilterte Testmuster mit sich verringerndem Anteil tiefer Frequenzen nach Training C (schwarzer Kasten): Filterung mit oberer Frequenzgrenze fest und unterer Frequenzgrenze variabel: A) Differenzierung zwischen TR+ und hochpass-gefiltertem TR+ B) Generalisation bei gefiltertem Dressurpaar: ganz links: Originalmuster (1) und größte Bandbreite (2), ganz rechts: geringste Bandbreite (7), Piktogramme zeigen im Test verwendete Muster; bei A) Tests von TR+ (ganz links) gegen jedes Muster der Piktogrammreihe, Wahlfrequenz bezogen auf TR+; bei B) Tests zwischen jeweils dem oberen Muster gegen das untere Muster, Wahlfrequenz bezogen auf obere Reihe, Säulen repräsentieren Testergebnisse gegen TR-; Signifikanz der Wahlfrequenzen gegen 50 % symbolkodiert ($p < 0,05$ (*); $p < 0,01$ (**); $p < 0,001$ (***) , Tierzahl: $N = 7 - 9$).

3.7.2.2 Wahlverhalten nach Wegnahme hoher Frequenzanteile (Tiefpassfilter)

Nachdem überprüft wurde, inwieweit die Bienen in der Lage waren, Bilder mit hochfrequenten Musterinformationen zu unterscheiden, sollte geklärt werden, wie sich Bienen verhalten, wenn sie mit gefilterten Bildern konfrontiert werden, die im hochfrequenten Frequenzbereich eingeschränkt wurden. Es wurde erneut die Diskriminierung der gefilterten bzw. ungefilterten TR+ getestet bzw. die Differenzierung der Muster des gefilterten Dressurpaares. Abbildung 66 zeigt die zusammengefassten Ergebnisse bei fester unterer Filtergrenze und variabler oberer Filtergrenze mit der schmalsten Filterbreite ganz links und der breitesten Filterbreite ganz rechts.

Die Ergebnisse in Abbildung 66 A zeigen, dass die Diskriminierung der Dressurmuster erst signifikant möglich war, als die Filterung mindestens drei Oktaven der tiefen Frequenzen einschloss. Bei den Tests der gefilterten Muster gegen TR- (Tests mit 0 – 1 Schwingungen/Bildbreite bzw. 0 – 2 Schwingungen/Bildbreite, Abbildung 66 B Tests 1 und 2) unterschieden die Bienen nicht mehr zwischen den verschiedenen gefilterten Mustern und dem ungefilterten Muster. Bei den Versuchen TR+ gegen gefiltertes TR+ zeigte sich, dass die Bienen ein tiefpassgefiltertes Muster dann von TR+ unterschieden, wenn nur Informationen der unteren drei Oktaven enthalten waren. Enthielt das gefilterte Muster mindestens vier Oktaven tiefe Frequenzen sahen die Bienen keinen Unterschied mehr mit TR+. Ausnahme war das Muster mit 0 – 16 Schwingungen/Bildbreite (gesamter unterer Frequenzbereich bis 16 Schwingungen/Bildbreite, Abbildung 66 A Test 5). Hier wurde das ungefilterte TR+ erneut signifikant ($p < 0,001$) bevorzugt, vermutlich eine Folge der auffälligen Kontrastierung des gefilterten Bildes.

Diesen Ergebnissen konnte man entnehmen, dass die tiefsten Frequenzen die Muster noch nicht genau genug abbildeten. Erst einschließlich der Informationen der dritten Oktave waren die Muster hinreichend verschieden, um differenziert zu werden (Abbildung 66 A). Zur Diskriminierung des gefilterten Dressurpaares benötigten die Bienen allerdings noch eine weitere Oktave an Frequenzen (Abbildung 66 B). Zusätzliche Frequenzen verbesserten die Musterdifferenzierung allerdings nur noch in geringerem Maß.

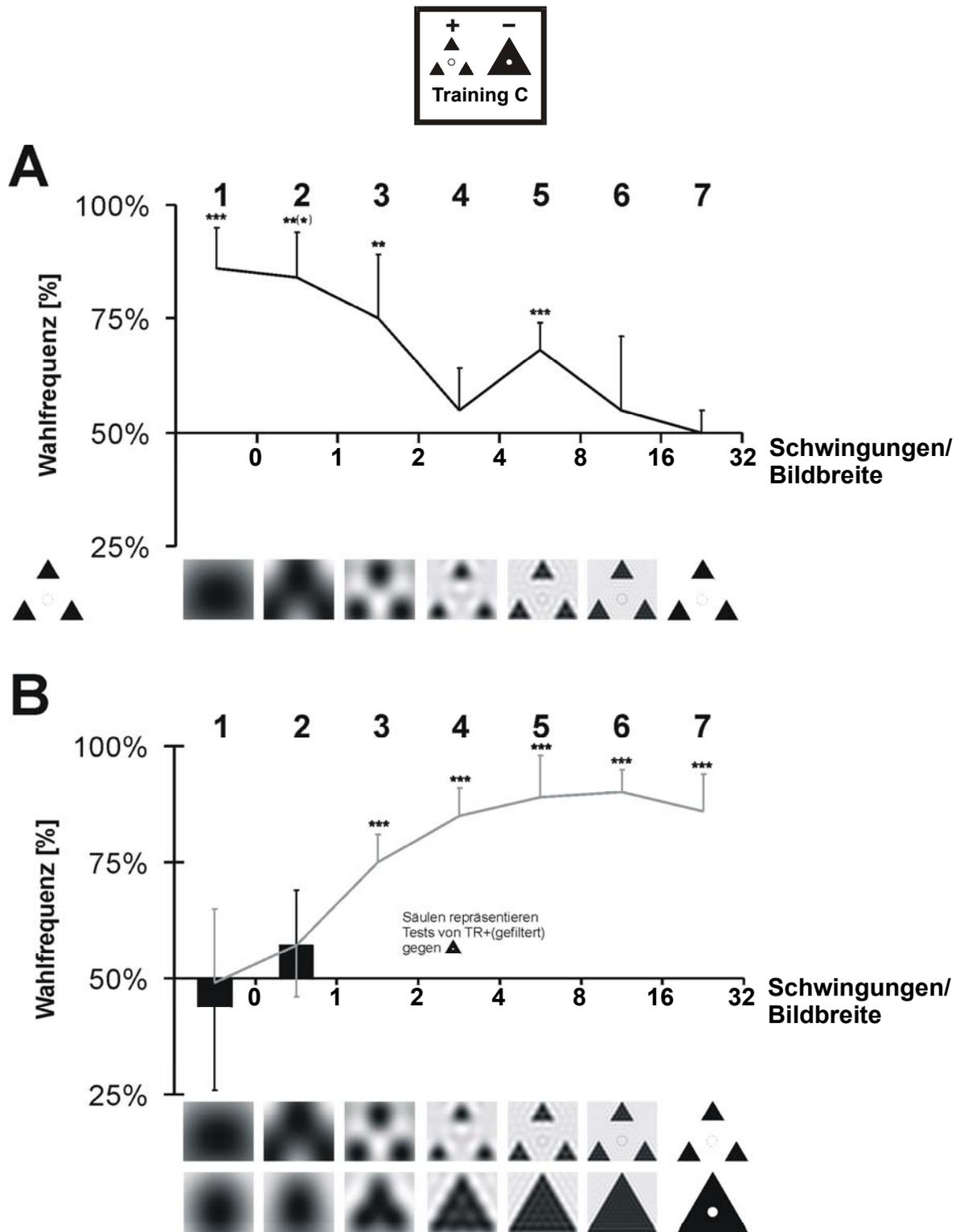


Abbildung 66: Wahlverhalten der Bienen für gefilterte Testmuster mit sich verringernden Anteil hoher Frequenzen nach Training C (schwarzer Kasten): Filterung mit unterer Filtergrenze fest und oberer Frequenzgrenze variabel: A) Differenzierung zwischen TR+ und tiefpass-gefiltertem TR+ B) Generalisation bei gefiltertem Dressurpaar: ganz links: geringste Bandbreite (1), größte Bandbreite (6), ganz rechts: Originalmuster (7), Piktogramme zeigen im Test verwendete Muster; bei A) Tests von TR+ (ganz links) gegen jedes Muster der Piktogrammreihe, Wahlfrequenz bezogen auf TR+; bei B) Tests zwischen jeweils dem oberen Muster gegen das untere Muster, Wahlfrequenz bezogen auf obere Reihe, Säulen repräsentieren Testergebnisse gegen TR-; Signifikanz der Wahlfrequenzen gegen 50 % symbolkodiert ($p < 0,05$ (*); $p < 0,01$ (**); $p < 0,001$ (***) , Tierzahl: $N = 7 - 9$).

3.7.3 Welche Frequenzanteile benötigen Bienen zur Bewertung von gefilterten Bildern?

3.7.3.1 Wahlverhalten bei unterschiedlicher Breite des Bandpassfilters

Die bisherigen Versuchsreihen zeigten, dass Bienen nicht die gesamte Frequenzinformation des Bildes benötigten, um Muster zu unterscheiden. Es stellte sich die Frage, wie groß der benötigte Frequenzbereich tatsächlich war, das heißt welche Frequenzen enthalten sein mussten, damit die Bienen das gefilterte Dressurpaar bzw. TR+ und sein gefiltertes Abbild unterscheiden konnten. Nachdem die Versuche mit hoch- und tiefpassgefilterten Mustern ergaben, dass drei bzw. vier Oktaven an Frequenzinformation ausreichen, um Muster abzubilden, wurden Filterungen mit Bandpassfiltern erstellt, die schrittweise über den gesamten Frequenzbereich geschoben wurden, jeweils mit Filterbreiten von einer, zwei bzw. drei Oktaven. Getestet wurde die Differenzierung von TR+ vom gefilterten Abbild (Abbildung 67) bzw. die Musterdiskriminierung des gefilterten Dressurpaars (Abbildung 68) in Testreihen mit verschiedenen Bandpassbreiten (eine, zwei und drei Frequenzoktaven Bandpassbreite).

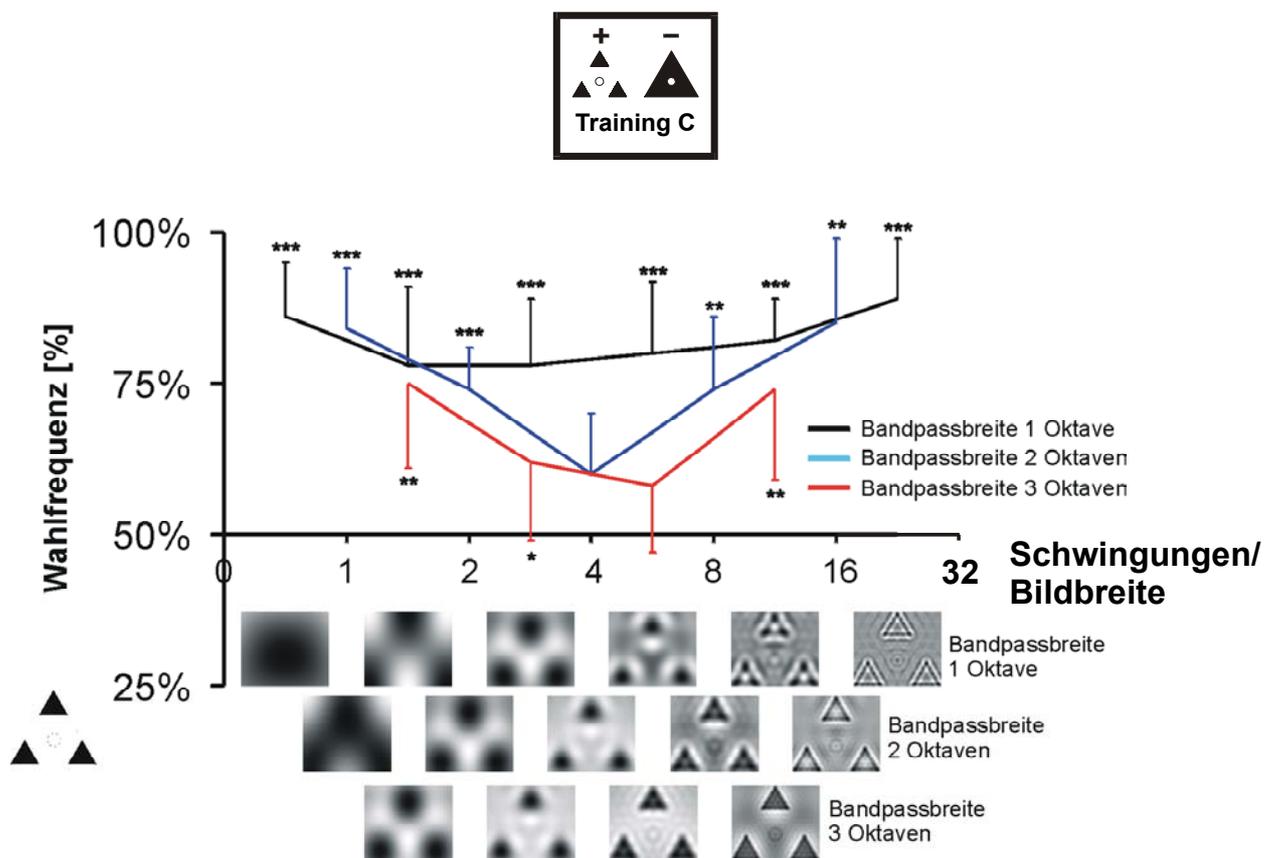


Abbildung 67: Differenzierungsleistung zwischen TR+ und gefiltertem TR+ mit sich ändernder Breite des Bandpassfilters (3 Oktaven, 2 Oktaven, 1 Oktave) nach Training C (schwarzer Kasten): Tests von TR+ (ganz links) gegen jedes Muster der Piktogrammreihe; Wahlfrequenz bezogen auf TR+; Signifikanz der Wahlfrequenzen symbolkodiert ($p < 0,05$ (*); $p < 0,01$ (**); $p < 0,001$ (***) , Tierzahl: $N = 7 - 10$).

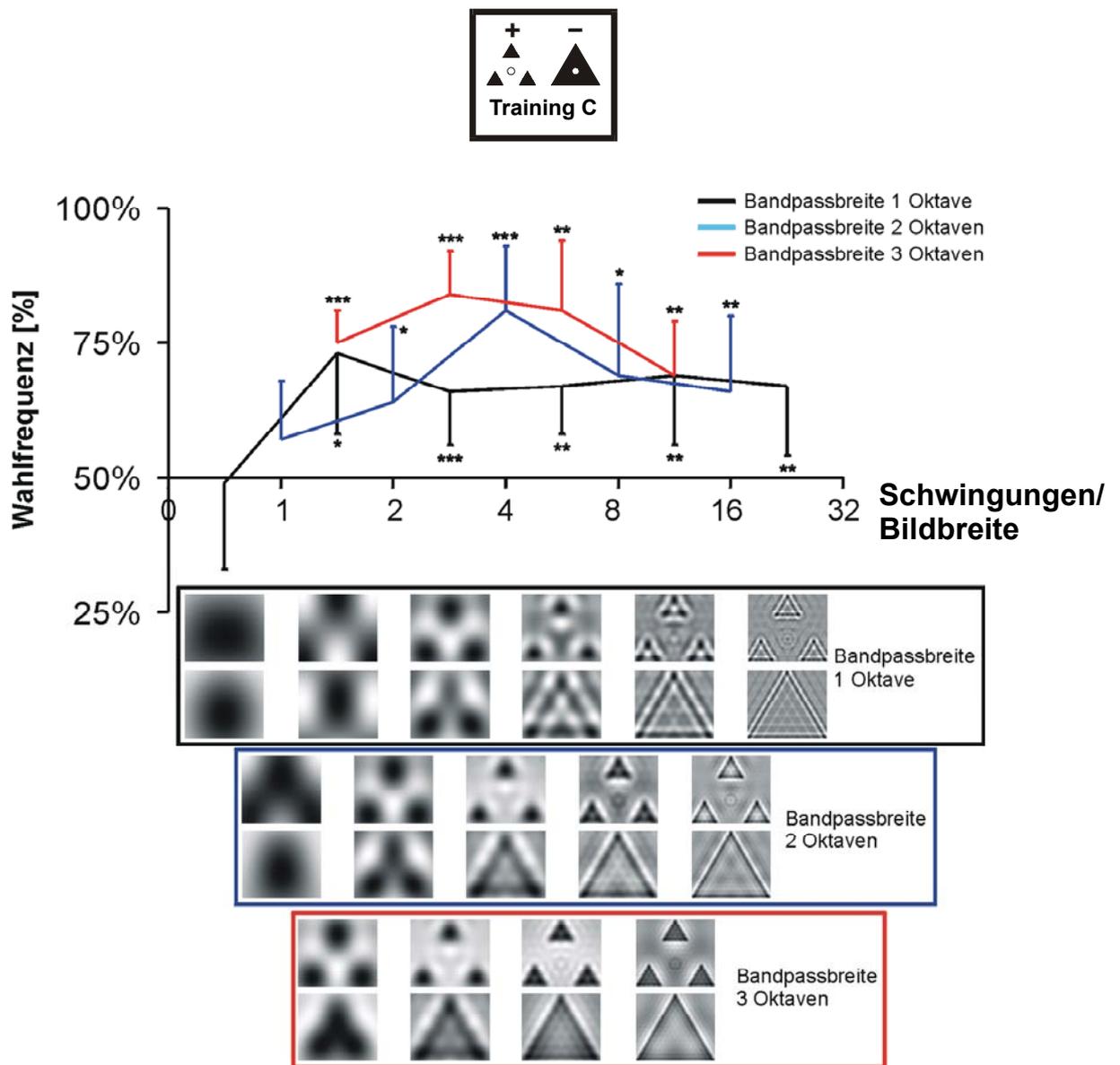


Abbildung 68: Generalisierungsleistung bei gefiltertem Dressurpaar mit sich ändernder Breite des Bandpassfilters (3 Oktaven, 2 Oktaven, 1 Oktave) nach Training C (schwarzer Kasten): Tests zwischen jeweils dem oberen Muster gegen das untere Muster; Wahlfrequenz bezogen auf jeweils obere Reihe; Signifikanz der Wahlfrequenzen symbolkodiert ($p < 0,05$ (*); $p < 0,01$ (**); $p < 0,001$ (***) , Tierzahl: $N = 7 - 10$).

Bewertete man die Diskriminierungsleistung der Bienen in Tests gegen das ungefilterte TR+ (Abbildung 67), entschieden sich die Bienen in Tests gegen Muster, die Frequenzen von nur einer Oktave enthielten (schwarze Kurve). Diese Unterschiede waren immer signifikant ($p < 0,001$), unabhängig welche Frequenzen das Bandpassfilter enthielt. Die Wahlfrequenzen stiegen jedoch im Randbereich auf über 80 % für das ungefilterte Muster an (Filterungen mit 0 – 1 Schwingung/Bildbreite bzw. 16 – 32 Schwingungen/Bildbreite, Abbildung 67 schwarze Kurve: Tests ganz links und rechts). Testete man dieselben Muster gegen das gefilterte TR- (Abbildung 68), zeigte sich, dass eine Oktave in der Regel aber schon genügend Informationen enthielt, um Musterdiskriminierung möglich zu machen (signifikant mit $p < 0,05$). Die Wahlfrequenzen erreichten allerdings in keinem der Fälle Unterscheidungsniveaus über 75 % und die Filterungen mit dem schmalsten Bandpass (0 – 1 Schwingung/Bildbreite) wurden nicht diskriminiert (Abbildung 68 schwarze Kurve, Test ganz links).

Wiederholte man die Testreihen mit Bandpassfiltern über zwei bzw. drei Oktaven (blaue bzw. rote Kurve), unterschieden die Bienen die Filterungen signifikant vom ungefilterten TR+, wenn entweder sehr hohe

oder sehr niedrige Frequenzen in den Bandpassfilterungen enthalten waren ($p < 0,01$, Abbildung 67 blaue und rote Kurve, jeweils Tests ganz links und rechts). Die Diskriminierung des Dressurpaars wurde bei diesen Frequenzen in der Regel schlechter (Abbildung 68 blaue und rote Kurve, jeweils Tests ganz links und rechts). Im Frequenzbereich von 2 - 8 Schwingungen/Bildbreite verbesserte sich allerdings die Diskriminierung für das Dressurpaar. Filterungen von TR+ wurden vom ungefilterten Original nicht mehr signifikant unterschieden. Offenbar enthielten diese mittleren Frequenzen besonders wichtige Informationen sowohl zur Musteridentifikation wie auch zur Musterdiskriminierung.

Zusammenfassend konnte geschlossen werden, dass zur Musterdiskriminierung zwar die Frequenzen einer Oktave genügten, wenn man vom unteren Randbereich des Frequenzraumes absah. Zur ausreichenden Wiedererkennung von TR+ benötigten die Bienen jedoch mehr Informationen, zumindest die Frequenzen von zwei besser drei Oktaven, wobei dem Frequenzbereich von 2 - 8 Schwingungen/Bildbreite besondere Bedeutung zukam, da die Wahlfrequenzen hier besonders hoch (für Tests auf das Dressurpaar) bzw. sehr klein waren (in Tests gegen TR+).

3.7.3.2 Zunahme der bewerteten Bildinformation durch Verbreiterung des Bandpassfilters

Nachdem festgestellt wurde, daß die Bienen die Muster besser diskriminierten, wenn sie Frequenzen zwischen 2 und 8 Schwingungen/Bildbreite enthielten, war von Interesse, in wie weit zusätzliche Frequenzen zusätzlichen Informationsgehalt lieferten. Daher wurden Bienen der Dressur C mit Testpaaren von Filterungen aus TR+ konfrontiert, die durch unterschiedlich breite Bandpassfilter entstanden waren. Es wurden Filterungen von zwei, drei bzw. vier Oktaven in verschiedenen Bereichen des Frequenzbandes gegeneinander getestet (Abbildung 69). Die Wahlfrequenzen ließen erkennen, dass Filterungen aus breiteren Bandpassfiltern stets vor den Mustern nach schmalerer Bandpassfilterung präferiert wurden. Das gefilterte Muster mit 0 - 2 Schwingungen/Bildbreite wurde dabei stets am deutlichsten vermieden. Es war eine Tendenz erkennbar, wonach zusätzliche höhere Frequenzen die Differenzierungsleistung der Bienen nicht so stark verbesserten wie zusätzliche tiefe Frequenzen (Abbildung 69 Test 1 und 4, 4 und 6 bzw. 5 und 7). Dabei war es unerheblich, ob der Frequenzzuwachs innerhalb oder außerhalb des Bereiches von 2 - 8 Schwingungen/Bildbreite lag, vorausgesetzt, ein Teil der Frequenzen lag innerhalb dieses Bereichs (Abbildung 69 Tests 2, 4, 5). Der Beitrag zur Musterunterscheidung durch die Strukturinformation höherer Frequenz war kleiner als die Informationen tiefer Frequenzen und daher für Bienen, die nur grobe Mustereigenschaften bewerteten, nur von geringer Bedeutung. Somit bedeuteten zusätzliche Frequenzen durch eine Verbreiterung des Bandpassfilters nicht unbedingt weiteren Informationszuwachs. Das Ergebnis war jedoch nicht eindeutig, da das auffällig vermiedene gefilterte Muster mit 0 - 2 Schwingungen/Bildbreite in allen Tests vermieden wurde, so dass die Ursache nur im Muster selbst liegen konnte.

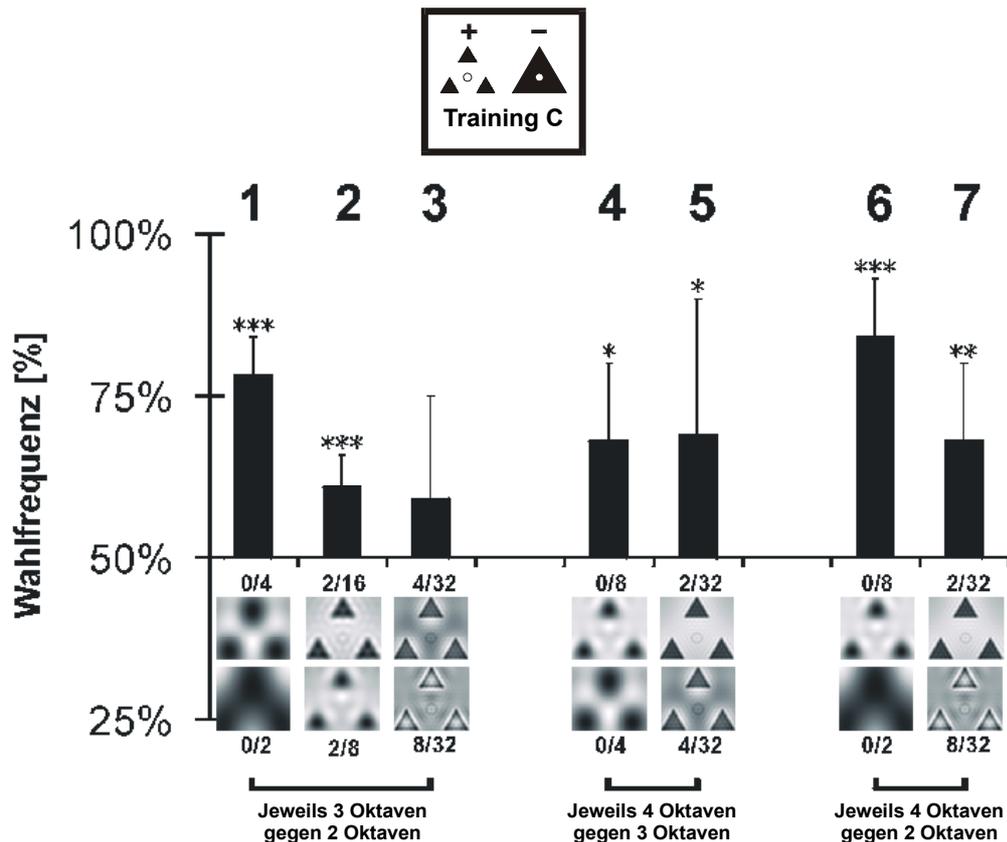


Abbildung 69: Differenzierungsleistung der Bienen zwischen gefilterten Mustern, die sich in der Breite des Bandpassfilters unterscheiden: Säulen 1 - 3: 3 Oktaven Breite gegen 2 Oktaven; Säulen 4 - 5: 4 Oktaven Breite gegen 3 Oktaven; Säulen 6 - 7: 4 Oktaven Breite gegen 2 Oktaven; Piktogramme zeigen im Test verwendete Muster; Filtergrenzen werden oberhalb und unterhalb der Piktogramme angegeben: untere Filtergrenze/obere Filtergrenze in Schwingungen/Bildbreite; Wahlfrequenz jeweils bezogen auf obere Reihe, Piktogramme des Dressurparadigmas in schwarzem Kasten angegeben, Signifikanz der Wahlfrequenzen: (***) $p < 0,001$, (**) $p < 0,01$, (*) $p < 0,05$, Tierzahl: $N = 6 - 9$.

3.7.3.3 Unterscheidung der Hochpass- und Tiefpassfilterungen

Inwieweit ließen sich die Unterschiede im Wahlverhalten der Bienen im vorigen Kapitel in Bezug auf den Informationsgehalt von tieferen und höheren Frequenzen auf einen Unterschied in der Bewertung von tieferen und höheren Frequenzen erklären? Dazu wurden die Bienen der Dressur C mit gefilterten Mustern konfrontiert, die den gesamten tieferen bzw. den gesamten höheren Frequenzbereich (soweit dargestellt) enthielten (vergleiche Kapitel 3.7.2). In Tests wurden stets diejenigen Muster gegeneinander getestet, die in Tests gegen TR+ gleich stark vermieden wurden. Abbildung 70 zeigt Ergebnisse dieser Tests, wobei hier Test 1 zwischen Filterungen gemacht wurde, die beide von TR+ mit 80 % Wahlfrequenz vermieden wurden. Beide Muster enthielten keine Frequenzen des Bereichs von 2 - 8 Schwingungen/Bildbreite. Das höherfrequente Muster wurde signifikant ($p < 0,02$) vor dem tieferfrequenten bevorzugt. Diese Bevorzugung deckt sich mit der Beobachtung, dass Bienen das höherfrequente Muster im Gegensatz zum tieferfrequenten Muster sowohl vor dem gefilterten als dem ungefilterten TR- präferierten ($p < 0,01$, Abbildung 65 und Abbildung 66). Das tieferfrequente Muster mit 0 - 2 Schwingungen/Bildbreite wurde jedoch niemals von den Bienen mit TR+ generalisiert. Die anderen Tests in Abbildung 70 zeigen zudem, dass Bienen sonst keine Unterschiede zwischen tieferfrequenten bzw. höherfrequenten Mustern machten, unabhängig davon, ob die gegeneinander getesteten Muster von TR+ mit 75 % Wahlfrequenz bzw. überhaupt nicht mehr unterschieden wurden (Abbildung 65 und Abbildung 66). Das bedeutete, enthielt das gefilterte Abbild Frequenzen des Bereichs von 2 - 8 Schwingungen/Bildbreite, bewerteten die Bienen keine Unterschiede zwischen den Mustern. Es bestand jedoch eine kleine Tendenz, das höherfrequente Muster zu präferieren, wobei die Wahlfrequenz im Mittel 60 % nicht überstieg und nie signifikant wurde (Abbildung 70 Test 2 und 3).

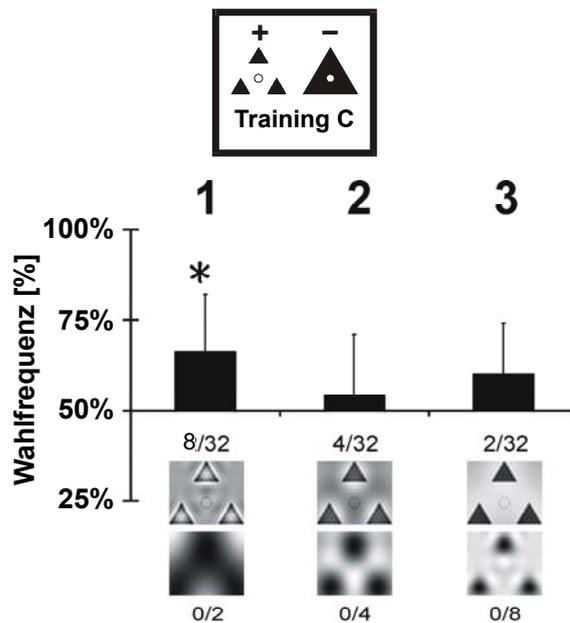


Abbildung 70: Differenzierungsleistung der Bienen für bandpassgefilterte Muster, die im Vergleich zu TR+ jeweils gleich stark präferiert bzw. vermieden wurden; Kontrolle des Einflusses von hohen und tiefen Frequenzen auf Wahlverhalten; Piktogramme zeigen im Test verwendete Muster; Filtergrenzen werden oberhalb und unterhalb der Piktogramme angegeben: untere Filtergrenze/obere Filtergrenze in Schwingungen/Bildbreite; Tests zwischen jeweils dem oberen Muster gegen das untere Muster; Wahlfrequenz bezogen auf obere Reihe; Piktogramme des Dressurparadigmas in schwarzem Kasten angegeben; Signifikanz der Wahlfrequenzen: (*) $p < 0,05$ (Tierzahlen: $N = 6 - 8$).

3.7.4 Zusammenfassung: Versuche mit Fourier-gefilterten Mustern

Die Versuche mit Fourier-gefilterten Abbildungen abgeleitet vom Dressurpaar C zeigten, dass Bienen nur einen geringen Bereich des gesamten, im Bild enthaltenen Frequenzspektrums benötigten, um sowohl das Dressurpaar zu diskriminieren bzw. TR+ zu generalisieren. Dabei war der Frequenzbereich, der zur Generalisation von TR+ benötigt wurde, größer, als der zur Diskriminierung des Dressurpaars. Für beide Aufgaben waren jedoch der Frequenzbereich der dritten und vierten Oktave besonders wichtig, dieser Bereich entspricht Frequenzen von 2 bis 8 Schwingungen/Bildbreite. Erst wenn dieser Frequenzbereich in den Filterungen enthalten war, wurde TR+ generalisiert bzw. stiegen die Wahlfrequenzen für das Dressurpaar an (signifikante Diskriminierungen des Dressurpaars begannen allerdings schon bei 60 %). Zusätzliche Frequenzen vermehrten die Ähnlichkeit zu TR+ unter der Voraussetzung, dass das Bild überhaupt Frequenzen aus dem Bereich von 2 - 8 Schwingungen/Bildbreite enthielt. Dabei spielte es keine Rolle, welche weiteren Frequenzinformationen hinzukamen. Diese Befunde zeigten die Wichtigkeit des Frequenzbereichs von 2 - 8 Schwingungen/Bildbreite für die Mustererkennung der Bienen nach Training C. Die Bienen machten keinen allgemeinen Unterschied zwischen hochpassgefilterten und tiefpassgefilterten Mustern. Filtereigene Merkmale, wie zum Beispiel der graue Hintergrund, wurden durch die Bienen nicht ausgewertet.

4 Diskussion

4.1 Ergebnisübersicht

Bei der in dieser Arbeit vorgestellten Versuchsanordnung stand den Tieren frei, Muster sowohl als retinotopie Abbilder zu lernen und diese Schablonen durch Template-Matching mit neuen Testmustern zu vergleichen (Wehner & Lindauer 1967; Wehner 1969; Cruse 1974; Gould 1985; Gould & Towne 1988; Gould 1990; Dill, Wolf et al. 1993; Dill & Heisenberg 1995; Cheng 1999b) oder die Muster durch Parameterextraktion in einzelne bzw. mehrere Mustermerkmale zu zerlegen, diese Merkmale zu lernen und mit präsentierten Testmustern zu vergleichen (Hertz 1935c; Menzel 1990; Giurfa, Nunez et al. 1995; Ronacher 1998; Ernst & Heisenberg 1999; Hempel de Ibarra, Giurfa et al. 2002). Es sollte untersucht werden, welche Auswertestrategie die Tiere bei der Mustererkennung bevorzugt verfolgten, wenn beide Strategien zu einer guten Unterscheidung der Muster führten.

Die Ergebnisse erbrachten klare Evidenz, dass die Bienen Muster nicht entsprechend eines Template-Matching-Mechanismus bewerteten, wenn weitere Mustereigenschaften für eine Bewertung entsprechend einer Parameterextraktion zur Verfügung standen. Dieses Ergebnis blieb auch erhalten, wenn die ausgewerteten Flächenüberlappungsgrade entsprechend der Verzerrung des Musters im Bienenauge gewichtet wurden. Die Auswertung des Flächenüberlappungsgrads Q des Testmusters mit dem belohnten Trainings-Muster TR+ beschrieb das Wahlverhalten nur dann, wenn weitere die Muster unterscheidende Merkmale fehlten. Dies traf jedoch nur zu, wenn das belohnte Dressurmuster TR+ eine größere, kompakte Schwarzfläche besaß (Dressuren A und B). War TR+ ein stärker gegliedertes Muster mit geringerer Schwarzfläche (Dressur C), bewerteten die Bienen den Flächenüberlappungsgrad mit TR+ nicht (Kapitel 4.2). Es zeigte sich, dass Bienen bei den reziproken Dressuren (Training A und C) unterschiedliche Mustereigenschaften bewerteten, die sich nicht aus der symmetrischen Umkehrung der Mustermerkmale ergaben. In beiden Fällen wurden nur sehr einfache, grobe Parameter ausgewertet, die auch bei unscharfer Wahrnehmung noch erfüllt wurden. Bei Dressur A wurde das Vorhandensein einer kompakten Schwarzfläche und bei Dressur C die Zerstretheit der kleinen Schwarzflächen (*pattern disruption*), die um das Belohnungsröhrchen herum angeordnet waren, bevorzugt. Feine Mustereigenschaften wie die Lage der Kanten, Ecken oder Verschiebungen von Musterteilen wurden zum Teil ebenfalls bewertet, besaßen jedoch nur untergeordneten Informationsgehalt (Kapitel 4.3).

Das in den Testphasen dokumentierte Flugverhalten erbrachte keine Evidenz, dass Bienen Kanten folgten bzw. gezielt besondere Musterbereiche anfliegen oder das Flugverhalten in anderer Hinsicht nutzten, um Muster entsprechend des Template-Matching-Mechanismusses bzw. der Parameterextraktion auszuwerten. So wurden die Flugbewegungen nicht dazu eingesetzt, möglichst große Überlappungsflächen des bewerteten Musters zu erreichen, weder durch die Wahl des Fixierungsabstands noch durch gezieltes Fixieren bestimmter Musterbereiche. Die Bienen suchten zwar bevorzugt ausgewertete Musterbereiche signifikant häufiger auf, zeigten jedoch keinerlei Skannverhalten (Kapitel 4.7.3).

Es wurden Experimente mit Fourier-gefilterten Abbildern der Dressurmuster durchgeführt, um Hinweise auf die Auswertegenauigkeit der Mustererkennung von Bienen zu erhalten. Es wurde nachgewiesen, dass Bienen tatsächlich nur einen sehr kleinen Frequenzbereich der bildlichen Information für die Musterbewertung benötigten, wobei den Frequenzen im Bereich zwischen zwei und acht Schwingungen/Bildbreite besondere Wichtigkeit zukam. Diese Frequenzen entsprachen in drei Zentimetern Flugabstand Schwarzbereichen von 0,6 cm bis 2,5 cm. Es ließ sich keine Evidenz dafür finden, dass Bienen tieffrequente Abbilder vor hochfrequenten Bildern bevorzugen. Insgesamt ließen die Untersuchungen jedoch vermuten, dass die Organisation der Neuronen im Zentralen Nervensystem der Insekten Ähnlichkeiten zum menschlichen Kortex aufweist oder zumindest vergleichbare Leistungen erbringt (Kapitel 4.4 und 4.5).

Die Diskussion der vorliegenden Ergebnisse vor dem Hintergrund einer möglichen Landmarkenerkennung der hier verwendeten großen Muster, erbrachte keinerlei Hinweise, dass die Bienen bei der hier verwendeten Versuchsanordnung die Muster wie Landmarken gelernt haben könnten (Cartwright & Collett 1983; Gould 1988b; Judd & Collett 1996; Judd & Collett 1998; Cheng 1999b). Zudem wurde das Grundproblem der Entscheidungsfindung durch kompensatorische und sogenannte Frugale Heuristiken in Bezug auf ihre ökologische Bedeutung und den für das Tier damit verbundenen energetischen Aufwand diskutiert (Gigerenzer & Todd 1999). Dabei ließ sich nachweisen, dass bestimmte Frugalheuristiken (vor allem die *Take-the-Best*-Heuristik) das Verhalten der Bienen sowohl nach Dressur A wie nach Dressur C vorhersagen können (Kapitel 4.8 und 4.9).

4.2 Bewerten Bienen Muster gemäß retinotoper Template-Matching-Mechanismen?

4.2.1 Abgestuftes Wahlverhalten als Hinweis auf Template-Matching-Mechanismen

Ein Teil der Mustererkennungsleistungen von Insekten konnte durch Auswertung retinotoper Abbilder der Dressurmuster beschrieben werden (Wehner & Lindauer 1967; Gould 1985; Dill, Wolf et al. 1993; Dill & Heisenberg 1995). Inwieweit wendeten Bienen diese Template-Matching-Mechanismen zur Bewertung von Musterunterschieden an, wenn wie in den hier vorgestellten Versuchen parallel die Möglichkeit bestand, weitere Musterparameter zu extrahieren?

Die Ergebnisse der Versuche mit verschiedenen großen Abbildern von TR+ (Abbildung 18) und abgewandelten Testmustern (Abbildung 19) stützten die Hypothese, dass Bienen zur Bewertung von Musterähnlichkeiten zum Teil den Flächenüberlappungsgrad auswerteten. Auch Tests mit abgewandelten Mustern (Sterne und offene Dreiecke) gegen TR+ zeigten eine dem Flächenüberlappungsgrad entsprechende, abgestufte, signifikante Wahlreaktion (Abbildung 20 A und B Test 2 – 5). Das Verhalten der Bienen ließ sich also in bestimmten Testsituationen durch ein Template-Matching und Auswertung des Flächenüberlappungsgrads mit TR+ (Fläche Q) voraussagen. Diese Befunde ähnelten Testergebnissen mit fixierten Taufliegen (*Drosophila melanogaster*) im Drehmomentsimulator (Dill, Wolf et al. 1993; Dill & Heisenberg 1995), wenn für den Template-Matching-Mechanismus von der Auswertung innerer Abbilder (*eidetic images*) mit retinotoper, global ausgewerteter Rezeptorenanordnung im Zentralen Nervensystem ausgegangen wird (Wehner 1968). Wiedererkennung erfordert dabei identische Reizung benachbarter Rezeptoren bei Test- und gelerntem Muster (Cartwright & Collett 1983).

Um die Anwendungsmöglichkeiten von Template-Matching-Mechanismen zu verbessern, wurde die Auswertung des inneren Bildes um die zusätzliche Auswertung von Konturdichte und Flächenzueinander erweitert (Anderson 1977c), die Bienen auch bei rotierten Mustern wiedererkennen können sollten. Unabhängig davon wurde nachgewiesen, dass durch eidetisches Template-Matching auch Generalisierungsleistungen vorausgesagt werden können (Ronacher & Duft 1996). Generalisation war bisher stets ein Hinweis auf reine parametrische Musteranalyse (Gould 1985). Neben dem Verhalten fixierter Taufliegen (*Drosophila melanogaster*) im Flugsimulator konnte vor allem die Landmarkenorientierung von Bienen und Ameisen durch Template-Matching-Mechanismen vorhergesagt werden. Dabei werden Zielorte mit Hilfe der Anordnung und der relativen Größe der Landmarken aus dem Verhältnis von Abstand und Absolutgröße erkannt (Cartwright & Collett 1983; Collett 1992). Spätere Arbeiten rückten von einem stark piktoral aufgebauten Gedächtnis ab und erweiterten das Landmarken-Template durch Flugvektoren und Anflugswinkelwinkel (Cheng 1999a), sowie die Form und Position der Kontrastkanten (Judd & Collett 1996; Judd & Collett 1998), wodurch die eidetische Abbildung im Zentralen Nervensystem nicht mehr allein durch einen Pixel für Pixel aufgebauten Snapshot repräsentiert sein kann. Landmarken werden durch einen Template-Matching-Mechanismus identifiziert und triggern dann das Flug- bzw. Laufverhalten, das Bienen bzw. Ameisen zum Ziel bringt (Collett, Dillmann et al. 1992; Collett, Fry et al. 1993; Fry 1999; Fry & Wehner 1999; Bisch-Knaden & Wehner 2001; Fry & Wehner 2002).

Abgesehen von einer Korrelation mit dem Flächenüberlappungsgrad Q waren Korrelationen mit weiteren globalen Eigenschaften der Muster denkbar. Die Flächeninhalte der Fehlfläche T und der Restfläche R (Abbildung 6) oder die Konturlänge ergaben jedoch keinerlei weiter verbesserte Beschreibung des Wahlverhaltens, auch nicht wenn für die Korrelationen Flächeninhalte und Konturlängen verknüpft wurden (Schnetter 1968; Cruse 1972a; 1974; Anderson 1977c). Die Bienen werteten nur den Flächenüberlappungsgrad mit TR+ (Fläche Q) aus, ohne die Restfläche R oder die Konturlänge K mit einzubeziehen (Abbildung 22, Abbildung 23 und Abbildung 24). Es bestand daher auch kein Unterschied zwischen Trainingsparadigma A (beide Dressurmuster mit gleicher Konturlänge) und Trainingsparadigma B (Konturlänge von TR+ dreifach größer als Konturlänge von TR-). Dieser Mechanismus der Musterbewertung erlaubt jedoch keine Erklärung von Rotationsinvarianz (Gould 1990).

Die vorliegenden Ergebnisse deuten auf eine Beteiligung der Template-Matching-Mechanismen bei der Identifikation von Schwarzweißmustern hin. Welchen Stellenwert nimmt also ein flächengebundener retinotoper Template-Matching-Mechanismus bei der Mustererkennung im visuellen System der Insekten ein. In welchen Situationen wurden von den Bienen bei der Bewertung schwarzweißer Muster tatsächlich Templates analysiert: War Template-Matching wirklich eine gleichwertige Alternative zur Parameterextraktion oder nur eine zum Teil zur Musterdiskriminierung ausreichende Vorstufe der Bildanalyse (Gould 1984; Gould & Towne 1988; Collett 1993)?

4.2.2 Bewertung des Flächenüberlappungsgrads Q mit dem belohnten Muster TR+

Aus den oben besprochenen Ergebnissen ergab sich die Frage, inwieweit Bienen ausschließlich Template-Matching-Mechanismen zur Anwendung brachten und Muster nur auf der Basis des Flächenüberlappungsgrads mit TR+ bewerteten. Die Ergebnisse der Tests zwischen den Sternen und den offenen Dreiecken gegen die kleinere Kreisscheibe mit Bienen der Dressuren A und B (Abbildung 20) machten deutlich, dass die Musterevaluierung nicht ausschließlich aufgrund des Flächenüberlappungsgrads geschah, da zum Beispiel die Kreisscheibe vor flächengleichen Sternen und offenen Dreiecken bevorzugt wurde. Auch in kritischen Tests mit flächengleichen Musterpaaren, die zusätzlich deutlich unterscheidbare Merkmale des belohnten Dressurmusters TR+ und des unbelohnten Dressurmusters TR- besaßen, wählten Bienen nicht gemäß der Erwartung eines Template-Matching-Mechanismus (Abbildung 21 Training A). Bienen präferierten nach Dressur A durchweg Muster mit kompakter zentraler Schwarzfläche, unabhängig vom Flächenüberlappungsgrad der Testmuster mit TR+. Sie bevorzugten dabei sogar den schmaleren der Sterne trotz eines geringeren Flächenüberlappungsgrads vor dem dickeren offenen Dreieck (Abbildung 21 Training A Test 4). Die Bienen hatten sich somit nicht entsprechend eines Template-Matching-Mechanismus entschieden, sondern mit Hilfe eines durch Parameterextraktion aus TR+ gewonnenen Mustermerkmals. Bienen wählten daher in Konkurrenzsituationen die Muster entsprechend den mit TR+ übereinstimmenden Musterparametern und bewerten die Muster nicht mehr gemäß des Vergleichs der Flächenüberlappung mit TR+.

Es blieb einzuwenden, dass Dressur A im zentralen Musterbereich auch den größten Unterschied des Dressurmusterpaars besaß (Abbildung 13). Die Bienen entschieden sich somit sinngemäß entsprechend dieses antrainierten Unterschieds. Bienen der Dressur B waren dagegen auf zwei Muster mit identischer Zentrumsfarbe und dem größten Musterunterschied in der Musterperipherie dressiert worden und sollten bei kritischen Tests Muster mit schwarzer Musterperipherie bevorzugen. Das Wahlverhalten der Bienen nach Dressur B zeigte jedoch dieselben Präferenzen wie das Verhalten der Bienen nach Dressur A (Abbildung 21 Training B). Das Wahlverhalten war somit nicht Folge eines hervorstechenden Merkmalunterschieds des Dressurmusterpaars und völlig unabhängig vom Flächenüberlappungsgrad des Musters mit TR+. Der bei beiden Dressuren A und B bevorzugte Parameter war das kompakte schwarze Zentrum, völlig unabhängig von der Art des unbelohnten Musters und dessen Unterschied zu TR+. Damit waren die ausgewerteten Musterparameter der Dressurpaare A und B vor allem Eigenschaften des jeweils identischen belohnten Musters, ohne weiteren Einfluss der abweichenden TR-.

Ähnliche Ergebnisse erbrachten auch spätere Versuche mit fixierten Taufiegen (*Drosophila melanogaster*), wonach die Musterbewertung der fixierten Fliegen ebenfalls nicht ausschließlich auf den Flächenüberlappungsgrad gestützt wird, sondern zum Beispiel die unterschiedliche Lage des Musterschwerpunktes (*Center-of-gravity*) ausgewertet wurde (Ernst & Heisenberg 1999). Auch der Vergleich mit Computersimulationen macht deutlich, dass selbst die Navigation und Landmarkenorientierung sich nicht, wie bisher vorgeschlagen, ausschließlich auf die Auswertung von Templates stützt (Cartwright & Collett 1983), sondern auch beim Landmarkenlernen Parameterextraktion eingesetzt werden kann, zum Beispiel die Analyse der Kontur und des Schwerpunkts der Landmarke (Möller 2001).

In den vorliegenden Versuchen bezogen die Bienen den Flächenüberlappungsgrad Q bei der Musterbewertung noch untergeordnet mit ein. Zuerst evaluierten Bienen andere extrahierte Mustereigenschaften und entschieden sich erst bei Fehlen bzw. der Übereinstimmung der Merkmale gemäß des Flächenüberlappungsgrads. Gegen eine ausschließliche Auswertung des Flächenüberlappungsgrads spricht, dass Bienen des Dressurparadigmas C den Flächenüberlappungsgrad von Testmustern offenbar nicht beachteten und nach Dressuren A und B sehr gut unterschiedene Testmuster überhaupt nicht diskriminierten (Abbildung 25 bis Abbildung 27). Diese Muster unterschieden sich nach Dressur C entweder anhand keiner Mustereigenschaft, oder beide getesteten Muster waren für die Bienen im Vergleich zu TR+ gleich unähnlich. Bienen präferierten nach Dressur C sogar Muster, die keine Flächenüberlappung mit dem belohnten Muster mehr aufweisen (zum Beispiel das rotierte Abbild von TR+, die größenvariierten Abbildungen von TR+ bzw. den rotierten Mitsubishi-Sternen oder den großen Ring: Abbildung 28, Abbildung 31 B und C, Abbildung 48 Tests 2, 8-9 und Abbildung 49). Die Mustergeneralisation erfolgte also vollkommen unabhängig von der Flächenüberlappung mit TR+, entgegen früherer Befunde mit derselben Versuchapparatur (Ronacher & Duff 1996).

Das scheinbare Nichtbewerten des Flächenüberlappungsgrads nach Dressur C konnte dabei Folge davon sein, dass bei Dressur C die gesamte Schwarzfläche des belohnten Musters TR+ von der Fläche des unbelohnten Musters eingeschlossen wurde und TR- zudem eine dreimal größere Schwarzfläche wie TR+ besitzt (Abbildung 13). Der Flächenüberlappungsgrad wäre dadurch kein notwendigerweise zu lernendes Merkmal des belohnten Musters mehr, wie zum Beispiel bei den Dressurparadigmen A und B, deren belohnte Muster flächenmäßig stets deutlich größer waren als TR-. Da aber auch bei den Dressu-

ren A und B der Flächenüberlappungsgrad nur untergeordnet zur Musterbewertung beitrug, war der Flächenüberlappungsgrad in keiner der verwendeten Dressuren ein wesentliches und ausschließliches Merkmal von TR+.

Diese Befunde galten bei der Annahme, dass Bienen jedes Muster stets von einem zentrierten Fixierungspunkt aus bewerteten. Prinzipiell wäre es möglich, durch Versetzen des Aufenthaltspunkts der Bienen diesen Fixierungspunkt aus dem Zentrum heraus zu verschieben, wodurch die Bienen zum Teil eine Vergrößerung des Flächenüberlappungsgrads mit dem eidetischen Bild von TR+ erreichen könnten. Untersuchungen zu den Aufenthaltshäufigkeiten vor rotierten und vergrößerten bzw. verkleinerten Mustern zeigten jedoch, dass Bienen den Fixierungspunkt vor den Mustern nie so anpassten, dass daraus eine Vergrößerung des Flächenüberlappungsgrads erreicht wurde (Efler & Ronacher 1999). Stattdessen hielten sich die Bienen vor TR+ genauso wie vor den abgewandelten Mustern stets im Abstand von bis zu 6 cm vor dem Musterzentrum auf (Abbildung 29 und Abbildung 30, Tabelle 8 und Abbildung 33 (Efler 2001)). Die Bienen flogen also im Falle der vergrößerten Abbilder nicht weiter entfernt von der Musterebene bzw. bei verkleinerten Abbildern nicht näher an die Musterfläche heran, um die Muster jeweils gleich groß (retinotop) abzubilden. Somit beruhte die Generalisierungsleistung der Bienen vor den größenvariierten bzw. rotierten Mustern nicht auf einer Anpassung des Fixierpunkts bzw. Anpassung des Sehwinkels, unter dem die Muster abgebildet wurden. Auch dieses Ergebnis war ein klarer Hinweis gegen eine Bewertung der Muster durch einen Template-Matching-Mechanismus.

Die freie Wahl des Bewertungsabstands war ein wesentlicher Unterschied zu Y-Wahl-tunnel-Versuchen. Dass Bienen den Fixierungsabstand nicht nachweisbar in Abhängigkeit von der Mustergröße wechselten, der Flächenüberlappungsgrad jedoch teilweise in die Bewertungen miteinbezogen wurde, wies darauf hin, dass Bienen zum Template-Matching entweder keinen festen Fixierungsabstand benötigten (Judd & Collett 1998; Srinivasan 1998) oder die Mustergröße parametrisch verglichen wurde (Ronacher 1979a; b). Die Größenabschätzung wäre zum Beispiel durch Verrechnung des Bildflusses möglich (Lehrer, Srinivasan et al. 1988; Lehrer & Srinivasan 1991; Lehrer & Collett 1994; Kimmerle, Egelhaaf et al. 1996), wobei die Muster bei der hier verwendeten Versuchsanordnung allerdings plan auf der Bildebene auflagen. Es wäre ebenso möglich, dass Bienen die Mustergröße durch Verrechnung von Abstand, Sehwinkel und Bildparallaxe absolut abzuschätzen (Horridge, Zhang et al. 1992). Das Verhalten der Bienen in den vorliegenden Versuchen unterstützte somit die Annahme einer Größengeneralisierung der Bienen unabhängig vom Grad der Flächenüberlappung mit TR+. Es spricht für eine echte Größenkonstanzleistung der Bienen, die unabhängig vom Dressurparadigma, optischem Fluss und Abstand ist.

4.3 Welche Mustereigenschaften ziehen Bienen zur Musterbewertung heran?

4.3.1 Bienen kehren Musterbewertungen nach reziproken Dressurparadigmen nicht symmetrisch um

Dressuren auf reziproke Dressurpaare erzeugen die Erwartung, dass Bienen bei Konfrontation mit gleichen Testserien ihr Bewertungsschema symmetrisch anpassen und umkehren. Mustereigenschaften können dabei durch gemeinsame Präsentation bei der Dressur so fest miteinander verknüpft sein (Parameterkombination), dass der Wegfall einer Eigenschaft die Erkennung anderer Eigenschaften ebenfalls verhindert, bzw. die Wahlreaktion für bestimmte Muster verkleinert (Bogdany 1979). Die Umkehr der Belohnungen mancher Musterpaare kann dabei zur Umkehr des Bewertungsschemas führen (symmetrische Dressuren), während andere Musterpaare unabhängig voneinander in unterschiedlicher Weise bewertet werden (asymmetrische Dressuren) (Schnetter 1972). Wehner beschreibt in vergleichbarer Weise, dass Bienen sich zwar auf einen breiteren Streifen gegen einen schmaleren Streifen gleicher Orientierung dressieren lassen, jedoch nicht auf die reziproke Lernsituation (Wehner 1968). Offenbar hängt es von der Musterkombination ab, inwieweit sich vergleichbare bzw. umkehrbare Bewertungsschemas für die Bienen erschließen. Dabei können Parameter ganz unterschiedlicher Reizqualität wie Farben und Duft kombiniert werden, die dann bei der Wahrnehmung des einen Reizes die Erinnerung an den anderen Reiz auslösen (Bogdany 1979; Abdulla 1998; Srinivasan, Zhang et al. 1998). Bei jeder Dressuraufgabe wird zudem der Kontext mitgelernt. Die Insekten müssen daher in der Lage sein, die Mustermerkmale vom Hintergrund des Kontextes abzulösen und getrennt zu lernen. Hierbei wird dem Pilzkörper im Zentralen Nervensystem der Insekten große Bedeutung zugewiesen (Mizunami, Weibrecht et al. 1998; Gronenberg 1999; Liu, Wolf et al. 1999), auch wenn der Pilzkörper nicht direkt für die Lernfähigkeit visueller Reize notwendig ist (Wolf, Wittig et al. 1998). Noch wesentlicher bleibt aber, dass Bienen das geeignetste Merkmal zur Unterscheidung heranziehen. *Most salient cues* können dabei Merkmale sein, die adressierte Muster besonders gut unterscheiden oder durch das visuelle System besonders gut wahrgenommen werden (zum Beispiel Bildfluss, Farben,...), wobei die Wahrnehmung sowohl von

Situation wie vom Augenbereich abhängt (Zerrahn 1934; Anderson 1972; Gould 1985; Horridge, Zhang et al. 1992; Lehrer 1994; Heisenberg 1995; Lehrer 1998; 1999b). Die Bewertungsstärke für die Mustereigenschaften ist dabei unabhängig davon, ob die Parameter durch das Dressurdesign gezielt beeinflusst werden oder Folge einer natürlichen Hierarchie der Wahrnehmung sind (zum Beispiel Farbsättigung oder -konzentration, (Hertz 1933). Entscheidend für die Wahrnehmung und die Wahl des Parameters sind vielmehr die Aufmerksamkeit (*attention*) und die Unterscheidbarkeit (*saliency*) (Ronacher 1992a).

Beim Vergleich der reziproken Dressurparadigmen Training A zu Training C war daher die Erwartung, dass die Tiere nach dem Reziproktraining C in den kritischen Tests statt Muster mit schwarzem Zentrum Muster mit weißem Zentrum rund um das Röhrchen, das heißt die offenen Dreiecke vor den kompakten Sternen, bevorzugen sollten. Die Experimente zeigten jedoch, dass Bienen der Dressur C Sterne und offene Dreiecke überhaupt nicht unterschieden (Abbildung 27). TR- wurde stets erkannt, aber niemals vermieden (Abbildung 35). Bienen der Reziprokdressur bewerteten auch die übrigen Muster völlig anders als Bienen nach Dressur A (Abbildung 19 und Abbildung 20): weder die Muster mit weißem noch die Muster mit schwarzem Zentrum wurden bevorzugt (Abbildung 26 und Abbildung 27). Das gezeigte Wahlverhalten nach der Reziprokdressur war somit nicht symmetrisch. Dieses Ergebnis wird teilweise von früheren Befunden unterstützt (Schnetter 1968; 1972), vor allem bei der Verwendung von Dressurmusterpaaren mit unterschiedlicher Zentrumsfarbe. Demnach sollte die reziproke Dressur des Trainings B zu einer symmetrischen Bewertung der Mustereigenschaften führen, da hier sowohl TR+ wie TR- schwarze Musterzentren besaßen.

Es muss allerdings beachtet werden, dass Schnetters Arbeiten mit horizontalen Musterfläche durchgeführt wurden und daher nur teilweise mit den vorliegenden Ergebnissen vergleichbar sind. So wurden bei vertikaler Dressur auf Streifen unterschiedlicher Breite (besitzen jeweils schwarze Musterzentren) asymmetrische statt symmetrischer Ergebnisse nach reziproken Dressuren erhalten (Wehner 1968). Orientierungen von Streifenmustern wurden dagegen symmetrisch bewertet (Wehner & Lindauer 1967). Auch nach Dressur auf inverse Farbmuster mit chromatischem und achromatischem Kontrast, konnten Bienen Farbe wie Farbanordnung gleich gut generalisieren (Hempel de Ibarra, Giurfa et al. 2002). Unterschieden sich jedoch die Musterfarben bezogen auf den L-Rezeptor-Kontrast, wurden diejenigen Musterpaare besser gelernt, die den höheren L-Rezeptor-Kontrast in der Musterperipherie besaßen (Hempel de Ibarra, Giurfa et al. 2001). Demnach werden Musterpaare nicht grundsätzlich gleich wahrgenommen und symmetrisch gelernt. Stattdessen geschieht die Merkmalsauswahl in Abhängigkeit von den Mustermerkmalen und davon, welches Muster belohnt wird.

4.3.2 Bienen lernen die Eigenschaften des Dressurmusterpaars unterschiedlich gut

Die Erwartung bei einer Differenzdressur ist, dass Bienen aus dem Vergleich zweier parallel präsentierter Muster die Parameter lernen, die beide Muster am stärksten unterscheiden (Horridge, Zhang et al. 1992; Giurfa, Hammer et al. 1999). Inwieweit trägt das unbelohnte Muster bei der hier verwendeten Differenzdressur tatsächlich zur Auswahl der gelernten Mustereigenschaften bei? Je nach den hier verwendeten Dressursituationen lernten die Bienen unterschiedliche, voneinander unabhängige und grobe Mustereigenschaften, wobei vor allem Parameter bewertet wurden, die sich stark von den übrigen Mustern abhoben (*most salient cues*): das schwarze Zentrum bei Dressuren A und B und die Zerstreutheit des Musters bei Dressur C. Diese Eigenschaften wurden dabei scheinbar ausschließlich von TR+ abgeleitet, das gleichzeitig präsentierte TR- hatte offenbar keinen Einfluss auf die Auswahl und das Wahlverhalten nach Reziprokdressur war daher asymmetrisch.

Eine andere Ursache für das asymmetrische Lernen der Merkmale von Reziprokdressuren konnte der Umstand sein, dass die Muster eines Dressurpaars Eigenschaften besaßen, die von den Bienen unterschiedlich stark wahrgenommen wurden und unterschiedlich zur Wiedererkennung von TR+ beitrugen (Ronacher 1979a; 1994; 1998). Eine symmetrische Dressursituation entsteht dann bei der Verwendung von zwei Mustern mit gleich stark hervorstechenden Eigenschaften, die zum Abgleich der Dressurmustereigenschaften führt. Da bei der Reziprokdressur derselbe Abgleich mit umgekehrten Vorzeichen geschieht, führt dies zu einer symmetrischen Umkehr der Bewertung. Im Unterschied dazu besitzen demnach asymmetrische Dressurmusterpaare unterschiedlich stark hervorstechende Mustereigenschaften. Dadurch kommt es zu keinem Abgleich, was zur der unterschiedlichen Gewichtung der Merkmale des Dressurmusterpaars führt.

Läge die Ursache der asymmetrischen Bewertung demnach an einem fehlenden Abgleich, müsste TR- im Test schwach auf Grund seiner wenig bewerteten Merkmale gegen andere Muster vermieden werden. Wenn TR- bei der Dressur aktiv gelernt wurde, sollte es vor anderen Muster stark vermieden werden

(Vermeidungsstrategie). Sowohl bei Training A wie Training C wurde TR- allerdings niemals vermieden (Abbildung 34 Test 4 und 5 und Abbildung 35). Stattdessen wurde TR- nach Dressur A in Tests gegen das offene Dreieck sogar signifikant bevorzugt (Abbildung 34 Test 5). Dieses Verhalten könnte ein Artefakt einer stärkeren Vermeidung der offenen Dreiecksmuster sein. Aber auch bei Präsentation der Testmuster gegen ein statistisch verteiltes Schachbrettmuster als neutralem Reiz (*Lehrer, Horridge et al. 1995*) wurde TR- nicht vermieden. Das stets vermiedene kleinere der offenen Dreiecke wurde immer noch gleich häufig wie das Schachbrettmuster gewählt und somit ebenfalls aktiv nicht vermieden (Abbildung 34, Abbildung 35 und Abbildung 36). Daraus folgte, dass Bienen die Eigenschaften des unbehandelten Musters überhaupt nicht beachtetten und hier auch keine Vermeidungsstrategie von TR- lernten, selbst wenn Bienen grundsätzlich dazu in der Lage waren (*Grossmann & Beller 1971; Couvillon & Bitterman 1980; Gould 1986; Ronacher 1992a*). Das schwarze Zentrum war also kein herausstechendes Mustermerkmal als das weiße Musterzentrum war. Die Bienen lernten nur das jeweils hervorstechendste Merkmal von TR+.

Der fehlende Einfluss von TR- auf die Auswahl der gelernten Mustereigenschaften bei den vorliegenden Ergebnissen konnte dabei eine Folge des Dressuraufbaus sein, bei dem die Bienen sehr nah an die Muster heranflogen und so bei der musternahen Entscheidung beide Muster nicht mehr gleichzeitig sahen. Ähnliches Verhalten zeigen Bienen, wenn sie sehr nah an horizontal präsentierte, sehr große Muster heranfliegen können und bewerteten dann nur TR+ (*Schmetter 1968*). Die Situation entsprach damit eher einer Absolutdressur, wodurch sich die Unterschiede zu den Versuchsergebnissen mit Differenzdressuren im Y-Wahltrunnel bzw. mit Differenzdressuren auf horizontaler Fläche bei Präsentation mehrerer Muster erklären lassen (*Ronacher 1992a; Giurfa, Hammer et al. 1999*). Der Einfluss des unbehandelten Musters hing somit von der Präsentationsweise der Muster und dem Sehwinkel ab, unter dem Bienen die Muster bewerteten. Unklar blieb jedoch, warum bei früheren Beobachtungen (*Ronacher & Duft 1996*) das Bienenverhalten (trotz identischem Dressuraufbau und vergleichbar großer Muster) einen Einfluss von TR- und dessen Vermeidung zeigte. Denkbar ist aber, dass die Bienen in den vorliegenden Versuchen deutlich näher an die Musterflächen heranflogen und sich in größerer Nähe für die einzelnen Muster entschieden als in den vorangegangenen Versuchen.

4.3.3 Bienen nehmen Musterzerstreutheit (*pattern disruption*) bzw. Durchgängigkeit zum Zentrum als Mustereigenschaft wahr

Die bisherigen Testserien zeigten, dass Bienen nach Dressur A die Kompaktheit der Musterfläche auswerten konnten, die Musterkonturen aber nur eingeschränkt zur Bewertung der Ähnlichkeit heranzogen. Die Ergebnisse ließen sich nicht symmetrisch auf die Bienen der Dressur C übertragen, denn diese Bienen bevorzugten statt dessen Muster mit zerstreuter, nicht kompakter Schwarzfläche bzw. freier Durchgängigkeit zum Zentrum. Durchgängigkeit zum Zentrum ließ sich als Mustereigenschaft dabei entweder durch eine fehlende Überquerung der Schwarzflächen auf dem Weg der Bienen zum Zentrum beschreiben bzw. als Maß der Zerstreutheit der Schwarzfläche auf der Gesamtmusterfläche (*pattern disruption*). In früheren Arbeiten wurde dieses Mustermerkmal durch Einteilung in offene gegenüber geschlossenen Musterformen abgegrenzt bzw. durch das Maß des Konturzusammenschlusses, der Konturnähe oder der Konturstetigkeit beschrieben (*Zerrahn 1934; Hertz 1935a; Frisch 1965*).

Hinweise darauf, dass nach Dressur C die Zerstreutheit der Schwarzfläche die wesentlichste erlernte Eigenschaft von Mustern (*most salient cue*) war, ergab die Wahlreaktion der Bienen bezüglich den Mitsubishi-Sternen, die aufrecht oder rotiert gegen TR+ signifikant vermieden und gegenüber TR- signifikant bevorzugt wurden (Abbildung 48 B Tests 1 und 2). Der Mitsubishi-Stern besaß somit Eigenschaften, die zur Wiedererkennung von TR+ generalisiert wurden, sich dabei nach Rotation der Sterne nur geringfügig veränderten und weitgehend unabhängig von der Flächenüberlappung mit TR+ waren (Abbildung 48 Test 5). Dies erforderte die Betrachtung des Parameters Schwarzverteilung bzw. der Durchgängigkeit des Hintergrunds zum Zentrum.

Wenn Bienen der Dressur C vor allem die Durchgängigkeit zum Zentrum bzw. die Verteiltheit der Schwarzfläche (*pattern disruption*) bewerteten, sollten Ringmuster verschiedener Größe, die keinen Zugang zum Musterzentrum besitzen, vermieden werden. Um zusätzlich einen Einfluss der Überlappungsfläche auf die Bewertung auszuschließen, besaßen der größte und der kleinste Ring keinerlei Flächenüberlappung mit TR+. Die signifikante Bevorzugung von TR+ und dem Davidsstern vor den Ringen bestätigte eine Auswertung der Durchgängigkeit bzw. Zerstreutheit der Schwarzfläche (*pattern disruption*) (Abbildung 49 schwarze und lila Kurven). Im Unterschied zu den Ringen erfüllten, unscharf wahrgenommen, sowohl der Davidsstern wie auch die Mitsubishi-Sterne das Merkmal der Musterzerstreutheit (*pattern disruption*) (vergleiche Anhang D). Eine Überlegung wäre, dass die Öffnungen zwi-

schen den Schwarzflächen zum Zentrum hin als Öffnungen entsprechend der Landmarkenbewertung wahrgenommen wurden (Cheng 1999b). Oder Bienen bewegten sich entlang der Bereiche des geringsten optischen Flusses (Lehrer, Wehner et al. 1985). Allerdings ergaben die Auswertungen der Flugtrajektorien, dass schwarze Bereiche der Muster in gleicher Weise wie die weißen Bereiche überquert wurden. Auswertung gerichteter Flugtrajektorien konnte daher nicht als Grundlage für die Wahrnehmung der Zerstretheit der Muster angenommen werden (Abbildung 52). Die Bevorzugung der Ringmuster vor TR- und der großen Kreisscheibe (Abbildung 49 rote und grüne Kurve) deutete ebenfalls darauf hin, dass auch Ringe nach Training C entweder in irgendeiner anderen Weise den Parameter Musterzerstretheit (*pattern disruption*) erfüllten oder andere Eigenschaften besaßen, durch die TR+ generalisiert werden konnte.

Da der Davidsstern vor den Mitsubishi-Sternen und den offenen Dreiecken signifikant präferiert wurde (Abbildung 50 Tests 7-10), beruhte die Ähnlichkeit des Davidssterns mit TR+ vermutlich nicht allein auf der Auswertung der Musterzerstretheit bzw. des Zugangs zum Zentrum. Somit besaß der Davidsstern, abgesehen vom offenen Zugang zum Zentrum (diesen besitzen die Mitsubishi-Sterne ebenfalls) und der Zerstretheit der Schwarzfläche (sowohl bei Mitsubishi-Sternen wie auch bei den offenen Dreiecken vorhanden), zusätzliche übereinstimmende Merkmale von TR+. Auch die Bevorzugung der Ringmuster vor einigen anderen Mustern (Abbildung 49) zeigte, dass Durchgängigkeit zum Zentrum nicht das einzige gelernte Merkmal des Dressurparadigmas C war. Musterzerstretheit (*pattern disruption*) war ein wichtiges, jedoch nicht das einzige, Merkmal, das Bienen nach Training C im Test auswerteten.

Die Zerstretheit des Musters und die Offenheit des Zentrums floss also in die Bewertung nach Dressur C mit ein, wie es auch Angaben aus der Literatur erwarten lassen (Zerrahn 1934; Hertz 1935c; a). Diese Mustereigenschaft besaß jedoch nicht ganz die Merkmals-Qualität wie das schwarze kompakte Zentrum des Musters bei Paradigma A.

4.3.4 Bestimmte Mustermerkmale werden von den Bienen nur untergeordnet ausgewertet

4.3.4.1 Untergeordnete Bewertung der Kantenorientierung bzw. Konturlänge

Bienen waren in der Lage, neben der Zentrumsfarbe, der Überlappungsfläche mit TR+ und der Musterzerstretheit zusätzlich weitere Mustermerkmale auszuwerten. Die Bienen wählten die Muster jedoch nur dann gemäß dieser unauffälligeren Merkmale, wenn die auffälligeren Mustereigenschaften (*most salient cues*) fehlten bzw. beide Testmuster solche Merkmal gleichermaßen erfüllten. Wichtige untergeordnet bewertete Mustereigenschaften waren z. B. Musterkanten und ihre Orientierung, die Anzahl der Musterspitzen bzw. die Anzahl und Position von Schwarzflächen. Die mit solchen Merkmalen in Tests erhaltenen Wahlfrequenzen waren allerdings in der Regel eher niedrig. Äußere Form und Vorhandensein von Spitzen bzw. Kanten wurde von den Tieren zum Beispiel weniger stark bewertet als der Flächenüberlappungsgrad oder die Musterzerstretheit. Besaßen die bewerteten Muster zusätzlich *most salient cues*, war der Beitrag untergeordnet ausgewerteter Merkmale zur Musterunterscheidung vernachlässigbar.

Grundsätzlich können Kanten von Bienen leicht durch Abfliegen wahrgenommen werden (Lehrer, Wehner et al. 1985) und haben einen stark richtenden Einfluss auf das Flug- und Landeverhalten der Bienen (Lehrer, Srinivasan et al. 1990; Lehrer 1991b; 1998). Allerdings wurden bei diesen Versuchen häufig Streifenmuster und nicht Dreiecks- oder Kreisformen verwendet. Bienen waren auch in der Lage, nach Dressur auf geschlossene Musterformen (wie zum Beispiel bei den Dressurparadigmen A und B) Testmuster entsprechend der enthaltenen Kanten bzw. der eingeschlossenen Ecken zu bewerten (Campan & Lehrer 2002). Dabei konfrontierten Campan und Lehrer die Bienen allerdings in diesen Tests ausschließlich mit Mustern geschlossener Form, so dass Kanten bzw. Ecken vermutlich die wesentlichen Merkmale zur Diskriminierung des belohnten Musters waren. Diese Entscheidungssituation war vergleichbar den hier vorgestellten Tests gegen das negative Dreiecksmuster (Abbildung 46) bzw. die Tropfen- und Segmentmuster (Abbildung 47). Die hier vorgestellten Ergebnisse zeigten, dass Bienen, ohne gezielt darauf dressiert zu werden, eine schwache Präferenz für Kanten entwickelten. Auf diese Weise ließ sich die Bevorzugung von TR+ gegenüber dem rotierten Abbild von TR+ (Abbildung 46 A Test 1) bzw. des aufrecht orientierten gegenüber dem rotierten negativen Dreiecksmuster (Abbildung 46 B Test 3) erklären. Bienen nahmen Kanten bei den verwendeten Mustern also grundsätzlich wahr, bewerteten Kantenlage bzw. Kantenzueinander gegenüber anderen Mustereigenschaften aber deutlich geringer als erwartet (Hertz 1933; Zerrahn 1934; Wehner & Lindauer 1967; Jander 1969; Gould 1985; Giger & Srinivasan 1995; Judd & Collett 1996). Auch die Veränderungen von Kanten im wichtigeren unteren Sehbereich (Anderson 1977a; Zhang & Horridge 1992; Giger 1996; Giurfa, Hammer et al. 1999; Lehrer 1999a) hatten wenig Einfluss auf das Wahlverhalten der Bienen. Kanten bzw. eingeschlossene Ecken bewerteten

Bienen nur in Testpaaren ohne weitere Musterunterschiede (Abbildung 47). Die Unterbrechung von Kanten wurde von den Bienen nicht weiter bei ihrer Musterbewertung beachtet (Abbildung 46). Lokale Änderungen der Kantenorientierung wurde von den Bienen nicht ausgewertet. Gesamtriotierte Abbilder von TR+ wurden vom belohnten Muster zwar diskriminiert, dies geschah jedoch ebenfalls unabhängig von der lokalen Ausrichtung der Musterkanten (Abbildung 43). Diese Befunde werden von früheren Ergebnissen zur Orientierung von Streifenmustern unterstützt (Wehner 1975; Zhang & Horridge 1992). Bienen werteten Musterkanten und deren Orientierung somit nur untergeordnet aus.

Bienen sind grundsätzlich in der Lage sind, Orientierungen wahrzunehmen, ohne dass Bienen während der Tests die Muster entlang der Kanten bzw. seriell in Zeilen (Skannen) abfliegen müssen (Frye & Olberg 1995; Chandra, Geetha et al. 1998). Die Orientierungswahrnehmung der Insekten ist damit nicht von der Eigenbewegung der Tiere abhängig (Lehrer, Wehner et al. 1985; Srinivasan, Zhang et al. 1993). Die Vernachlässigung der Auswertung der Kantenorientierung in den vorliegenden Versuchen war also nicht Folge fehlenden Abfliegens der Kanten, sondern aktives oder passives Nichtbewerten eines Merkmals und damit Hinweis darauf, dass Bienen nicht alle wahrzunehmenden Mustermerkmale gleichermaßen in die Musterbewertung einbezogen.

Die einer Auswertung der Kanten ebenfalls völlig widersprechende und unerwartete Generalisation von Kreis und belohntem Dreieck (Abbildung 20 B, E) wurde schon früher als Unvermögen Kreis gegen Dreieck zu dressieren beschrieben, allerdings nur bei einer Dressur auf horizontaler Fläche (Hertz 1929b). Bienen sind jedoch durchaus in der Lage sind, Dreieck und Kreisscheibe zu diskriminieren (Ronacher & Duft 1996). Es wurde jedoch gezeigt, dass Bienen Muster nicht so gut unterscheiden können, wenn sie sich stark ähnelten, wie man dies für Kreise und Dreiecke im Gegensatz zu den gegliederten Mustern annehmen kann (Chen, Zhang et al. 2003). Eine andere Erklärung für das bei den hier vorgestellten Ergebnissen gezeigte Unvermögen der Bienen, Kreis und Dreieck nach Training A und B zu unterscheiden, könnte eine ungenaue Abbildung der Muster im Zentralen Nervensystem der Bienen sein, die es unmöglich machte Dreieckskanten von Kreislinien zu unterscheiden. Das wäre weitere Evidenz dafür, dass die Bienen die Muster nicht so scharf diskriminieren, wie sie vom optischen Apparat abgebildet werden können und damit ein zusätzlicher Hinweis auf das Lernen von eher groben, auch in unscharfen Abbildungen wiedererkennbaren Mustereigenschaften.

Die Konturlänge der Musterkanten lieferte in den vorgestellten Tests, entgegen der Erwartung aus der Literatur, keine gute Beschreibung der Muster (Hertz 1933; Schnetter 1968; Cruse 1972a; b; Anderson 1977a; c). Vor allem bei den kritischen Tests mit negativen Dreiecksmustern bewerteten die Bienen nicht, wie eigentlich zu erwarten gewesen wäre, die Kontur des negativen Dreiecks. Da der kreisförmige Hintergrund des negativen Dreiecksmusters jedoch selbst Teil des Musters war und durch den zusätzlichen Kreisumfang ebenfalls zur Konturlänge beitrug (Abbildung 5, Reihe 4, letzte beiden Muster), konnten die Bienen die Konturlänge von TR+ jedoch auch nicht auswerten. In früheren Versuchen wurde zudem ein ausgedehnter Untergrund als Vorbedingung zur Generalisation kontrastumgekehrter Muster gefunden (Hertz 1933). Nur nach Rotation beider Testmuster unterschieden die Bienen signifikant ($p < 0,01$) zwischen dem negativen Dreiecksmuster und TR- (Abbildung 46 B Test 5), wenn auch nur mit einer geringen Wahlfrequenz von 59 %. Diese Präferenz lag vermutlich an den kompakten schwarzen Teilmusterbereichen (Hertz 1933; Wehner 1971a) und nicht an der Auswertung der Dreieckigkeit des gesamten Musters bzw. der Durchgezogenheit der Kanten des negativen Dreiecksmusters (Mazochin-Porshnyakov 1969). Diese Interpretation der Wahlreaktionen wurde gestützt durch die Beobachtung, dass die Bienen wiederholt auf den Schwarzflächen und nicht auf den Röhrchen landeten. Dieses Verhalten erinnerte an die Sonderstellung der kleinen Kreisscheibe nach Dressur C, die ebenfalls keines der überprüften Mustermerkmale von TR+ erfüllte und dennoch in vielen Tests bevorzugt wurde. Die Befunde zeigten, dass weitere noch unbekannte Eigenschaften von TR+ existierten, die durch die kleine Kreisscheibe bzw. ähnliche Muster erfüllt wurden.

4.3.4.2 Untergeordnete Bewertung der Musterecken

In der Literatur wurden vor allem den Spitzen bzw. Ecken von Dreiecken und Sternen ein besonderer Signalcharakter und große Attraktivität zugewiesen. Die Wahrnehmung reicht von der Auswertung des attraktiven höheren Konturenreichtums (Flicker-Hypothese) in diesen Bereichen bis zur Auswertung der Schwarzbereiche und der Winkelausrichtung der zusammenhängenden Bereiche (Zerrahn 1934; Schnetter 1972; Anderson 1977a; b; c). Es ließ sich jedoch keine wirkliche Wahrnehmung der Drei-Eckigkeit der Muster entsprechend einer abstrakten Formwahrnehmung zeigen (Verlaine 1927; Mazochin-Porshnyakov 1969). Grundsätzlich sind Bienen aber in der Lage Merkmale in übergeordnete Kategorien einzuordnen und danach zu unterscheiden. Dies zeigten die Ergebnisse zur Symmetriewahrnehmung bei Bienen (Giurfa, Eichmann et al. 1996; Giurfa, Dafni et al. 1999).

In den vorgestellten Testergebnissen bewerteten die Bienen die Eckigkeit der Muster jedoch nicht oder nur sehr untergeordnet (Abbildung 20, Abbildung 31 A, Abbildung 48, Abbildung 49, Abbildung 50 und Abbildung 51). So ließen sich in der Testserie mit abgeleiteten Tropfen und Kreissegmenten (Abbildung 47) keine Hinweise auf eine Auswertung der Ecken bzw. der Eckenanzahl finden, im Unterschied zu früheren Ergebnissen (*Schnetter 1972; Anderson 1977a*). Das Auftreten spitzer Winkel unterstützte allerdings die Diskriminierung von TR+ im Vergleich zu flächengleichen Mustern, wie schon früher gezeigt wurde (*Ronacher & Duft 1996*). Keiner der Ecken eines Musters konnte jedoch ein besonderer ausgezeichneter Informationsgehalt zugeordnet werden, wie man das bei einer besonderen Präferenz der Bienen für den unteren Musterbereich hätte erwarten können (*Anderson 1977a; Zhang & Horridge 1992; Giger 1996; Giurfa, Hammer et al. 1999; Lehrer 1999a*).

Bienen waren grundsätzlich in der Lage die Eckigkeit von Mustern wahrzunehmen und zu bewerten. In Tests verschieden großer Ringmuster gegen den Davidsstern wurde die eckige Figur des Davidssterns stets signifikant bevorzugt (Abbildung 49 und Abbildung 50). Es ließ sich jedoch nicht eindeutig feststellen, inwieweit der Davidsstern nicht aufgrund der Durchgängigkeit zum Zentrum TR+ ähnlicher erschien. So zeigte der Vergleich mit dem Gauß-gefilterten Abbild des Davidssterns, dass durch eine unscharfe Abbildung die Ecken der Teildreiecke verlaufen und der Eindruck von Durchgängigkeit entstand (Anhang D 2). Diese unscharfe Abbildung kann unter Umständen auch klären, warum die Auswertung der Flugbahnen und der Aufenthaltshäufigkeiten (Abbildung 58, Abbildung 60 und Abbildung 61) keinen Hinweis auf einen bevorzugten Aufenthalt bzw. bevorzugte Auswertung konvergierender Kontrastkanten (Ecken) erbrachte (*Zerrahn 1934; Hertz 1935a; Anderson 1972; Schnetter 1972*). Die konvergierenden Linien enthielten bei unscharfer Abbildung im Sinne der Flickerhypothese keinen besonderen Informationsgehalt mehr (*Hertz 1933; 1934; Anderson 1977b; Gould 1984*). Da die Musterfläche während Dressur und Test stets vollständig ausgeleuchtet war, konnte die fehlende Diskriminierung der Kreisscheibe vom Dreieck nicht auf einer mangelnden Wahrnehmung der Spitzen beruhen (*Schnetter 1968*). Die fehlende Bewertung der Musterecken beruhte vergleichbar zu der Wahrnehmung der Musterkanten vermutlich ebenfalls eher auf einer geringen Aufmerksamkeit für dieses Mustermerkmal bzw. dessen geringe Auffälligkeit (*saliency*).

4.3.4.3 Untergeordnete Bewertung der Mustergröße

Die Bienen werteten auch relative Größenveränderungen der Muster nur untergeordnet aus. So bevorzugten Bienen der Dressur B vergrößerte Muster nicht, trotz des wesentlichen Größenunterschieds des Musterpaars dieses Dressurparadigmas (Abbildung 18 B). Stattdessen wurde TR+ vor den vergrößerten Abbildern zum Teil sogar signifikant bevorzugt. Da sich für Bienen der Dressur A der Hauptparameter, die zentrale Schwarzfläche, bei Vergrößerung somit nicht veränderte, die Verkleinerung von TR+ jedoch immer zur Abnahme der Attraktivität führte, wurden auch die Bienen der Dressur C mit vergrößerten und verkleinerten Abbildern der Dressurmuster konfrontiert. Die abgewandelten Muster besaßen übereinandergelegt keinerlei Deckungsfläche mehr mit TR+. Es zeigte sich, dass die größenvariierten Dressurpaare jeweils signifikant unterschieden wurden, allerdings mit geringeren Wahlfrequenzen verglichen zum Originaldressurpaar. TR+ wurde dabei stets signifikant präferiert. Die Größenänderung wurde also durch die Bienen zwar wahrgenommen, wurde bei der Unterscheidung des Mustermerkmals jedoch nur untergeordnet bewertet. Die Musterdiskriminierung der abgewandelten Dressurmusterpaare verschlechterte sich dabei etwas (Abbildung 28).

Vergrößerung einzelner Musterteile war ein Merkmal, das nach Dressur C die Testmuster TR+ stets ähnlicher machte. Die höhere Wahlfrequenz ließ sich vor allem durch die häufigeren Landungen der Bienen auf den Schwarzflächen dieses Musters erklären, bevorzugt auf dem vergrößerten Musterteil (Abbildung 44 B Test 1 und 4). Diese Präferenz für die Schwarzfläche war nicht aus der Dressur C abzuleiten, da die Belohnung stets auf der zentralen Weißfläche gegeben wurde. Vermutlich flogen die Bienen den vergrößerten Musterabschnitt nicht wegen seiner Größe an, sondern aufgrund einer Präferenz für kompakte Schwarzflächen, vergleichbar zu der Bevorzugung der kleinen Kreisscheibe (Abbildung 51) (*Hertz 1933; Wehner 1971a*).

Prinzipiell sind Bienen in der Lage, die Größe von Mustern absolut zu erlernen und Größenänderungen zu bewerten (*Ronacher 1979a; b; 1992b*). Bei den vorgestellten Versuchen werteten die Bienen allerdings sowohl nach den Dressuren A und B wie auch nach der reziproken Dressur C das Merkmal Größe nur untergeordnet aus. Es gab auch keinen eindeutigen Hinweis darauf, dass Größe als unabhängiger Parameter erlernt wurde.

4.4 Wie genau werden Mustereigenschaften von Bienen ausgewertet?

4.4.1 Bienen bewerten die Verschiebung oder Größenänderung von Musterelementen nur untergeordnet

Goulds Versuche zeigten, dass Bienen Rotationen und lokale Veränderungen piktoraler Dressurmuster wahrnehmen können, da im piktoralen Bild die Summe aller Einzelheiten das Gesamtbild ergibt und Rotation die Anordnung deutlich stört (*Gould 1988a; Gould & Towne 1988; Gould 1990*). Die verwendeten Muster aus 4x4 Kreisscheiben konnten sowohl parametrisch wie piktoral gelernt worden sein (*Schwarz 1992*). Nahmen Bienen der Dressur C neben der parametrischen Auswertung TR+ als piktorales Gesamtmuster wahr und störte dann lokale Abweichungen die Wahrnehmung? Versuchsreihen mit Testmustern, die durch globale Gesamtrotation bzw. lokale Rotation der Musterbestandteile aus TR+ abgeleitet wurden, zeigten, dass lokale Rotation von Musterabschnitten die Generalisation der Muster vor TR- nicht beeinflussten, globale Gesamtrotation die Wahlfrequenz für das präferierte Muster allerdings deutlich reduzierte. Muster die sich nur in der lokalen Orientierung unterschieden, wurden nicht signifikant diskriminiert, im Gegensatz zu Mustern die sich zusätzlich in der Gesamtorientierung unterschieden (Abbildung 43). Bienen erkannten also nur die global ausgewertete, grobe Gesamtorientierung und nicht die lokalen, feinen Veränderungen der Orientierungen der Musterabschnitte. Dies könnte auf eine Unschärfe der Musterabbildung im Zentralen Nervensystem der Insekten hindeuten (Kapitel 4.5 und Anhang D).

Auch Abweichungen der Mustersymmetrie tolerierten die Bienen, unabhängig von einer Störung der vertikalen Bilateralsymmetrie (Abbildung 44 und Abbildung 45). Wurde TR+ durch Auslassung einzelner Musterbestandteile abgewandelt, generalisierten die Bienen die beschnittenen Muster gegenüber TR-, diskriminierten sie aber signifikant von TR+ (Abbildung 44 C). Die Wegnahme eines Musterabschnitts beeinflusste die Wiedererkennung des Musters weniger stark als die Wegnahme zweier Abschnitte (Abbildung 45 C). Untere Musterteile schienen dabei mehr Informationsgehalt zu besitzen als obere Musterteile. Dies unterstützte die These von der Wichtigkeit der unteren Musterhälfte (*Anderson 1977a; Giurfa, Hammer et al. 1999; Lehrer 1999a*). Vergrößerungen und Verkleinerungen des gesamten TR+ wurde dagegen nur zum Teil wahrgenommen und auch nur in geringerem Maße (Abbildung 28). Unklar blieb, inwieweit Vergrößerung einzelner verschobenen Musterteile die Störung der Symmetrie wieder aufhob. Die Bienen diskriminierten diese Muster auffällig schlecht von TR+ (Abbildung 44 B Tests 1 und 4). Allerdings wurde beobachtet, dass die Bienen bei diesen Mustern sehr häufig auf den vergrößerten Schwarzflächen landeten und die Muster aus diesem Grund so oft gewählt wurden. Die Aufmerksamkeit der Bienen könnte sich dabei auf diese Muster gerichtet haben, weil sie die vergrößerten Musterteile früher wahrnehmen konnten (*Neeman & Kevan 2001*). Unter Umständen wurde auch wiederum die gleiche Eigenschaft bevorzugt, die bei der kleinen Kreisscheibe und den negativen Dreiecksmustern zur Musterpräferenz führte und die unabhängig von der Dressur zu sein scheint.

Die Bienen in den vorgestellten Versuchen Größe und Position einzelner Musterteile und Symmetrieänderungen des belohnten Musters also teilweise wahr. Diese Eigenschaften stellten jedoch keine wesentlichen Merkmale von TR+ dar und Symmetriestörungen wurden auch nur im direkten Vergleich mit TR+ bewertet (Abbildung 44 B und C). Grundsätzlich sind Bienen sind in der Lage Symmetrien wahrzunehmen und können ein Konzept für Symmetrie entwickeln (*Giurfa, Dafni et al. 1999*). Sogar Rotationen der Symmetrieachse können von Bienen wahrgenommen werden (*Zhang & Horridge 1992; Chandra, Geetha et al. 1998*). Die Symmetrie von Mustern entsteht nicht unbedingt durch die Orientierung der Kantenlage, sondern erschließt sich aus der Verteilung der Schwarzbereiche (*Wehner 1968*), weshalb die Rotation der Musterabschnitte nicht unbedingt wahrgenommen werden konnten. Bei der Landmarkenerkennung wird dagegen die Position von Objekten (hier die Musterabschnitte) sehr genau wahrgenommen und bewertet (*Cartwright & Collett 1983; Cheng, Collett et al. 1987*). Es zeigte sich aber auch, dass dabei eine Toleranz gegenüber Verschiebungen bestehen kann (*Collett 1992; Cheng 1999a*). Bei den vorliegenden Versuchen bewerteten die Bienen die Symmetrieänderungen der Muster bzw. die Positionsveränderungen von Musterabschnitten entweder gar nicht oder nur sehr untergeordnet.

4.4.2 Bienen bewerten grobe vor feinen Mustereigenschaften

Bienen lernten während der Dressur feinere Mustereigenschaften, die nicht notwendigerweise zur Bewertung fremder Muster herangezogen wurden, wie zum Beispiel die lokale Orientierung von Kanten, die Eckigkeit oder die Größe der Muster. Zur Bewertung von Musterähnlichkeiten genügten stattdessen eher grobe Mustereigenschaften, wie zum Beispiel die Farbe des Musterzentrums und die Mustererzerstreuung.

Auch in der Literatur finden sich Hinweise auf die bevorzugte Bewertung grober Mustereigenschaften,

das heißt Mustereigenschaften, die auch bei unscharfer Abbildung noch wiedererkannt werden, wie zum Beispiel Durchgängigkeit zum Zentrum (Zerstreuung der Muster, *pattern disruption*) oder die figurale Intensität (Zerrahn 1934; Hertz 1935a; Zhang & Horridge 1992; Giger & Srinivasan 1995; Lehrer, Horridge et al. 1995). Die hier vorgestellten Ergebnisse mit Bienen erinnerten auch an die Mustererkennung im menschlichen Sehsystem, in dem durch niederfrequente (grobe) Information Muster besser vorhergesagt wurde als durch hochfrequente (feinere) Information (Fiser, Subramaniam et al. 2001). In den hier vorgestellten Experimenten nahmen Bienen zudem lokale (feinere) Musterveränderungen (Verschiebung bzw. Auslassung von Musterteilen) wahr, das Gesamtwahlverhalten wurde dadurch jedoch nicht wesentlich beeinflusst, die Bienen richteten sich stattdessen nach der globalen (gröberen) Gesamtorientierung. Auswertung grober Merkmale muss dabei nicht Folge eines einfachen Verarbeitungssystems sein, da selbst das menschliche Sehsystem in Abhängigkeit von Aufgabe und Randbedingungen verschieden komplexe bzw. vereinfachte Merkmale auswertet (Fiser & Biederman 1995).

4.5 Wie scharf werden Muster von Bienen wahrgenommen?

4.5.1 Abbildungsschärfe der Muster kann Folge der neuronalen Verarbeitung sein

Die Ursache der Einschränkung der Information kann eine unscharfe Abbildung durch das Ommatidienraster bzw. große rezeptive Felder oder eingeschränkte Verarbeitung im Zentralen Nervensystem der Insekten sein. Die untere Grenze der Sehschärfe ist dabei vermutlich in erster Linie von Art und Position der Ommatidien bzw. der rezeptiven Felder im Komplexauge abhängig. So fanden (Giurfa, Zaccardi et al. 1999) ventral und dorsal unterschiedliche Auflösungsgrenzen entsprechend der unterschiedlichen Farb-rezeptoren S, M und L mit Werten von 5 bis 17,6° Sehschärfe, wobei die Grünrezeptoren, die gleichzeitig für das Bewegungssehen zuständig sind, die schärfste Auflösung besitzen (5 - 10,5°). Ähnliche Ergebnisse erhielten (Hempel de Ibarra, Giurfa et al. 2001), die nachweisen konnten, dass die Auflösung farbiger Muster deutlich geringer ist als die unfarbiger Muster. Gould fand für die Bildauflösung bei Landmarkenversuchen vergleichbare Werte von 8 - 10°, bei Musterbewertungen verbessert sich die nachweisbare Bildauflösung auf 3° Sehschärfe (Gould 1988b). Untersuchungen mit schwarzweißen Mustern maßen eine Sehschärfe, die sowohl horizontal wie vertikal einem minimalen Sehwinkel von 1 - 8° entsprach, mit Ausnahme der Auflösung piktoraler Abbildungen, die erst ab 10° Sehwinkel gelang (Zerrahn 1934; Gould 1986; 1988a; Gould & Towne 1988). Versuche mit Streifenmustern zeigten, dass zwischen den Ergebnissen nach Verhaltensversuchen bzw. der Auswertung von Videoaufnahmen ein wesentlicher Unterschied bestehen kann. So war die aus Verhaltensversuchen ermittelte Sehschärfe doppelt so gut (0,34 cycl/deg, das heißt ca. 3° Sehwinkel) wie die nach Videoaufnahmen ermittelte (0,18 cycl/deg, das heißt ca. 5,6° Sehwinkel) (Srinivasan & Lehrer 1988). Die Einheit cycl/deg gibt die Anzahl der Schwingungen je Sehwinkelgrad an. Die Autoren fanden allerdings keinen Unterschied zwischen horizontaler und vertikaler Auflösung.

Diese Befunde deuten darauf hin, dass die Abbildungsschärfe von Mustern nicht allein durch den optischen Apparat begründet ist, sondern auch durch die Verarbeitung des visuellen Musters im Zentralen Nervensystem beeinflusst werden kann. Eine Möglichkeit um neuronalen Speicherplatz zu sparen, wäre dabei die Speicherung eines ökonomisch beschnittenen Bildes im Zentralen Nervensystem, vergleichbar zur ökonomischeren Auswertung einzelner Musterparameter, anstelle der Speicherung und Auswertung des gesamten piktoralen Bildes. Welche Art der Speicherung und Auswertung zur Anwendung kommt, hängt dann von der visuellen Aufgabe ab (Landmarkenlernen oder Musterlernen) (Gould 1984; 1988b). Nach Untersuchungen an Stubenfliegen (*Musca domestica*) kann davon ausgegangen werden, dass das optische System der Insekten in Aufbau und Leistung ähnlich optimiert ist, wie das visuelle System der Vertebraten (Wehner 1971a).

Die hier vorgestellten Testserien zeigten, dass Bienen bei der Unterscheidung der verwendeten Testmuster mehr Gewicht auf grobe Mustereigenschaften wie zum Beispiel die Schwarzverteilung legten und großflächige Eigenschaften vor feineren Details bevorzugten. Beispiele für solche Musterdetails waren Kanten, Ecken, Winkeln und der Mustergliederung (Zerrahn 1934; Hertz 1935a; Cruse 1972a; Schmetter 1972; Anderson 1977a; Campan & Lehrer 2002). Muster wurden somit vor allem mit Hilfe sehr grober Eigenschaften von TR+ generalisiert (Wehner & Lindauer 1967; Lehrer, Horridge et al. 1995). Mit groben Mustereigenschaften sind hier Mustermerkmale gemeint, die auch in unscharfen Abbildungen von den Bienen noch ausgewertet werden können. Dies deutete darauf hin, dass Bienen unter Umständen nicht das vollständige Bild auswerten, sondern nur ein unscharfes Abbild mit einer geringeren Bildinformation. Von besonderem Interesse war nun, wie viele und welche Bildinformationen die Bienen unbedingt benötigen, um TR+ wiederzuerkennen oder zu generalisieren.

4.5.2 Fourier-Filterungen erlauben gezielte Variationen der Bildinformation

Zur gezielten Veränderung der Bildinformation wurde die Schwarzweiß-Information des Bildes Fourier-transformiert und nach Filterung in Bilder mit definiertem Informationsgehalt zurückgerechnet. Ergebnis waren unscharfe Bilder, die entweder Information über Schwarzverteilung innerhalb des Musters enthielten (tiefpassgefilterte Abbildungen) oder die Kanten der Muster bei gleichzeitig abnehmendem Kontrast hervorhoben (hochpassgefilterte Abbildungen). Fourier-Filterung wird vor allem in der elektronischen Datenverarbeitung angewendet, um Bildinformationen gezielt zu komprimieren (Russ 1999) und bei der Entwicklung von Bilderkennungssystemen eingesetzt (Man, Poon et al. 1994; Tao, Morrow et al. 1995; Azencott, Wang et al. 1997; Chen & Chen 1999). Diese Form der Bildverarbeitung findet seit langem auch Anwendung in Untersuchungen zum visuellen Verarbeitungsweg der Säugetiere bzw. der Mustererkennung des Menschen (Blakemore & Campbell 1969; Fiser & Biederman 1995; Lin & Wilson 1996; Hemmi & Mark 1998; Näsänen & O'Leary 1998; Fiser, Subramaniam et al. 2001).

Die visuelle Mustererkennung des Menschen kann in Objekterkennung und Gesichtererkennung unterteilt werden. Objekterkennung wird durch die Bewertung des Zueinanders von Kanten und Flächen erklärt. Objekte können durch *Nonaccidental properties* (Objektlängen, die sich durch die Tiefenrotation ändern) und *geons* (Knotenstrukturen, die dreidimensional erscheinen und sich bei Tiefenrotation nicht ändern) beschrieben werden (Biederman 1995; Biederman & Kalocsai 1997; Biederman & Subramaniam 1997). Die Gesichtererkennung des Menschen wird im Unterschied dazu durch hintereinander geschaltete orientierte Frequenzfilter, sogenannte Gabor-Filter (Lades, Vorbrüggen et al. 1993), beschrieben, die zu Gruppen zusammengenommen ein Gesicht repräsentieren (Biederman 1995; Biederman & Kalocsai 1997). Beide Verarbeitungswege zeigen, dass zur Erkennung von Objekten und Gesichtern jeweils nur Anteile der wahrgenommenen visuellen Information genügen, entweder durch Analyse von parametrischen Merkmalen wie Kanten und Winkeln, oder durch Gruppen einzelner frequenzsensitiver Filter. Es ist daher denkbar, dass auch Bienen nur bestimmte Frequenzbereiche auswerten und damit nur einen Teil der visuellen Information zur Musterauswertung benötigen.

Vor dem Hintergrund der unterschiedlichen Auflösungsschärfen im Bienenauge (Giurfa, Zaccardi et al. 1999) und damit unterschiedlicher Abbildungsschärfen verschiedener Musterrichtungen wurden in den vorliegenden Versuchen alle Richtungen der Frequenzinformation zugelassen und die Frage der Richtungspezifität somit außer acht gelassen. Es wurde ausschließlich die Frequenzzusammensetzung der Bildinformationen verändert. Dazu erwies sich ein ringförmiger Filter (Doughnut-Filter: Olzak & Thomas 1992; Fiser & Biederman 1995) als geeignet, dessen Form durch Begrenzung des oberen und unteren Frequenzbereichs entsteht, wenn alle Richtungen der Ebene zugelassen werden (Abbildung 10). Bilder ließen sich dadurch in ihrer Strukturfeinheit beeinflussen, ohne bestimmte Orientierungen von Kanten auszulassen (Fiser & Biederman 1995). Die Frequenzen wurden durch Verdopplungen so variiert, daß jede Abwandlung dem Abbild eine vollständige Oktavbreite Bildfrequenzen hinzufügte oder entfernte (Efler & Ronacher 2001). Die Angabe der Frequenzen erfolgte bezogen auf die Bildbreite und war somit unabhängig vom Bewertungsabstand vor der Musterebene (DeValois & DeValois 1988; Srinivasan & Lehrer 1988). Durch diese Variation der Bildinformation sollte die Evidenz erhalten werden, wie viele Bildinformationen bei der Bewertung von Mustern notwendig waren und welche Frequenzbereiche besondere Gewichtung besaßen.

4.5.3 Einfluss von Hochpass- und Tiefpass-Filterung auf die Musterwahrnehmung

Vorversuche zeigten, dass Bienen tief- und hochpassgefilterte Abbilder des Trainingspaars signifikant unterschieden. Das bedeutet, dass die Bienen gefilterte TR+ generalisieren konnten (Abbildung 63). Da hochpass- und tiefpassgefilterte Muster jeweils signifikant von TR+ unterschieden wurden, musste das jeweils ungefilterte Muster weitere wesentliche von den Bienen ausgewertete Frequenz-Informationen enthalten. Die fehlende Diskriminierung des Gauß-gefilterten Abbilds von TR+ (Abbildung 63 C Test 2) deutete darauf hin, dass die gefilterten TR+ nicht allein aufgrund ihrer Unschärfe im Vergleich zum originalen TR+ diskriminiert wurden.

Der Einfluss des fehlenden Kontrastübergangs bei den grauen gefilterten Mustern (im Vergleich zu den schwarzen Musterabschnitten bzw. dem weißen Hintergrund der Dressurmuster) auf die Musterbewertung wurde durch Vergleich der Bewertungsschemata der Bienen nach Dressur C vor weißem bzw. grauem Hintergrund überprüft. Der graue Hintergrund während der Dressur setzte den Kontrast zwischen Musterschwarzfläche und Hintergrund in vergleichbarer Weise zur durchgeführten Fourier-Filterung herab. Es zeigte sich, dass der fehlende Kontrast zwischen dem Bildhintergrund und dem gefilterten Abbild kein von den Bienen bewertetes Unterscheidungsmerkmal war. Vor dem grauen Hintergrund

dressierte Bienen verhielten sich in Testreihen mit gefilterten Abbildern genauso wie Bienen, die vor weißem Hintergrund dressiert wurden (Abbildung 64). Abgesehen von einigen auf Grund der geringen Tierzahl ($N = 4$) nicht signifikanten Werten, wurden die Muster unabhängig vom Kontrast zum Hintergrund in vergleichbarer Weise bewertet. Für die Bienen beider Dressuransätze bestand offenbar kein Unterschied, ob Testmuster kontraststark oder kontrastschwach waren.

Der geringere Kontrast des gefilterten Musters konnte somit nicht die Ursache für die Diskriminierung des tiefpassgefilterten Abbilds vom ungefilterten TR+ bzw. die fehlende Unterscheidung des Gauß-gefilterten Abbilds von TR+ sein (Abbildung 63 C Tests 2 und 3). Grundsätzlich können Bienen durch Herabsetzen des Kontrastes bei der visuellen Bewertung beeinflusst werden. Frühere Untersuchungen zeigten, dass Kontrastveränderungen die Wiedererkennung gelernter Muster bzw. die Verschmelzungsgrenzen von Flickerfarben deutlich verschlechtern (*Wehner & Lindauer 1966; Cruse 1974; Srinivasan & Lehrer 1984b*). Dies wurde auch am Beispiel der Farbwahrnehmung, wobei der betroffene Farbkanal eine zusätzliche Rolle spielt (*Hempel de Ibarra, Giurfa et al. 2001*), und durch Dressur auf Kontrastunterschiede gezeigt (*Ronacher 1992a*). Der Unterschied im Kontrast kann aber die Bewertung in den vorliegenden Versuchen nicht sehr stark beeinflusst haben und besaß nur einen geringen Einfluss auf die Musterbewertung. Es ist anzunehmen, dass sich die Bienen vor allem nach den gelernten Parametern der ungefilterten Dressurpaare richteten und den durch die Filterung entstehenden grauen Musterhintergrund nicht als weitere Mustereigenschaft in die Bewertung miteinbezogen.

4.5.4 Einfluss des abgebildeten Frequenzbereichs und der Filterbreite auf die Musterbewertung

Um einschätzen zu können, inwieweit Bienen bestimmte Frequenzbereiche zur Bewertung von Musterunterschieden heranzogen, wurden Muster entworfen, indem jeweils die obere bzw. untere Grenze des Gesamtfrequenzbereichs festgehalten wurde und in Oktavschritten tiefe bzw. hohe Frequenzen abgeschnitten wurden. Auf diese Weise entstanden immer stärker hochpass- bzw. tiefpassgefilterte Abbilder des Dressurpaares. Bei Hochpassfilterung blieb die Diskriminierungsleistung für das Dressurpaar C solange erhalten, bis die gefilterten Abbilder nur noch drei Frequenzoktaven enthielten, gleiches galt für die Diskriminierung des gefilterten Abbilds von TR+. Die diskriminierten Hochpassfilterungen enthielten dabei keine Schwarzbereiche mehr, die breiter als ca. 6 mm waren. Dies entspricht der Größenordnung des Radius der Belohnungsröhrchen (Abbildung 65). Eine Testserie mit tiefpassgefilterten Mustern zeigte, dass die so gefilterten Abbilder Frequenzen kleiner als 4 Schwingungen/Bildbreite enthalten mussten (entsprach einer Musterdetailgröße von 12,5 mm). Die Unterscheidungsleistung nahm allerdings bei Schwingungen kleiner als 2 Schwingungen/Bildbreite (Detailgrößen von mehr als 25 mm) bereits ab. Dies entsprach Schwarzbereichen, die etwas kleiner waren, als die Kantenlänge des belohnten Musters (Abbildung 66). Der Frequenzbereich von 2 - 8 Schwingungen/Bildbreite bzw. Musterinformationen zwischen 6 mm und 25 mm waren für die Diskriminierungs- und Generalisierungsleistungen der Bienen demnach besonders wesentlich. Auffällig war der enge Zusammenhang zwischen diesen bewerteten Frequenzgrenzen und den Abmessungen des belohnten Musters (vergleiche Anhang E).

Die hoch- bzw. tiefpassgefilterten Abbilder enthielten, wenn sie den Bereich von 2 - 8 Schwingungen/Bildbreite einschlossen, drei bis vier Oktaven Frequenzinformationen. Die für die Musterwahrnehmung der Bienen wichtigen Strukturen von 2 - 8 Schwingungen/Bildbreite entsprachen dabei eher groben Strukturen. Die Bienen konnten hochpassgefilterte Musterpaare noch unterscheiden, allerdings nur mit deutlich geringerer Unterscheidungsleistung. Die Tiere werteten also Informationen aus einem sehr hohen Frequenzbereich, das heißt Merkmale mit sehr feiner Struktur, noch korrekt aus, ohne sie allerdings zu präferieren. Damit bestehen Übereinstimmungen mit Ergebnissen beim Menschen, wonach tiefere Frequenzen die wesentlicheren Strukturinformationen darstellen und im klassischen Priming-Versuchsaufbau von Fiser und Biederman Abbildungen besser vorhersagen als hohe Frequenzinformationen (*Fiser, Subramaniam et al. 2001*).

Reichte die Musterinformation des kritischen Frequenzbereichs von 2 - 8 Schwingungen/Bildbreite allein zur Mustererkennung oder benötigten Bienen auch die übrigen in den getesteten Abbildern enthaltenen Frequenzen? Inwieweit änderte sich die Unterscheidungsleistung der Bienen in Abhängigkeit von der verwendeten Filterbreite? Es ließ sich tatsächlich ein Zusammenhang zwischen Filterbreite und Wahlverhalten aufzeigen. Die Wahlfrequenzen im Test gegen TR+ korrelierten mit der Filterbreite der verwendeten Bandpassfilterung. So war für die Generalisation des gefilterten Abbilds eine Mindestbreite des Bandpassfilters von zwei Oktaven und die Frequenzen zwischen 2 - 8 Schwingungen/Bildbreite notwendig (Abbildung 67). Eine Oktave der Frequenzen genügte dagegen nicht für eine ausreichende Generalisation von TR+, selbst wenn Frequenzen des Bereichs von 2 - 8 Schwingungen/Bildbreite enthalten

waren. Noch deutlicher war die Bedeutung dieses Frequenzbereichs beim Diskriminationstest des gefilterten Dressurpaares zu sehen (Abbildung 68). Je mehr Frequenzen aus dem Bereich von 2 - 8 Schwingungen/Bildbreite enthalten waren, desto signifikanter wurden das gefilterte TR+ und TR- diskriminiert. Bienen bevorzugten dabei breitere Filterungen vor schmalere (Abbildung 69). Es war nicht eindeutig zu trennen, ob Bienen die zusätzliche Information der breiteren Bandpassfilterungen wirklich nutzten oder ob nur der Anteil an Frequenzinformation aus dem Bereich von 2 - 8 Schwingungen/Bildbreite zunahm (Abbildung 69 Tests 2 und 3 besitzen eine auffällig geringe Wahlfrequenz im Vergleich zu übrigen Tests).

Es ließ sich allerdings kein eindeutiger Hinweis finden, dass die Bienen hochpassgefilterte und tiefpassgefilterte Informationen wirklich unterschiedlich bewerteten. Einzige Ausnahme war das Abbild des Filterbereichs von 0 - 2 Schwingungen/Bildbreite, das stets diskriminiert wurde (Abbild enthält nur Musterinformationen, die größer als 3,3 cm sind und somit länger als die Kantenlänge der kleinen Dreiecke im belohnten Muster von Dressur C waren). Die anderen hoch- und tiefpassgefilterten Abbilder, die jeweils von TR+ gleich stark unterschieden wurden, unterschieden die Bienen jedoch nicht weiter (Abbildung 70). Die Abbilder waren sich somit im Sinne eines *Trading*-Experiments so ähnlich, dass Bienen sie nicht signifikant diskriminieren konnten.

Auch in der Literatur finden sich Hinweise auf die Auswertung von Frequenzinformationen. Beim Menschen wurde gezeigt, dass die Wahrnehmung von Fourier-gefilterter Information die Auswertung auf bestimmte Bildinformationen richtet, wobei Orientierungsfilter im visuellen Kortex des Menschen je nach Vorbedingungen auch räumliche Frequenzen wahrnehmen können und zwischen Orientierung und Frequenzwahrnehmung umschalten können (*Lin & Wilson 1996; Georgeson & Meese 1997*). Die Bewertung von Mustergliederungen kann ebenfalls ein Hinweis auf eine Frequenzanalyse von Mustern sein. So bewerteten Taufliegen (*Drosophila melanogaster*) bei Streifenmustern statt der individuellen Streifenbreite die Streifenfrequenz (*Wehner & Wehner-von Segesser 1973*). Es wurde jedoch nachgewiesen, dass Bienen bei dieser Art Versuche die Kontrastverteilung der Muster mitlernen können (*Hertz 1935c*). Bei den vorgestellten Ergebnissen handelt es sich allerdings nicht um Streifenmuster, die im Fourier-Raum relativ eindeutig als ein oder mehrere Punkte abgebildet sind (*DeValois & DeValois 1988*), sondern um komplexere Muster wie Dreiecke oder Sterne. Es konnte sich bei der dargestellten Auswertung gefilterter Bilder somit nicht um die Wahrnehmung einzelner Frequenzmerkmale gehandelt haben, wie zum Beispiel der Orientierung bzw. die räumliche Frequenz des Gesamtmusters. Die bewerteten Mustereigenschaften waren vermutlich eher grobe Parameter des Gesamtmusters, die auch unscharfe informationsarme Bilder noch abbilden konnten. Dadurch waren die Bienen in der Lage, diese Merkmale auch in den gefilterten Abbildern mit 2 – 8 Schwingungen/Bildbreite noch wiederzufinden.

Die Versuche mit Fourier-gefilterten Testmustern zeigten, dass Bienen nicht die gesamte Bildinformation eines Schwarzweißmusters benötigten um ein gelerntes Dressurmuster zu generalisieren. Stattdessen genügte eine unscharfe Abbildung des Musters, die einen Bruchteil der Frequenzinformation des Gesamtmusters enthielt. Der von Bienen zur Wiedererkennung von TR+ unbedingt benötigte Frequenzbereich umfasste mindestens zwei Oktaven Frequenzinformationen aus dem Bereich von 2 - 8 Schwingungen/Bildbreite. Tieferfrequente Frequenzinformationen trugen damit etwas stärker zur Bildinformation bei, vermutlich eine Folge des Dressurparadigmas. Grundsätzlich machten die Tiere jedoch wenig Unterschied zwischen hoch- und tieffrequenter Bildinformation, wenn grundsätzlich genug Bildinformation vorhanden war, wobei der Filterbereich von 0 - 2 Schwingungen/Bildbreite eine Untergrenze darstellte.

4.5.5 Einfluss der Auswertungsgenauigkeit auf die Musterwahrnehmung

Bienen prägten sich bei ihren ersten Besuchen der Versuchsanordnung visuelle Merkmale des belohnten Musters ein. Wie genau die Muster im Zentralen Nervensystem der Insekten abgebildet wurden, ist nur zum Teil bekannt, so liegt die untere Grenze der Bildauflösung für Streifenmuster und Schachbretter bei 2° - 3° Sehwinkel (*Wehner 1981; Gould 1988b*). Die Präferenz für niederfrequente und grobe Mustermerkmale deutete darauf hin, dass ein Unterschied zwischen der Abbildungsschärfe und der Auswertungsgenauigkeit der Merkmale ein Unterschied besteht (*Zhang & Horridge 1992; Lehrer, Horridge et al. 1995; Lehrer 1999b*). Wie genau wurde das Abbild des belohnten Musters also im Nervensystem repräsentiert, wenn die Bienen wie hier nicht speziell auf die Aufgabe dressiert wurden, feine Musterdetails zu unterscheiden? Sehsysteme werten zum Teil Merkmale ungenauer aus, als sie diese tatsächlich wahrnehmen können. So unterscheiden Bienen grobe Muster besser als feine und werten grobe Merkmale vor feineren Merkmalen aus (*Gould 1984; Zhang & Horridge 1992; Lehrer, Horridge et al. 1995*), zum Beispiel bei der Auswertung von Orientierungen des Gesamtmusters bzw. einzelner Musterabschnitte (*Horridge & Zhang 1995*). Auch das menschliche Sehsystem analysiert je nach Aufgabe und Randbedingungen komplexe (*Fiser, Subramaniam et al. 2001*) oder sehr vereinfachte Merkmale (*Fiser & Biederman 1995*).

Die Ergebnisse der Testserien mit Fourier-gefilterten Abbildern und die Toleranz der Bienen für Abweichungen von Musterdetails (Abbildung 43, Abbildung 44 und Abbildung 45) verdeutlichten, dass die Tiere Muster auch dann generalisierten, wenn die akzeptierten Abbilder nur einige wenige unscharfe Merkmale von TR+ erfüllten. Feine Details, wie Ecken und Kanten wurden von den Bienen nicht bewertet, obwohl sie in der Lage waren, sie wahrzunehmen. Bei Dressur A und B genügte eine zentrale Schwarzfläche jeglicher Form, um TR+ zu entsprechen. Bei Dressur C reichte eine Abbildung, die außer der ungefähren Lage der Schwarzflächen keinerlei weitere Ähnlichkeiten mit TR+ aufweisen musste. Lokale Rotationen der Musterelemente wurden dagegen kaum wahrgenommen, nur die globale Auswertung einer Gesamtrotation führte zur Unterscheidung. Ein gesamt rotiertes Abbild von TR+ wurde also unabhängig von der Kantenausrichtung der Musterabschnitte diskriminiert (Abbildung 43). Frühere Ergebnisse zur Bewertung von Streifenmustern unterstützten diesen Befund, da ebenfalls eine bevorzugte Auswertung der Gesamtverteilung der Schwarzfläche vor der lokalen Ausrichtung der Musterteile nachgewiesen werden konnte (Wehner & Lindauer 1967). Die Bienen flogen dabei ebenso frei vor der Musterfläche wie in der hier verwendeten Versuchsanordnung. Mussten die Bienen unterschiedliche Orientierungen allerdings in definierten Abständen vor den Musterflächen bewerten, wurde zum Teil eine bevorzugte lokale Auswertung von Musterorientierungen nachgewiesen (Horridge 2000). Diesen Befunden zu Folge, könnte die lokale bzw. globale Orientierungsanalyse der Muster vom Bewertungsabstand abhängen. Allerdings könnte auch die in der Testphase fortgeführte Belohnung (Horridge 2000) zu einer stärkeren Bewertung bestimmter lokaler Eigenschaften der Testmuster geführt haben.

Globale Merkmale erschließen sich aus der Bewertung des gesamten Musters, lokale aus der Analyse von Musterabschnitten (Wilkinson, Wilson et al. 1998; Wilson & Wilkinson 1998). Die Analyse globaler Merkmale bedeutete daher auch, dass die einzelnen Musterteile als Gesamtheit wahrgenommen werden mussten (Pessoa, Beck et al. 1996; Wilkinson, Wilson et al. 1998). Landmarkendressuren zeigten, dass das Zusammenziehen gemeinsam gelernter Merkmale dabei unter anderem von der Entfernung der einzelnen Merkmale abhing (Cheng 1998). Die bei der Dressur C bewertete Durchgängigkeit zum Zentrum (Zerstreuung der Muster, *pattern disruption*) war eher ein globales Merkmal (Hertz 1933; Johnson & Dafni 1998). Die bei den Dressurparadigmen A und B bevorzugte Zentrumsfarbe war allerdings mehr ein lokales Merkmal. Bienen nutzten also prinzipiell sowohl globale wie lokale Merkmale. Es kann durchaus sein, dass in einem visuellen System einige Merkmale global ausgewertet werden und andere lokal (Wilson & Wilkinson 1998). So werden auch Ameisen bei der Nestheimkehr hauptsächlich von lokalen Merkmalen geleitet werden, können jedoch globale Merkmale ebenfalls auswerten (Collett, Collett et al. 1998).

Bei Dressur C wurden die globalen Musterunterschiede von den Bienen vorrangig präferiert. Die lokalen Veränderungen der in den hier vorgestellten Tests verwendeten Muster, zum Beispiel die Verschiebungen oder Auslassungen von Musterabschnitten, wurden dagegen in der Regel toleriert und beeinflussten die Musterbewertung nur in geringerer Weise (Abbildung 44 und Abbildung 45). Bei Dressur A wurde dagegen die lokale Zentrumsfarbe vor dem globalen Flächenüberlappungsgrad ausgewertet. In beiden Fällen wurde allerdings ein gröberes Merkmal bevorzugt, das heißt ein Merkmal, das bei unscharfer Abbildung noch ausgewertet werden kann. In vergleichbarer Weise präferieren Bienen auch niederfrequente Streifenmuster vor hochfrequenten Streifenmustern (Zhang & Horridge 1992) und präferieren bei Symmetriebewertungen grobe Mustereigenschaften vor feineren (Lehrer 1999b). Diese Wahrnehmung von groben vor feineren Mustern ist auch für Vögel nachgewiesen (Werner & Rehkämper 1999) und ähnelt den Erkenntnissen von (Fiser, Subramaniam et al. 2001) am Menschen, dass niederfrequente (grobe) Information Musterwahrnehmung besser vorhersagt als hochfrequente feinere Information.

Die Ergebnisse der hochpassgefilterten Abbilder zeigten allerdings, dass bei der Unterscheidung des gefilterten TR+ von TR- grundsätzlich auch feinere Eigenschaften ausgewertet werden konnten. Von TR+ wurden die hochpassgefilterten Bilder allerdings mit höheren Wahlfrequenzen unterschieden als die Tiefpassfilterungen bzw. die Gauß-gefilterten Muster. Diese wurden von TR+ nur schlecht unterschieden, vergleichbar zu den ungefilterten Abbildungen mit verschobenen oder rotierten Musterteilen. Das heißt, dass die feineren Unterschiede der gefilterten Muster, ebenso wie die Eigenschaften der meisten abgewandelten ungefilterten Muster im Vergleich zum belohnten Dressurmuster wahrgenommen wurden, bei der Bewertung von ähnlich und nicht ähnlich im Vergleich zu anderen Mustern jedoch nur wenig ins Gewicht fielen. Zusammenfassend ließ sich sagen, dass das von den Bienen am stärksten bewertete Mustermerkmal (*most salient cue*) somit das größte und in unscharfen Abbildern am besten auszuwertende Mustermerkmal war, unabhängig, ob es global oder lokal wahrgenommen wurde. Bienen konnten sich aber beim Training noch weitere Unterschiede der Muster einprägen, diese Eigenschaften wurden jedoch nicht unbedingt zur Bewertung von fremden Mustern herangezogen.

4.6 Tragen alle Parameter gleich stark zur Musterdiskriminierung bzw. Generalisation von TR+ bei?

Unabhängig von den Bewertungsmechanismen, Template-Matching oder Parameter-Extraktion, konnten Testmuster wesentliche Merkmale von TR+ erfüllen, durch die sie dem belohnten Muster ähnlicher wurden. Diese Muster konnten für den Menschen TR+ sehr unähnlich sein, solange sie wesentliche bewertete Mustermerkmale erfüllen, wurden sie aber von den Tieren so gewählt, als glichen sie TR+. Generalisationsleistungen von Bienen waren am deutlichsten, wenn man die abgewandelten Muster gemeinsam mit TR+ sehr unähnlichen Mustern präsentierte. Dann präferierten die Tiere auch Muster, die sie von TR+ sehr gut unterscheiden konnten. TR+ konnte in diesen Fällen allerdings nicht nur durch ein einziges Merkmal charakterisiert werden. In Tests gegen unbekannte Muster wurden bei diesen Mustern mit TR+ übereinstimmende Mustermerkmale generalisiert. Gegen TR+ getestet, wurden diese Muster durch andere nicht mit TR+ übereinstimmende Merkmale diskriminiert. Beispiele für diese Unterscheidung waren die Ergebnisse von Tests gegen die rotierten Abbilder von TR+ oder die Tests mit Ringmustern (Abbildung 31, Abbildung 43, Abbildung 48 und Abbildung 49).

Die Testserien mit den Ringmustern zeigten, dass auch Muster, die den Parameter Musterzerstreutheit (*pattern disruption*) nicht erfüllten, von TR- diskriminiert werden konnten (Abbildung 49). Im diesem Zusammenhang fiel die Sonderstellung der kleinen Kreisscheibe nach Dressur C auf, die keines der getesteten Parameter erfüllte und dennoch in vielen Tests bevorzugt wurde (Abbildung 51). So wurde die kleine Kreisscheibe in Abgleichtests mit Mustern, die Parameter von TR+ erfüllten (zum Beispiel der Davidsstern, die Ringmuster und das rotierte TR+) nicht signifikant diskriminiert. Diese Befunde zeigten, dass weitere noch unbekannte Eigenschaften des belohnten Musters der Dressur existierten, die durch die kleine Kreisscheibe bzw. die Ringmuster erfüllt wurden und die zu einem Abgleich zwischen den Mustern führen konnten. Diese Eigenschaften konnten vermutlich auch die unerwartete Bevorzugung einzelner anderer Muster erklären. Die verschiedenen Merkmale trugen jedoch unterschiedlich stark zur Musterunterscheidung bei, da die Diskriminierung von TR+ je nach Erfüllung von bestimmten Merkmalen verschieden stark ausfiel.

Dabei gilt, dass bei gleich häufiger Entscheidung der Bienen für zwei präsentierte Muster, die Ursache einerseits daran liegen kann, dass die Muster sich in den bewerteten Merkmalen nicht voneinander unterscheiden können. Es ist andererseits aber auch möglich, dass einer solchen 50 : 50 - Wahl Musterpaare zu Grunde liegen, die völlig unterschiedlich voneinander sind. Diese Muster erfüllen jedoch beide jeweils unterschiedliche Merkmale des erlernten Musters TR+. Diese Merkmale können dabei entweder gleich stark zur Musterunterscheidung beitragen und von diesem Musterpaar jeweils gleich gut erfüllt werden. Oder die Merkmale tragen unterschiedlich gut zur Mustererkennung bei. Sie werden von den Mustern jeweils so gut erfüllt, dass beide Muster gleich stark von TR+ unterschieden werden. Es findet eine Form des Abgleichs zwischen den verschiedenen Mustermerkmalen statt, bei dem die Muster für die Bienen nicht mehr unterscheidbar sind, da sie TR+ gleich ähnlich oder unähnlich sind. Abgleichsexperimente dieser Art erlauben Aussagen über den Beitrag verschiedener Merkmale zur Mustererkennung (*Ronacher 1979a; b; 1980; 1983*).

Ein Beispiel für einen Abgleich war auch das Verhalten der Bienen vor tief- und hochpassgefilterten Mustern. Bienen, die mit Musterpaaren gefilterter Abbilder von TR+ konfrontiert wurden, die jeweils gleich stark von TR+ unterschieden wurden, machten in der Regel keinen Unterschied zwischen den beiden unterschiedlichen Filterungen, sondern flogen sowohl das hochpass- wie das tiefpassgefilterte Abbild gleich häufig an (Abbildung 70). Das heißt, die Bienen zeigten keinerlei Vorliebe für eine der Filterarten, obwohl die Abbilder teilweise keine gemeinsamen Frequenzen aufwiesen.

Vermutlich kam es auch bei den Tests zwischen der kleineren Kreisscheibe und dem Davidsstern, den Ringen bzw. dem rotierten Abbild von TR+ zu Abgleichswertungen. So wurden Ringe und Kreisscheibe nicht signifikant voneinander diskriminiert, obwohl der mittlere Ring mit TR+ vollständig überlappte und die kleine Kreisscheibe keinerlei Flächenüberlappung mit TR+ aufwies (Abbildung 51 Tests 8 und 9). Die kleine Kreisscheibe besaß demnach Eigenschaften, die sie TR+ ebenso ähnlich oder unähnlich erscheinen ließ wie die Ringe (Merkmalsabgleich). Es kam zu einem Abgleich zwischen zwei unterschiedlichen Mustereigenschaften, bei denen es sich weder um die Schwarzverteilung noch um den freien Zugang zum Zentrum handeln konnte. Ähnliches galt für die Ergebnisse der Tests der kleinen Kreisscheibe gegen den dicken und dünnen Stern bzw. den Davidsstern (Abbildung 51) oder des kleinsten Rings gegen den Davidsstern (Abbildung 50). Das hieß einerseits, dass nach Dressur C Bienen neben der Zugänglichkeit zum Zentrum auch untergeordnete Mustermerkmale auswerteten, die allerdings im Falle der kleinen Kreisscheibe nicht weiter identifiziert werden konnten. Unter Umständen handelte es sich dabei um eine Bevorzugung von schwarzen kompakten Mustern (*Wehner 1971a*).

Die Ergebnisse der vorgestellten Experimente zeigten, dass Bienen der verschiedenen Dressurparadigmen unterschiedliche Parameter gelernt hatten. Es wurden lokale Abwandlungen wie Verschiebung, Rotation oder Auslassung von Musterteilen wie auch globale Eigenschaften wie Gesamtgröße oder Gesamtrotation des Musters bei Tests gegen TR+ unterschieden. Von TR+ diskriminierte Mustereigenschaften wurden in Transfertesten in der Regel generalisiert. Abgleichtests zeigten einen unterschiedlich starken Beitrag der Parameter zur Musterbewertung. Diese Mustereigenschaften wurden dann in Abhängigkeit vom Training unterschiedlich stark bewertet. So wurde nach Dressur A der Zentrumsfarbe der größte Informationsgehalt zugeordnet, nach Dressur C der Musterzerstreuung (*pattern disruption*). Lokalrotation von Musterteilen bei Training C und Kantenorientierung bei Training A wurden von TR+ nicht diskriminiert, das heißt lokale Orientierungsanalyse fand nicht statt. Kanten bzw. eingeschlossene Ecken bewerteten Bienen nur in Testpaaren denen andere Unterschiede fehlten.

Aus diesen Befunden ließ sich eine Merkmalsrangfolge (Parameterhierarchie) aufstellen, die in den Anhängen B und C tabellarisch dargestellt wird. Die dabei für Training A und B aufgeführten, wesentlichen Parameter waren zunächst das schwarze Musterzentrum und der Flächenüberlappingsgrad mit TR+. Diese Merkmale werden gefolgt vom Vorhandensein langer Kanten, einer geschlossenen kompakten Form und weiteren untergeordneten Merkmalen (Anhang B). Für Training C ließ sich eine Rangfolge aus der Getrenntheit der Schwarzflächen und der Orientierung bzw. Anzahl dieser Musterabschnitte gemäß TR+ aufstellen, gefolgt von der Kompaktheit einzelner Musterabschnitte, der Ausrichtung von Kanten und weiteren Merkmalen (Anhang C).

4.7 Welche Ursachen kann eine Wichtung bewerteter Mustermerkmale (Parameterhierarchie) haben?

4.7.1 Betonung des Musterzentrums durch zentrale Belohnung

Die oben beschriebenen Ergebnisse zeigten deutlich, dass bei den verwendeten Trainingsparadigmen vor allem Eigenschaften von TR+ gelernt wurden. Die Bienen ordneten bei der Bewertung unbekannter Muster vor allem dem zentralen Bereich der Muster großes Gewicht zu und folgten auch den Zentren verschobener Muster nach (Abbildung 38 und Abbildung 39). War diese Betonung des Musterzentrums eine Folge der Belohnung im Zentrum oder einer angeborenen Präferenz für konzentrische bzw. bilaterale Blütensymmetrie (*Dafni & Kevan 1996; Giurfa, Dafni et al. 1999*)? Die Ergebnisse der Dressur C, die nicht durch Umkehr der Bewertung der Zentrumsfarbe zu deuten waren, sprachen zunächst gegen eine angeborene Tendenz zur einheitlichen Bewertung des Zentrums (Abbildung 26 und Abbildung 27). Allerdings waren auch bei diesem Dressurpaar alle verwendeten Testmuster bzw. schwarzen Musterabschnitte rotationssymmetrisch um das Belohnungsröhrchen herum angeordnet und somit durch ein (Dreh-) Zentrum definiert. Es war daher nicht auszuschließen, dass Bienen unabhängig von der Zentrumsfarbe verstärkt konzentrische oder zentrumsorientierte Mustereigenschaften bei Training C bewerteten, denn die Bienen der Dressur C hielten sich ebenfalls bevorzugt im zentralen Bereich der Muster auf (Abbildung 33, Abbildung 58 und Abbildung 62). Dies wurde noch durch die Präferenz der Bienen für konzentrische oder radiäre blumenähnliche Musterbestandteile unterstützt (*Lehrer, Horridge et al. 1995; Dafni & Kevan 1996; Giurfa, Dafni et al. 1999*).

Durch Dressur mit gezielter azentrischer Belohnung sollte sich klären lassen, inwieweit die Präferenz des Musterzentrums von der sowohl in Natur wie auch bei Dressuren häufigen Belohnung im Musterzentrum abhängt. Bisher wurde bei dezentral belohnten Dressuren entweder seitlich oder verteilt auf dem Muster belohnt, unabhängig ob die Muster horizontal oder vertikal präsentiert wurden. Dabei blieb stets noch eine große räumliche Nähe der Belohnung zum Muster erhalten (*Hertz 1929a; 1933; 1935a; Schmetter 1968; Lehrer, Srinivasan et al. 1990*). Diese räumliche Nähe wurde bei der hier verwendeten Dressur aufgehoben, indem die Muster 90 mm über den Belohnungsröhrchen angebracht wurden und die Belohnungen somit deutlich außerhalb des Musters gegeben wurden. Der Erfolg der Andressur von Bienen auf das verschobene Dressurpaar (dessen Muster dem Paradigma A entsprachen) war zehnmal kleiner als bei zentrierter Dressur. So fanden nur vereinzelt Bienen nach ihrer Rückkehr zur Versuchsapparatur die Belohnung wieder und erreichten nach zwanzig Dressurbesuchen auch nur Unterscheidungsfrequenzen von 60 % (Abbildung 42). Im Vergleich dazu lagen die Unterscheidungslevels der Dressuren A und C bei 75 % und des Trainings B bei 70 % (Tabelle 7). Von insgesamt etwa sechzig adressierten Bienen zeigten nur zwei Tiere einen ausreichend guten Lernerfolg, um gegen die verschobenen Muster getestet zu werden. Damit waren die Ergebnisse aufgrund der geringen Stichprobenzahl nur als erste Beobachtungen zu werten. Sie ließen jedoch vermuten, dass eine Belohnung außerhalb des Musters tatsächlich zu einem anderen Bewertungsschema des Trainingsparadigmas A führte (Abbildung 42). So wurde das zum Belohnungsröhrchen hin verschobene Dressurpaar überhaupt nicht mehr unterschieden. Vereinzelt

versuchten die Bienen allerdings unterhalb von TR+ zu landen. Die Veränderung der gelernten Musterposition wurde von den dezentral belohnten Bienen damit nicht gut toleriert wie beim zentrierten Dressurparadigma A, unter Umständen weil sich unterhalb der nach unten verschobenen Muster kein Belohnungsröhrchen mehr befand. Die Diskriminierungsleistung der einzelnen Bienen war allgemein niedrig, wobei TR+ in den meisten Tests zwar bevorzugt wurde, die Bienen die übrigen Muster jedoch nicht gemäß des erwarteten Parameters Zentrumsfarbe unterschieden. So wurden Muster mit schwarzem Zentrum nicht mehr durchgängig bevorzugt. Die fehlende Bewertung der Zentrumsfarbe deutete darauf hin, dass das Musterzentrum nach dezentraler Fütterung nicht stark in die Auswahl der Mustereigenschaften miteinbezogen wurde. Es war daher anzunehmen, dass die Position der Belohnung eine wichtige Richtgröße für den Beitrag von Mustereigenschaften zur Musterwahrnehmung ist. Ohne die Fixierung auf das Musterzentrum kamen vermutlich andere Bewertungsmechanismen zur Anwendung, zum Beispiel Auswertemechanismen vergleichbar zur Landmarkenerkennung. Darauf deutete zumindest die vereinzelt zu beobachtende Suche der Bienen nach dem Belohnungsröhrchen unterhalb der zentrierten Dressurmuster hin. Die Wichtigkeit der zentralen Belohnung entkräfteten diese Befunde allerdings nicht grundsätzlich, da die Tiere das Dressurparadigma insgesamt nur sehr schlecht lernten.

Bienen sind grundsätzlich in der Lage auch bei dezentraler Fütterung eine zentrale Fixierung auf konzentrische Muster zu entwickeln (*Hertz 1929a; b*), bei diesen Versuchen wurden die Belohnungen stets in der nächsten Nähe der Muster gegeben. Wurden Bienen auf horizontale Muster dressiert, die sich in verschiedenen Höhen über dem Hintergrund befanden, landeten die Tiere trotz der auf den Mustern frei verteilten Belohnung stets am Rand und nie im Zentrum der Muster (*Lehrer, Srinivasan et al. 1990*). Bei diesem Versuch wurden Bienen vor allem auf die Wahrnehmung der Musterhöhe über dem Hintergrund dressiert, das heißt der Mustereindruck konnte unter Umständen damit anderen Regeln folgen wie bei der Wahrnehmung von Schwarzweißmustern vor weißem Hintergrund.

4.7.2 Mögliche Ursachen für die besondere Betonung des Musterzentrums

4.7.2.1 Geometrie des Bienenauges (Bildverzerrung)

Bienen lernten in den Dressurparadigmen A, B und C vornehmlich Merkmale des Musterzentrums. Die Randbereiche des Musters wurden dabei kaum beachtet. Eine rein physikalische Verzerrung des Bilds wäre als Ursache für dieses Phänomen denkbar, die eine Folge der Geometrie des Bienenauges als sphärische Struktur ist (*Hertz 1935b; Wehner 1969; Cruse 1972b; Wehner 1981; Lehrer 1998*). Diese Verzerrung sollten die Bienen aber unter Umständen neuronal zurückrechnen können (*Gould 1988a*). Es wäre aber auch möglich, dass die Verzerrung für die Bienen keine optische Qualität besitzt und der optische Apparat entsprechend angepasst ist bzw. die Verzerrung toleriert (*Penzlin 1989; Hempel de Ibarra, Giurfa et al. 2002*). Da durch die Verzerrung des Bilds vor allem der bisher unverzerrt betrachtete Flächenüberlappungsgrad mit TR+ stark verändert würde, war der Einfluss der Bildverzerrung jedoch zu überprüfen. Bei einer angenommenen sphärischen Verzerrung erhielten gerade die Flächenbereiche im Zentrum ein anteilmäßig größeres Gewicht. Dies bedeutete, dass das beobachtete Wahlverhalten der Bienen dennoch Folge einer Template-Auswertung sein könnte und nicht auf Parameterextraktion beruhte. Durch Wichtung des Flächenüberlappungsgrad entsprechend einer Verzerrung wurde jedoch keinerlei Verbesserung der Korrelation zwischen Flächenüberlappung und Wahlfrequenz bei den kritischen Tests mit verschiedenfarbigen Musterzentren erreicht, da auch bei größerer Differenz der Flächenüberlappungsgrade das Diskriminierungsniveau nicht zunahm (Abbildung 24 B). Auch die Anpassung des gewichteten Abbildungsmodells an ein langgestrecktes Ellipsoid entsprechend einer naturgetreueren Bienenaugengeometrie (*Giurfa, Vorobyev et al. 1996*) führte zu keiner Verbesserung der Korrelation (Abbildung 24 C). Bienen der Dressuren A und B wählten weiterhin die Muster mit schwarzem Zentrum unabhängig vom Flächenüberlappungsgrad und fast ausschließlich entsprechend des Parameters Zentrumsfarbe. Allein die Wahlfrequenzen der Tests mit zentrums gleichen Musterpaaren korrelierten mit dem Flächenüberlappungsgrad, wobei hier allerdings die Wichtung die Musterunterschiede nur geringfügig beeinflusste. Das Merkmal Flächenüberlappung war somit dem Merkmal Zentrumsfarbe eindeutig untergeordnet und demnach die Parameterextraktion dem Template-Matching-Mechanismus übergeordnet.

4.7.2.2 Verarbeitungseigenschaften des Bienenauges (Neuronale Fovea)

Die starke Betonung des Zentrums bei der Musterbewertung könnte auch die Folge unterschiedlicher neuronaler Auswertung in zentralen und peripheren Bereichen des Sehfeldes sein, erreicht durch unterschiedliche Anpassung von Rezeptoren, zum Beispiel durch unterschiedliche Anzahl von Rezeptoren in verschiedenen Augenbereichen (Wehner 1971a; Kern & Varju 1998; Lehrer 1998; Petrowitz, Dahmen et al. 2000). Dafür spräche die Existenz von Bereichen im Komplexauge der Insekten, die vergleichbar zum gelben Fleck im Vertebratenaug visualisierte Stimuli schärfer abbilden (Wehner 1981; Zollikofer, Wehner et al. 1995; Rutowski & Warrant 2002). Auch eine angepasste Verarbeitung visueller Reize im Zentralen Nervensystem wäre möglich, zum Beispiel durch die unterschiedliche Lernfähigkeit für verschiedene Musterreize (Gould 1985). Allerdings zeigte Gould an anderer Stelle, dass Bienen die zentralen und peripheren Bereiche von Punktmustern gleich stark wichteten, die Wichtung verschiedener Bereiche somit nicht festgelegt ist (Gould 1988a). Tests mit unterschiedlich farbigen Ringmustern offenbarten andererseits, dass Bienen Farben an verschiedenen Positionen des Musters unterschiedlich wahrnehmen (Hempel de Ibarra, Giurfa et al. 2002). Demnach ist die unterschiedliche Wahrnehmung von Musterzentrum und Musterperipherie als angepasste Verarbeitung visueller Information möglich. Unklar blieb aber, inwieweit die Verarbeitung durch die Trainingssituation oder durch innere Präferenzen festgelegt wurde.

4.7.2.3 Zentrum als Fixierungspunkt durch optische Auffälligkeit

Das Musterzentrum hatte unabhängig von der Auswertung der Muster eine stark richtende Bedeutung für die Bienen, da Bienen auch verschobene Muster weiterhin wahrnahmen, diskriminierten, generalisierten und sich dabei auf die Röhrenattrappe im Zentrum setzten (Abbildung 37, Abbildung 38, Abbildung 39, Abbildung 40 und Abbildung 41). Die Setzwilligkeit war dabei allerdings unabhängig von der Abbildung einer Röhrenattrappe im Zentrum der verschobenen Muster (Tabelle 9). Besaßen die Röhren eigenen Signalcharakter, zum Beispiel durch den auffälligen Lichtreflex am Rand der Röhren? In früheren Arbeiten konnte solchen Merkmalen ein die Aufmerksamkeit richtender Effekt zugeordnet werden (Hertz 1929b; Wehner & Lindauer 1966; Wehner & Flatt 1977)? Dass die Belohnungsröhren von den Bienen unabhängig vom Muster angefliegen wurden, unterstützt diese Interpretation genauso wie die fehlende Diskriminierung der Belohnungsröhren unabhängig von den zugehörigen Mustern (Abbildung 40 A und Abbildung 41 A). Diese Wahrnehmung der Belohnungsröhren erzeugte unter Umständen die Präferenz der Bienen für die zentralen Mustereigenschaften, wobei die Belohnung innerhalb dieses auffälligen Bereichs diese Bevorzugung noch weiter verstärkt haben könnte. Das Belohnungsröhren wirkte dabei vermutlich vergleichbar zu Barrieren mit definiertem Einflugsloch oder anderen mustereigenen Merkmalen, die eine Fixierung des Flugverhaltens auslösen (Judd & Collett 1996; Judd & Collett 1998).

4.7.3 Einsatz des Flugverhaltens zur besseren Wahrnehmung von Mustereigenschaften

4.7.3.1 Flugverhalten steht in engem Zusammenhang zur Musterbewertungsaufgabe

Die unterschiedliche Wichtung der Musterparameter konnte auch Folge eines angepassten Flugverhaltens sein, zum Beispiel durch bevorzugtes An- bzw. Abfliegen besonderer Mustereigenschaften. Grundsätzlich sind Bienen in der Lage das Flugverhalten zur Informationsgewinnung einzusetzen, wie Untersuchungen von Anflügen auf Muster zur Wahrnehmung von Abständen und Dreidimensionalität zeigen (Zeil 1997). So dienen *Turn-Back-and-Look*-Flüge zuerst der Tiefenwahrnehmung, wobei zweidimensionale Landmarken erst später gelernt werden (Lehrer & Collett 1994). Bei der Wahrnehmung von Mustern wurden auch Hinweise auf ein Skannverhalten gefunden, wenn auch nicht als stereotypes Verhalten (Lehrer, Wehner et al. 1985; Collett 1992). Fliegende Insekten sind demnach in der Lage Muster in erlernter Weise anzusteuern, zum Beispiel indem sie vor Mustern einen bestimmten Winkel einhalten (Collett 1995). Die Winkelorientierung bzw. die Flugausrichtung der Tiere hängt dabei stark von der Schwarzverteilung des Musters ab (Wehner & Lindauer 1966; Wehner & Wehner-von Segesser 1973).

Eine hervorgehobene Stellung des Musterzentrums ließ sich beim Fixierflügen (Zickzackflüge) bzw. beim gezielten Ansteuern von Landmarken bei Wespen nachweisen (Collett 1995; Collett & Rees 1997; Zeil 1997; Voss & Zeil 1998). Das Zentrum stellte auch beim Anflug auf Muster einen wichtigen Fixierungspunkt dar, der die Aufmerksamkeit der Bienen auf einzelne bevorzugt zu lernende Mustereigenschaften richten könnte. Wehner fand ein vergleichbares Fixierungsverhalten auch für andere Punkte im Raum. Diese waren wichtige Bezugspunkte zur Bewertung von Mustereigenschaften, die seiner Deutung nach

zur Ausbildung von Reafferenzen bzw. zur Stabilisierung des Bildflusses und zur vergleichbaren Abbildung von retinotopen Templates dienten (Wehner & Lindauer 1966; Wehner 1968; 1969; 1975; Blanke, Nalbach et al. 1997; Gegenfurter 1999). Daraus ließe sich auch eine unterschiedliche Wertigkeit von bewerteten, weil unterschiedlich stark fixierten Merkmalen ableiten.

Die Musterbewertung kann außerdem auch vom Flugabstand der Bienen vor der Musterfläche abhängen (Srinivasan & Lehrer 1988). Bei Versuchen zur Landmarkenerkennung bestimmte der Abstand vor allem die Gewichtung der Landmarken (Cheng, Collett et al. 1987). Andere Autoren weisen dem Flugverhalten auch Aufgaben bei der Formwahrnehmung zu: zum Beispiel durch Fixieren von Musterbereichen, der Wahrnehmung von Musterfrequenzen (Flicker Hypothese) oder Skannflüge vor bestimmten Musterbereichen (Hertz 1933; 1934; Anderson 1977a; Gould 1984; Lehrer, Srinivasan et al. 1988; Lehrer 1991b).

Die hier vorgestellten Untersuchungen gingen aufgrund dieser Befunde von der Grundannahme aus, dass Bienen prinzipiell in der Lage waren, ihr Flugverhalten aktiv zur verbesserten Wahrnehmung der Muster bzw. zur Perzeption geeigneter auffälliger Mustereigenschaften zu nutzen.

4.7.3.2 Bienen fixieren Mustermerkmale und nicht Apparatemerkmale

Die Beobachtung der Flugmuster zeigte, dass erfahrene Bienen von der Öffnung am Fenster aus die Versuchsapparatur direkt anfliegen. Die Tiere hielten in der Regel schon während des Anflugs auf die Versuchsapparatur die Höhe der angebrachten Muster ein. Sie orientierten sich demnach schon an der Musterposition und dabei unter Umständen am Reflex der Belohnungsröhrchen (Hertz 1933), den sie unabhängig von den Mustern wahrnahmen (Abbildung 2 C Pfeil). Die Musterbewertung durch Absetzen auf bzw. Berühren der Musterfläche wurde durch Verschiebungen kaum beeinflusst, allerdings waren die Wahlfrequenzen für verschobene Muster auf Grund etwas geringerer Setzerzahlen etwas kleiner als für zentrierte Muster. Vorhandensein oder Fehlen einer Attrappe des Röhrchens (ein weißer Kreis) in verschobenen Mustern veränderte die Setzwilligkeit der Tiere jedoch nicht, die Bienen setzten sich auch auf Muster ohne Attrappe genauso bereitwillig (Tabelle 9). Verschiebungen der Muster nach oben wurden leichter toleriert als Verschiebungen nach unten (Abbildung 38 B Tests 4 und 5 bzw. Abbildung 39 Test 1). Die Bienen machten keinerlei signifikante Unterschiede zwischen den zwei auf der Musterebene angebrachten Röhrchen und wählten sie unabhängig vom darüber befestigten Muster gleich oft (Abbildung 40 A, Abbildung 41 A: gestrichelte Kurve).

Damit folgten die Bienen den Mustern nach und orientierten sich nicht an der absoluten Position des Versuchsaufbaus bzw. einzelner Eigenschaften der Apparatur, zum Beispiel der Röhrchen. Starke Verschiebung in den unteren Sichtbereich machte Muster jedoch weniger attraktiv, trotz der großen Bedeutung der unteren Hälfte des Sehbereichs für die Musterunterscheidung (Zhang & Horridge 1992; Giurfa, Hammer et al. 1999). Das Nachverfolgen der Muster ließ auf einen bestimmten Bewertungspunkt im Raum schließen, den Bienen als Fixierungspunkt in stabiler Fluglage vor den Mustern immer wieder aufsuchten. Damit versuchten Bienen die Bildlage zu stabilisieren und auf diese Weise eine Raumkonstanz zu erzeugen (Wehner & Lindauer 1966; Wehner 1975; Wehner & Flatt 1977; Collett 1994; Kern & Varju 1998).

Ausgezeichnete Merkmale, wie zum Beispiel das Belohnungsröhrchen, bestimmter Musterpunkte, oder passive Barrieren mit definiertem Einflugsloch (Judd & Collett 1996; Judd & Collett 1998) können zur Fixierung der Muster herangezogen werden und die Musterdiskriminierung ebenfalls verbessern. Das Landen der Bienen im Zentrum der verschobenen Muster zeigte eine bevorzugte Bewertung des Zentrums der Muster und nicht des Apparatezentrums, trotz des Lichtreflexes am Röhrchen, das sich weiterhin auf der Höhe des Apparatezentrums befand. Dies kann mit dem Abspeichern zielorientierter Landmarken unabhängig von den Umgebungsdaten verglichen werden (Bisch-Knaden & Wehner 2001; Fry & Wehner 2002) und Folge der Belohnung im Musterzentrum bzw. der Adressur direkt auf die Muster sein (Couvillon & Bitterman 1980). Gegen das markante Merkmal des Belohnungsröhrchens als einziger Auslöser der Fixierung sprach die Setzwilligkeit der Bienen auf verschobene Muster ohne Röhrchenattrappe (Tabelle 9).

Die Ergebnisse der Testserien mit verschobenen Mustern zeigten, dass Positionsänderungen der Muster innerhalb der Musterapparatur grundsätzlich wahrgenommen werden konnten, wenn die Bienen mit weit verschobenen Mustern konfrontiert wurden (Abbildung 39). Die Musterunterscheidung war jedoch unabhängig von der Position der Muster. Die Bienen fixierten demnach Mustermerkmale unabhängig von den Apparatemerkmalen. Die Art der Präsentation besaß für die Bienen somit keinen Merkmalscharakter.

4.7.3.3 Bienen bewerten Mustermerkmale erst kurz vor der Musterebene

Bei Bienen geschieht die Wahl der Futterquelle in der Regel im freien Flug. Die Flugbewegungen umfassen unterschiedliche Manöver wie zum Beispiel Landen, Skannen und Schweben. Die Wahrnehmung der Futterquelle kann durch die Art der Fortbewegung grundsätzlich beeinflusst werden: entweder fremdbestimmt durch horizontale bzw. laterale Abweichungen der Flugbewegungen von Bienen im Raum, ausgelöst zum Beispiel durch Winddrift oder Ausweichbewegungen vor Fremdkörpern, oder selbstbestimmt zum Beispiel bei der Abschätzung von Entfernungen durch die induzierte optische Parallaxe bei schleifenförmigen An- und Abflügen (*Turn-Back-and-Look-Flüge*) (Lehrer, Srinivasan et al. 1988; Srinivasan, Lehrer et al. 1991; Lehrer & Collett 1994).

Einen Eindruck, in welcher Phase der Musterannäherung Bienen die Musterbeurteilung durchführten, lieferte die relative Anzahl der Anflüge. Wenn Bienen die Muster prinzipiell aus der Entfernung unterschieden, sollten sie bei gut unterschiedenen Musterpaaren das vermiedene Muster im Vergleich zum bevorzugten Muster seltener anfliegen (Srinivasan & Lehrer 1984b; Lehrer, Horridge et al. 1995; Hempel de Ibarra, Giurfa et al. 2001) und andere). Der Vergleich der Anflugsdaten auf das Dressurpaar ergab, dass Bienen beide Muster gleich häufig anflogen, sich allerdings viermal häufiger auf das belohnte Muster setzten. Dies sprach eher gegen einen entfernten Entscheidungspunkt zur Bewertung und Diskriminierung der Muster (Abbildung 15).

Auch das Verhalten der Bienen vor den verschobenen Mustern, da die Bienen dicht an die verschobenen Muster heranflogen und diese Muster nur geringfügig schlechter als die zentrierten Musterpaare diskriminierten, widersprach einer Entscheidung aus der Entfernung. Die Tiere suchten dabei die Belohnungsröhrchen weiter auf, ohne jedoch zwischen den Röhrchen verschiedener Muster zu unterscheiden (Abbildung 40 und Abbildung 41). Statt dessen versuchten die Tiere sich auf die verschobenen Musterflächen zu setzen (Abbildung 38, Abbildung 39). Die Bienen nahmen die Musterunterschiede also erst direkt vor den Mustern wahr, übertrugen diese Wahrnehmung aber nicht auf die darunter liegenden Röhrchen, die unabhängig von den darüber befestigten Mustern jeweils gleich häufig angeflogen wurden. Die Musterunterscheidung konnte somit durch Verschiebung nicht wesentlich beeinflusst werden, da die Bienen den Mustern nachfolgten und die verschobenen Testmuster in der Regel genauso häufig angeflogen wie die entsprechenden zentrierten Muster (Abbildung 40 und Abbildung 41). In beiden Fällen geschah die Musterunterscheidung in der Nähe der Musterfläche.

Gegen eine Bewertung der Eigenschaften des unbelohnten Musters TR- während der Anflüge sprach, dass TR- nach keiner der hier verwendeten Dressurparadigmen aktiv vermieden wurde. Eigenschaften von TR- wurden somit nicht gesondert ausgewertet (Abbildung 34, Abbildung 35 und Abbildung 36).

4.7.3.4 Bienen nutzen das Flugverhalten nicht zur Erzeugung des größtmöglichen Flächenüberlappungsgrads

Aus der Landmarkenerkennung ist bekannt, dass das Nachfolgen der Bienen auf einer Verschiebung des Fixierungspunkts zurückgeführt werden kann (Collett 1992), zum Beispiel wenn Bienen Landmarken anpeilen, um die beste Überlappungsfläche mit dem erlernten Template herzustellen (Collett & Rees 1997). Auch Wespen überprüfen in vergleichbarer Weise die Muster-Templates an den Umkehrpunkten von Schleifenenden (Collett 1995). Taufliegen (*Drosophila melanogaster*) sehen und bewerten die Translation der Muster vor allem aufgrund der (fremdbestimmten, mechanischen) Fixierung, die sie daran hindert dem Bild nachzufolgen (Dill, Wolf et al. 1993; Dill 1995; Dill & Heisenberg 1995). Durch das Nachverfolgen der Muster könnte für die hier untersuchten Bienen ebenfalls eine vergleichbare Bewertungssituation entstanden sein. Bienen könnten dabei bevorzugte Bereiche aufsuchen, um den Überlappungsbereich mit dem gelernten Template optimal zu erzeugen. Schmetter zeigte weiterhin, dass Bienen bei horizontaler Präsentation größerer Muster höher fliegen als bei der Dressurgröße (Schmetter 1972). Passten die Bienen hier ihren Flugabstand oder ihre Flugposition vor den größenvariierten Mustern der untersuchten Testserien in vergleichbarer Weise an?

Die Auswertung der Flugtrajektorien vor den verschiedenen Mustern erbrachte keinen Hinweis auf eine Bewertung des Flächenüberlappungsgrads. Weder vor den rotierten, beschnittenen Mustern noch vor den größenvariierten Mustern verschoben Bienen ihren Fixierungspunkt (Efler & Ronacher 1999). Die Bienen hielten sich dabei vor allem im Abstand von bis zu 6 cm vor dem Musterzentrum auf (Abbildung 29, Abbildung 30, Abbildung 33 und Tabelle 8)(Efler 2001). Auch bei Störung der radiären Symmetrie im beschnittenen, rotierten Abbild von TR+ hielten sich Bienen vor allem vor dem Belohnungsröhrchen oder auf den Schwarzflächen des Musters auf und verschoben ihren Aufenthalt nicht (Abbildung 58). In gleicher Weise veränderte sich die maximale Aufenthaltshäufigkeit der Bienen vor den größenvariierten

Mustern nicht, die Bienen hielten stets etwa den selben Flugabstand vor den Mustern ein. Dies sprach gegen eine Auswertung der Muster durch einen Template-Matching-Mechanismus und gegen den Versuch den größtmöglichen Flächenüberlappungsgrad mit TR+ zu erreichen.

Andere Arbeiten zeigten jedoch auch, dass Template-Matching-Mechanismen zur Anwendung kommen können wenn kein nachweisbarer Fixierungspunkt aufgesucht wird. Beispielsweise fixieren Ameisen Landmarken in der Laufbewegung, vermutlich als Abfolge mehrerer neuronaler Schablonen (Templates) (Judd & Collett 1998; Srinivasan 1998). Sollten Bienen in ähnlicher Weise Templates bilden, ließe sich das durch die hier verwendete Versuchsanordnung nicht nachweisen.

4.7.3.5 Bienen nutzen Flugverhalten nicht zur besseren Auswertung von Mustermerkmalen

Gezieltes Aufsuchen bestimmter Musterbereiche zum Informationsgewinn

Bienen könnten durch das Anfliegen bestimmter Musterbereiche gezielt gelernte Parameter ausgewertet haben, zum Beispiel durch gezieltes Anfliegen der Musterecken von Dreiecken, um dort den maximalen optischen Fluss zu erreichen (Anderson 1972; 1977a). Eine andere Möglichkeit wäre die Fixierung hervorgehobener Musterbereiche, um die Mustermerkmale ganz anderer Musterbereiche auszuwerten (Horridge 2000). Im Folgenden wird diskutiert, inwieweit sich aus den Flugaufenthalten Hinweise darauf ableiten lassen, welche Musterbereiche für die Bienen von besonderem Interesse waren.

Die Fixierung der Bienen auf das Musterzentrum war klar erkennbar, da Bienen sich unabhängig von der Schwarzverteilung der Muster und ihrer äußeren Form am häufigsten vor dem Röhrchen im Zentrum des Musters aufhielten (Abbildung 58). Einzelne Flugtrajektorien zeigten abgesehen davon, dass Bienen darüber hinaus auch auf anderen Musterbereichen landeten. Es bestand eine leichte, nicht signifikante Häufung der Aufenthalte vor Musterbereichen mit größerem Schwarzflächenanteil bzw. vor den Schwarzbereichen der Muster (Abbildung 59, Abbildung 60 und Abbildung 61). Dies trat dann auf, wenn der Schwarzanteil größer war als der Weißanteil im Muster, ansonsten bevorzugten die Bienen das Musterzentrum (Abbildung 62 D und G). Aus der geringfügigen Häufung der Bienenaufenthalte im unteren Musterbereich leitete sich kein Rückschluss auf eine besondere Bedeutung des unteren Sehfeldbereichs ab (Anderson 1977a; Zhang & Horridge 1992; Giger 1996; Giurfa, Hammer et al. 1999; Lehrer 1999a). Da es sich bei den Mustern in der Regel um Abwandlungen des auf der Basiskante stehenden schwarzen Dreiecks handelte, besaßen fast alle Muster im unteren Musterbereich auch den größten Schwarzanteil der Musterfläche. Auch bei Auslassung der direkten Setzer auf die Musterzentren ergab die Auswertung der Bienenaufenthalte vor den Mustern Evidenz für die Besonderheit des zentralen Musterbereichs und der häufigen Aufenthalte der Bienen in diesem Bereich. Bienen suchten in den vorliegenden Versuchen also gezielt und häufig das ausgewertete Musterzentrum auf.

Einsatz gerichteter Flugtrajektorien zum Informationsgewinn

Es bestanden verschiedene Möglichkeiten, wie Bienen das Flugverhalten zur besseren Musterunterscheidung einsetzen konnten. Bienen könnten sich zum einen während der Dressur stereotype Flugbahnen einprägen, die sie vor abgewandelten Mustern wiederholten und die Muster dann entsprechend der veränderten Sinneseindrücke während des Fliegens unterschieden. Zum anderen wären Bienen in der Lage im Flug bestimmten Mustereigenschaften und unterschieden abgewandelte Muster zu folgen und zur Unterscheidung auf das veränderte Abflugverhalten auszuwerten.

Bei früheren Untersuchungen zum Farbenlernen der Bienen führte die motorische Behinderung der Bienen durch Verhindern von Flugbewegungen zu schlechteren Lernerfolgen (Grossmann & Beller 1971). Es konnte nachgewiesen werden, dass die Einprägung der Mustergestalt bzw. der Musterfarbe während des Anflugs auf die Muster erfolgt, während das Abflugverhalten eher der Wahrnehmung der dreidimensionalen Mustersituation dient (Grossmann 1970; Gould 1988a; Lehrer & Collett 1994; Judd & Collett 1996; Judd & Collett 1998). Die Flugmanöver in Nähe der Muster dienen vor allem der Tiefenwahrnehmung, die Bienen folgen den Musterkonturen dabei im Unterschied zum *Turn-Back-and-Look*-Verhalten ohne Habituation (Lehrer 1991a; 1993; 1996; Zeil 1997; Lehrer 1998). Bienen können verschiedene Muster prinzipiell in übereinstimmender Weise abfliegen (Lehrer, Wehner et al. 1985; Collett 1992), wobei das Abkannnen den Mustern teilweise angepasst wird und nicht stereotyp abläuft. Dabei werden vor allem Kante, die Schwarzverteilung oder die Ecken der Muster angefliegen (Wehner & Lindauer 1966; Collett 1994). Auch das Anvisieren von Landmarken bei Bienen (Collett, Fry et al. 1993; Fry 1999; Fry & Wehner 1999) bzw. Wespen (Collett & Lehrer 1993; Collett 1995; Zeil 1997) oder Wüstenameisen (Collett, Dillmann et al. 1992) ist eine Anpassung des Flug- und Laufverhaltens an eine bestimmte Wahrnehmungsaufgabe.

Durch Analyse der Flugtrajektorien ließen sich diese möglichen Verhaltensweisen vor unterschiedlichen Mustern untersuchen. In Abbildung 52 sind exemplarisch zwei Flugtrajektorien für jedes der untersuchten acht Muster dargestellt. Bienen folgten demnach keinen stereotypen Flugbahnen (Abbildung 52 A oben und unten), wobei die Muster häufiger horizontal als vertikal abgeflogen wurden. Dies wurde bereits früher in dieser Weise beobachtet (*Anderson 1977c*). Die horizontale Flugrichtung war vermutlich auf die horizontale Anordnung der Musterpaare während Dressuren und Tests zurückzuführen, da Bienen abwechselnd von einem Muster zum anderen flogen (Abbildung 52 und Abbildung 57). Das Nachverfolgen von Kanten war bei der Auswertung der Flugtrajektorien nicht zu erkennen, die Muster wurden in keinem Fall entlang ihrer Kanten oder anderer markanter Punkte abgescannt. Die Bienen hielten sich bevorzugt vor dem Zentrum der Musterflächen (Abbildung 33 und Abbildung 58) und weniger am Rand der Musterfläche auf. Sie landeten ebenfalls direkt im Zentrum und nicht auf den Rändern, vermutlich eine Folge der Präsentation der Muster in einer Ebene mit der Außenfläche der Versuchsanordnung. Dadurch verloren die Musterränder ihre besondere Reizqualität, die sie bei erhabener Position aufgrund des hohen optischen Flusses besitzen können (*Lehrer, Srinivasan et al. 1990*). Die Untersuchungen der Fluggeschwindigkeit und der Anflugs- bzw. Abflugswinkel (Abbildung 56 und Abbildung 57) ergaben keinen Hinweis auf das gleichmäßige langsame Flugverhalten während eines Skannfluges. Flugbewegungen mit Geschwindigkeiten über 40 cm/sec (entspricht dabei 1,4 km/h) machten den signifikant größten Teil der Musteraufenthalte aus. Dies lag zwar weit unter der durchschnittlichen Fluggeschwindigkeit von 8,2 m/sec (etwa 30 km/h) von Bienen zwischen Futterstelle und Stock (*Frisch 1965*), war aber deutlich schneller als die sehr seltenen, langsamen Skannflüge ähnlichen Flugmanöver der Bienen vor den Mustern (Abbildung 54 und Abbildung 55). Bienen flogen die Muster demnach entweder schnell an und verließen sie wieder ebenso schnell oder landeten mit verringerter Geschwindigkeit auf dem Musterzentrum bzw. auf ausgezeichneten Musterbereichen.

Skanteten die Bienen die Muster trotz dieser Befunde, waren diese Skannflüge entweder sehr kurz bzw. schnell oder erfolgten nicht bei gleichbleibender Geschwindigkeit. Der vereinzelte optische Eindruck von Musterskannflügen bzw. langsamen Kantenfolgen konnte messtechnisch nicht erfasst werden. Möglicherweise wurde der Nachweis dadurch erschwert, dass Bienen nur beim ersten Abfliegen die Muster abskannen (*Gould 1984*). In den vorgestellten Ergebnissen flogen die Bienen die Muster bei jedem Besuch in neuer Weise an, ohne bestimmte Winkel einzuhalten. Die Winkelorientierung von Insekten hängt stark von der Fluglage des Insekts ab, die wiederum von der Schwarzverteilung des Musters beeinflusst werden kann (*Wehner & Lindauer 1966; Wehner & Wehner-von Segesser 1973*). Die Auswertung der Anflugswinkel zeigte zwar eine Bevorzugung der Richtungen von rechts unten nach links oben (bzw. die umgekehrte Richtung). Dies entsprach jedoch eher der (etwas gebogenen) Flugbahn der Bienen zwischen den nebeneinander befestigten Mustern (Abbildung 52 und Abbildung 56) und ließ keine Anpassung an die Schwarzverteilung der Muster erkennen. Dieses Fehlen einer ausgerichteten Flugbewegung könnte dabei eine Folge der einfachen und kompakten Muster sein, vergleichbar zu Befunden über die Mustererkennung bei Hühnerküken, die einfache optische Landmarken zwar fixieren, jedoch keine vergleichbaren Laufrichtungen beim Fixieren einhalten (*Stamp-Dawkins & Woodington 2000*). Die Auswertung der Flugtrajektorien ergab somit keinen Hinweis auf eine verbesserte oder differenziertere Wahrnehmung von Mustereigenschaften durch das Abskannen von Musterkanten. Auch unabhängig von der Mustererkennung (*Lehrer, Wehner et al. 1985; Lehrer 1994*) konnte kein Skannverhalten nachgewiesen werden.

4.8 Gibt es Gemeinsamkeiten bei der Wahrnehmung visueller Muster und der Landmarkenerkennung?

In den voran gegangenen Kapiteln wurde im Detail darauf eingegangen, welche Mustereigenschaften Bienen wahrnahmen und wiedererkannten. Die beschriebenen Verschiebungen einzelner oder aller Musterteile (Abbildung 44 und Abbildung 45) erinnerten dabei an Versuche der Landmarkenerkennung (*Cartwright & Collett 1983; Cheng, Collett et al. 1987; Srinivasan & Lehrer 1988; Cheng 1999b; a*). Landmarkenerkennung und Musterbewertung wurden bisher als zwei getrennte Gedächtnissysteme beschrieben (*Gould 1988b*). Es konnte allerdings gezeigt werden, dass große Muster vergleichbar zu Landmarken bewertet werden können (*Horridge 1996a*). Möller vermutet, dass frühere Ergebnisse, wonach Ameisen bei der Landmarkenerkennung auch parametrische Merkmale auswerteten (*Judd & Collett 1998*), Folge eines Versuchsaufbaus mit sehr nah um das Ziel ausgerichteten Landmarken war (*Möller 2001*). Die in der vorgestellten Arbeit verwendeten Muster hatten in der Regel einen Durchmesser von 10 cm. Zudem konnten die Bienen sehr nah an die Muster heranfliegen. Daher sollte es den Bienen möglich gewesen sein, auch die Auswertesysteme der Landmarkenbewertung einzusetzen. Das visuelle System zur Landmarkenerkennung der Bienen ist in der Regel empfindlich gegenüber Veränderungen der Position der Landmarken, wobei Verschiebungen einzelner Landmarken durch Größeanpassungen aufgehoben werden können (*Cartwright & Collett 1983; Collett 1996*). Fänden solche Mechanismen der Landmarkenauswertung auch bei der Bewertung von Mustern mit hohem Zerstreuungsgrad Anwendung, wäre zu erwarten, dass die Bienen beim Vergleich solcher Muster mit TR+ und TR- ein auf die Verschiebung und die Größenänderung der Musterabschnitte angepasstes abgestuftes Wahlverhalten zeigten.

Tatsächlich bewerteten Bienen die globale Ausrichtung der Musterteile (die Gesamtorientierung des ganzen Musters) stärker als die lokale Ausrichtung einzelner Musterabschnitte (Abbildung 43). Dabei wurden die gesamtrotierten Muster zwar auch von TR+ diskriminiert, gegen TR- getestet allerdings immer noch generalisiert. Nach Verschiebung einzelner Musterbestandteile wurden Muster vom originalen TR+ diskriminiert. Gleichzeitige Vergrößerung des verschobenen Musterteils bewirkte allerdings tatsächlich eine Vergrößerung der Ähnlichkeit mit TR+, ganz im Sinne einer Landmarkenerkennung. So wurden die Muster mit nach unten verschobenen und vergrößerten Musterteilen von TR+ gar nicht mehr signifikant unterschieden (Abbildung 44 B Test 1 und 4). Auch die Ergebnisse der Versuche mit beschnittenen Mustern konnten zunächst vergleichbar zu einer Landmarkenerkennung interpretiert werden (Abbildung 44 C und Abbildung 45 C Tests 2 bzw. 6).

Diese Befunde verloren allerdings an Aussagekraft, wenn die Ergebnisse der Tests mit den gesamtvergrößerten bzw. verkleinerten Mustern hinzugezogen wurden. Hier wurden die im Sinne einer Landmarkenerkennung mit TR+ identischen Muster signifikant diskriminiert (Abbildung 28). In vergleichbarer Weise sprach gegen eine Musterbewertung gemäß der Landmarkenbewertung, dass alle abgewandelten Muster, auch die Muster mit fehlenden Musterteilen, gegenüber TR- generalisiert wurden (Abbildung 45 B und C), im Falle des rotierten und beschnittenen Musters sogar gegen die offenen Dreiecke, das heißt Muster mit gleichermaßen weißem Zentrum und identischer Schwarzflächenanordnung (Abbildung 31). Vergrößerung und Verschiebung einzelner Musterbereiche wurde somit bei der Musterwahrnehmung nur auf den ersten Blick so ähnlich wahrgenommen wie bei Landmarkenversuchen. Zwar hatte bei den vorliegenden Testmustern das „größte“ und „nahste“ Objekt (bzw. Musterabschnitt) ebenfalls einen richtenden Einfluss. Anders als bei der Landmarkenorientierung orientierten sich die Tiere jedoch nicht an der Relation zwischen Größe und Entfernung des Musterabschnitts zum Zentrum (*Cartwright & Collett 1983; Cheng, Collett et al. 1987; Collett 1992*), sondern bevorzugten die vergrößerten Musterteile eher auf Grund einer grundsätzlichen Präferenz für kleine kompakte Schwarzbereiche, vergleichbar zur Präferenz für die kleinere Kreisscheibe (Abbildung 51). Diese vergrößerten Musterteile mussten dann jedoch als unabhängige einzelne Muster betrachtet worden sein und nicht als Teil eines größeren zusammengehörenden Musters (*Pessoa, Beck et al. 1996*), bei dem nur die Gesamtanordnung die Musterinformation im Sinne der piktoral aufgebauten retinopen Landmarkenauswertung enthält.

Spätere Arbeiten zur Landmarkenorientierung rücken von einem ausschließlich piktoral aufgebauten retinopen Bildgedächtnis ab und erweitern das Landmarken-Template um den Flugvektor und den Anflugswinkel (*Cheng 1999a*) bzw. Form und Position der Kontrastkanten (*Judd & Collett 1996; Judd & Collett 1998*). Landmarken sind aber stets Hinweise auf die Futterquelle bzw. triggern das Flugverhalten der Bienen zur Belohnung (*Collett, Dillmann et al. 1992; Fry 1999; Fry & Wehner 1999; 2002*). Die Auswertung der Flugtrajektorien erbrachte daher auch den deutlichsten Hinweis gegen eine Landmarkenbewertung. Es zeigte sich, dass Bienen die Muster unabhängig von ihrer äußeren Form stets bevorzugt im Zentrum anfliegen (Abbildung 52, Abbildung 53 und Abbildung 58). Auch bei Auswertung des beschnittenen und rotierten Musters zeigte sich keine Verschiebung des Aufenthaltsmaximums zwischen die Musterabschnitte im Sinne einer Landmarkenbewertung (Abbildung 33). Somit wurden die auf vertikaler

Musterebene präsentierten Muster nicht auf vergleichbare Weise bewertet wie die Landmarken, auch wenn einige der Ergebnisse es auf den ersten Blick vermuten ließen, dass Bienen bei der Musterbewertung Aspekte der Landmarkenbewertung anwendeten.

Vor dem Hintergrund, dass der Musterabstand eine Strategie-Umkehr auslöst, das heißt entfernte Muster als Landmarken und damit der Navigation dienen und nahe Muster gemäß der Mustererkennung bewertet werden (Möller 2001), wäre die Generalisierungsleistung der Bienen in den vorliegenden Tests somit grundsätzlich im Sinne der Landmarkenerkennung auswertbar. Allerdings zeigte sich, dass Informationen aus der Mustererkennung bei Abwandlung nicht direkt auf die Landmarkenerkennung übertragen werden können. So ermöglichte zum Beispiel nur die Verwendung eines gemusterten Tunnels vor den jeweils zu bewertenden Mustern, dass Orientierungsinformationen aus der vermutlich eher Landmarkeninformation des Tunnels in die Musterbewertung der großen Muster übernommen wurden (Horridge 1996b). Dies deutet darauf hin, dass zwar teilweise ähnliche Auswertemechanismen verwendet werden könnten, die Speicherung der Muster- bzw. Landmarkeninformation in so verschiedener Weise geschieht, so dass es vermutlich nicht zur Übernahme von Informationen kommt. Landmarkensehen und Mustererkennung sind demnach zwei Systeme mit unterschiedlicher Bildschärfe und getrennten Gedächtnissen (Gould 1988b; Gould & Towne 1988; Collett 1993). Es wäre auch möglich, dass Landmarkenerkennung und Musterbewertung nur unterschiedlichen Regeln gehorchen, jedoch nicht vollständig voneinander zu trennen sind (Heisenberg 1995). Die vorliegenden Ergebnisse lassen sich aber vermutlich weniger durch eine gekoppelte Bewertung von Mustern bzw. Landmarken erklären, als viel eher durch eine generelle Unschärfe der Bewertung von Mustern (Kapitel 4.5).

4.9 Parameterhierarchie oder Take-the-Best: Beschreiben Regeln menschlicher Entscheidungsfindung auch das Verhalten von Bienen?

4.9.1 Biologische Entscheidungen/Allgemeine Vorbemerkungen

Die Wahrnehmung der Umgebung dient der Biene unter anderem zur Einprägung und Wiederauffindung von Blüten als spezifische Nahrungsquelle. Da die Blüten als Hauptnahrungsquelle der Bienen in der Natur nicht vereinzelt, sondern in großer Zahl vorkommen und eine einzelne Blüte als Tracht nicht ausreicht, haben sich Bienen darauf eingerichtet, mehrere gleichartige Futterquellen aufzusuchen. Bienen suchen dabei in der Regel eine Blütensorte auf, solange bis deren Tracht erschöpft ist (Frisch 1993; Seeley 1997). Bienen werden in der Natur stets vor die Entscheidung gestellt, Blüten, die mit der gelernten Futterquelle übereinstimmen von nicht erlernten Blüten zu unterscheiden. Einer sich daraus ergebenden Frage wurde bisher selten nachgegangen. Wenn das Nervensystem der Biene die Merkmale des präsentierten Abbilds mit den gelernten Eigenschaften vergleicht, wie aufwendig ist der sich anschließende Verarbeitungsweg mit dem das Tier die Entscheidungen über die Gleichheit der Blüten trifft (Wie wird entschieden, inwieweit ein visuelles Muster mit dem gelernten Abbild identisch oder nicht identisch ist?). Jeder Organismus, der sich in der Umwelt bewegt, nicht nur Bienen, muss in bestimmten Situationen zwischen angebotenen Möglichkeiten, die für ihn zutreffenste Möglichkeit wählen. Erfahrungen die der Organismus mit den Ergebnissen der Wahl macht und speichern kann, beeinflussen spätere Entscheidungen, das heißt der Organismus lernt (Angermeier 1976; Franck 1985). Wenn nun zum Beispiel ein bestimmter Reiz mit einer Futterquelle in Verbindung gebracht wurde, bedeutet das für den Organismus nicht nur, den Reiz aufzunehmen, die zugehörige Erregung zu lernen bzw. das entsprechende Merkmal wahrzunehmen, sondern auch die Entscheidung, den neuen fremden Reize vom gelernten Reiz zu unterscheiden. Durch Lernversuche lassen sich dabei nicht allein die Merkmale aufdecken, nach denen der Reiz unterschieden wird. Das Verhalten des Organismus in den Entscheidungssituationen ermöglicht auch Rückschlüsse auf die Regeln, nach denen der Organismus zwischen erlerntem und neuem Reiz unterscheidet.

Bienen bieten sich für diese Form der Versuche an, weil sie sehr eine hohe Lernfähigkeit mit Blütensteigkeit und hoher Sammelmotivation verbinden (Frisch 1965; 1993). Durch die geringere neuronale Kapazität des Zentralen Nervensystems der Insekten ist zudem zu erwarten, dass der Aufwand an neuronaler Bearbeitung auch bei der Bewertung komplexer visueller Muster möglichst gering gehalten wird. Es wäre von evolutivem Vorteil, eine ausreichend gute Wahrnehmung der Umweltreize zu erhalten, die nur geringen neuronalen Verarbeitungsaufwand bedeutet. So zeichnet sich der Mechanismus der Parameterextraktion gegenüber dem Template-Matching-Mechanismus gerade durch den vermutlich geringeren Speicherplatz für die gelernten Muster im Gegensatz zur retinotopen Speicherung eines eidetischen Bilds aus (Gould 1985; Gould & Towne 1988). Dieser Vorteil könnte auch den vermutlich größeren Verarbeitungsaufwand bei der Merkmalsextraktion kompensieren, obwohl Template-Matching-Mechanismen vermutlich die evolutiv älteren und einfacheren Auswertungsmechanismen sein dürften (Gould 1984). Die

hier vorgestellten Ergebnisse zeigten auf, dass Bienen im Konkurrenzfall zweier Muster, die entweder die Merkmale gemäß einer Parameterextraktion bzw. den Flächenüberlappungsgrad entsprechend des Template-Matching-Mechanismus erfüllten, eine Bewertung durch die Parameterextraktion (geringerer Speicheraufwand) dem eher speicherintensiven Template-Matching-Mechanismus vorzogen (Efler & Ronacher 2000). Zu vergleichbaren Ergebnissen kamen auch Tests mit fixierten Taufliegen (*Drosophila melanogaster*), die Muster nur dann entsprechend des Flächenüberlappungsgrads bewerteten, wenn keine weiteren Mustermerkmale (zum Beispiel ein verschobener Musterschwerpunkt) zur Verfügung standen (Ernst & Heisenberg 1999). Bienen und Fliegen nutzten also jeweils bevorzugt den evolutiv „neueren“, speichersparenden, aber vermutlich beim Einprägen aufwendigeren Vorgang der Parameterextraktion, zum Vergleich zwischen neuen und gelernten Mustern.

Wie verarbeiten die Bienen diese parametrisch extrahierten Informationen weiter? Die einfachste Möglichkeit besteht in der Speicherung eines Parameters des gelernten Musters und der Identifikation des Testmusters durch Übereinstimmung dieses einen Parameters, unabhängig ob es sich dabei um TR+ handelt oder nicht (Generalisation). Es gibt Hinweise darauf, dass Bienen ihre Musterbewertung nur auf einem Merkmal gründen, in der Regel bei Versuchsansätzen, die dieses Merkmal gezielt antrainieren. So lassen sich Bienen gezielt darauf dressieren, Orientierungen, Größen oder Farben von Mustern zu diskriminieren (Ronacher 1979a; Menzel 1990; Giger 1996; Campan & Lehrer 2002). Verschiedene Mustermerkmale wie Helligkeit, Größe, Ringdicke, Schwarzverteilung oder Kantenorientierung werden zudem unterschiedlich gut gelernt werden (Wehner & Lindauer 1966; Ronacher 1979a; 1983). Es ist daher mitunter notwendig, Bienen zunächst auf auffallendere Parameter zu dressieren (Walker, Lee et al. 1990), um damit die Wahrnehmung verborgener Parameter mit dem erworbenen Wissen aus dem Vortraining zu verbessern. Ein Beispiel dafür ist auch die Dressur auf verborgene Musterobjekte (*camouflage pattern*) (Collett 1994; Zhang & Srinivasan 1994).

Lernen Bienen jedoch nur ein Merkmal des Musters, unter Umständen nur das jeweils am besten erkannte Merkmal? Ein Bewertungssystem, das nur auf einem Merkmal beruht, ist anfällig für Fehler bei der Bewertung. Der gelernte Parameter kann zu eng sein, so dass leichte Abwandlungen des Musters schon zu einer nicht sinnvollen Ablehnung führen oder die Eigenschaft ist so allgemein, dass zu viele nicht korrekte Muster wiedererkannt werden. Es bietet sich für die Biene daher an, nicht nur ein, sondern mehrere Merkmale des Musters zu extrahieren und zu speichern. Werden mehrere Merkmale gelernt, ergibt sich allerdings das Problem, in welcher Beziehung die Merkmale zueinander stehen. Es besteht die Möglichkeit, dass Bienen Muster als Gesamtheit der enthaltenen Mustereigenschaften wahrnehmen, das heißt zusammengesetzte Muster lernen. Solche gelernten Mustereigenschaften können sich dabei aus den einzelnen Grundeigenschaften aufsummieren (*elemental learning* (Rescorla & Wagner 1972) oder *City-Block-Metrik* (Ronacher 1992b)). Sind alle Mustereigenschaften dabei gleichberechtigt und unabhängig, vergrößert sich die Zahl der falsch akzeptierten generalisierten Testmuster (ODER-Verknüpfung der Booleschen Algebra). Müssen dagegen alle Mustereigenschaften zutreffen, werden nur wenige Muster generalisiert (UND-Verknüpfung der Booleschen Algebra).

Die Mustereigenschaften können auch so zusammengezogen werden, dass die Bienen entweder eine sich aus den zusammengesetzten Mustereigenschaften eine neu ergebende Eigenschaft lernen (*unique cue learning* (Rescorla 1972; 1973)) oder sich das zusammengesetzte Muster als Gesamtmuster mit eigener Merkmalsqualität einprägen (*configural learning* (Pearce 1987; 1994)). Die Dressur von Bienen auf verschiedenfarbige und unterschiedlich orientierte Balkenmustern zeigte zum Beispiel, dass visuelle Muster mehr sein können, als die Summe der einzelnen Merkmale. Es war jedoch nicht eindeutig unterscheidbar, ob die Bienen die Muster gemäß eines *unique-cues* bewerteten oder den gesamten zusammengesetzten Musterparameter auswerteten (Schubert, Lachnit et al. 2002). Gemeinsam war beiden Auswertemöglichkeiten, dass die Bienen alle vorliegenden Mustereigenschaften gemeinsam in der einen oder anderen Weise auswerteten.

4.9.2 Parameter als Entscheidungsgrundlage

Die Bienenliteratur enthält unterschiedliche Vorschläge zur Interpretation der von Insekten ausgewerteten Merkmale. Das Lernverhalten der Bienen ist dabei keine „Zwangsreaktion“ (Hertz 1935c), das Lernen passt sich vielmehr an die Lernsituation an. Gelernte Parameter können in Abhängigkeit von der Aufmerksamkeit wahrgenommen werden, die der Organismus bedingt durch Training- und Testsituation auf die Merkmale richtet (Chun & Jiang 1998; Fagot, Kruschke et al. 1998). Testmuster wurden auf die Erfüllung des dressierten Merkmals hin überprüft, wobei sie relativ zueinander verglichen werden und nicht nur gegen TR+ (Schnetter 1968). Spätere Versuche zeigten, dass zum Teil erst zwei Parameter eine Unterscheidung ermöglichten und ein unterscheidender Parameter die Muster noch nicht diskriminierte

(Schnetter 1972). Auch Cruse konnte seine Ergebnisse erst durch Kreuzkorrelation zweier Merkmale, des Flächenüberlappungsgrads und der Konturlänge, beschreiben (Cruse 1974). Die Wahrnehmung eines Parameters kann also die Diskriminierung des anderen beeinflussen. Ähnliches ist auch aus dem Landmarkenlernen bekannt. So triggerte bei Y-Wahlstunnel-Versuchen die Wahrnehmung des ersten Musterparameters die Entscheidung bei folgenden Wahrnehmungen und Bewertungen (Zhang, Lehrer et al. 1999) und Landmarken triggern die Entscheidungen über Bewegungsrichtungen (Collett & Rees 1997; Fry 1999; Fry & Wehner 1999).

In vergleichbarer Weise beeinflusst die gemeinsame Präsentation von Farben, Duft und Mustern die Wahrnehmung der einzelnen Parameter und löst die Erinnerungen an diese Merkmale aus (Bogdany 1979; Hill, Wells et al. 1997; Srinivasan, Zhang et al. 1998). Es gibt auch Parameter, die unabhängig von den Umständen wahrgenommen werden, so sind bestimmte Augenbereiche zum Beispiel auf Farbwahrnehmung (Lehrer 1999a) oder den optischen Fluss als Merkmal spezialisiert (Srinivasan, Lehrer et al. 1991; Srinivasan & Zhang 1993; Collett 1994; Lehrer 1994). Die wahrgenommenen Parameter können dann als Gesamtheit bewertet werden, das heißt die Parameter tragen gleichwertig zur Wiedererkennung bei und werden unabhängig voneinander aufsummiert (City-block-Metrik). Oder sie beziehen sich aufeinander und erreichen auf diese Weise eine neue Reizqualität (Euklidische Metrik) (Ronacher 1992b). Bei der Symmetriebewertung zeigte sich, dass Bienen auch in der Lage waren, ähnlich wie Säugetiere und Menschen, Kategorien auszubilden, die durch die Muster erfüllt werden müssen (Fagot, Kruschke et al. 1998; Giurfa, Dafni et al. 1999).

In der Literatur zur Mustererkennung bei Insekten finden sich auch Hinweise auf unterschiedlich gewichtete Bewertung von Parametern. Es kann sich hierbei um Mustermerkmale gleicher Qualität (zum Beispiel verschiedene Duftsorten oder verschiedene Farben) handeln, die nur unterschiedlich stark gewertet werden (Hertz 1934; Johnson & Dafni 1998) oder um Merkmale verschiedener Informationsqualität. So werden zum Beispiel Duft, Farben und Mustermerkmale von Bienen hierarchisch ausgewertet (Couvillon & Bitterman 1980; Gould & Towne 1988) oder Form, Farbe und Muster von Schlupfwespen (Wäckers & Lewis 1999). Ursachen für die unterschiedliche Wahrnehmung der Merkmale können dabei eine unterschiedliche Lerndisposition (Frisch 1965; Menzel 1967; Grossmann 1971; Ronacher 1992a) oder verschiedene Verarbeitungswege, zum Beispiel die unterschiedliche Auswertung von Parametern und eidetischen Bildern (Template-Matching) sein (Giger & Srinivasan 1995; Efler & Ronacher 1998; Ernst & Heisenberg 1999). Es können zwei Sehsysteme für Farb- und Musterwahrnehmung beschrieben werden (Srinivasan & Lehrer 1988) bzw. Parameterextraktion und Template-Matching: zwei völlig getrennten Sehsystemen, die sich ergänzen, aber nicht gleichwertig sind (Gould 1984; Collett 1993).

Gelernte Merkmale des Dressurmusters tragen also unterschiedlich stark zur Wahrnehmung des Musters bei. Dabei wurden die das Dressurmuster am besten beschreibenden und von den Bienen am stärksten bewerteten Merkmale auch als *most salient cues* bezeichnet (Zerrahn 1934; Kriston 1971; Gould 1985; Ronacher 1992a; Heisenberg 1995). Die *most salient cues* sind nicht immer die selben und entsprechen jeweils der Lernumwelt (Kriston 1971). So können zum Beispiel das schwarze Zentrum, die schwarze Farbe, die Musterzerstreutheit, der optische Fluss oder die Kontur der Muster die *most salient cues* darstellen (Hertz 1929b; 1935a; Efler & Ronacher 2000). Auslöser für die Bewertung sind in der Regel Dressur- bzw. Testsituationen. So wird zum Beispiel die globale Auswertung bei Taufliegen (*Drosophila melanogaster*) durch zusammengesetzte Muster bedingt (Ernst & Heisenberg 1999). Oder die Bewertung von Mustereigenschaften wird durch den Abstand beeinflusst, in dem das Muster wahrgenommen wird (Cheng, Collett et al. 1987). Merkmale, wie Graukontraste von Mustern, können entweder unabhängig vom Training unterschieden werden oder müssen wie die Mustergröße erst erlernt werden und werden dann erst später zur Bewertung herangezogen, wobei es jedoch interindividuelle Unterschiede zwischen den Bienen gibt (Ronacher 1983). Einige Autoren schlagen die Ausbildung von Parameterhierarchien vor (Hertz 1929a; Wehner 1971b; Ronacher 1979a; Möller 2001). Voraussetzung ist die getrennte Analyse der Parameter (Ronacher 1979a). Die Auswahl der Merkmale geschieht unter anderem durch Abtrennung des Parameters vom gleichbleibenden Hintergrund, wobei der Pilzkörper im Zentralen Nervensystem der Insekten eine sehr wichtige Rolle spielt (Liu, Wolf et al. 1999) und auch für Generalisierungsleistungen zuständig zu sein scheint (Menzel & Giurfa 1999).

Es gibt Hinweise, dass die unterschiedliche Wertung von Merkmalen wie Farben und Symmetrien durch häufige Blütenfarben oder Symmetrien von Blüten bestimmt wird, die Hinweise für besonderen Nektarreichtum sein können (Giurfa, Nunez et al. 1995; Dafni & Kevan 1996; Giurfa, Dafni et al. 1999). Auch die Verarbeitung im Zentralen Nervensystem kann eine Hierarchie von gut und weniger gut wahrgenommenen Merkmalen erzeugen. Die Aufmerksamkeit (*attention*) für einzelne Parameter erzeugt ebenfalls abgestufte Wahrnehmung von Merkmalen, die um die Aufmerksamkeit auch konkurrieren können (Couvillon, Klosterhalfen et al. 1983). Ließen sich Indizien für solche Entscheidungsabläufe auch in den

Ergebnissen der hier vorgestellten Testserien finden? Die Ergebnisse der durchgeführten Dressuren zeigten, dass eine Rangfolge der Parameter bestand, die unterschiedlich stark zur Generalisation von TR+ beitrugen. So ließen sich für die Dressuren A und B alle getesteten Mustermerkmale in eine sinnvolle Reihe stellen, wobei sich auch die Auswertung von Flächenüberlappungsgraden in diese Rangfolge an Merkmalen einreichte (Anhang B). Für Dressur C war ebenfalls eine Reihe von Merkmalen aufstellbar, die Bienen unterschiedlich stark bewerteten, wobei allerdings einige Merkmale gleich stark zur Musterdiskriminierung beitrugen (Anhang C). Wie trafen nun Bienen die Entscheidungen, mit Hilfe welcher Merkmale sie die gelernten Muster bewerten und ob die Bienen stets alle gelernten Merkmale auswerteten?

4.9.3 Theoretische Grundlagen der Entscheidungsfindung: Kompensatorische und nicht kompensatorische Entscheidungsregeln

Die in dieser Arbeit dargestellten Ergebnisse zeigten, dass Bienen bei einem Angebot von mehreren Mustermerkmalen, nicht alle Mustermerkmale bewerteten. Bienen hatten aber dann zu entscheiden, welche der wahrgenommenen Merkmale sie bewerteten. Wenn man von einer Rangfolge der Mustereigenschaften ausging, stellte sich die Frage, wie Bienen nach der Parameterauswertung zu einer Entscheidung bezüglich der Ähnlichkeit mit TR+ kamen. Neuronale Verarbeitung ist energetisch teuer, so verbraucht zum Beispiel das Gehirn des Menschen 20 % des eingeatmeten Sauerstoffs und benutzt die Hälfte der dabei gewonnenen Energie, um die Natrium-Kalium-Ionenpumpen der Zellmembranen anzutreiben, das heißt Nervenimpulse zu erzeugen (*Laughlin, de Ruyter van Steveninck et al. 1998*). Auch für Insekten ist es daher sinnvoll, Auswertung, Verarbeitung und Bewertung von Sinnesreizen im Zentralen Nervensystem ökonomisch zu gestalten, um Energie zu sparen. So waren zwar mehrere Verarbeitungswege bei der Musterentscheidung denkbar, diese unterschieden sich aber bezüglich des Aufwands bei der Parametererhebung und des Speicher- bzw. Bearbeitungsaufwands im Zentralen Nervensystem. Es ist anzunehmen, dass die Grundprinzipien ökonomischer Entscheidungsfindung bei allen Lebewesen, Menschen wie Insekten, dieselben sind. Lassen sich vom menschlichen Entscheidungsverhalten abgeleitete ökonomische Entscheidungsregeln aber auf das Verhalten der Bienen anwenden?

Gemäß der Entscheidungstheorie können Entscheidungsregeln grundsätzlich kompensatorisch oder nicht kompensatorisch sein. Bei einer kompensatorischen Regel heben sich die Beiträge von Parametern insgesamt auf, das heißt die Erfüllung von weniger wichtigen Eigenschaften kann in der Summe das Nichterfüllen der wichtigsten Eigenschaften aufheben. Eine Folge einer solchen Kompensation ist der Abgleich von Eigenschaften, wie er aus der Mustererkennung der Bienen bekannt ist (*Ronacher 1979a; b; 1980; 1983*). Nachteil dieser Regel ist, dass der Organismus für seine Entscheidung sehr viele der vorhandenen Informationen auswerten muss, um zu einem Gesamtbild der Ähnlichkeit zu kommen und ist daher mit Auswerteaufwand und Verarbeitungszeit verbunden. Durch nichtkompensatorische Entscheidungsregeln werden vom Organismus dagegen Entscheidungen getroffen, ohne alle Merkmale ausgewertet zu haben. Die ausgewerteten Merkmale tragen nicht alle zur Unterscheidung bei und heben sich daher auch nicht gegenseitig auf. Die Wahrnehmung der Merkmale geschieht nacheinander und wird bei Entscheidungsfindung sofort abgebrochen. Dadurch verringert sich sowohl der Wahrnehmungsaufwand wie die Verarbeitungszeit.

Bei den Beschreibungen von menschlichem Verhalten wurde bisher von kompensatorischen Bewertungen ausgegangen, die alle möglichen Merkmale berücksichtigen (*unbounded rationality*) (*Gigerenzer & Todd 1999*). Dies ist jedoch nicht realistisch, da nicht möglich ist, jede Information in reeller Zeit auszuwerten (*bounded rationality*). Einfache Regeln zur kompensatorischen Entscheidungsfindung stellen die Franklins-Regel (*Franklin's Rule*) und die Dawes-Regel (*Dawes's Rule*) dar. Die Franklins-Regel summiert die ausgewerteten Merkmale auf, die einen jeweils unterschiedlich starken Beitrag zur Musterunterscheidung leisten. Die Entscheidung wird gemäß der Summe der Merkmale getroffen, das heißt dasjenige Muster wird ausgewählt, das die größte Summe an gewichteten Merkmalen erfüllt. Im Gegensatz dazu werden bei der Dawes-Regel alle Parameter gleich gewichtet, aber nur die zutreffenden Parameter aufsummiert. Die Entscheidung wird entsprechend der Höhe der erreichten Summe getroffen, wobei das identische Muster (TR+) den höchstmöglichen Wert erhält. Die beiden Regeln gehen im Zusammenhang mit Parametern von *ja/nein-* bzw. *trifft zu/trifft nicht zu-*Entscheidungen aus. So können zum Beispiel für die Entscheidung welche von zwei Städten die größere Einwohnerzahl hat, Merkmale wie die Existenz von Fußballvereinen, Universitäten oder sonstigen Kultureinrichtungen wesentlich sein, die von der jeweiligen Stadt entweder erfüllt werden oder nicht. Bei relativen Parametern, zum Beispiel das Durchschnittseinkommen, oder der Wohnraumgröße pro Kopf, lässt sich die Entscheidung durch die Regel der sogenannten „Gewichteten Vorteile“ erhalten (*Weighted-Pros*, (*Gigerenzer & Todd 1999*) nach Huber, 1979). Hier entscheidet die Anzahl der Vorteile einer Entscheidungsmöglichkeit. Als Vorteil wird die Eigenschaft bewertet, die den relativen Parameter in stärkerem Umfang erfüllt. Alle drei Regeln müssen

dabei theoretisch jeden möglichen auswertbaren Parameter berücksichtigen und benötigen für diese Gesamtbewertung viel Auswerteaufwand und Rechen- bzw. Speicherkapazität.

Im Unterschied dazu lassen sich mit sogenannten Frugalheuristiken Entscheidungen zu treffen, deren Voraussagekraft über die Realität vergleichbar gut sind und die deutlich weniger Verarbeitungskapazität benötigen. Diese Methode wurde von (Gigerenzer & Todd 1999) auf ihre Tauglichkeit zur Vorhersage von Entscheidungen überprüft. Die Frugalheuristiken (*frugal heuristics*) benötigen sehr viel weniger Merkmale als Entscheidungsgrundlage, und müssen daher auch nicht alle möglichen Merkmale auswerten. Damit benötigen sie geringere Auswertekapazität und weniger Verarbeitungsaufwand, was sie für das Treffen schneller und effizienter Entscheidungen (zum Beispiel bei Bienen vor einer Futterquelle) sehr geeignet macht (Frisch 1965; Seeley 1997; Shafir, Wiegmann et al. 1999; Seeley, Mikheyev et al. 2000).

4.9.4 Frugale Heuristiken als Möglichkeiten der ökonomischen Entscheidungsfindung

Im Folgenden werden drei verschiedene Frugalheuristiken vorgestellt, die zur Vorhersage menschlichen Entscheidungsverhaltens beschrieben wurden: die *Recognition*-Heuristik, die *Take-the-Last*-Heuristik und die *Take-the-Best*-Heuristik (Gigerenzer & Todd 1999). Im letzten Kapitel 4.9.5 werden Evidenzen für ihre Anwendbarkeit vorgestellt.

Die Gemeinsamkeit von Frugalheuristiken besteht darin, dass der erste Unterschied, der vom auswertenden Organismus gefunden wird, über die Identität oder Bewertung von Situationen (oder hier Mustern) entscheidet. Der Vorteil ist, dass nicht alle Merkmale ausgewertet sein müssen, um eine Unterscheidung von Situationen zu ermöglichen. Daher ist die Auswertung von Eigenschaften und die Verarbeitung sehr kurz und ökonomisch. Unterschiede bestehen vor allem in der Art, wie diese Merkmale ausgewählt werden. Die Voraussagen dieser Frugalheuristiken liegen im gleichen Genauigkeitsbereich von Bewertungsstrategien liegt, die alle möglichen Merkmale auswerten. Es verbessert die Voraussage somit nicht unbedingt, alle Merkmale auszuwerten, um eine Futterquelle zu identifizieren.

Die einfachste Heuristik ist die *Recognition*-Heuristik. Sie bewertet zwei Situationen bzw. Muster entsprechend des Bekanntheitsgrads der Situation. Ist ein Muster dem Organismus vertraut, wird es gewählt. Im menschlichen Verhalten bewährt sich diese Entscheidung dann, wenn Bewertungen abgefragt werden, die umso wahrscheinlicher sind, je bekannter eine Situation ist. So besteht für die Entscheidung welche Stadt größer ist, eine größere Wahrscheinlichkeit, dass die größere Stadt auch gleichzeitig die bekanntere ist (Gigerenzer & Todd 1999), Kapitel 2 - 3). Die Heuristik funktioniert jedoch nicht bei völlig unbekanntem Situationen und auch nicht bei vollständiger Informiertheit, da in beiden Fällen die Bekanntheit entweder nicht vorhanden ist, oder beide Städte bekannt sind, so dass keine Entscheidung getroffen werden kann.

Trainierte Bienen sind in der Lage, mehr als die Gleichheit von Mustern zu bewerten, sie können Merkmale des belohnten Musters auch in untrainierten Testmustern wieder finden und generalisieren die verschiedenen Muster jeweils entsprechend der Übereinstimmung mit TR+. Generalisation deutet dabei auf eine Ähnlichkeit im Rahmen eines internen Verarbeitungswegs hin. Wesentlich für die *Recognition*-Heuristik ist nur der Umstand, dass die generalisierten Muster nicht identisch mit TR+ sind. Diese Einzelbewertung von unterschiedlichen Merkmalen bzw. die Generalisation sagen zwei weitere Frugalheuristiken, die *Take-the-Last-Heuristic* und die *Take-the-Best-Heuristic*, besser voraus. Bei der *Take-the-Last-Heuristic* sind die zu unterscheidenden Merkmale ungeordnet und werden willkürlich herangezogen, um zwei Situationen bzw. Muster zu bewerten. Erfüllen beide Situationen das Merkmal, wird ein weiteres willkürlich ausgewählt, bis ein Merkmal zu unterschiedlichen Ergebnissen führt. Dieses letzte Merkmal entscheidet über die Situation, das heißt das Muster, das dieses Merkmal erfüllt, wird ausgewählt. Die Güte der Entscheidung hängt stark vom Wert des diskriminierenden Merkmals und damit von der Zufälligkeit der Auswahl ab. Der Erfolg ist damit statistisch verteilt und im Vergleich mit den übrigen Frugalheuristiken nur gering. Die Beschreibung der tatsächlichen Situation ist trotzdem über dem statistischen Mittel und kann zu ausreichend guten Voraussagen führen. Demnach ist selbst eine solch einfache, weil keine weitere Verarbeitung oder Einordnung benötigende Heuristik in der Lage, die Entscheidungen eines Organismus zu führen.

Besseren Erfolg verspricht noch die *Take-the-Best-Heuristic*. Hier wird im Unterschied das unterscheidende Merkmal nicht beliebig gewählt, sondern die Merkmale entsprechend ihrer Güte geordnet. Das ist vergleichbar zu den kompensatorischen Regeln, die von einer Parameterhierarchie ausgehen. Im Unterschied zu der Franklins-Regel werden jedoch nicht alle Merkmale aufsummiert. Die Diskriminierung von Situationen oder Mustern beginnt mit dem an der Spitze der Hierarchie stehenden Merkmal. Wird zwischen zwei Mustern ein Unterschied in diesem Parameter festgestellt, bricht die Unterscheidung ab und

das den Parameter erfüllende Muster wird gewählt. Wird von beiden Mustern das Merkmal entweder erfüllt oder nicht, wird der in der Rangfolge nachkommende Parameter ausgewertet. Der erste in der Rangfolge der Parameter, der die Muster unterscheidet, ist damit der beste unterscheidende Parameter, dementsprechend das Merkmal erfüllende Muster ausgewählt wird und das nicht erfüllende Muster diskriminiert wird (Anhang A). Diese Bewertung folgt einer *Lexicographic Rule* nach nach Fishburn (*Gigerenzer & Todd 1999*), wie sie auch dem Dezimal- bzw. Binärsystem zugrunde liegt. So wird beim Vergleich zweier Zehnerzahlen stets mit der höchsten Potenz begonnen und diese Zahlenwerte verglichen, bevor man gemäß der hierarchischen Ordnung zur nächst niederen Potenz fortschreitet. Menschliches Verhalten wird in vielen Situationen durch die *Take-the-Best-Heuristic* genauso gut oder besser geleitet, wie es aufwendigere kompensatorische Regeln, wie zum Beispiel die Dawes-Regel oder multiple Regressionen ermöglichen. Hinzu kommt der Gewinn durch den relativ frühen Abbruch der Merkmalsauswertung, der die Entscheidungsverarbeitung sehr ökonomisch gestaltet. So sagen Simulationen für zwanzig Bewertungen entsprechend der Dawes-Regel bzw. Multipler Regressionen bei vergleichbarem Erfolg der Voraussage die Auswertung von acht Merkmalen voraus und entsprechend der *Take-the-Best-Heuristic* nur zwei bis drei Merkmale (*Gigerenzer & Todd 1999*, Kapitel 5 Seite 105).

4.9.5 Hinweise für die Anwendung von Frugalheuristiken

4.9.5.1 Recognition-Heuristik

Wie entschieden Bienen, welchen der wahrnehmbaren Musterparameter sie zur Unterscheidung von TR+ heranzogen? Die Ergebnisse der Testserien deuteten daraufhin, dass nicht immer alle erfassbaren Merkmale ausgewertet wurden. Dieses Verhalten konnte durch eine einfache Frugalheuristik beschrieben werden, die nach erfolgter Unterscheidung die Musterauswertung unterbrach und Musterpaare anhand einiger weniger Merkmale unterschied. Das Verhalten der Bienen in Tests zwischen abgewandelten Mustern und TR+ ließ sich am besten durch die *Recognition-Heuristik* beschreiben, TR+ wurde dabei als bekanntes Muster vor allen anderen unbekannten Mustern bevorzugt. Es zeigte sich, dass das belohnte Muster in der Regel signifikant diskriminiert wurde. Ausnahmen waren zum Beispiel die Tests gegen die große Kreisscheibe nach Training A (Abbildung 20 B Test 1), die Tests gegen Muster mit lokal rotierten Musterteilen nach Dressur C (Abbildung 43 Test 5) und einige Tests gegen gefilterte Abbilder von TR+ (zum Beispiel Abbildung 65 A Tests 2 und 4, Abbildung 66 A Tests 4 und 6). Abgesehen von diesen Ausnahmen sprach die Bevorzugung von TR+ für die *Recognition-Heuristik*.

Die Verwechslung lokal rotierter Musterteile oder gefilterter Muster mit TR+ und selbst die große Kreisscheibe könnte noch durch eine unscharfe Abbildung der Muster im Zentralen Nervensystem erklären werden. Der Umstand, dass Bienen andere Muster wie zum Beispiel die Ringmuster oder die unterschiedlich dicken Sterne generalisierten, das heißt in unbekannten Mustern Merkmale von TR+ wiederfanden und sie präferierten, widersprach jedoch dieser Entscheidungsregel. Die Bienen entwickelten auch keinerlei Präferenz für die Testmuster vorangegangener Tests. Dies könnte gemäß der *Recognition-Heuristik* erwartet werden, wenn auch nur in geringem Umfang, da die Bienen während der Tests nie Belohnungen erhielten, und somit keines der Testmuster regelmäßig verstärkt wurde. Durch die statistische Durchmischung der Testabfolgen verschiedener Bienen (Kapitel 2.5) wurde eine möglicherweise entwickelte Präferenz allerdings auch soweit gestreut, dass sie sich nicht in den Gesamtergebnissen nicht abbilden konnte. Beobachtungen bei Tauflieden (*Drosophila melanogaster*) weisen zudem nach, dass Fliegen die Tendenz haben, sich bei der Wahl zwischen zwei Mustern für das unbekannte neue Muster zu entscheiden und das bekannte Muster zu meiden (*Dill 1995*). Für eine Anwendung der *Recognition-Heuristik* bei Insekten konnte somit keine eindeutige Evidenz gefunden werden.

4.9.5.2 Take-the-Last-Heuristik

Die Grundlage für die *Take-the-Last-Heuristik* ist die rein statistische Auswahl des Entscheidungsparameters, die alle gleich stark gewichtet sein müssen. Bienen hätten sich, um diese Voraussetzung zu erfüllen bei jedem Test entsprechend eines anderen Parameters entscheiden müssen. Eine messbare Folge wäre eine größere Streuung bzw. höhere Standardabweichungen der Gesamtentscheidung gewesen, da die einzelnen Bienen jeweils andere Mustermerkmale ausgewertet hätten. Dies konnte bei den hier vorgestellten Versuchen nicht nachgewiesen werden. Da die Ergebnisse sich hier allerdings durch die Summe der Entscheidungen einer Biene und die Mittelwerte mehrerer Bienen ergaben, konnte die *Take-the-Last-Heuristik* Entscheidungsregel in Einzelfällen nicht grundsätzlich verworfen werden, die Ergebnisse ließen jedoch auch keine Interpretation in dieser Hinsicht zu. Eine eindeutige Evidenz für die Entscheidungsregel *Take-the-Last* konnte bei der Auswertung der hier vorgestellten Bienenversuche aber nicht erbracht werden.

4.9.5.3 Take-the-Best-Heuristik bei Training A und bei Training B

Die Vorbedingung für die *Take-the-Best*-Heuristik wurde bei den vorliegenden Versuchen erfüllt. Bienen bewerteten Muster entsprechend einer Rangfolge an Merkmalen. Auch die Bewertung eines hervorstechenden Mustermerkmals sprach für eine Auswertung nach der *Take-the-Best*-Heuristik. Allerdings mussten Bienen, um nachweislich diese Frugalheuristik anzuwenden, hierarchisch abgestuft weitere Mustereigenschaften bewerten. Wenn die Bienen sich entsprechend der *Take-the-Best*-Regel entschieden hatten, waren Testergebnisse zu erwarten, bei denen Bienen sich entsprechend des ersten sich bei dem Testpaar unterscheidenden Parameter entschieden und weitere Parameter unbeachtet ließen. Die Ergebnisse der durchgeführten Tests zeigten tatsächlich, dass Bienenverhalten mit einer *Take-the-Best*-Heuristik gut beschrieben werden konnte. Die Merkmale konnten entsprechend des abnehmenden Beitrags zur Diskriminierung der Musterpaare in einer hierarchischen Merkmalsreihe (Parameterhierarchie) geordnet werden, mit dem *most salient cue* an der Spitze der Liste. Bei den Dressuren A und B war die ersten beiden Merkmale dieser Reihe die schwarze Farbe des kompakten Zentrums und das Maß der Flächenüberlappung mit TR+, bei Dressur C die Zerstreutheit des Musters, gefolgt von der Anzahl und Orientierung der Schwarzflächen im Muster (vergleiche Anhang B und C). Weitere Merkmale waren langer Kanten, eine geschlossene kompakte Form für Training A und Training B und die Kompaktheit einzelner Musterabschnitte bzw. die Ausrichtung von Kanten für Training C.

Entscheidend für die Musterbewertung war jeweils der am besten unterscheidbare Parameter, den beide Muster nicht gemeinsam haben (allgemeine Regel siehe Anhang A). Mit Hilfe dieser Regel ließen sich fast alle Testentscheidungen nach der Dressur A durch zwei Merkmale beschreiben. So ließen die Bienen bei unterschiedlicher Erfüllung des ersten Parameters, der Zentrumsfarbe, die nachfolgenden Merkmale unberücksichtigt. Bienen bewerteten Muster also nach dem jeweils stärksten zur Unterscheidung beitragenden Parameter. Die Präferenz von TR+, die Generalisation der großen Kreisscheiben und der Sterne leitete sich nach dieser Regel aus der bevorzugten Wahl von Mustern mit schwarzem Zentrum ab (Abbildung 20), die Bevorzugung des dickeren Sternes gegenüber den offenen Dreiecken ebenfalls (Abbildung 21). Erfüllten beide Muster diesen Parameter, bewerteten Bienen die Muster entsprechend ihres Flächenüberlappungsgrad mit TR+ (Abbildung 18, Abbildung 19, Anhang B). Auch das Wahlverhalten vor den Mitsubishi-Sternen nach Dressur A lässt sich dadurch erklären, dass beide Muster den Parameter schwarzes Zentrum zum Teil erfüllten und die Entscheidung entsprechend des Flächenüberlappungsgrad getroffen wurde (Abbildung 48 A).

Besaßen beide Muster ein schwarzes Zentrum und denselben Flächenüberlappungsgrad mit TR+, entschieden sich die Bienen entsprechend der nachfolgenden Merkmale. Die Parameterhierarchie war hier allerdings nicht mehr so steil, das heißt nachrangige Merkmale trugen in geringerem Umfang und etwa gleich stark zur Musterunterscheidung bei. So wurde das Vorkommen einer Basiskante und die Orientierung der eingeschlossenen Ecken etwa gleich stark bewertet. Ähnlichkeit mit der großen Kreisscheibe wurde (vielleicht aus Symmetriegründen) unabhängig von den übrigen Merkmalen positiv bewertet (Abbildung 47). Kreisscheibe und die Kreissegmente wurden daher von TR+ und voneinander nur mit niedrigen Wahlfrequenzen voneinander unterschieden. Wenn keines der Muster ein schwarzes Zentrum besaß, erfolgte die Bewertung der untergeordneten Merkmale durch die Bienen nicht mehr einer *Take-the-Best*-Heuristik. Die Musterunterscheidung kann dann besser durch die Aufsummierung der unterschiedlichen Beiträge entsprechend der Dawes-Regel erklärt werden. So wurde der Flächenüberlappungsgrad nur noch untergeordnet bewertet, wenn weitere Unterscheidungsmerkmale fehlten (zum Beispiel im Test der offenen Dreiecke gegeneinander: Abbildung 19). Der Beitrag anderer Mustermerkmale war zum Teil so gering, dass die Muster nicht in allen Fällen signifikant unterschieden wurden (Anhang B).

Für das Dressurparadigma B ließ sich ebenfalls eine entsprechende Bewertungsregel aufstellen. Der stärkste Parameter konnte aber im Unterschied zu Training A nicht aus dem Vergleich des Dressurmusterpaars, sondern nur aus dem belohnten Muster selbst abgeleitet werden. Die Ergebnisse der Dressuren A und B zeigten, dass in der Reihe der ausgewerteten Parameter auch der Flächenüberlappungsgrad ausgewertet wurde und somit vermutlich auch Template-Matching-Mechanismen bei der Bewertung von Mustern zu Anwendung kamen oder der Parameter Flächenüberlappung kontinuierlich ausgewertet wurde. Bienen nutzten Template-Matching-Mechanismen jedoch stets nur als nachrangige Möglichkeit der Musterbeschreibung, werteten sie nie als erstes und einziges Merkmal aus. Die nachrangige Auswertung von Flächenüberlappungen wird durch Ergebnisse früherer Arbeiten unterstützte und bestätigte die untergeordnete Stellung der Verarbeitung von Templates gegenüber der Parameterextraktion (Gould 1984; Collett 1993).

4.9.5.4 Take-the-Best-Heuristik bei Training C

Die Auswertung der Testergebnisse nach Training C zeigte, dass Bienen die Musterbewertung nicht symmetrisch entsprechend der reziproken Dressursituation umkehrten. Folgt den Bienen der Dressur C also einem vollkommen anderen Bewertungsschema oder ließ sich auch hier eine Bewertung entsprechend der *Take-the-Best*-Heuristik anwenden? Betrachtete man die Testergebnisse der Dressur C, fiel zunächst kein der Zentrumsfarbe der Dressur A entsprechend beherrschendes Merkmal auf. Kompensatorische Auswertung von Parametern, wie zum Beispiel der Anzahl und Verteilung der Schwarzflächen und des Flächenüberlappungsgrads, entsprechend der Franklins-Regel oder der Dawes-Regel, konnte einige der Ergebnisse erklären (Anhang C), die Bevorzugung der Ringmuster und die Nichtvermeidung der kleinen Kreisscheibe ließen sich damit allerdings nicht vorhersagen.

Bei Annahme einer starken Vereinfachung der Merkmale war das Bienenverhalten jedoch auch mit einer *Take-the-Best*-Heuristik beschreibbar. Die Grundannahme war, dass Bienen bevorzugt die Getrenntheit der Schwarzflächen (*pattern disruption*) bewerteten. Unter Berücksichtigung einer unscharfen Abbildung erfüllten alle bevorzugten Muster (auch der Davidsstern: Anhang D) dieses Merkmal. Die übrigen Muster wurden, da sie das wesentliche Merkmal die Getrenntheit der Musterteile nicht erfüllten, nicht unterschieden. Die durch die Verschiebung einzelner Musterteile abgewandelten Muster erfüllten alle das Merkmal *pattern disruption* und konnten daher nicht aufgrund dieses Merkmals von TR+ diskriminiert werden. Die Unterscheidung von TR+ erklärte sich besser mit Hilfe der *Recognition*-Heuristik, das heißt mit dem direkten Vergleich mit TR+. Von TR- wurden die Muster entsprechend der getrennten Musterteile präferiert und untereinander nicht unterschieden. Erfüllten beide Mustern den Parameter der Musterzerstreutheit (*pattern disruption*), entschieden sich die Bienen, im Gegensatz zu den Dressuren A und B, nicht allein entsprechend eines Mustermerkmals. Sie wählten stattdessen gemäß zweier gleichstarker Merkmale, die sich gegenseitig ausschließen konnten. Bienen präferierten dann Muster, die entweder eine große zentrale Weißfläche (wie zum Beispiel die Ringmuster) oder kompakte Schwarzflächen besaßen, wie zum Beispiel die kleine Kreisscheibe und (teilweise) auch der kleine Ring (Anhang C).

Bienen zeigten die Präferenz für kompakte Schwarzflächen auch durch bevorzugtes Landen auf den schwarzen kompakten Musterteilen, obwohl dieses Mustermerkmal durch das Dressurpaar nicht verstärkt wurde. Erfüllten beide Muster eines oder keines der Merkmale, wählten die Tiere entsprechend des Überlappungsgrads mit TR+ bzw. der Anzahl der Musterteile, die nicht geringer als bei TR+ sein durfte. Erfüllten beide Muster jeweils eines der Merkmale, konnten die Bienen die Muster nicht diskriminieren, zum Beispiel das rotierte TR+ und den Davidsstern (Abbildung 50). Erfüllte ein Muster beide Merkmale, summierten sich die Unterschiede auf und dieses Muster wurde gegenüber einem Muster bevorzugt, das nur eines davon erfüllte, zum Beispiel beim Test von TR+ gegen das rotierte TR+ (Abbildung 43).

Auch bei Dressur C konnten somit relativ einfache Regeln die Bewertungen der Bienen erklären, wobei das Erfüllen des wichtigsten Parameters bis auf einige Ausnahmen das Wahlverhalten der Bienen dirigierte. Nachrangige Mustermerkmale besaßen nur noch einen geringeren Diskriminierungswert. Grundsätzlich ließ sich also sagen, dass die *Take-the-Best*-Entscheidungsregel die Auswertung der Muster für Bienen ökonomisch gestaltete, trotz mehrerer gelernter Parameter.

4.9.5.5 Situationsbezogene Anpassung von Entscheidungsstrategien durch die Bienen

Konnte mit Hilfe der *Take-the-Best*-Heuristik auch der Abgleich zwischen zwei Mustereigenschaften erklärt werden? Der Abgleich von Parametern ist im Grunde ein Hinweis auf kompensatorische Entscheidungsregeln. Die hier vorgestellten Ergebnisse zeigten, dass bei den Dressurparadigmen A und B keine Tests durch Parameterabgleich entschieden wurden, bei Dressur B selbst dann nicht, wenn die Größe der Muster über die Originalgröße von TR+ hinaus vergrößert wurde (Abbildung 18 Test 4 und 5). Dressur C bot dagegen einige Beispiele, bei denen sich Muster nicht unterschieden wurden, die unterschiedliche Merkmale von TR+ erfüllten. Dazu gehörten neben dem rotierten TR+, der Davidsstern, die kleine Kreisscheibe und der kleine Ring (Abbildung 26 C, Abbildung 31, Abbildung 49, Abbildung 50 und Abbildung 51). Bei angenommener Parameterhierarchie mit Bewertungsschema entsprechend einer Frugalheuristik konnte nur dann ein Abgleich erreicht werden, wenn beide Muster die Frugalheuristik erfüllten und beide Parameter gleich stark zur Musterbewertung beitrugen. Die Frugalheuristik müsste dann Erfüllung eines der beiden Merkmale dann gleichermaßen als Erfüllung der Unterscheidungsregel der Muster anerkennen. Allerdings existierten auch Muster, die beide möglichen Parameter gleichermaßen erfüllten. Bienen könnten dann nicht mehr entsprechend der *Take-the-Best*-Regel wählen und müssten sich entsprechend anderer, zusätzlicher Regeln entscheiden. Solche weiteren Heuristiken wäre zum Beispiel die Summation der Merkmale entsprechend der *City-block*-Metrik (Ronacher 1979b; 1984; 1992b).

Menschen sind in der Lage ihre Bewertungsstrategien individuell in Abhängigkeit von der Testsituation und allgemeineren Umständen anpassen (*Ronacher 1984; Ronacher & Bautz 1985*). Die Ergebnisse wiesen darauf hin, dass auch Bienen verschiedene Entscheidungsregeln parallel nutzen konnten. Ein Beispiel waren die angepassten Entscheidungsregeln nach Training A, wenn beide Muster ein weißes Musterzentrum besaßen (Anhang B) und die gleichstarke Auswertung zweier Parameter nach Training C (Anhang C). Möglich wäre, dass Bienen dabei jeweils die Regel mit dem geringsten ökonomischen Aufwand für das Nervensystem der Insekten anwendeten.

Bienenverhalten bei der Entscheidungsfindung konnte nicht nur genauso wie das Verhalten von Menschen durch Frugalheuristiken vorhergesagt werden, die Entscheidungsstrategien waren zudem keine festgelegten und unveränderlichen Abläufe und konnten wie bei Menschen den Anforderungen entsprechend geändert werden (*Gigerenzer & Todd 1999*). Darauf deuteten die verschiedenen, vom jeweiligen Unterschied der Testmuster abhängigen Bewertungsstrategien für Training A an (siehe Anhang B). Die Bienen passten, vergleichbar zum Menschen, erlernte Bewertungsregeln vermutlich ebenfalls den Testsituationen an. Eindeutiger ließe sich das allerdings nur durch weitere angepasste Dressurparadigmen überprüfen. Frugalheuristiken stellen eine neue Möglichkeit vor, wie Bienen Mustereigenschaften auswählen und Muster bewerten können. Sie eröffneten damit interessante Aussichten auf Bewertungsgrundlagen, mit denen Bienen erfolgreich scheinbar komplexe Entscheidungen mit geringerer neuronaler Kapazität trafen.

Take-the-Best war eine mögliche Entscheidungsregel, die bei mehreren gelernten Parametern die Auswertung der Muster für die Bienen sehr ökonomisch gestaltete. Durch die Frugalheuristik ersparten sich die Bienen also Verarbeitungsaufwand, was aber vermutlich nur möglich war, wenn die Bienen sich ein Muster alleine einprägen konnten. Ein aus verschiedenen Eigenschaften zusammengesetztes Muster konnte durch diese Heuristik schnell unterschieden werden, ohne, dass die Bienen alle Mustereigenschaften gemeinsam auswerteten. Das heißt Bienen waren nicht nur in der Lage bei der Auswahl, Speicherung und Wahrnehmung von Mustereigenschaften sich ökonomisch zu verhalten, auch das Entscheidungsverhalten und der Merkmalsvergleich der Bienen ließ sich durch ökonomische Regeln vorhersagen.

5 Ausblick

Aus den in dieser Arbeit gewonnenen Ergebnissen und den daraus abgeleiteten Schlussfolgerungen leiten sich Fragestellungen ab, die über den Rahmen dieser Arbeit hinausgehen. Durch Erweiterung der Testserien mit Fourier-gefilterten Abbildern um Tests mit abgewandelten und gefilterten Testmustern lässt sich der für eine Auswertung benötigte geringe Informationsgehalt des visuellen Musters weiter klassifizieren. Der Zusammenhang zwischen Detailreichtum der Dressurmuster und der von den Bienen ausgewerteten wesentlichen Frequenzen kann dabei zusätzlich geklärt werden. Dies erlaubt die Überprüfung der These, ob sich bei Bienen, die mit feiner strukturierten Dressurmustern trainiert werden, die Filtergrenzen der wesentlichen Frequenzbereiche in den höherfrequenten Bereich verschieben. Der Einfluss der Dressursituation auf die Musterbewertung durch die Bienen wird damit unter neuem Aspekt hinterfragt, da mit dieser Methodik der Einfluss der Strukturschärfe der Muster überprüft werden kann.

Aus den Erkenntnissen über den Zusammenhang zwischen Belohnungsposition und Mustereigenschaften folgt, dass insbesondere die Belohnung außerhalb der Musterzentren daraufhin überprüft werden muss, welche Bewertungsschemata Bienen im Detail ausbilden. Die fehlende Unterscheidung der hier verwendeten Testmuster nach dezentraler Dressur der Bienen deutet auf weitere verschiedene Mustermerkmale hin, die von den Bienen bei dieser Dressur bewertet wurden. Es ist die These zu prüfen, inwieweit die Position der Belohnung innerhalb der Muster, sei es durch Belohnung an einem stärker peripher liegenden Punkt oder durch verstreute Belohnung im gesamten Bereich der Musterfläche, die Auswahl der Bewertungsmerkmale beeinflusst. Dies ließe Rückschlüsse darauf zu, inwieweit Bienen das Musterzentrum bzw. seinen Beitrag zur Mustererkennung aus der Symmetrie der verwendeten Muster ableiten, oder ob die Position des auffälligen Belohnungsröhrchens die Aufmerksamkeit der Bienen auf das Zentrum richtete. Vor diesem Hintergrund sind die Flugbewegungen der Bienen im Verlauf einer Dressur bzw. in der Abfolge mehrerer aufeinanderfolgender Dressuren interessant, da sich daraus ebenfalls Rückschlüsse auf veränderte Präferenzen ableiten lassen sollten.

In den bisher beschriebenen Versuchen konnten sich die Bienen den Mustern frei nähern und einen frei gewählten Fixierungsabstand von 2 - 6 cm einnehmen. Im Anschluss sollte nun geprüft werden, inwieweit der erreichbare Sehwinkel die Bienen in der Auswahl der Musterparameter beeinflusste und welchen Einfluss der Sehwinkel auf die bewerteten Frequenzinformationen der visuellen Muster hat. Eine Erwartung ist, dass sich die besonders bewertete Bildinformation mit zunehmendem Abstand in den höheren Frequenzbereich verschiebt. Vor diesem Hintergrund sollte auch die These überprüft werden, dass die Bienen bei der hier verwendeten Versuchsanordnung auf Grund der großen Sehwinkel nur Mustereigenschaften des belohnten Musters lernten. Bei ermöglichter gleichzeitiger Betrachtung der Muster in der Entscheidungskammer eines Y-Wahl隧nells sollten die hier verwendeten Dressurparadigmen A und B nicht mehr zu gleichen Bewertungsstrategien der Bienen führen.

Die Ergebnisse der Untersuchung zur Bewertungsstrategie zeigten, dass Frugalheuristiken das Wahlverhalten der Bienen bei der Musterbewertung gut vorhersagen konnten. Zukünftige Untersuchungen zur Mustererkennung sollten daher ihr Augenmerk über die ursprünglichen Fragestellungen hinaus auch darauf richten, inwieweit sich noch weitere Wahlentscheidungen der Bienen durch *frugal heuristics* vorhersagen lassen. Vor dem Hintergrund der begrenzten neuronalen Kapazitäten der Insekten kann erwartet werden, dass unterschiedliche Entscheidungsverhalten mit Hilfe einfacher Heuristiken erklärbar werden. Durch geeignete Versuchsanordnungen lässt sich die mögliche Anpassung der Entscheidungsregeln an die Testsituationen weiter untersuchen. Der angenommene Zeitvorteil der Frugalheuristiken sollte sich dann im Vergleich von Testsituationen zeigen lassen, in denen Bienen die Testmuster gegeneinander abgleichen, da Bienen hier vermutlich die Bewertungsregeln wechseln.

6 Zusammenfassung

Einfluss der Dressursituation auf die Auswahl der Mustereigenschaften

1. Der Dressuraufbau und die Position der Belohnung innerhalb eines Musters besaßen wesentlichen Einfluss auf die Auswahl der Mustereigenschaften. Die Bienen erkannten die verschobenen Muster unabhängig von ihrer Position vor dem Musterhintergrund wieder. Das Belohnungsröhrchen besaß vermutlich aufgrund des markanten Reflexes auf dem Röhrchenrand Signalcharakter, der unabhängig vom Muster wiedererkannt wurde. Die beiden präsentierten Röhrchen konnten von den Bienen jedoch nicht diskriminiert werden.
2. Die Bienen lernten die Mustereigenschaften trotz Differenzdressur nicht aus dem Vergleich der belohnten und unbelohnten Muster, sondern prägten sich vor allem die Eigenschaften des belohnten Musters TR+ ein. Dabei bewerteten die Bienen nach Reziprokdressuren Musterpaare asymmetrisch. Sie lernten nicht die Umkehrung identischer Mustereigenschaften, sondern jeweils verschiedene unabhängige Mustereigenschaften der reziproken Dressurparadigmen.
3. Die Bienen zeigten zu Beginn der Dressuren keinerlei Spontanpräferenzen für eines der verwendeten Dressurmuster.

Bewertung der Mustereigenschaften

4. Bei der Bewertung der Muster entschieden sich die Bienen vornehmlich entsprechend einzelner extrahierter Parameter und nicht durch Vergleich der Flächenüberlappingsgrade der Testmuster zu TR+. Die Bienen konnten daher Muster generalisieren, die keinerlei Flächenüberlappingsgrad mit TR+ aufwiesen. Auch größenvariierte Abbilder des Dressurpaars C wurden unabhängig vom Flächenüberlappingsgrad zu TR+ generalisiert.
5. Den größten Beitrag zur Musterdiskriminierung (*most salient cue*) leisteten die Farbe des Zentrums (Dressur A) und die Zerstretheit der Musterschwarzflächen (Dressur C). In beiden Fällen war das Musterzentrum für die Auswahl des hervorstechendsten Mustermerkmals wesentlich.
6. Die Bienen waren darüber hinaus in der Lage den Flächenüberlappingsgrad mit TR+ auszuwerten, wenn weitere unterscheidende Mustermerkmale fehlten. Dabei werteten die Bienen nur die mit TR+ gemeinsame Fläche Q aus. Die fehlende Fläche T bzw. überschüssige Flächenabschnitte R gingen genauso wenig in die Bewertung ein, wie die Länge der Flächenkontur.
7. Die Vorhersage der Wahlentscheidung durch einen Template-Matching-Mechanismus wurde auch durch Wichtung der Musterflächen gemäß einer optischen Verzerrung der Muster im konvexen Bienenauge nicht verbessert.
8. Die Bienen erkannten weitere Mustereigenschaften, die mit verschiedenen Gewichtungen und nur in geringerem Maße in die Bewertung eingingen: globale Musterrotationen wurden wahrgenommen, lokale Rotationen von Musterteilen aber nicht. Muster mit verschobenen und beschnittenen Musterteilen wurden generalisiert, aber von TR+ diskriminiert. Musterecken und Musterkanten und deren Orientierung werteten die Bienen grundsätzlich nur untergeordnet aus. Auch nach Dressur B wurden relative Größenunterschiede der Testmusterpaare nicht bewertet.
9. Die Figur der kleineren Kreisscheibe wurde von den Bienen der Dressur C präferiert, ohne dass diese Figur eine der gemäß TR+ erwarteten Mustereigenschaften erfüllte. Dies deutete auf weitere durch die Bienen analysierte Mustermerkmale bzw. Präferenzen hin.

Bewertungskonzepte

10. Die Bewertungsstrategien der Bienen gaben in keinem der verwendeten Dressurparadigmen Hinweise auf eine Vermeidung von TR-.
11. Die Bienen bewerteten Mustereigenschaften nicht gleichwertig, sondern zeigten ein Wahlverhalten bei dem verschiedene Mustereigenschaften hierarchisch geordnet waren.
12. Die Wahlentscheidungen der Bienen ließen sich durch Frugalheuristiken vorhersagen. Dabei konnte die *Recognition*-Heuristik die Testergebnisse von Tests gegen TR+ voraussagen.

13. In Tests mit abgewandelten Mustern wurde das Wahlverhalten der Bienen besser durch die frugale *Take-the-Best*-Heuristik vorhergesagt, wenn die Muster sich in einigen wenigen, hervorgehobenen Eigenschaften unterschieden.
14. Unterschieden sich die Testmusterpaare in untergeordneten Mustermerkmalen, konnten die Bienen Mustermerkmale entweder gegeneinander abgleichen oder Merkmale im Sinne einer *City-Block*-Metrik bzw. einer *Weighted-Pros*-Regel aufsummieren.

Wahrnehmungsschärfe der Muster

15. Fourier-gefilterte Muster wurden von TR+ diskriminiert. Die enthaltenen beschränkten Informationen reichten zur Generalisation gegenüber TR-, das heißt die Bienen bewerteten grobe, unscharfe Mustereigenschaften. Die Bienen glichen dabei hochpass- und tiefpass-gefilterte Frequenzinformationen ab und generalisierten auch Gauß-gefilterte Musterabbilder.
16. Zur Musterdiskriminierung und –generalisierung der Fourier-gefilterten Abbilder war vor allem der Frequenzbereich von 2 - 8 Schwingungen/Bildbreite wichtig, entsprechend Musterdetails von 25 bis 6 mm. Strukturinformationen, die größer als 2,5 cm waren, trugen nicht mehr zur Unterscheidung von Mustern (nach Dressur C) bei.
17. Der geringere Kontrast der Fourier-gefilterten Abbilder hatte keinen Einfluss auf die Musterbewertung durch die Bienen.

Flugverhalten vor der Musterfläche

18. Die Bienen hielten sich während der Testsituationen vornehmlich im Musterzentrum und weniger vor anderen Musterbereichen auf. Sie hielten dabei meist einen Abstand von 2 - 6 cm von der Musterfläche ein.
19. Die Bienen passten ihr Flugverhalten vor der Musterfläche und die Aufenthaltshäufigkeit vor den Musterbereichen bei veränderter Mustergröße einer Vergrößerung des Flächenüberlappungsgrads mit TR+ gemäß nicht an, weder im Abstand von der Musterfläche noch bezogen auf die Position vor dem Muster. Sie zeigten vor der Musterfläche weder seriell Skannen noch ein Abskannen von Musterkanten.
20. Beim Wahlverhalten zeigten nur die Setzer und Berührungen der Musterflächen die Diskriminierung der Muster. Bei den Anflügen auf die Musterfläche diskriminierten die Bienen die Muster nicht.

7 Literaturverzeichnis

- Abdulla, S. (1998). "Mangoes are yellow, lemons are blue." Nature Science Update. (24.12.1998)
- Akesson, S. & Wehner, R. (2002). "Visual navigation in desert ants *Cataglyphis fortis*: Are snapshots coupled to a celestial system of reference?" Journal of Experimental Biology **205**(14): 1971-1978
- Anderson, A. M. (1972). "The ability of honey bees to generalize visual stimuli." Information Processing in the Visual Systems of Arthropods. Ed. Wehner, R., Berlin, Springer Verlag: 207-212.
- Anderson, A. M. (1977a). "The influence of pointed regions on the shape preference of honey bees." Animal Behaviour **25**: 88-94
- Anderson, A. M. (1977b). "Parameters determining the attractiveness of stripe patterns in the honey bee." Animal Behaviour **25**: 80-87
- Anderson, A. M. (1977c). "Shape perception in the honey bee." Animal Behaviour **25**: 67-79
- Angermeier, W. F. (1976). Kontrolle des Verhaltens - Das Lernen am Erfolg. 2. Auflage. Berlin, Springer Verlag.
- Azencott, R., Wang, J.-P. & Younes, L. (1997). "Texture classification using windowed Fourier filters." IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence **19**(2): 148-153. (1997)
- Barrows, G. L., Chahl, J. S. & Srinivasan, M. V. (2003). "Biologically inspired visual sensing and flight control." Aeronautical Journal **107**(1069): 159-168
- Ben-Shahar, Y. & Robinson, G. E. (2001). "Satiation differentially affects performance in a learning assay by nurse and forager honey bees." Journal of Comparative Physiology A **187**(11): 891-899. (2001)
- Biederman, I. (1995). "Visual object recognition." An Invitation to Cognitive Science. 2. Auflage. Eds. Kosslyn, S. F. and Osherson, D. N., Massachusetts, MIT Press: 121-165.
- Biederman, I. & Kalocsai, P. (1997). "Neurocomputational bases of object and face recognition." Philosophical Transactions Royal Society London B **352**: 1203-1219
- Biederman, I. & Subramaniam, S. (1997). Predicting the shape similarity of objects without distinguishing viewpoint invariant properties or parts. ARVO Proceedings.
- Bisch-Knaden, S. & Wehner, R. (2001). "Egocentric information helps desert ants to navigate around familiar obstacles." Journal of Experimental Biology **204**(24): 4177-4184
- Blakemore, C. & Campbell, F. W. (1969). "On the existence of neurones in the human visual system selectively sensitive to the orientation and size of retinal images." Journal of Physiology **203**: 237-260
- Blanke, H., Nalbach, H.-O. & Varju, D. (1997). "Whole-field integration, not detailed analysis, is used by the crab optokinetic system to separate rotation and translation in optic flow." Journal of Comparative Physiology A **181**: 383-392
- Bogdany, F. J. (1979). "Linking of learning signals in honeybee orientation." Behavioural Ecology and Sociobiology **3**: 325-336
- Campan, R. & Lehrer, M. (2002). "Discrimination of closed shapes by two species of bees, *Apis mellifera* and *Megachile rotundata*." Journal of Experimental Biology **205**: 559-572
- Capaldi, E. A., Smith, A. D., Osborne, J. L., Fahrbach, S. E., Farris, S. M., Reynolds, D. R., Edwards, A. S., Martin, A., Robinson, G. E., Poppy, G. M. & Riley, J. R. (2000). "Ontogeny of orientation flight in the honeybee revealed by harmonic radar." Nature **403**: 537-540. (2000)
- Cartwright, B. A. & Collett, T. S. (1983). "Landmark learning in bees: Experiments and models." Journal of Comparative Physiology A **151**: 521-543
- Chahl, J. S., Thakoor, S., Le Bouffant, N., Stange, G., Srinivasan, M. V., Hine, B. & Zornetzer, S. (2003). "Bioinspired engineering of exploration systems: A horizon sensor/attitude reference system based on the dragonfly ocelli for mars exploration applications." Journal of Robotic Systems **20**(1): 35-42

- Chandra, B. C. S., Geetha, L., Abraham, V. A., Karanth, P., Thomas, K., Srinivasan, M. V. & Gadagkar, R. (1998). "Uniform discrimination of pattern orientation by honeybees." *Animal Behaviour* **56**: 1391-1398
- Chen, C.-C. & Chen, C.-C. (1999). "Filtering methods for texture discrimination." *Pattern Recognition Letters* **20**: 783-790. (1999)
- Chen, L., Zhang, S. W. & Srinivasan, M. V. (2003). "Global perception in small brains: Topological pattern recognition in honey bees." *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **100**(11): 6884-6889
- Cheng, K. (1998). "Honeybees (*Apis mellifera*) remember two near-target landmark constellations." *Learning and Motivation* **29**: 435-443
- Cheng, K. (1999a). "Landmark-based spatial search in honeybees. I. Use of elements and interlandmark angles." *Animal Cognition* **2**(2): 73-78
- Cheng, K. (1999b). "Landmark-based spatial search in honeybees. II. Using gaps and blocks." *Animal Cognition* **2**(2): 79-90
- Cheng, K., Collett, T. S., Pickhard, A. & Wehner, R. (1987). "The use of visual landmarks by honeybees: Bees weight landmarks according to their distance from the goal." *Journal of Comparative Physiology A* **161**: 469-475
- Chun, M. M. & Jiang, Y. H. (1998). "Contextual cueing: Implicit learning and memory of visual context guides spatial attention." *Cognitive Psychology* **36**: 28-71
- Collett, M., Collett, T. S., Bisch, S. & Wehner, R. (1998). "Local and global vectors in desert ant navigation." *Nature* **394**: 269-272
- Collett, M., Harland, D. & Collett, T. S. (2002). "The use of landmarks and panoramic context in the performance of local vectors by navigating honeybees." *Journal of Experimental Biology* **205**(6): 807-814
- Collett, T. S. (1992). "Landmark learning and guidance in insects." *Philosophical Transactions Royal Society London B* **337**: 295-303
- Collett, T. S. (1993). "Localized learning in insects." *Nature* **356**: 693-694
- Collett, T. S. (1994). "Bees learn how to look." *Current Biology* **4**(8): 717-719
- Collett, T. S. (1995). "Making learning easy: the acquisition of visual information during the orientation flights of social wasps." *Journal of Comparative Physiology A* **177**: 737-747
- Collett, T. S. (1996). "Insect navigation en route to the goal: multiple strategies for the use of landmarks." *Journal of Experimental Biology* **199**: 227-235
- Collett, T. S., Baron, J. & Sellen, K. (1996). "On the encoding of movement vectors by honeybees. Are distance and direction represented independently?" *Journal of Comparative Physiology A* **179**: 395-406
- Collett, T. S. & Collett, M. (2002). "Memory use in insect visual navigation." *Nature Reviews Neuroscience* **3**: 542-552. (2002)
- Collett, T. S., Dillmann, E., Giger, A. D. & Wehner, R. (1992). "Visual landmarks and route following in desert ants." *Journal of Comparative Physiology A* **170**: 435-442
- Collett, T. S., Fauria, K., Dale, K. & Baron, J. (1997). "Places and patterns - a study of context learning in honeybees." *Journal of Comparative Physiology A* **181**: 343-353
- Collett, T. S., Fry, S. N. & Wehner, R. (1993). "Sequence learning by honeybees." *Journal of Comparative Physiology A* **172**: 693-706
- Collett, T. S. & Lehrer, M. (1993). "Looking and learning a spatial pattern in the orientation flight of the wasp *Vespa vulgaris*." *Proceedings of the Royal Society London B* **252**: 129-135
- Collett, T. S. & Rees, J. A. (1997). "View-based navigation in Hymenoptera: multiple strategies of landmark guidance in the approach to a feeder." *Journal of Comparative Physiology A* **181**: 47-58
- Couvillon, P. A. & Bitterman, M. E. (1980). "Some phenomena of associative learning in honeybees." *Journal of Comparative and Physiological Psychology* **94**(5): 878-885

- Couvillon, P. A., Klosterhalfen, S. & Bitterman, M. E. (1983). "Analysis of overshadowing in honeybees." Journal of Comparative Psychology **97**(2): 154-166
- Cruse, H. (1972a). "A qualitative model for pattern discrimination in the honey bee." Information Processing in the Visual Systems of Arthropods. Ed. Wehner, R., Berlin, Springer Verlag: 201-206.
- Cruse, H. (1972b). "Versuch einer quantitativen Beschreibung des Formensehens der Honigbiene." Kybernetik **11**: 185-200
- Cruse, H. (1974). "An application of the cross-correlation coefficient to pattern recognition of honey bees." Kybernetik **15**: 73-84
- Czihak, G., Langer, H. & Ziegler, H. (1984). Biologie - ein Lehrbuch. 3. Auflage. Berlin, Springer-Verlag.
- Dafni, A. & Kevan, P. G. (1996). "Floral symmetry and nectar guides: Ontogenetic constraints from floral development, colour pattern rules and functional significance." Botanical Journal of the Linnean Society **120**: 371-377
- Deisig, N., Lachnit, H., Giurfa, M. & Hellstern, F. (2001). "Configural olfactory learning in honeybees: Negative and positive patterning discrimination." Learning & Memory **8**(2)
- DeValois, R. L. & DeValois, K. K. (1988). Spatial Vision. Oxford, Oxford University Press.
- Dill, M. Unterscheidung und Wiedererkennung visueller Muster bei der Taufolie Drosophila melanogaster. Dissertation. Bayerische Julius-Maximilians-Universität, Theodor-Boveri-Institut für Biowissenschaften, Lehrstuhl für Genetik, Würzburg (1995)
- Dill, M. & Heisenberg, M. (1995). "Visual Pattern memory without shape recognition." Philosophical Transactions Royal Society London B **349**: 143-152
- Dill, M., Wolf, R. & Heisenberg, M. (1993). "Visual pattern recognition in Drosophila involves retinoptic matching." Nature **365**: 751-753
- Dreller, C., Page Jr, R. E. & Fondrk, M. K. (1999). "Regulation of pollen foraging in honeybee colonies: effects of young brood, stored pollen, and empty space." Behavioural Ecology and Sociobiology **45**: 227-233
- Efler, D. (2001). Video-analysis of bees' flight behavior provides additional evidence against template matching. 4th meeting of the German Neuroscience Society, 28th Göttingen Neurobiology Conference, Göttingen Eds. Elsner, N. and Kreuzberg, G. W., Thieme-Verlag.
- Efler, D. & Ronacher, B. (1998). How important is area of image overlap for pattern recognition in honeybees? 26th Göttingen Neurobiology Conference, Göttingen, Göttingen Neurobiology Report 1998, Eds. Elsner, N. and Wehner, R., Thieme-Verlag.
- Efler, D. & Ronacher, B. (1999). Honeybees' generalization of pattern provides evidence against a template matching. 27th Göttingen Neurobiology Conference, Göttingen, Göttingen Neurobiology Report 1999, Eds. Elsner, N. and Eysel, U., Thieme-Verlag.
- Efler, D. & Ronacher, B. (2000). "Evidence against retinotopic-template matching in honeybees' pattern recognition." Vision Research **40**: 3391-3403
- Efler, D. & Ronacher, B. (2001). Acuity of bees' pattern recognition tests with Fourier filtered patterns. 4th Meeting of the German Neuroscience Society, 28th Göttingen Neurobiology Conference, Göttingen, Göttingen Neurobiology Report 2001, Eds. Elsner, N. and Kreuzberg, G. W., Thieme-Verlag.
- Erber, J. (1975). "The dynamics of learning in the honey bee (*Apis mellifica carnica*) II. Principles of information processing." Journal of Comparative Physiology A **99**: 243-255
- Erber, J. (1981). "Neural correlates of learning in the honeybee." Trends in Neurosciences **4**(11): 270-273
- Erber, J. (1999). "Honeybee learning." Elsevier's Encyclopedia of Neuroscience. Eds. Adelman, G. and Smith, B. H., Elsevier Science B. V. **2**: 906-907.
- Erber, J., Kierzek, S., Sander, E. & Grandy, K. (1998). "Tactile learning in the honeybee." Journal of Comparative Physiology A **183**: 737-744

- Ernst, R. & Heisenberg, M. (1999). "The memory template in drosophila pattern vision at the flight simulator." Vision Research **39**: 3920-3933
- Esch, H. E. & Burns, J. E. (1996). "Distance estimation by foraging honeybees." Journal of Experimental Biology **199**: 155-162
- Fagot, J., Kruschke, J. K., Dépy, D. & Vauclair, J. (1998). "Associative learning in baboons (*Papio papio*) and humans (*Homo sapiens*): species differences in learned attention to visual features." Animal Cognition **1**(2): 123-133
- Fiser, J. & Biederman, I. (1995). "Do spatial frequency and orientation information contribute similarly to visual priming?" Los Angeles, Psychonomic Society: 1-29.
- Fiser, J., Biederman, I. & Cooper, E. E. (1996). "To what extent can matching algorithms based on direct outputs of spatial filters account for human object recognition?" Spatial Vision **10**(3): 237-271
- Fiser, J., Subramaniam, S. & Biederman, I. (2001). "Size tuning in the absence of spatial frequency tuning in object recognition." Vision Research **41**: 1931-1950
- Franck, D. (1985). Verhaltensbiologie - Einführung in die Ethologie. 2. Auflage. Stuttgart, Thieme-Verlag.
- Frisch, K. v. (1915). "Der Farbensinn und Formensinn der Bienen." Zoologisches Jahrbuch **35**: 1-182
- Frisch, K. v. (1965). Tanzsprache und Orientierung der Bienen. Berlin, Springer-Verlag.
- Frisch, K. v. (1993). Aus dem Leben der Bienen. 10. Auflage. Berlin, Heidelberg, New York, Springer Verlag.
- Fry, S. N. *Goal-Navigation in Honey Bees*. PhD Thesis. Universität Zürich, Zoologisches Institut, Zürich (1999)
- Fry, S. N. & Wehner, R. (1999). A simple model explains goal-navigation in honey bees. 27th Göttingen Neurobiology Conference, Göttingen Eds. Elsner, N. and Eysel, U., Thieme.
- Fry, S. N. & Wehner, R. (2002). "Honey bees store landmarks in an egocentric frame of reference." Journal of Comparative Physiology A **187**(12): 1009-1016. (2002)
- Frye, M. A. & Olberg, R. M. (1995). "Visual receptive field properties of feature detecting neurons in the dragonfly." Journal of Comparative Physiology A **177**: 569-576
- Gegenfurtner, K. (1999). "The eyes have it!" Nature **398**: 291-292
- Georgeson, M. A. & Meese, T. S. (1997). "Perception of stationary plaids: The role of spatial filters in edge analysis." Vision Research **37**(23): 3255-3271. (1997)
- Gewecke, M. (1995). Physiologie der Insekten. Stuttgart, Gustav Fischer Verlag.
- Giger, A. D. *Honey bee vision: analysis of pattern orientation*. PhD Thesis. Australian National University, Centre for Visual Science, Research School of Biological Science, Canberra (1996)
- Giger, A. D. & Srinivasan, M. V. (1995). "Pattern recognition in honeybees: eidetic imagery and orientation discrimination." Journal of Comparative Physiology A **176**: 791-795
- Gigerenzer, G. & Todd, P. M. (1999). Simple Heuristics That Make Us Smart. New York, Oxford University Press.
- Giurfa, M., Dafni, A. & Neal, P. R. (1999). "Floral symmetry and its role in plant-pollinator systems." International Journal of Plant Science **160**(6 Suppl.): 41-50
- Giurfa, M., Eichmann, B. & Menzel, R. (1996). "Symmetry perception in an insect." Nature **382**: 458-461
- Giurfa, M., Hammer, M., Stach, S., Stollhoff, N., Müller-Deisig, N. & Mizyrycki, C. (1999). "Pattern learning by honeybees: conditioning procedure and recognition strategy." Animal Behaviour **57**(315-324)
- Giurfa, M., Nunez, J., Chittka, L. & Menzel, R. (1995). "Colour preferences of flower-naive honeybees." Journal of Comparative Physiology A **177**: 247-259

- Giurfa, M. & Vorobyev, M. (1998). "The angular range of achromatic target detection by honeybees." Journal of Comparative Physiology A **183**: 101-110
- Giurfa, M., Vorobyev, M., Kevan, P. & Menzel, R. (1996). "Detection of coloured stimuli by honeybees: minimum visual angles and receptor specific contrasts." Journal of Comparative Physiology A **178**: 699-709
- Giurfa, M., Zaccardi, G. & Vorobyev, M. (1999). "How bees detect coloured targets using different regions of their compound eyes." Journal of Comparative Physiology A **185**: 591-600
- Gould, J. L. (1984). "Natural History of Honey Bee Learning." The Biology of Learning. Eds. Marler, P. and Terrace, H. S., Berlin, Springer Verlag: 149-180.
- Gould, J. L. (1985). "How bees remember flower shapes." Science **227**: 1492-1494
- Gould, J. L. (1986). "Pattern learning by honeybees." Animal Behaviour **34**: 990-997
- Gould, J. L. (1988a). "Resolution of pattern learning by honey bees." Journal of Insect Behaviour **1**(2): 225-233
- Gould, J. L. (1988b). "Timing of landmark learning by honey bees." Journal of Insect Behaviour **1**(4): 373-377
- Gould, J. L. (1990). "Honey bee cognition." Cognition **37**: 83-103
- Gould, J. L. & Towne, W. F. (1988). "Honey bee learning." Advances in Insect Physiology **20**: 55-86
- Graham, P. & Collett, T. S. (2002). "View-based navigation in insects: how wood ants (*Formica rufa* L.) look at and are guided by extended landmarks." Journal of Experimental Biology **205**(16): 2499-2509
- Graham, P., Fauria, K. & Collett, T. S. (2003). "The influence of beacon-aiming on the routes of wood ants." Journal of Experimental Biology **206**(3): 535-541
- Greggers, U. & Menzel, R. (1993). "Memory dynamics and foraging strategies of honeybees." Behavioural Ecology and Sociobiology **32**: 17-29
- Gronenberg, W. (1999). "Modality-specific segregation of input in ant mushroom bodies." Brain, Behaviour and Evolution **54**(2): 85-95
- Grossmann, K. E. (1970). "Erlernen von Farbreizen an der Futterquelle durch Honigbienen während des Anflugs und während des Saugens." Zeitschrift für Tierpsychologie **27**: 553-562
- Grossmann, K. E. (1971). "Belohnungsverzögerung beim Erlernen einer Farbe an einer künstlichen Futterstelle durch Honigbienen." Zeitschrift für Tierpsychologie **29**: 28-41
- Grossmann, K. E. & Beller, E. J. (1971). "Das Erlernen unbelohnter Farbsignale durch Honigbienen." Zeitschrift für Tierpsychologie **29**: 449-466
- Hamdorf, K. (1995). "Sehen." Physiologie der Insekten. Ed. Gewecke, M., Stuttgart, Gustav Fischer Verlag: 251-312.
- Hateren, J. H. v., Srinivasan, M. V. & Wait, P. B. (1990). "Pattern recognition in bees: Orientation discrimination." Journal of Comparative Physiology A **167**: 649-654
- Heisenberg, M. (1995). "Pattern recognition in insects." Current Opinion in Neurobiology **5**: 475-481
- Hemmi, J. M. & Mark, R. F. (1998). "Visual acuity, contrast sensitivity and retinal magnification in a marsupial, the tamar wallaby (*Macropus eugenii*)." Journal of Comparative Physiology A **183**(3): 379-387
- Hempel de Ibarra, N., Giurfa, M. & Vorobyev, M. (2001). "Detection of coloured patterns by honeybees through chromatic and achromatic cues." Journal of Comparative Physiology A **187**: 215-224
- Hempel de Ibarra, N., Giurfa, M. & Vorobyev, M. (2002). "Discrimination of coloured patterns by honeybees through chromatic and achromatic cues." Journal of Comparative Physiology A **188**(7): 503-512. (2002)
- Hempel de Ibarra, N., Vorobyev, M., Brandt, R. & Giurfa, M. (2000). "Detection of bright and dim colours by honeybees." Journal of Experimental Biology **203**: 3289-3298. (2000)

- Hertz, M. (1929a). "Die Organisation des optischen Feldes bei der Biene I." Zeitschrift für vergleichende Physiologie **8**: 693-748
- Hertz, M. (1929b). "Die Organisation des optischen Feldes bei der Biene II." Zeitschrift der vergleichenden Physiologie **11**: 107-145
- Hertz, M. (1933). "Über figurale Intensitäten und Qualitäten in der optischen Wahrnehmung der Biene." Biologisches Zentralblatt **53**: 11-40
- Hertz, M. (1934). "Zur Physiologie des Formen- und Bewegungssehens I. Optomotorische Versuche an Fliegen." Zeitschrift der vergleichenden Physiologie **20**: 430-449
- Hertz, M. (1935a). "Die Untersuchung über den Formensinn der Honigbiene." Naturwissenschaften **36**: 618-619
- Hertz, M. (1935b). "Zur Physiologie des Formen- und Bewegungssehens II." Zeitschrift der vergleichenden Physiologie **21**: 579-603
- Hertz, M. (1935c). "Zur Physiologie des Formen- und Bewegungssehens. III. Figurale Unterscheidung und reziproke Dressuren bei der Biene." Zeitschrift der vergleichenden Physiologie **21**: 604-615
- Hill, P. S. M., Wells, P. H. & Wells, H. (1997). "Spontaneous flower constancy and learning in honey bees as a function of colour." Animal Behaviour **54**: 615-627
- Horridge, G. A. (1996a). "Pattern vision of the honeybee (*Apis mellifera*): the significance of the angle subtended by the target." Journal of Insect Physiology **42**(7): 693-703
- Horridge, G. A. (1996b). "The relation between pattern and landmark vision in the honeybee (*Apis mellifera*)." Journal of Insect Physiology **42**(4): 373-383
- Horridge, G. A. (2000). "Pattern vision of the honeybee (*Apis mellifera*). What is an oriented edge?" Journal of Comparative Physiology A **186**: 521-534
- Horridge, G. A. & Zhang, S. W. (1995). "Pattern vision in honeybees (*Apis mellifera*): Flower-like patterns with no predominant orientation." Journal of Insect Physiology **41**(8): 681-688
- Horridge, G. A., Zhang, S. W. & Lehrer, M. (1992). "Bees can combine range and visual angle to estimate absolute size." Philosophical Transactions Royal Society London B **335**: 1-10
- Jacobs-Jessen, U. F. (1959). "Zur Orientierung der Hummeln und einiger anderer Hymenopteren." Zeitschrift der vergleichenden Physiologie **41**: 597-641. (1959)
- Jähnichen, S. *Lernstrategien zur visuellen Musterdiskrimination bei Fischen (Cyprinus carpio, Pisces, Cyprinidae)*. Dissertation. Humboldt-Universität zu Berlin, Abteilung für Sinnesphysiologie, Berlin (1991)
- Jander, R. (1969). "Woran erkennen Stabheuschrecken Sträucher? Atrappenversuche zum Formensehen eines Insektes." Zoologischer Anzeiger Supplement der Verhandlungen der Zoologischen Gesellschaft **33**: 592-595
- Johnson, S. D. & Dafni, A. (1998). "Response of bee-flies to the shape and pattern of model flowers: Implications for floral evolution in a mediterranean herb." Functional Ecology **12**(2): 289-297
- Judd, S. P. & Collett, T. S. (1996). Landmark approach and pattern learning in wood ants. The Society for Experimental Biology, Annual Meeting, Lancaster UK.
- Judd, S. P. D. & Collett, T. S. (1998). "Multiple stored views and landmark guidance in ants." Nature **392**: 710-714
- Kern, R. & Varju, D. (1998). "Visual position stabilization in the hummingbird hawk moth, *Macroglossum stellarum* L. I. Behavioural analysis." Journal of Comparative Physiology A **182**: 225-237
- Kevan, P. G. & Lane, M. A. (1985). "Flower petal microtexture is a tactile cue for bees." Proceedings of the National Academy of Sciences USA **82**: 4750-4752
- Kimmerle, B. & Egelhaaf, M. (2000). "Detection of object motion by a fly neuron during simulated flight." Journal of Comparative Physiology A **186**: 21-31

- Kimmerle, B., Egelhaaf, M. & Srinivasan, M. V. (1996). "Object detection by relative motion in freely flying flies." Naturwissenschaften **83**: 380-381
- Kisch, J. & Erber, J. (1999). "Research report: Operant conditioning of antennal movements in the honey bee." Behavioural Brain Research **99**: 93-102
- Kriston, I. (1971). "Zum Problem von *Apis mellifica* L. gegenüber verschiedenen Duftstoffen." Zeitschrift der vergleichenden Physiologie **74**: 169-189
- Kriston, I. (1973). "Die Bewertung von Duft- und Farbsignalen als Orientierungshilfen an der Futterquelle durch *Apis mellifera* L." Zeitschrift der vergleichenden Physiologie **84**: 76-84
- Lades, M., Vorbrüggen, J. C., Buhmann, J., Lange, J., von der Malsburg, C., Würtz, R. P. & Konen, W. (1993). "Distortion invariant object recognition in the dynamic link architecture." IEEE Transactions on Computers **42**: 300-311
- Laughlin, S. B., de Ruyter van Steveninck, R. R. & Anderson, J. C. (1998). "The metabolic cost of neural information." Nature Neuroscience **1**(1): 36-41
- Lehrer, M. (1991a). "Bees which turn back and look." Naturwissenschaften **78**: 274-276
- Lehrer, M. (1991b). "Locomotion does more than bring the bee to new places." The Behaviour and Physiology of Bees. Eds. Goodman, L. J. and Fisher, R. C., Wallingford, U.K., C.A.B. International: 185-202.
- Lehrer, M. (1993). "Why do bees turn back and look?" Journal of Comparative Physiology A **172**: 549-563
- Lehrer, M. (1994). "Spatial vision in the honeybee: the use of different cues in different tasks (Minireview)." Vision Research **34**(18): 2363-2385
- Lehrer, M. (1996). "Small-scale navigation in the honeybee: Active acquisition of visual information about the goal." Journal of Experimental Biology **199**: 253-261
- Lehrer, M. (1997). "Honeybees visual spatial orientation at the feeding site." Orientation and communication in Arthropods. Ed. Lehrer, M., Basel, Birkhäuser: 115-144.
- Lehrer, M. (1998). "Review: Looking all around: Honeybees use different cues in different eye regions." Journal of Experimental Biology **201**: 3275-3292
- Lehrer, M. (1999a). "Dorsoventral asymmetry of colour discrimination in bees." Journal of Comparative Physiology A **184**: 195-206
- Lehrer, M. (1999b). "Shape perception in the honeybee: Symmetry as a global framework." International Journal of Plant Science **160**(6): 51-65
- Lehrer, M. & Collett, T. S. (1994). "Approaching and departing bees learn different cues to the distance of a landmark." Journal of Comparative Physiology A **175**: 171-177
- Lehrer, M., Horridge, G. A., Zhang, S. W. & Gadagkar, R. (1995). "Shape vision in bees: innate preference for flowerlike patterns." Philosophical Transactions Royal Society London B **347**: 123-137
- Lehrer, M. & Srinivasan, M. V. (1991). Motion-dependent distance estimation in the bee ignores contrast frequency. 19th Göttingen Neurobiology Conference, Göttingen Ed. Elsner, N., Thieme-Verlag.
- Lehrer, M. & Srinivasan, M. V. (1993). "Object detection by honeybees: Why do they land on edges?" Journal of Comparative Physiology A **173**: 25-32
- Lehrer, M., Srinivasan, M. V., Zhang, S. W. & Horridge, G. A. (1988). "Motion cues provide the bee's visual world with a third dimension." Nature **332**(6162): 356-357
- Lehrer, M., Srinivasan, M. V. & Zhang, S. W. (1990). "Visual edge detection in the honeybee and its chromatic properties." Proceedings of the Royal Society London B **238**: 321-330
- Lehrer, M., Wehner, R. & Srinivasan, M. V. (1985). "Visual scanning behaviour in honeybees." Journal of Comparative Physiology A **157**: 404-415
- Lin, L.-M. & Wilson, H. R. (1996). "Fourier and non-Fourier pattern discrimination compared." Vision Research **36**(13): 1907-1918

- Liu, L., Wolf, R., Ernst, R. & Heisenberg, M. (1999). "Context generalization in Drosophila visual learning requires the mushroom bodies." Nature **400**: 753-756. (1999)
- Lunau, K., Wacht, S. & Chittka, L. (1996). "Colour choices of naive bumble bees and their implication for colour perception." Journal of Comparative Physiology A **178**: 477-489
- Man, G. M. T., Poon, J. C. H. & Siu, W.-C. (1994). "Viewpoint-invariant Fourier descriptor for 3-D planar object recognition." Electronics Letters **30**(20): 1664-1665
- Mazochin-Porshnjakov, G. A. (1966). "Recognition of coloured objects by insects." Proceedings of the International Symposium on the Functional Organization of the Compound Eye: 163-170
- Mazochin-Porshnyakov, G. A. (1969). "Die Fähigkeiten der Bienen, visuelle Reize zu generalisieren." Zeitschrift der vergleichenden Physiologie **65**: 15-28
- Menzel, R. (1967). "Untersuchungen zum Erlernen von Spektralfarben durch die Honigbiene (*Apis mellifica*)." Zeitschrift der vergleichenden Physiologie **56**: 22-62
- Menzel, R. (1969). "Das Gedächtnis der Honigbiene für Spektralfarben II. Umlernen und Mehrfachlernen." Zeitschrift der vergleichenden Physiologie **63**: 290-309
- Menzel, R. (1983). "Neurobiology of learning and memory: the honeybee as a model system." Naturwissenschaften **70**: 504-511
- Menzel, R. (1990). "Color vision in flower visiting insects." Bonn, Bundesministerium für Forschung und Technologie: 1-16.
- Menzel, R. (1995). "Orientierung." Physiologie der Insekten. Ed. Gewecke, M., Stuttgart, Gustav Fischer Verlag: 353-412.
- Menzel, R. & Backhaus, W. (1989). "Color vision in honey bees: Phenomena and physiological mechanisms." Facets of Vision. Eds. Stavenga, D. G. and Hardie, B., Berlin, Springer Verlag: 281-297.
- Menzel, R., Geiger, K., Joerges, J., Müller, U. & Chittka, L. (1998). "Bees travel novel homeward routes by integrating separately acquired vector memories." Animal Behaviour **55**(1): 139-152
- Menzel, R. & Giurfa, M. (1999). "Cognition by a mini brain." Nature **400**: 718-719
- Menzel, R., Hammer, M. & Müller, U. (1995). "Die Biene als Modellorganismus für Lern- und Gedächtnisstudien." Neuroforum **1**(4): 4-10
- Menzel, R. & Müller, U. (2001). "Neurobiology: Learning from a fly's memory." Nature **411**: 433-434. (2001)
- Mizunami, M., Weibrecht, J. M. & Strausfeld, N. J. (1998). "Mushroom bodies of the cockroach: Their participation in place memory." Journal Comparative Neurology **402**(4): 520-537
- Möller, R. (2001). "Do insects use templates or parameters for landmark navigation?" Journal of Theoretical Biology **210**: 33-45
- Möller, R., Lambrinos, D., Pfeifer, R. & Wehner, R. (1999). Do desert ants use partial image matching for landmark navigation? 27th Göttingen Neurobiology Conference, Göttingen Eds. Elsner, N. and Eysel, U., Thieme-Verlag.
- Möller, R., Maris, M. & Lambrinos, D. (1999). "A neural model of landmark navigation in insects." Neurocomputing **26**(27): 801-808
- Näsänen, R. & O'Leary, C. (1998). "Recognition of band-pass filtered hand-written numerals in foveal and peripheral vision." Vision Research **38**: 3691-3701
- Neeman, G. & Kevan, P. G. (2001). "The effect of shape parameters on maximal detection of model targets by honeybee workers." Journal of Comparative Physiology A **187**(8): 653-660. (2001)
- O'Carroll, D. C., Laughlin, S. B., Bidwell, N. J. & Warrant, E. J. (1996). Motion sensitive neurons are tuned to lifestyle in flying insects. The Society for Experimental Biology, Annual Meeting, Lancaster UK.
- Olzak, L. A. & Thomas, J. P. (1992). "Configural effects constrain Fourier models of pattern discrimination." Vision Research **32**(10): 1885 - 1898

- Opfinger, E. (1931). "Über die Orientierung der Biene an der Futterquelle." Zeitschrift der vergleichenden Physiologie **15**: 431-487
- Osorio, D., Srinivasan, M. Y. & Pinter, R. B. (1990). "What causes edge fixation in walking flies?" Journal of Experimental Biology **149**: 281-292
- Page Jr, R. E., Erber, J. & Fondrk, M. K. (1998). "The effect of genotype on response thresholds to sucrose and foraging behaviour of honey bees (*Apis mellifera* L.)." Journal of Comparative Physiology A **182**: 489-500
- Pearce, J. M. (1987). "A model for stimulus generalisation in pavlovian conditioning." Psychological Review **94**: 61-73
- Pearce, J. M. (1994). "Similarity and discrimination: a selective review and a connectionist model." Psychological Review **101**: 587-607
- Penzlin, H. (1989). Lehrbuch der Tierphysiologie. 4. Auflage. Jena, VEB Gustav Fischer Verlag.
- Pessoa, L., Beck, J. & Mingolla, E. (1996). "Perceived texture segregation in chromatic element-arrangement patterns: High intensity interference." Vision Research **36**(12): 1745-1760
- Petrowitz, R., Dahmen, H., Egelhaaf, M. & Krapp, H. G. (2000). "Arrangement of optical axes and spatial resolution in the compound eye of the female blowfly *Calliphora*." Journal of Comparative Physiology A **186**: 737-746
- Rescorla, R. A. (1972). "'Configured' conditioning in discrete-trial bar pressing." Journal of Comparative and Physiological Psychology **79**: 307-317
- Rescorla, R. A. (1973). "Evidence for 'unique stimulus' account of configural conditioning." Journal of Comparative and Physiological Psychology **85**: 331-338
- Rescorla, R. A. & Wagner, A. R. (1972). "A theory of Pavlovian conditioning: variations in the effectiveness of reinforcement and non-reinforcement." Classical Conditioning II: Current research and theory. Eds. Black, A. H. and Prokasy, W. F., New York, Appleton-Century-Crofts: 64-99.
- Ronacher, B. (1979a). "Äquivalenz zwischen Größen- und Helligkeitsunterschieden im Rahmen der visuellen Wahrnehmung der Honigbiene." Biological Cybernetics **32**: 63-75
- Ronacher, B. (1979b). "Beitrag einzelner Parameter zum wahrnehmungsgemäßen Unterschied von zusammengesetzten Reizen bei der Honigbiene." Biological Cybernetics **32**: 77-83
- Ronacher, B. (1980). "Ein einfacher Zusammenhang zwischen der Äquivalenzbeziehung und der Unterschiedsempfindlichkeit für zwei Musterparameter bei der Honigbiene." Biological Cybernetics **36**: 51-61
- Ronacher, B. (1983). "Unabhängigkeit der Bewertung zweier Musterparameter von deren Unterschiedlichkeitsgrad bei der Dressur." Biological Cybernetics **46**: 173-182
- Ronacher, B. (1984). "Human pattern recognition: Evidence for a switching between strategies in analyzing complex stimuli." Biological Cybernetics **51**: 205-210
- Ronacher, B. (1992a). "Influence of unrewarded stimuli on the classification of visual patterns by honeybees." Ethology **92**: 205-216
- Ronacher, B. (1992b). "Pattern recognition in honeybees: Multidimensional scaling reveals a city-block metrics." Vision Research **32**(10): 1837-1843
- Ronacher, B. (1994). Feature extraction and assessment of perceptual similarities in the visual system of honeybees. Spatial and Temporal Interaction: Representation & Reasoning, Singapore Ed. Technology, C. U. o.
- Ronacher, B. (1998). "How do bees learn and recognize visual patterns?" Biological Cybernetics **79**: 477-485
- Ronacher, B. & Bautz, W. (1985). "Human pattern recognition: Individually different strategies in analyzing complex stimuli." Biological Cybernetics **51**: 249-261
- Ronacher, B. & Duft, U. (1996). "An image-matching mechanism describes a generalisation task in honeybees." Journal of Comparative Physiology A **178**: 803-812

- Russ, J. (1999). The Image Processing Handbook. 3. Auflage. New York, CRC Press.
- Rutowski, R. L. & Warrant, E. J. (2002). "Visual field structure in the Empress Leilia, *Asterocampa leilia* (Lepidoptera, Nymphalidae): Dimensions and regional variation in acuity." Journal of Comparative Physiology A **188**(1): 1-12. (2002)
- Sachs (1997). Angewandte Statistik. 8. Auflage. Berlin, Springer-Verlag.
- Sandoz, J. C., Pham-Delègue, M. H., Renou, M. & Wadhams, L. J. (2001). "Asymmetrical generalisation between pheromonal and floral odours in appetive olfactory conditioning of the honey bee (*Apis mellifera* L.)." Journal of Comparative Physiology A **187**(7): 559-568. (2001)
- Scheiner, R., Barnett, M. & Erber, J. (2003). "Variation in water and sucrose responsiveness during the foraging season affects proboscis extension learning in honey bees." Apidology **31**(1): 67-72
- Scheiner, R., Erber, J. & Page Jr, R. E. (1999). "Tactile learning and the individual evaluation of the reward in honey bees (*Apis mellifera* L.)." Journal of Comparative Physiology A **185**: 1-10
- Schmidt, I., Collett, T. S., Dillier, F.-X. & Wehner, R. (1992). "How desert ants cope with enforced detours on their way home." Journal of Comparative Physiology A **171**: 285-288
- Schnetter, B. (1968). "Visuelle Formenunterscheidung der Honigbiene im Bereich von Vier- und Sechstrahlsternen." Zeitschrift der vergleichenden Physiologie **59**: 90-109
- Schnetter, B. (1972). "Experiments on pattern discrimination in honey bees." Information Processing in the Visual Systems of Arthropods. Ed. Wehner, R., Berlin, Heidelberg, New York, Springer: 195-200.
- Schubert, M., Lachnit, H., Francucci, S. & Giurfa, M. (2002). "Nonelemental visual learning in honeybees." Animal Behaviour **64**(2): 175-184
- Schwarz, M. *Verhaltensversuche mit Apis mellifera zum Lernen von sehfeldspezifisch gebotenen Form- und Farbreizkombinationen*. Diploma Thesis. Universität Zürich, Zoologisches Institut, Zürich (1992)
- Seeley, T. D. (1997). Honigbienen - Im Mikrokosmos des Bienenstocks. Basel, Birkhäuser Verlag.
- Seeley, T. D., Mikheyev, A. S. & Pagano, G. J. (2000). "Dancing bees tune both duration and rate of waggle-run production in relation to nectar-source profitability." Journal of Comparative Physiology A **186**: 813-819
- Shafir, S., Wiegmann, D. D., Smith, B. H. & Real, L. A. (1999). "Risk-sensitive foraging: choice behaviour of honeybees in response to variability in volume of reward." Animal Behaviour **57**: 1055-1061
- Sitte, P., Ziegler, H., Ehrendorfer, F. & Bresinsky, A. (1991). Strasburger: Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. 33. Auflage. Stuttgart, Gustav Fischer Verlag.
- Solomon, J. A. & Sperling, G. (1995). "1st- and 2nd-order motion and texture resolution in central and peripheral vision." Vision Research **35**(1): 59-64. (1995)
- Srinivasan, M. V. (1998). "Animal navigation: Ants match as they march." Nature **392**: 660-661. (1998)
- Srinivasan, M. V., Chahl, J. S., Weber, K., Ventkatesh, S., Nagle, M. G. & Zhang, S. W. (1999). "Robot navigation inspired by principles of insect vision." Robotics and Autonomous Systems **26**: 203-216. (1999)
- Srinivasan, M. V., Lehrer, M., Kirchner, W. H. & Zhang, S. W. (1991). "Range perception through apparent image speed in freely flying honeybees." Verhandlungen der deutschen Zoologischen Gesellschaft **6**: 519-535
- Srinivasan, M. V. & Zhang, S. W. (1993). "Evidence for two distinct movement-detecting mechanisms in insect vision." Naturwissenschaften **80**: 38-41
- Srinivasan, M. V., Zhang, S. W. & Chahl, J. S. (2001). "Landing strategies in honeybees, and possible applications to autonomous airborne vehicles." Biological Bulletin **200**(2): 216-221
- Srinivasan, M. V., Zhang, S. W., Chahl, J. S., Barth, E. & Ventkatesh, S. (2000). "How honeybees make grazing landings on flat surfaces." Biological Cybernetics **83**(3): 171-183

- Srinivasan, M. V., Zhang, S. W., Lehrer, M. & Collett, T. S. (1996). "Honeybee navigation en route to the goal: Visual flight control and odometry." Journal of Experimental Biology **199**: 237-244
- Srinivasan, M. V., Zhang, S. W. & Zhu, H. (1998). "Honeybees link sights to smells." Nature **396**: 637-638
- Srinivasan, M. Y. (1992). "How bees exploit optic flow: Behavioural experiments and neural models." Philosophical Transactions Royal Society London B **337**: 253-259
- Srinivasan, M. Y. (1994). "Review: Pattern recognition in the honeybee: Recent progress." Journal of Insect Physiology **40**(3): 183-194
- Srinivasan, M. Y. & Dvorak, D. R. (1980). "Spatial processing of visual information in the movement-detecting pathway of the fly." Journal of Comparative Physiology A **140**: 1-23
- Srinivasan, M. Y. & Lehrer, M. (1984a). "Temporal acuity of honeybee vision: Behavioural studies using flickering stimuli." Physiological Entomology **9**: 447-457
- Srinivasan, M. Y. & Lehrer, M. (1984b). "Temporal acuity of honeybee vision: Behavioural studies using moving stimuli." Journal of Comparative Physiology A **155**: 297-312
- Srinivasan, M. Y. & Lehrer, M. (1988). "Spatial acuity of honeybee vision and its spectral properties." Journal of Comparative Physiology A **162**: 159-172
- Srinivasan, M. Y., Zhang, S. W. & Rolfe, B. (1993). "Is pattern vision in insects mediated by 'cortical' processing?" Nature **362**: 539-540
- Stamp-Dawkins, M. & Woodington, A. (2000). "Pattern recognition and active vision in chickens." Nature **403**: 652-655. (2000)
- Tao, Y., Morrow, C. T., Heinemann, P. H. & Sommer, H. J. I. (1995). "Fourier-based separation technique for shape grading of potatoes using machine vision." Transactions of the ASAE **38**(3): 949-957. (1995)
- Tembrock, G. (2000): Mündliche Mitteilungen.
- Thakoor, S., Chahl, J. S., Srinivasan, M. V., Young, L., Werblin, F., Hine, B. & Zornetzer, S. (2002). "Bioinspired engineering of exploration systems for NASA and DoD." Artificial life **8**(4): 357-369
- Ukkonen, O. I. & Derrington, A. M. (2000). "Motion of contrast-modulated gratings is analysed by different mechanisms at low and high contrasts." Vision Research **40**: 3359-3371
- Verlaine, L. (1927). "L'instinct et l'intelligence chez les hyménoptères. VII. L'abstraction." Annales de Société Royale Zoologique de Belgium **55**: 58-88. (1927)
- Voss, R. & Zeil, J. (1998). "Active vision in insects: An analysis of object-directed zig-zag flights in wasps (*Odynerus spinipes*, Eumenidae)." Journal of Comparative Physiology A **182**: 373-387
- Wäckers, F. L. & Lewis, W. J. (1999). "A comparison of color-, shape- and pattern-learning by the hymenopteran parasitoid *Microplitis croceipes*." Journal of Comparative Physiology A **184**: 387-393
- Waddington, K. D., Nelson, C. M. & Page, R. E. (1998). "Effects of pollen quality and genotype on the dance of foraging honey bees." Animal Behaviour **56**: 35-39
- Walker, M. M., Lee, Y. L. & Bitterman, M. E. (1990). "Transfer along a continuum in the discriminative learning of honeybees (*Apis mellifera*)." Journal of Comparative Psychology **104**(1): 66-70
- Wehner, R. (1968). "Die Bedeutung der Streifenbreite für die optische Winkelmessung der Biene (*Apis mellifera*)." Zeitschrift der vergleichenden Physiologie **58**: 322-343
- Wehner, R. (1969). "Der Mechanismus der optischen Winkelmessung bei der Biene (*Apis mellifera*)." Zoologischer Anzeiger Supplement der Verhandlungen der Zoologischen Gesellschaft **33**: 586-592
- Wehner, R. (1971a). "Formensehen bei Insekten: Orientierungsphysiologische Untersuchungen zur Datenverarbeitung in optischen Systemen." Verhandlungen der deutschen Zoologischen Gesellschaft **65**: 251-266
- Wehner, R. (1971b). "The generalization of directional visual stimuli in the honeybee *Apis mellifera*." Journal of Insect Physiology **17**: 1579-1591

- Wehner, R. (1972). "Dorsoventral asymmetry in the visual field of the bee, *Apis mellifera*." Journal of Comparative Physiology A **77**: 256-277
- Wehner, R. (1974). "Pattern recognition." The Compound Eye and Vision of Insects. Ed. Horridge, G. A., Oxford, Clarendon Press.
- Wehner, R. (1975). "Space constancy of the visual world in insects." Fortschritte der Zoologie **23**(1): 148-160
- Wehner, R., Ed. (1981). Spatial Vision in Arthropods. Comparative Physiology and Evolution of Vision in Invertebrates. Berlin, Springer-Verlag.
- Wehner, R. & Flatt, I. (1977). "Visual fixation in freely flying bees." Zeitschrift für Naturforschung **32**: 469-471
- Wehner, R. & Lindauer, M. (1966). "Zur Physiologie des Formensehens bei der Honigbiene: Winkelunterscheidung an vertikal orientierten Streifenmustern." Zeitschrift der vergleichenden Physiologie **52**: 290-324
- Wehner, R. & Lindauer, M. (1967). "Die optische Orientierung der Honigbiene (*Apis mellifera*) nach der Winkelrichtung frontal angebotener Streifenmuster." Zoologischer Anzeiger Supplement der Verhandlungen der Zoologischen Gesellschaft **30**: 239-246
- Wehner, R. & Wehner-von Segesser, S. (1973). "Calculation of visual receptor spacing in *Drosophila melanogaster* by pattern recognition experiments." Journal of Comparative Physiology A **82**: 165-177
- Werner, C. W. & Rehkämper, G. (1999). "Discrimination of multidimensional geometrical figures by chickens: Categorization and pattern learning." Animal Cognition **2**: 27-40
- Wilkinson, F., Wilson, H. R. & Habak, C. (1998). "Detection and recognition of radial frequency patterns." Vision Research **38**: 3555-3568
- Wilson, H. R. & Wilkinson, F. (1998). "Detection of global structures in Glass patterns: implications for form vision." Vision Research **38**: 2933-2947
- Wohlgemuth, S., Ronacher, B. & Wehner, R. (2001). "Ant odometry in the third dimension." Nature **411**: 795-798. (2001)
- Wohlgemuth, S., Ronacher, B. & Wehner, R. (2002). "Distance estimation in the third dimension in desert ants." Journal of Comparative Physiology A **188**(4): 273-281. (2002)
- Wolf, R., Wittig, T., Liu, L., Wustmann, G., Eyding, D. & Heisenberg, M. (1998). "Drosophila mushroom bodies are dispensable for visual, tactile, and motor learning." Learning & Memory **5**(1-2): 166-178
- Zeil, J. (1997). "The control of optic flow during learning flights." Journal of Comparative Physiology A **180**: 25-37
- Zerrahn, G. (1934). "Formdressur und Formunterscheidung bei der Honigbiene." Zeitschrift für vergleichende Physiologie **20**: 117-150
- Zhang, S. W. & Horridge, G. A. (1992). "Pattern recognition in bees: Size of regions in spatial layout." Philosophical Transactions Royal Society London B **337**: 65-71
- Zhang, S. W., Lehrer, M. & Srinivasan, M. V. (1999). "Honeybee memory: Navigation by associative grouping and recall of visual stimuli." Neurobiology of Learning and Memory **72**: 180-201
- Zhang, S. W. & Srinivasan, M. V. (1994). "Prior experience enhances pattern discrimination in insect vision." Nature **368**: 330-332
- Zollikofer, C. P. E., Wehner, R. & Fukushi, T. (1995). "Optical scaling in conspecific *cataglyphis* ants." Journal of Experimental Biology **198**: 1637-1646

Danksagung

An dieser Stelle möchte ich mich bei Herrn Professor Dr. B. Ronacher für die freundliche Überlassung des Themas und die Betreuung der Arbeit bedanken.

Herrn Professor Dr. M. Giurfa und Herrn Professor Dr. J. Erber danke ich für ihre Bereitschaft die Begutachtung dieser Arbeit zu übernehmen.

Mein besonderer Dank gilt dem „Länderinstitut für Bienenkunde in Hohen Neuendorf“ und Herrn Dr. K. Bienefeld für die freundliche Überlassung der Bienenvölker in den Sommermonaten der Jahre 1997 bis 2000.

Thomas Knop aus der Abteilung von Herrn Professor Dr. K. Obermayer der Technischen Universität Berlin unterstützte mich durch die kostenlose Bereitstellung des Filterungsprogramms zur Erstellung der Fourier-Filterungen, ebenso wie Herr Dr. Y. Winter von der Universität Erlangen durch die Überlassung der elektronisch steuerbaren Fütterungspumpen. Ich möchte mich hiermit bei beiden herzlich bedanken. Ebenso gilt mein Dank Herrn Dr. J. Mikat für die Erstellung des Programms zur Messdatenerfassung und seinen durchgängigen technischen Support.

Meinen Dank aussprechen möchte ich auch Herrn Karpinski für die freundliche technische Unterstützung bei der Erweiterung der Versuchsanlage und Frau Lübke für die Hilfe bei allen anderen praktischen Fragen.

Den Mitgliedern der Abteilungen Verhaltensphysiologie, Sinnesphysiologie und des Innovationskollegs Theoretische Biologie danke ich für das gute Arbeitsklima und zahlreiche interessante, hilfreiche und unterhaltsame Diskussionen.

Grundsätzlich ist man bei Untersuchungen, die monatelang in einem Keller durchgeführt werden, wenn vor dem verdunkelten Fenster schönste Berliner-Sommermonate vergehen, darauf angewiesen, dass einen die Außenwelt nicht vergisst. Ich danke daher allen Besuchern meines „Bienenkellers“ und allen die mich sonst bei meiner Arbeit dort unterstützt haben ganz herzlich. Schließlich richte ich meinen besonderen Dank an meine häufigsten Gäste im Keller, an all die so regelmäßig und zahlreich erschienenen Versuchsbienen 1A, 2B, 3C, 4D und wie sie sonst alle hießen. Ich hoffe, ihr hattet auch alle etwas davon...

Diese Arbeit wurde durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft im Rahmen des Projekts Ro 547/7-1 unterstützt. Ich spreche auch der FAZIT-Stiftung e.V. meinen Dank für die finanzielle Absicherung der letzten Phase der experimentellen Arbeit aus. Hier richtet sich mein Dank an Herrn Professor Dr. R. Schneider und Frau Dr. B. Wuntke, die mich auf diese Möglichkeit der Unterstützung hinwiesen.

Curriculum vitae

- 11.04.1970 geboren in Stuttgart - Bad Cannstatt als drittes Kind von Rudolf Efler und Margarete Efler, geb. Tiede
- 1976 – 1980 Besuch der Grundschule am Löscher in Möglingen, Kreis Ludwigsburg
Abschluss mit Gymnasialempfehlung
- 1980 – 1989 Besuch des Otto-Hahn-Gymnasiums in Ludwigsburg
Abschluss mit der Allgemeinen Hochschulreife (Durchschnittsnote: 1,4)
- 1989 – 1996 Studium der Biologie und Chemie an der Universität Ulm
- 1991 – 1996 Stipendiatin der Studienstiftung des deutschen Volkes
- 1991 Zwischenprüfung für das höhere Lehramt (Sekundarstufe II)
in den Fächern Biologie/Chemie
(Abschlussnote: sehr gut)
- 1992 Vordiplom Biologie (Abschlussnote: sehr gut)
- 1993 – 1994 Auslandsaufenthalt in Taiwan und der Volksrepublik China,
Sprachstipendium der Studienstiftung des deutschen Volkes und des Erziehungsministeriums der Republic of China Taiwan
- 1995 – 1996 Diplomarbeit bei Professor Dr. D. Bückmann
Abteilung Allgemeine Zoologie, Universität Ulm:
Die Wirkung der Denervierung vor den Corpora allata auf das Farbkleid der Stabheuschrecke Carausius morosus BR.
- 1996 1. Staatsexamen für das höhere Lehramt (Sekundarstufe II)
in den Fächern Biologie/Chemie
(Abschlussnote: gut)
- 1996 Diplom Biologie mit den Hauptfächern Zoologie und Botanik
und den Nebenfächern Chemie und Anthropologie
(Abschlussnote: sehr gut)
- 1997 Beginn der Promotion bei Professor Dr. B. Ronacher in der Abteilung Verhaltensphysiologie, Institut für Biologie der Humboldt-Universität zu Berlin
- 1998 Winterschool des Innovationskollegs Theoretische Biologie:
Professor D. H. Meinhardt, MPI für Entwicklungsbiologie, Tübingen:
Modelle zur Biologischen Musterbildung
- 1997 – 1999 Parallelstudium Erziehungswissenschaften an der Humboldt Universität zu Berlin zur Erlangung der erziehungswissenschaftlichen Abschlussprüfung (Pädagogikum)
- 1999 Erziehungswissenschaftliche Abschlussprüfung (Pädagogikum) mit der Fächerkombination Vergleichende Erziehungswissenschaft und Philosophie
(Abschlussnote: sehr gut)
- 2000 – 2001 Stipendiatin der FAZIT-Stiftung e.V.
- 2001 – 2003 Referendarin des 1. Schulpraktischen Seminars in Zehlendorf, Berlin
- 2003 2. Staatsexamen für das Amt des Studienrats am Gymnasium (Sekundarstufe II)
in den Fächern Biologie und Chemie
(Abschlussnotenote: sehr gut)
- seit Juli 2003 Wissenschaftliche Mitarbeiterin des Leibniz-Instituts für Didaktik der Naturwissenschaften (IPN) der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel

Wissenschaftliche Publikationen und Tagungsbeiträge

Efler, D. & B. Ronacher (1998). How important is area of image overlap for pattern recognition in honeybees? 26th Göttingen Neurobiology Conference, Göttingen, Thieme-Verlag.

Efler, D. & B. Ronacher (1999). Honeybees' generalization of pattern provides evidence against a template matching. 27th Göttingen Neurobiology Conference, Göttingen, Thieme-Verlag.

Efler, D. & B. Ronacher (2000). "Evidence against retinotopic-template matching in honeybees' pattern recognition." Vision Research **40**: 3391-3403.

Efler, D. & B. Ronacher (2001). Acuity of bees' pattern recognition tests with Fourier filtered patterns. 4th Meeting of the German Neuroscience Society, 28th Göttingen Neurobiology Conference, Göttingen, Thieme-Verlag.

Efler, D. (2001). Video-analysis of bees' flight behavior provides additional evidence against template matching. 4th meeting of the German neuroscience society, 28th Göttingen Neurobiology Conference, Göttingen, Thieme-Verlag.

Vorträge

November 1997: Arbeitsgruppentreffen in Lebus: Mustererkennung bei Bienen- Erste Ergebnisse der Bienenversuche

Oktober 1998: Arbeitsgruppenkolloquium des Instituts für Ökologie und Biologie, Professor Dr. Erber, TU Berlin: Mustererkennung bei Bienen - Evidenz gegen die Bewertung von Schwarzweißmustern durch einen Template-Matching-Mechanismus

Juni 1999: Arbeitsgruppenkolloquium des Instituts Neurobiologie, Dr. Martin Giurfa, FU Berlin: Mustererkennung bei Bienen – Evidenz gegen die Bewertung von Schwarzweißmustern durch einen Template-Matching-Mechanismus: Bericht über erste Ergebnisse der Videountersuchung

September 1999: Mitorganisation und Chairmanship beim Doktorandenworkshop in Berlin (DoWo99)

März 2000: Hanse-Wissenschaftskolleg Delmenhorst, Workshop: Recognition of visual patterns and landmarks by insects, Organisatoren: Professor Dr. M. Heisenberg und Professor Dr. B. Ronacher: Evidence against Template-Matching-Mechanisms in Honeybees

April 2000: Mittelbauertreffen in Berlin, Vortragsreihe im Schloss Glienicke: Visuelle Mustererkennung bei Insekten am Beispiel der Honigbiene

Betreuung von Lehrveranstaltungen

Blockpraktikum: Dressurversuche mit Honigbienen (Sommersemester 1997-2000)

Blockpraktikum: Psychophysik (Wintersemester 1996/1997 - 2000/2001)

Blockpraktikum: Verhaltensbiologie (Sommersemester 1998 - 1999)

Anhang

Anhang A

Darstellung der Entscheidungsfindung entsprechend der Take-the-Best-Heuristik

Take-the-Best (One-Reason Decision Making)

Objekte	a	b	c	d
Diskriminierungsleistung	+	+	+	-
Parameter 1	1	0	?	?
Parameter 2	?	1	?	?
Parameter 3	0	1	1	?
Parameter 4	?	0	0	?
Parameter 5	?	?	0	?
	⋮	⋮	⋮	⋮

(Gigerenzer & Todd 1999)

Erläuterung: Die Parameter 1-5 sind binär. Fragezeichen geben nicht bekanntes bzw. erinnertes Wissen an. Die Objekte a-c werden diskriminiert (+), Objekt d nicht (-). Für die Unterscheidung Objekt a gegen Objekt b werden nur die Parameter des gestreiften Bereichs abgefragt: Objekt a wird als Folge davon vor Objekt B präferiert (Kurzschreibweise im Folgenden: $a \leftarrow b$). Die Entscheidung $b \leftarrow c$ beruht entsprechend auf den Parametern des dunkelgrauen Bereichs. Die übrigen Parameter 4 und 5 tragen nicht zur Entscheidung bei. Die Parametersuche bricht ab, sobald ein diskriminierender Parameter gefunden ist, im Fall $a \leftarrow b$ ist das Parameter 1, im Fall $b \leftarrow c$ ist das Parameter 2. Die Darstellung wurde von der Originalabbildung verändert übernommen (Gigerenzer & Todd 1999).

Anhang B: Entscheidungsmatrix für Dressurparadigma A und B

Dressurparadigma A: 

Dressurparadigma B: 

1. Parameterhierarchie und Entscheidungsmatrix entsprechend der Take-the-Best-Regel

Schwarzes Musterzentrum vorhanden?	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+	+	+	+	+	+	-	-	+/-	+/-	-	-
Flächenüberlappungsgrad mit TR+?	1	0,3	0,6	1,3	1,6	0,6	0,6	1	0	0,3	1	1	1	1	0,6	0,3	0,6	0,3	0,6	0,3	0,3	0
Lange Kanten vorhanden?	+	+	+	+	+	+	-	-	+	+	+	+	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
Geschlossene Form?	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-
Orientierung mit TR+ identisch?	+	+	+	+	+	-	?	?	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	-
Ecken vorhanden?	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	-	-	+	+	+	+
Dreiecksform bzw. Kreisform?	+	+	+	+	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Ausnahmen: Kreisscheibe teilweise dennoch bevorzugt
Kreisscheibe von rotiertem TR+ nicht unterschieden

2. Entscheidungsmatrix: Wenn beide Musterzentren weiß, dann Dawes's Rule bzw. Weighted-Pros

Schwarzes Musterzentrum vorhanden?	-	-	-	-	-	-
Kanten vorhanden?	+	+	+	+	-	-
Keine <i>pattern disruption</i> ?	-	-	-	-	-	-
Orientierung mit TR+ identisch?	+	-	+	+	+	-
Ecken vorhanden?	+	+	-	-	+	+
Flächenüberlappungsgrad größer?	0	0,3	0,6	0,3	0,3	0

Entscheidungsbeispiele der obenstehenden Tabellen:

Testmusterpaar	Entscheidungsfindung	Vorhergesagtes Wahlverhalten	Beobachtetes Wahlverhalten
	Parameter 1 (Schwarzes Zentrum): von beiden erfüllt → 1. Entscheidungsmatrix Parameter 2 (Flächenüberlappungsgrad): Dicker Stern > Dünnere Stern → Entscheidung:	←	←
	Parameter 1 (Schwarzes Zentrum): von beiden nicht erfüllt → 2. Entscheidungsmatrix Parameter 2 (Kanten): von beiden erfüllt Parameter 3 (kompakte Form): von beiden nicht erfüllt Parameter 4 (Orientierung wie TR+): einmal erfüllt, einmal nicht → Entscheidung:	←	←

Anhang C

Entscheidungsmatrix für Dressurparadigma C

Dressurparadigma C: $\triangle^+ \triangle^-$

1. Parameterhierarchie und Entscheidungsmatrix entsprechend Franklin's Rule oder Dawes's Rule:

	Ordnungs- zahl OZ															
Schwarz-flächen getrennt und Orientierung wie TR+?	8	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Anzahl Schwarz-flächen genau 3?	8	+	+	-	-	+	+	-	-	(+)	(+)	-	-	-	-	-
Musterzerstreuung (pattern disruption)?	7	+	+	+	(+)	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Drei oder weniger Schwarz-flächen?	7	+	+	+	-	+	+	-	-	(+)	(+)	-	-	-	-	-
Kanten nicht durchgehend?	7	+	+	+	(+)	+	+	(+)	(+)	-	-	-	-	-	-	-
Anzahl Schwarzflächen größer oder gleich drei?	6	+	+	-	+	+	+	-	-	(+)	(+)	-	-	-	-	-
Kompakte Schwarzfläche vorhanden?	5	+	+	+	+	+	+	-	-	(+)	(+)	-	-	+	+	-
Einzelne Schwarz-flächen?	5	+	+	+	+	+	+	-	-	+	+	-	-	+	+	-
Schwarz-flächen entsprechend TR+ orientiert?	4	+	-	-	+	+	-	(+)	(+)	-	-	-	-	-	-	-
Schwarzflächen in korrekter Position?	3	+	-	-	+	+	-	+	+	-	-	+	+	-	-	+
Weißes Zentrum vorhanden?	2	+	+	+	+	(+)	(+)	-	-	+	+	+	+	+	-	-
Flächenüberlappungsgrad?	2	+	-	-	+	+	-	+	+	+	+	-	+	-	-	+
Kein schwarzes Zentrum?	2	+	+	+	+	-	-	-	-	+	+	+	+	+	-	-
Ecken vorhanden?	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	+
Dawes's Rule $\Sigma+$ (Summe erfüllter Parameter)		14	10	8	10	12	8	3	3	5	5	3	4	4	2	2
Franklin's Rule ΣOZ (Summe erfüllter gewichteter Parameter)		67	50	36	52	63	46	6	6	12	12	7	9	14	10	5

(Fortsetzung nächste Seite)

Anhang C (Fortsetzung)

Entscheidungsmatrix für Dressurparadigma C

Dressurparadigma C: $\begin{matrix} + \\ \triangle \\ \circ \\ \triangle \end{matrix} : \begin{matrix} - \\ \triangle \end{matrix}$

2. Parameterhierarchie und Entscheidungsmatrix entsprechend Take-the-Best-Regel:

Parameter 1	Getrennte Schwarzfläche (pattern disruption)?	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Parameter 2	Weißes Zentrum?	+	+	+	+	-	-	-	-	+	+	+	+	+	-	-	-
	Und/Oder Kompakte Schwarzflächen?	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-
Parameter 3	Flächenüberlappungsgrad?	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+
	Und/Oder Drei kleine Schwarzflächen?	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Erläuterung: Parameter 2 und 3 enthalten zwei Mustermerkmale, die sich gegeneinander abgleichen lassen, bei gleichzeitigem Erfüllen aber summiert zur Wiedererkennung beitragen

Ausnahme: Die kleine Kreisscheibe und auch teilweise der kleine Ring erfüllen Merkmale, die außerhalb dieser Regeln mit TR+ generalisiert werden.

Entscheidungsbeispiele der obenstehenden Tabellen:

Entscheidungsmatrix entsprechend Franklin's Rule oder Dawes's Rule:

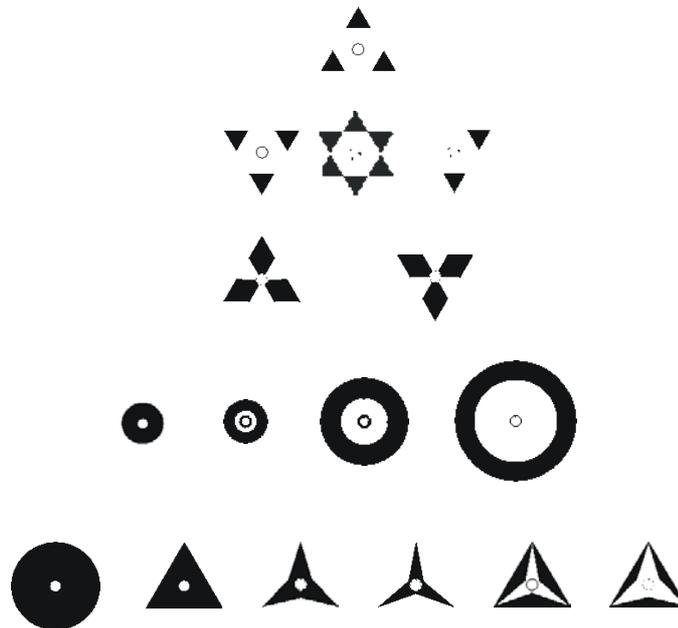
Testmusterpaar	Entscheidungsfindung	Vorhergesagtes Wahlverhalten nach Franklin	Vorhergesagtes Wahlverhalten nach Dawes	Beobachtetes Wahlverhalten
	8 Parameter erfüllt (8+) 5 Parameter erfüllt (5+)	$\Sigma+: 8 > 5 : \begin{matrix} \triangle \\ \triangle \end{matrix} \leftarrow \begin{matrix} \triangle \\ \triangle \end{matrix}$	$\Sigma OZ: 36 > 12 : \begin{matrix} \triangle \\ \triangle \end{matrix} \leftarrow \begin{matrix} \triangle \\ \triangle \end{matrix}$	$\begin{matrix} \triangle \\ \triangle \end{matrix} \leftarrow \begin{matrix} \triangle \\ \triangle \end{matrix}$
	10 Parameter erfüllt (10+) 10 Parameter erfüllt (10+)	$\Sigma+: 10 = 10 : \begin{matrix} \triangle \\ \triangle \end{matrix} = \begin{matrix} \star \\ \star \end{matrix}$	$\Sigma+: 50 = 52 : \begin{matrix} \triangle \\ \triangle \end{matrix} = \begin{matrix} \star \\ \star \end{matrix}$	$\begin{matrix} \triangle \\ \triangle \end{matrix} = \begin{matrix} \star \\ \star \end{matrix}$

Entscheidungsmatrix entsprechend Take-the-Best-Regel:

Testmusterpaar	Entscheidungsfindung	Vorhergesagtes Wahlverhalten	Beobachtetes Wahlverhalten
	Parameter 1 (pattern disruption): einmal erfüllt, einmal nicht → Entscheidung:	$\begin{matrix} \triangle \\ \triangle \end{matrix} \leftarrow \begin{matrix} \triangle \\ \triangle \end{matrix}$	$\begin{matrix} \triangle \\ \triangle \end{matrix} \leftarrow \begin{matrix} \triangle \\ \triangle \end{matrix}$
	Parameter 1 (pattern disruption): von beiden erfüllt Parameter 2 (Weißes Zentrum/Kompakte Schwarzflächen): beide jeweils von beiden erfüllt Parameter 3 (Flächenüberlappungsgrad/3 Schwarzflächen): von beiden jeweils eines von beiden erfüllt → Entscheidung:	$\begin{matrix} \triangle \\ \triangle \end{matrix} = \begin{matrix} \star \\ \star \end{matrix}$	$\begin{matrix} \triangle \\ \triangle \end{matrix} = \begin{matrix} \star \\ \star \end{matrix}$

Anhang D 1

Testmuster der Dressur C: ungefilterte, scharfe Abbildung



Anhang D 2

Testmuster der Dressur C: Gauß-gefilterte, unscharfe Abbildung

Abbildungen erzeugt mit Corel Photopaint 5.0 (Corel Corporation), Filter: Gauß'sche Unschärfe (Pixelradius 50.00)



Anhang E 1

Übersicht der verwendeten Testmuster mit zugehörigen Abmessungen

Angaben zu Test-Mustern der Trainingsparadigmen A, B und C

Musterpiktogramme und zugehörige Angabe der Musterbezeichnungen, der Maße (A = Länge Grundseite Gesamtdreieck; H = Höhe Gesamtdreieck; H' = Höhe Teildreieck; X = Tiefe Einrückung bei Sternen; R = Kreisradius), der Flächeninhalte und des Flächenüberlappungsgrad mit TR+ (Q = Überlappungsfläche mit TR+; T = Fehlfläche zu TR+; R = zusätzliche Fläche zu TR+, vergleiche auch (Abbildung 6)).
Abkürzungslegende: 3eck: Dreieck; Angaben 1/1, 2/3, 1/3, 11/3, 12/3 geben Größe bezogen auf Originalgröße der Dressurmuster an; rot: rotiertes Gesamtmuster; rott: rotiertes Segment; Uk: Umkreis/große Kreisscheibe; Zahlenangaben 6/9/12: Richtungsangaben unten/links/oben; Zahlenangaben 1/2/3: oberes, rechtes, linkes Segment des Musters 3eckeck; (Klammern): Auslassung des entsprechenden Musterteils; o/u/r: Verschiebungsrichtung von Segmenten nach oben, unten bzw. rechts; G: Vergrößerung.

Piktogramm	Name	Maße [cm]	Fläche gesamt [cm ²]	Flächeninhalte/-verhältnisse zu TR+ von Training A und B				Flächeninhalt/-verhältnisse zu TR+ von Training C			
				Q [cm ²]	R [cm ²]	T [cm ²]	Over-lap [%]	Q [cm ²]	R [cm ²]	T [cm ²]	Over-lap [%]
	3eck1/1	A = 10 H = 8,7	41,7	41,7	0	0	100	14,5	27,2	0	100
	3eck1/1 rot	A = 10 H = 8,7	27,2	27,2	14,5	14,5	65	0	41,7	14,5	0
	3eck1/3	A = 5,55 H = 4,8	11,7	11,7	0	30	28	X	X	X	X
	3eck2/3	A = 7,85 H = 6,8	25,1	25,1	0	16,6	60	X	X	X	X
	3eck11/3	A = 11,25 H = 9,8	53,4	41,7	11,7	0	100	X	X	X	X
	3eck12/3	A = 12,6 H = 11,0	67,5	41,7	25,8	0	100	X	X	X	X
	3eckeck	A = 10 H = 8,7 H' = 2,9	14,5	14,5	0	27,2	35	14,5	0	0	100
	3eckeck rot	A = 10 H = 8,7 H' = 2,9	14,5	0	14,5	41,7	0	0	14,5	14,5	0
	Davidsstern	A = 10 H = 8,7 H' = 2,9	29	14,5	14,5	27,1	35	14,5	14,5	0	100
	Mitsubishihistern	A = 10 H = 8,7	28,1	28,1	0	17,0	59	14,5	13,6	0	100
	Mitsubishihistern rot	A = 10 H = 8,7	28,1	13,6	14,5	28,1	33	0	28,1	14,5	0

(Fortsetzung nächste Seite)

Anhang E 1 (Fortsetzung)

Übersicht der verwendeten Testmuster mit zugehörigen Abmessungen

Angaben zu weiteren Test-Mustern der Trainingsparadigmen A, B und C

Piktogramm	Name	Maße [cm]	Fläche gesamt [cm ²]	Flächeninhalte/-verhältnisse zu TR+ von Training A und B				Flächeninhalte/-verhältnisse zu TR+ von Training C			
				Q [cm ²]	R [cm ²]	T [cm ²]	Over- lap [%]	Q [cm ²]	R [cm ²]	T [cm ²]	Over- lap [%]
	Stern 2/3	A = 10 H = 8,7 X = 1,15	24,5	24,5	0	17,2	59	9,6	14,8	4,9	66
	Stern 1/3	A = 10 H = 8,7 X = 1,8	14,7	14,7	0	27,0	35	4,9	9,8	9,6	34
	Offenes Dreieck 2/3	A = 10 H = 8,7 X = 1,8	27,0	27,0	0	14,7	65	9,6	17,4	4,9	66
	Offenes Dreieck 1/3	A = 10 H = 7,8 X = 1,15	17,2	17,2	0	24,5	41	4,9	12,3	9,6	34
	Negatives Dreiecks- muster	A = 10 H = 8,7 R = 5,8	62,2	0	62,2	41,7	0	0	62,2	14,5	0
	Negatives Dreiecks- muster rot	A = 10 H = 8,7 R = 5,8	62,2	14,5	47,7	27,1	35	14,5	47,7	0	100
	Tropfen 12	A = 10 H = 8,7 R = 5,8	62,4	41,7	20,7	0	100	14,5	47,9	0	100
	Tropfen 9	A = 10 H = 8,7 R = 5,8	62,4	41,7	20,7	0	100	14,5	47,9	0	100
	Seg- ment6	A = 10 H = 8,7 R = 5,8	83,2	41,7	41,5	0	100	14,5	68,7	0	100
	Seg- ment10	A = 10 H = 8,7 R = 5,8	83,2	41,7	41,5	0	100	14,5	68,7	0	100
	Große Kreiss- scheibe	R = 5,8	103,9	41,7	62,2	0	100	14,5	89,4	0	100
	Kleine Kreiss- scheibe	R = 2,9	24,7	24,7	0	17,0	59	0	24,7	14,5	0

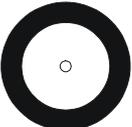
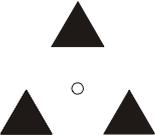
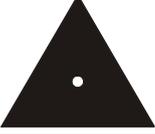
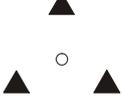
Anhang E 2

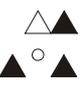
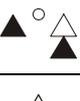
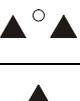
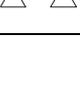
Übersicht der verwendeten Testmuster mit zugehörigen Abmessungen

Angaben zu Testmustern ausschließlich des Trainingsparadigmas C

Musterpiktogramme und zugehörige Angabe der Musterbezeichnung und der Maße (A = Länge Grundseite Gesamtdreieck; H = Höhe Gesamtdreieck; A' = Grundseite Teildreieck; H' = Höhe Teildreieck; R = äußerer Kreisradius; R' = innerer Kreisradius).

Abkürzungslegende: 3eck: Dreieck; Angaben 1/1, 2/3, 1/3, 11/3, 12/3 geben Größe bezogen auf Originalgröße der Dressurmuster an; rot: rotiertes Gesamtmuster; rott: rotiertes Segment; uk: Umkreis/große Kreisscheibe; Zahlenangaben 6/9/12: Richtungsangaben unten/links/oben; Zahlenangaben 1/2/3: oberes, rechtes, linkes Segment des Musters 3eckeck; (Klammern): Auslassung des entsprechenden Musterteils; o/u/r/a/i: Verschiebungsrichtung von Segmenten nach oben, unten, rechts, außen bzw. innen; groß: Vergrößerung, klein: Verkleinerung gegenüber Original-TR+ (mittel) .

Piktogramm	Name	Maße [cm]
	Großer Ring	R = 5,8 R' = 8,8
	Mittlerer Ring	R = 5,8 R' = 2,9
	Kleiner Ring	R = 2,9 R' = 1,85
	3eckeck groß	A = 20 H = 17,4 A' = 6,7 H' = 5,8
	3eck groß	A = 20 H = 17,4
	3eckeck klein	A = 5 H = 4,35 A' = 1,7 H' = 1,45
	3eck klein	A = 5 H = 4,35
	3eckeck123a	A = 3,33 H = 2,9
	3eckeck123i	A = 6,5 H = 5,6 A' = 3,3 H' = 2,9
	3eckeckrott	A = 3,33 H = 2,9
	3eckeckrotrott	A = 3,33 H = 2,9

Piktogramm	Name	Maße
	3eckeck1o	A = 3,33 H = 2,9
	3eckeck1oG	A = 3,33 H = 2,9 H' = 5,8
	3eckeck1r	A = 3,33 H = 2,9
	3eckeck2r	A = 3,33 H = 2,9
	3eckeck2rG	A = 3,33 H = 2,9 H' = 5,8
	3eckeck2u	A = 3,33 H = 2,9
	3eckeck(1)	A = 3,33 H = 2,9
	3eckeck(2)	A = 3,33 H = 2,9
	3eckeck(2)rot	A = 3,33 H = 2,9
	3eckeck(23)	A = 3,33 H = 2,9

Erklärung

Hiermit erkläre ich, Daniela Margarete Efler, dass ich die vorliegende Dissertation selbstständig verfasst und keine anderen als die angegebenen Hilfsmittel benutzt habe.

Berlin, den 17.10.2003