

**Aus dem Institut für Tierschutz, Tierverhalten und Versuchstierkunde des
Fachbereichs Veterinärmedizin der Freien Universität Berlin**

**In Zusammenarbeit mit dem Institut für Physiologie und Pathophysiologie der
Universität Heidelberg
Abteilung Neuro- und Sinnesphysiologie**

**Und dem Zentralinstitut für Seelische Gesundheit (ZI) Mannheim
Klinik für Psychiatrie und Psychotherapie
Arbeitsgruppe Verhaltensphysiologie in der Psychiatrie**

Wie soll ich das lernen? - Aufmerksamkeit steuert Entscheidungs- und Lernprozesse bei Ratten

**Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Grades eines Doktors der Veterinärmedizin
an der Freien Universität Berlin**

**vorgelegt von
Selina Hermann
Tierärztin
aus Biberach an der Riß**

Berlin 2022

Journal-Nr.: 4353

Gedruckt mit Genehmigung des Fachbereichs Veterinärmedizin der Freien Universität Berlin

Dekan: Univ.-Prof. Dr. Uwe Rösler

Erster Gutachter: Univ.-Prof. Dr. Lars Lewejohann

Zweiter Gutachter: Prof. Dr. Andreas Draguhn

Dritte Gutachterin: Univ.-Prof. Dr. Christa Thöne-Reineke

Deskriptoren (nach CAB-Thesaurus): **rat**
 laboratory animals
 animal behaviour
 learning
 training of animals
 animal welfare

Tag der Promotion: 23.09.2022

Inhaltsverzeichnis

| | |
|--|----|
| Abbildungsverzeichnis..... | 3 |
| Tabellenverzeichnis..... | 4 |
| Abkürzungen..... | 7 |
| 1 Einleitung..... | 9 |
| 1.1 Hypothesen dieser Arbeit..... | 10 |
| 2 Literatur..... | 12 |
| 2.1 Der Begriff „kognitive Flexibilität“..... | 12 |
| 2.2 Welche Exekutivfunktionen sind für die kognitive Flexibilität wichtig?..... | 12 |
| 2.3 Wie misst man kognitive Flexibilität?..... | 13 |
| 2.4 Hirnregionen, die für kognitive Flexibilität notwendig sind..... | 15 |
| 2.5 Verhaltensmodelle und deren Limitationen..... | 17 |
| 2.6 Problemlösung in komplexen Umgebungen..... | 20 |
| 2.7 Der Begriff <i>Environmental Enrichment</i> | 21 |
| 2.8 Gründe, die für <i>Environmental Enrichment</i> sprechen..... | 22 |
| 2.9 Kognitive Domänen, die mit <i>Environmental Enrichment</i> untersucht wurden..... | 23 |
| 2.10 Auswirkungen des <i>Environmental Enrichment</i> auf kognitive Flexibilität..... | 24 |
| 2.11 Experimente zur Positivkontrolle des <i>Environmental Enrichment</i> | 25 |
| 3 Material und Methoden..... | 28 |
| 3.1 Versuchstiere und Tierhaltung..... | 28 |
| 3.2 Versuchsdurchführung..... | 32 |
| 3.2.1 Training der Tiere..... | 32 |
| 3.2.2 Experimente..... | 36 |
| 3.2.3 Videotracking..... | 43 |
| 3.3 Statistische Methoden..... | 46 |
| 4 Ergebnisse..... | 50 |
| 4.1 Überprüfung der Vorhersagen von Lernen auf <i>state-action-pair</i> -Ebene..... | 50 |
| 4.2 Anwendung von Strategien zur Regelfindung..... | 53 |
| 4.2.1 Die Tiere können jede Regel lernen..... | 55 |
| 4.2.2 Einige Regeln sind schwerer zu erlernen als andere..... | 57 |
| 4.2.3 Die Regeln haben mehr Gemeinsamkeiten als Unterschiede..... | 58 |
| 4.2.4 In jeder Regel testen die Tiere nahezu alle Strategien aus, manche Strategien sind salienter als andere..... | 59 |
| 4.3 Vorhersage der Performanz..... | 62 |
| 4.3.1 Modelle zur Vorhersage der Performanz mithilfe der Verhaltensdaten..... | 63 |

| | | |
|-------|---|-----|
| 4.3.2 | Analyse des Videotrackings | 68 |
| 4.3.3 | Umgang mit Strategielücken | 72 |
| 4.4 | <i>Environmental Enrichment</i> | 73 |
| 4.4.1 | Regellern-Aufgaben | 74 |
| 4.4.2 | Kontrollexperimente | 76 |
| 5 | Diskussion..... | 81 |
| 5.1 | Untersuchung der aufgestellten Hypothesen..... | 81 |
| 5.2 | Kognitive Flexibilität in der Tierwelt | 88 |
| 5.3 | Selektive Aufmerksamkeit in der Tierwelt..... | 89 |
| 5.3.1 | Insekten | 90 |
| 5.3.2 | Schalentiere | 90 |
| 5.3.3 | Nagetiere | 90 |
| 5.4 | Selektive Aufmerksamkeit beim Menschen | 91 |
| 5.5 | Limitationen dieser Arbeit..... | 91 |
| 5.6 | Ausblick..... | 92 |
| 6 | Zusammenfassung..... | 95 |
| 7 | Summary..... | 97 |
| 8 | Literaturverzeichnis | 99 |
| 9 | Anhang..... | 106 |
| | Danksagung..... | 117 |
| | Finanzierungsquellen und Interessenskonflikte | 118 |
| | Selbstständigkeitserklärung..... | 119 |

Abbildungsverzeichnis

| | | |
|---------------|--|----|
| Abbildung 1: | Wichtige Regionen für die kognitive Flexibilität im Rattengehirn | 17 |
| Abbildung 2: | <i>States</i> der Umwelt mit verschiedenen Stimuli | 18 |
| Abbildung 3: | Unterschlüpfe | 30 |
| Abbildung 4: | Nistmaterialien..... | 30 |
| Abbildung 5: | Spielzeuge..... | 31 |
| Abbildung 6: | Ablauf des Trainings der Tiere | 32 |
| Abbildung 7: | Anordnung des Versuchsaufbaus in den operant chambers | 32 |
| Abbildung 8: | Aufbau der Aufgaben-Boxen..... | 35 |
| Abbildung 9: | Übersicht aller Experimente..... | 36 |
| Abbildung 10: | Schematische Darstellung des Erhöhten-Plus-Labyrinths..... | 37 |
| Abbildung 11: | Ablauf eines <i>Trials</i> | 39 |

| | |
|---|----|
| Abbildung 12: Detektierte Strategiesequenzen | 42 |
| Abbildung 13: Verarbeitung der Videotrackingdaten | 44 |
| Abbildung 14: CUSUM (<i>Cumulative sum</i>) -Plot der Performanz | 47 |
| Abbildung 15: Korrelation zwischen Lernkriterium und Performanz <i>change point</i> | 55 |
| Abbildung 16: Vergleich der Mittelwerte der Performanz-CPs (PCP) aller Regeln | 58 |
| Abbildung 17: Vergleich der Mittelwerte aller Regeln von MaxGesamt | 60 |
| Abbildung 18: Vergleich der Mittelwerte von TrialIndexS | 61 |
| Abbildung 19: Reihenfolge der Bewegungsparameter bei der Dunkelheits-Regel | 69 |
| Abbildung 20: Reihenfolge der Bewegungsparameter bei der Platz-Regel | 70 |
| Abbildung 21: Reihenfolge der Bewegungsparameter bei der Alternieren-Regel..... | 70 |
| Abbildung 22: Reihenfolge der Bewegungsparameter bei der Stille-Regel | 71 |
| Abbildung 23: Kennwerte der Alternieren-Regel | 75 |
| Abbildung 24: Bewegungsaufzeichnung im Offenfeld..... | 78 |
| Abbildung 25: Aktivitätsmessung bei unterschiedlicher Käfigeinrichtung | 79 |
| Abbildung 26: Gewichtsentwicklung | 80 |

Tabellenverzeichnis

| | |
|---|----|
| Tabelle 1: Ablauf der Enrichment-Einrichtung..... | 31 |
| Tabelle 2: Korrelationen der Anzahl der states und den detektierten CPs | 52 |
| Tabelle 3: Anteil der Tiere die TK und PCP erreichen | 56 |
| Tabelle 4: Mittelwerte und Standardabweichungen der Kennwerte TK, PCP und %korrTrials | 56 |
| Tabelle 5: Bonferroni-post-hoc Test..... | 60 |
| Tabelle 6: Vorhersage des TK bei der ersten Kohorte der Dunkelheits-Regel | 65 |
| Tabelle 7: Vorhersage des PCP bei der ersten Kohorte der Dunkelheits-Regel..... | 65 |
| Tabelle 8: Vorhersage des TK bei allen ersten Regeln (normiertes Modell)..... | 66 |
| Tabelle 9: Vorhersage des PCP bei allen ersten Regeln (normiertes Modell)..... | 66 |
| Tabelle 10: Vorhersage des TK bei der Stille-Regel mit dem zusätzlichen Parameter Regelnummer..... | 67 |
| Tabelle 11: Vorhersage des PCP bei der Stille-Regel mit dem zusätzlichen Parameter Regelnummer..... | 67 |
| Tabelle 12: Vorhersage des TK bei der Alternieren-Regel mit dem zusätzlichen Parameter Enrichment..... | 68 |
| Tabelle 13: Vorhersage des TK bei der Dunkelheits-Regel mit den Bewegungsparametern | 72 |
| Tabelle 14: Vorhersage des PCP bei der Dunkelheit-Regel mit den Bewegungsparametern | 72 |

| | |
|---|-----|
| Tabelle 15: Liste aller Spielzeuge für das Environmental Enrichment..... | 106 |
| Tabelle 16: Liste aller Nistmaterialien für das Environmental Enrichment..... | 107 |
| Tabelle 17: Liste aller Unterschlüpfе für das Environmental Enrichment | 107 |
| Tabelle 18: Vorhersage des TK bei der Alternieren-Regel..... | 108 |
| Tabelle 19: Vorhersage des PCP bei der Alternieren-Regel | 108 |
| Tabelle 20: Vorhersage des TK bei der Ton-Regel..... | 108 |
| Tabelle 21: Vorhersage des PCP bei der Ton-Regel | 109 |
| Tabelle 22: Vorhersage des TK bei der zweiten Kohorte der Dunkelheits-Regel | 109 |
| Tabelle 23: Vorhersage des PCP bei der zweiten Kohorte der Dunkelheits-Regel | 109 |
| Tabelle 24: Vorhersage des TK bei der Licht-Regel | 110 |
| Tabelle 25: Vorhersage des PCP bei der Licht-Regel..... | 110 |
| Tabelle 26: Vorhersage des TK bei der Stille-Regel | 110 |
| Tabelle 27: Vorhersage des PCP bei der Stille-Regel..... | 111 |
| Tabelle 28: Vorhersage des TK bei WSLs | 111 |
| Tabelle 29: Vorhersage des PCP bei WSLs..... | 111 |
| Tabelle 30: Vorhersage des TK bei der ersten Kohorte der Alternieren-Regel an erster und dritter Stelle..... | 112 |
| Tabelle 31: Vorhersage des PCP bei der ersten Kohorte der Alternieren-Regel an erster und dritter Stelle..... | 112 |
| Tabelle 32: Vorhersage des TK bei der zweiten Kohorte der Alternieren-Regel an erster und dritter Stelle..... | 112 |
| Tabelle 33: Vorhersage des PCP bei der zweiten Kohorte der Alternieren-Regel an erster und dritter Stelle | 113 |
| Tabelle 34: Vorhersage des PCP bei der Alternieren-Regel mit dem zusätzlichen Parameter Enrichment..... | 113 |
| Tabelle 35: Vorhersage des TK bei der Dunkelheits-Regel mit dem zusätzlichen Parameter Enrichment..... | 113 |
| Tabelle 36: Vorhersage des PCP bei der Dunkelheits-Regel mit dem zusätzlichen Parameter Enrichment..... | 114 |
| Tabelle 37: Vorhersage des TK bei der Stille-Regel mit dem zusätzlichen Parameter Enrichment..... | 114 |
| Tabelle 38: Vorhersage des PCP bei der Stille-Regel mit dem zusätzlichen Parameter Enrichment..... | 114 |
| Tabelle 39: Vorhersage des TK bei der Platz-Regel mithilfe der Videotracking-Parameter..... | 115 |
| Tabelle 40: Vorhersage des PCP bei der Platz-Regel mithilfe der Videotracking-Parameter | 115 |

| | |
|---|-----|
| Tabelle 41: Vorhersage des TK bei der Alternieren-Regel mithilfe der Videotracking-Parameter | 115 |
| Tabelle 42: Vorhersage des PCP bei der Alternieren-Regel mithilfe der Videotracking-Parameter | 116 |
| Tabelle 43: Vorhersage des TK bei der Stille-Regel mithilfe der Videotracking-Parameter . | 116 |
| Tabelle 44: Vorhersage des PCP bei der Stille-Regel mithilfe der Videotracking-Parameter | 116 |

Abkürzungen

| | |
|----------------|---|
| %korrTrials | Anteil der korrekten Strategiesequenzen an der Gesamt- <i>Trialzahl</i> |
| %Platz | Anteil der Platz-Strategiesequenzen innerhalb der ersten Sitzung einer Regel |
| %Ton | Anteil der Ton-Strategiesequenzen innerhalb der ersten Sitzung einer Regel |
| #Strat | An diesem Platz in der Reihenfolge wurde die zur Regel passende Strategie zum ersten Mal ausgewählt |
| AnzahlIndexSeq | Häufigkeit mit der die Strategie der zu erlernenden Regel vor Erreichen des Kriteriums ausgetestet wurde |
| alt | Wenn sich das Tier in den letzten 3 Sekunden des <i>Intertrialintervalls</i> in der gegenüberliegenden (d.h. alternierenden) Seite der Box aufhielt wurde dieser <i>Trial</i> mit einer (1) gekennzeichnet, ansonsten mit einer (0) |
| CP | <i>change point</i> |
| CUSUM | <i>Cumulative sum</i> |
| EE | <i>Environmental Enrichment</i> |
| Eff_StrategieX | Kumulative <i>Trialzahl</i> , die die Tiere benötigt haben um ausgehend von den insgesamt gedrückten <i>Trials</i> der salienten Strategie den Anstieg von 10% auf 90% zu schaffen, X richtet sich nach der salienten Strategie |
| EPL | Erhöhtes-Plus-Labyrinth |
| FC | <i>Fear conditioning</i> |
| hsum | Die Winkelsumme der Kopfbewegung in der Sekunde nach dem Hebeldruck (Hin- und Herschauen zwischen Hebel und Futtertrog) |
| ITI | <i>Intertrialintervall</i> |
| M | Mittelwert |
| MaxGesamt | Maximale Anzahl der Strategien in einer Regel |
| MaxSitzung | Maximale Anzahl der Strategien in einer Sitzung |
| Mdn | Median |
| MedianSeq | Median der Sequenzlänge aller detektierten Strategiesequenzen |
| MedianSeqK | Median der Sequenzlänge der relevanten Strategiesequenzen <u>vor</u> Erreichen des Kriteriums (TK) |
| mPFC | Medialer präfrontaler Cortex |
| MWM | <i>Morris water maze</i> |
| NOR | <i>Novel object recognition</i> |
| OF | Offenfeld |

Abkürzungen

| | |
|----------------------------------|--|
| OFC | Orbitofrontaler Cortex |
| P ₂₅ /P ₇₅ | Erstes/drittes Quartil |
| PARCS | <i>Paired Adaptive Regressors for Cumulative Sum</i> |
| PCP | Performanz- <i>change point</i> |
| pos | Der Median der Position des Tieres während des <i>Intertrialintervalls</i> |
| RL | <i>reinforcement learning</i> |
| SD | <i>Standarddeviation</i> /Standardabweichung |
| SeqK | Länge der Sequenz mit der das Kriterium erreicht wurde |
| TK | <i>Trials</i> bis zum Erreichen des Kriteriums |
| TrialIndexS | <i>Trialzahl</i> , bei der zum ersten Mal die zur Regel passende (Index-) Strategiesequenz begonnen hat |
| Trials_StrategieX | Anzahl der <i>Trials</i> der salienten Strategie über alle Sitzungen hinweg (Maß für Perseveration), X richtet sich nach der salienten Strategie |
| wmed | Der Median des/der Blickwinkels/Kopfausrichtung abhängig von der relevanten Seite in der Sekunde nach Einschalten des Signallichts und Lautsprechers |
| wmin | Der/die minimale Blickwinkel/Kopfausrichtung in Bezug auf ein für eine Strategie relevantes Merkmal (z.B. bei der Ton-Regel, die Seite auf der der Lautsprecher aktiv war) in der Sekunde nach Einschalten des Signallicht und Lautsprechers (Orientierungsreaktion) |
| WSLS | <i>win-stay-lose-shift</i> |

1 Einleitung

Im täglichen Leben stehen alle Lebewesen immer wieder vor unerwarteten Problemen, die hohe Flexibilität erfordern. Da gibt es die Mutter, die sich um das über Nacht krank gewordene Kind kümmern und gleichzeitig einen Umzug organisieren muss. Die Feldmaus, die versucht die Katze vor dem Erdbau zu umgehen, um Nahrung zu beschaffen. Oder die Kundschafterbiene, die sich auf der Suche nach einem Platz für den neuen Stock befindet. Für diese Probleme muss der jeweilige Organismus einen Lösungsansatz finden. Die Umgebung muss zunächst wahrgenommen werden und die aufgenommenen Informationen müssen weitergeleitet werden, um schließlich vom Gehirn verarbeitet werden zu können. Dazu sind neuronale Strukturen und Funktionen notwendig, die der Komplexität und Flexibilität der Probleme gerecht werden. Wie kann die volle Müslischüssel, der Kaffee und das Marmeladenbrötchen gleichzeitig zum Frühstückstisch gebracht werden? Was passiert, wenn der Kaffee droht überzuschwappen? Welche Reihenfolge ergibt Sinn, wenn Besorgungen in der Eisdielen, dem Baumarkt und dem Bäcker zu machen sind? Was passiert, wenn auf der geplanten Route eine Baustelle den Weg blockiert? Der Mensch findet sich in seinem Alltag zurecht und denkt nicht über die zugrundeliegenden Mechanismen nach. Tatsächlich ist die Forschungsarbeit im Moment auch noch nicht so weit, um dieses Mysterium gänzlich zu erklären. Einig ist man sich darüber, dass für die Lösung dieser Probleme die „kognitive Flexibilität“ eine wesentliche Rolle spielt. Dieser Begriff wurde von einer Arbeitsgruppe unter der Leitung von Professor R.J. Spiro eingeführt (Spiro 1988) und wird in Kapitel 2.1 näher erläutert. Der Begriff findet sich laut Uddin sowohl in der Forschung, die sich mit dem Menschen befasst, als auch in der Literatur zu verschiedenen Tierversuchen. Hierbei werden häufig Nager oder auch Affen untersucht (Uddin 2021).

Diese Arbeit beschäftigt sich zunächst mit der Bedeutung des Ausdrucks „kognitive Flexibilität“ und gibt einen Überblick über die bisher erlangten Forschungsergebnisse. Außerdem wird beleuchtet was *Environmental Enrichment*, das heißt die Anreicherung des Lebensraums, zu dieser Forschung beitragen kann. Im Experimententeil wird versucht, mithilfe eines Tierversuches mit Ratten, bestimmte Aspekte kognitiver Flexibilität besser zu verstehen.

1.1 Hypothesen dieser Arbeit

Für diese Arbeit wurden insgesamt drei Hypothesen formuliert, die mithilfe einer neu entwickelten Verhaltensaufgabe überprüft wurden.

Ratten wenden Verhaltensstrategien an, um Probleme in komplexen Umgebungen zu lösen.

Abrupte Verhaltensänderungen können mit den in Kapitel 2.5 genannten Verhaltensmodellen nicht erklärt werden. In den Experimentaldaten von verschiedenen Forschungsarbeiten (Durstewitz et al. 2010; Gallistel et al. 2004) sind aber durchaus abrupte Lernanstiege zu erkennen. Das wird vor allem deutlich, wenn die Komplexität der Umwelt steigt. Die Anzahl der möglichen *states* (siehe Abbildung 2) wird schnell unüberschaubar hoch und das Lernen würde mit den zuvor genannten Modellen nur langsam vonstattengehen. Deswegen wurde in dieser Arbeit untersucht, ob sich die Ratten genereller Verhaltensstrategien, wie zum Beispiel *win-stay-lose-shift* (Evenden und Robbins 1984) oder *spontaneous alternation* (Dember und Fowler 1958), bedienen, um ein Problem in einer komplexen Umgebung zu lösen (siehe Kapitel 2.6).

Ratten verwenden selektive Aufmerksamkeit, um die Komplexität der Umgebung zu reduzieren und ein Problem somit schneller lösen zu können.

Wenn man davon ausgeht, dass Ratten Verhaltensstrategien anwenden, um ein Problem zu lösen, stellt sich die Frage, wie das vom Tier umgesetzt wird. Der untersuchte Ansatz taucht bereits in einer Studie von Chelazzi auf und geht davon aus, dass die Aufmerksamkeit auf einen bestimmten Stimulus gerichtet wird. Eine schnellere Problemlösung wird durch Herabsetzung der Dimensionen einer Aufgabe realisiert (Chelazzi et al. 2013). Kemp und Tenenbaum haben sich ebenfalls mit dieser Frage auseinandergesetzt. Sie arbeiten heraus, dass Aufgaben in kleinere Teile zerlegt werden, um schneller gelöst werden zu können. Die Struktur der Aufgabe wird vom Versuchsobjekt erkannt und die Aufmerksamkeit wird nacheinander auf einzelne Schlüsselobjekte gelegt. So wird die Komplexität der Umwelt herabgesetzt (Kemp und Tenenbaum 2009). Bei der entwickelten Aufgabe wird zusätzlich eine Videoaufzeichnung durchgeführt, um die selektive Aufmerksamkeit messen zu können. Ziel ist hierbei die Erfassung von Bewegungsparametern zur Messung der selektiven Aufmerksamkeit, die dem *eye-tracking* beim Menschen ähnlich sind (Smith et al. 2019; Leong et al. 2017).

Environmental Enrichment hat einen Einfluss auf die kognitive Flexibilität und beeinflusst somit das Lernen in komplexen Umgebungen.

In der Literatur ist der Einfluss des *Environmental Enrichment* (EE) auf kognitive Flexibilität bereits beschrieben (Rountree-Harrison et al. 2018; Zeleznikow-Johnston et al. 2017; Schrijver et al. 2004), deswegen wurde es bei einem Teil der Versuchstiere in dieser Arbeit angewendet. Ein Ziel war es, den Faktor Wohlergehen bei den Tieren zu verbessern und mit eventuell messbaren positiven Effekten des EE auf die kognitive Flexibilität diese Haltungsform für weitere Experimente beibehalten zu können.

Da das EE einen positiven Einfluss sowohl auf das *set-shifting* (Rountree-Harrison et al. 2018) als auch auf das *reversal learning* (Rountree-Harrison et al. 2018; Zeleznikow-Johnston et al. 2017; Schrijver et al. 2004) hat, ist die Hypothese dieser Arbeit, dass in dieser neuen Regellern-Aufgabe ebenfalls positive Effekte messbar sind. Die in dieser Arbeit verwendete, neue Regellern-Aufgabe ermöglicht eine genauere Charakterisierung der zugrundeliegenden kognitiven Prozesse. In bisher verwendeten Aufgaben (siehe Kapitel 2.3), die Verhaltensflexibilität messen, ist das bisher nicht möglich. Daher ist ein weiteres Ziel, die Art der Unterschiede zwischen EE und Kontrolltieren im Bereich kognitiver Flexibilität genauer beschreiben zu können.

2 Literatur

2.1 Der Begriff „kognitive Flexibilität“

Kognitive Flexibilität sorgt laut Powell und Ragozzino für neue Lösungsansätze, wenn gewohnte Verhaltensmuster nicht mehr funktionieren. Es beschreibt die Fähigkeit, sein Handeln in einer sich ändernden Umgebung sinnvoll anzupassen (Powell und Ragozzino 2017). Diese Fähigkeit erlaubt einem Individuum, sich von einem vorherigen Verhaltensmuster zu lösen und somit effizient zu arbeiten (Dajani und Uddin 2015). Dazu ist es nötig neue, angepasste Verhaltensweisen zu entwickeln (Dajani und Uddin 2015; Armbruster-Genç und Ueltzhöffer 2012). Unter Laborbedingungen wurden deshalb Aufgaben entwickelt, die dazu geeignet sind, kognitive Flexibilität zu messen. Zur Messung der kognitiven Flexibilität werden häufig *set-shifting* Aufgaben (Totah et al. 2015; Cain et al. 2011; Floresco et al. 2008) verwendet. Hierbei müssen zum Beispiel bei einer Studie von Totah Tiere oder Menschen zunächst eine Belohnungsregel erlernen. Auf einen vorhandenen Reiz muss mit einer Aktion reagiert werden. Durch Belohnung oder ausbleibende Belohnung wird die zugrundeliegende Regel erlernt. Sobald diese erste Regel erlernt ist, wird sie durch eine andere Regel ersetzt. Dieser Regelwechsel (*set-shift*) wird vorgenommen, ohne ihn der Versuchsperson/dem Versuchstier in irgendeiner Form mitzuteilen. Das Versuchsobjekt soll daraufhin die Aktionen der neuen Regel anpassen (Totah et al. 2015). Kognitive Flexibilität wird von Scott in diesem Zusammenhang auch manchmal als die mentale Fähigkeit beschrieben, zwischen zwei Denkweisen hin und her zu wechseln, je nachdem wie der Kontext der Situation ist (Scott 1962).

An dieser Stelle ist der Begriff der Perseveration zu erwähnen, da er in der weiteren Arbeit eine Rolle spielt. Tiere oder Menschen, die in der frühen Phase nach dem Regelwechsel trotzdem entsprechend der zuvor korrekten Regel antworten, machen sogenannte perseverative Fehler (Crider 1997). Sie halten an der alten Regel fest, obwohl diese nicht mehr belohnt wird. Patienten mit Frontalhirnschaden (Vilkki 1989) (auch Patienten mit Schizophrenie (Crider 1997) oder Parkinson (Stoffers et al. 2001)) oder Kinder unter 4 Jahren (Sandson und Albert 1984) können die initiale Regel gut erlernen, können sich aber nach dem Regelwechsel schlecht von der alten Regel lösen.

2.2 Welche Exekutivfunktionen sind für die kognitive Flexibilität wichtig?

Kognitive Flexibilität umfasst laut Dajani und Uddin mehrere Komponenten. Ein relevanter Stimulus muss erkannt und das dorsale und ventrale Aufmerksamkeitszentrum darauf gerichtet werden (Dajani und Uddin 2015). Fox lokalisiert das dorsale Aufmerksamkeitszentrum bilateral symmetrisch im Sulcus intraparietalis des Parietallappens,

sowie der frontalen Augenfelder auf beiden Gehirnhälften. Es sorgt für willkürliche Aufmerksamkeit und die Aktivität des dorsalen Aufmerksamkeitszentrums steigt, wenn Hinweise präsentiert werden, die zeigen wohin die Aufmerksamkeit gerichtet werden soll (Fox et al. 2006). Ein Beispiel ist die Suche einer Versuchsperson nach einem bestimmten Gegenstand. Für unwillkürliche Aufmerksamkeit, als Beispiel geben Corbetta und Shulman eine Alarmsirene an, wird das ventrale Aufmerksamkeitszentrum benötigt (Corbetta und Shulman 2002). Das ventrale Aufmerksamkeitszentrum befindet sich in der temporo-parietalen Übergangszone und im ventralen frontalen Cortex (Fox et al. 2006). Laut Davidson wird für das Bewältigen der Aufgabe zusätzlich das Arbeitsgedächtnis benötigt. Das heißt, es muss sich an eine Regel erinnert und über einen längeren Zeitraum angewendet werden. Um nach dem Regelwechsel die Aktionen anzupassen, muss das zuvor Erlernete unterdrückt werden. Diese Fähigkeit ist unerlässlich für kognitive Flexibilität, da eine Anpassung sonst nicht möglich wäre (Davidson et al. 2006).

In einer Übersichtsarbeit von Uddin werden drei Variablen beschrieben, die für kognitive Flexibilität verantwortlich sind. Zu diesen Variablen zählen:

- *shifting*, d.h. von einer Regel zur nächsten wechseln
- *updating*, die Informationen auf dem neusten Stand halten (das betrifft das Arbeitsgedächtnis)
- *inhibition*, das Unterdrücken des vorherigen Antwortverhaltens.

Diese drei Variablen korrelieren zwar moderat miteinander, sind aber statistisch voneinander abgrenzbar (Uddin 2021).

2.3 Wie misst man kognitive Flexibilität?

Da diese Arbeit einen Tierversuch mit Ratten enthält, werden in diesem Abschnitt in der Literatur beschriebene Aufgaben mit Nagern aufgeführt.

Kreuzlabyrinth mit vier Armen

Der Versuchsaufbau bei einer Studie von Floresco besteht aus einem Labyrinth, das vier Arme besitzt, von denen drei Arme zur Begehung offen sind. Der vierte Arm spielt beim Aufbau keine Rolle und ist verschlossen. In einem Arm befindet sich der Startpunkt der Ratte. Von den beiden anderen Armen ist der Boden eines Arms schwarz, der andere weiß markiert. In diesem Versuchsaufbau können zwei mögliche Regeln festgelegt werden. Entweder die Ratte muss immer in dieselbe Richtung abbiegen (rechts oder links) oder sich immer für den Arm einer Farbe (schwarz oder weiß) entscheiden. Die erste Regel beinhaltet eine Belohnung am Ende des rechten Arms, wenn die Ratte stets nach rechts abbiegt. Die weißen und schwarzen

Markierungen spielen beim Erlernen dieser Regel zunächst keine Rolle und wechseln zufällig zwischen dem rechten und linken Arm hin und her. Nach dem Erlernen der Rechts-Regel kommt es zum Regelwechsel. Nun bekommt das Tier immer dann eine Belohnung, wenn es in den Arm einbiegt, der schwarz markiert ist (Floresco et al. 2009).

Operant chamber

Brady und Floresco verwenden für die Versuche ihrer Studien eine *operant chamber*, das heißt einer Versuchskammer/-box zur operanten Konditionierung. In der Kammer befindet sich auf einer Seite eine Futterraufe für Belohnungen und rechts und links daneben jeweils ein ausfahrbarer Hebel. Über beiden Hebeln kann jeweils ein Signallicht angeschaltet werden. Das Tier lernt zunächst den Hebel zu drücken, über dem das Signallicht eingeschaltet ist. Dafür erhält es eine Futterbelohnung. Ab dem Regelwechsel muss es dann zum Beispiel immer den linken Hebel drücken, ohne das Licht zu beachten und erhält für einen korrekten Druck eine Belohnung (Brady und Floresco 2015; Floresco et al. 2008).

Nach einer Belohnung graben

Ratten werden in Studien von Birrell und Brown trainiert, in mit verschiedenen Materialien gefüllten kleinen Schüsseln nach einer Belohnung am Boden der Schüssel zu graben. Die Schüsseln variieren in ihrem Oberflächenmaterial. Das Material zum Graben kann ausgetauscht und mit verschiedenen Duftstoffen versetzt werden. In diesem Versuchsaufbau sind verschiedene Regelwechsel möglich. Nachdem ein bestimmter Duft mit einer Belohnung verknüpft war, kann entweder das Oberflächenmaterial oder das Material zum Graben eine enthaltene Belohnung anzeigen. Wenn zunächst eine Schüssel mit einem bestimmten Oberflächenmaterial eine Belohnung enthielt, kann danach die Schüssel mit bestimmtem Duft oder Material zum Graben die Belohnung enthalten usw. (Birrell und Brown 2000). So lernen die Tiere zum Beispiel zunächst in der Schüssel mit Lavendelduft zu graben, und dass sich keine Belohnung in der Schüssel mit Vanilleduft befindet. Während dem Erlernen der Duft-Regel ändert sich das Oberflächenmaterial und das Material zum Graben zufällig. Nach dem Regelwechsel wird das aber relevant. Zum Beispiel befindet sich dann immer in der Schüssel mit den Sägespänen die Belohnung. In der Schüssel mit dem Sand ist keine Belohnung versteckt. Einen ähnlichen Versuchsaufbau verwendet zuvor schon Wood und später auch Cain (Cain et al. 2011; Wood et al. 1999).

Reversal learning

Das *reversal learning* findet bei Brady und Floresco in *operant chambers* statt. Die Antwort-Belohnungskontingenz wird beim Regelwechsel umgekehrt (*reversal*). War zum Beispiel

zunächst die Antwort den rechten Hebel zu drücken mit einer Belohnung verknüpft, wird nach dem Regelwechsel zum linken Hebel gewechselt (Brady und Floresco 2015). Boulougouris verwendet ebenfalls *operant chambers* und führt den Regelwechsel genau wie Brady und Floresco durch (Boulougouris et al. 2007).

2.4 Hirnregionen, die für kognitive Flexibilität notwendig sind

Verschiedene Hirnregionen spielen bei kognitiver Flexibilität eine Rolle. Wie im Folgenden aufgeführt haben unterschiedliche Forschungsgruppen den Einfluss der einzelnen Hirnregionen auf die Fähigkeit flexibel zu reagieren untersucht. Nachfolgend sind die beteiligten Regionen beschrieben und welche Auswirkungen eine Inaktivierung der einzelnen Regionen zur Folge hat.

Medialer präfrontaler Cortex (mPFC)

In einer Studie von Birrell und Brown, bei der Ratten nach einer Belohnung gruben, wurden Läsionen im Medialen präfrontalen Cortex (mPFC) gesetzt. Das verursacht ein schlechteres Abschneiden beim *set-shifting* (Birrell und Brown 2000). Weitere Studien zeigen, dass die Unterdrückung von Aktivität im mPFC zu perseverativen Fehlern führt (Floresco et al. 2008).

Orbitofrontaler Cortex (OFC)

Weitere Studien zeigen, dass vor allem beim *reversal learning* der Orbitofrontale Cortex (OFC) eine tragende Rolle spielt (Boulougouris et al. 2007). Läsionen, die in diesem Bereich gesetzt werden, führen zu schlechterem Abschneiden bei *reversal learning*-Aufgaben (Izquierdo et al. 2016). Ghods-Sharifi hat festgestellt, dass die Inaktivierung des OFC keine Auswirkungen auf das *set-shifting* zu haben scheint. Das zeigt, dass verschiedene Formen kognitiver Flexibilität mit spezifischen Hirnstrukturen verknüpft sind (Ghods-Sharifi et al. 2008).

Teile des ventralen Striatum (Nucleus accumbens)

Laut Annett erhält der Nucleus accumbens Informationen von der Amygdala, dem Hippocampus und von kortikalen Regionen, die eng mit dem limbischen System verbunden sind. Läsionen im Nucleus accumbens führen zu verminderter Flexibilität. Die Tiere haben Schwierigkeiten die Regel zu lernen. Sie brauchen länger, um die Regel zu lernen und machen bis zum Erlernen der Regel mehr Fehler als gesunde Ratten (Annett et al. 1989). Diese Läsionen führen bei Experimenten von Taghzouti auch zu schlechterem Abschneiden beim Regelwechsel. Hier werden im Gegensatz zu gesunden Tieren mehr perseverative Fehler gemacht (Taghzouti et al. 1985).

Dorsales Striatum und Amygdala

Studien bei Ratten zeigen, dass der OFC nicht nur mit dem Nucleus accumbens sondern auch mit dem Nucleus caudatus und dem Putamen des dorsomedialen Striatums in Verbindung steht (Klanker et al. 2013; Schilman et al. 2008; Haber et al. 1995). Bei Injektion von neurotoxischen Substanzen in das dorsomediale Striatum wird das *reversal learning* bei Ratten beeinträchtigt (Ragozzino und Rozman 2007). Außerdem hat die Inaktivierung des dorsomedialen Striatums laut Bissonette und Roesch zur Folge, dass die Performanz beim *set-shifting* sinkt. Ratten zeigen nach dem Regelwechsel auch nach längerer Zeit immer wieder Antwortverhalten gemäß der zuerst gelernten Regel, d.h. sogar wenn sie bereits zahlreiche korrekte Antworten gegeben haben (regressive Fehler) (Bissonette und Roesch 2015). Die Amygdala projiziert sowohl zum dorsomedialen Striatum als auch zum Nucleus accumbens (Izquierdo et al. 2016). Die Manipulation der Amygdala nach dem Erlernen der initialen Regel, aber vor dem Regelwechsel, hat schlechtere Performanzwerte zur Folge (Schoenbaum et al. 2000).

Thalamus

Steiner beschreibt die verschiedenen Kerne des Thalamus, die an der kognitiven Flexibilität beteiligt sind. Dazu zählt der mediodorsale und der intralaminare Kern, sowie Kerne der lateralen Gruppe und das Pulvinar (Steiner et al. 2020). Bei Studien von Viena wurde bei Ratten der Thalamus mit Hilfe verschiedener Pharmazeutika (z.B. Procain) inaktiviert. Diese Tiere machen vermehrt perseverative Fehler, haben also verminderte kognitive Flexibilität (Viena et al. 2018).

Laterale Habenula und Kleinhirn

Die laterale Habenula, ein Kerngebiet im caudodorsalen Bereich des Thalamus, spielt laut Baker eine wichtige Rolle, um Stimuli und Feedback über Belohnungen aufzunehmen. Sie verbindet durch zwei Markbündel die Epiphyse mit dem Thalamus. Inaktivierung der Region führt zu generell schlechterer Performanz und zu mehr perseverativen Fehlern (Baker et al. 2016). Ebenso sind, wie von Dickson beschrieben, die Funktionen des Kleinhirns bei kognitiver Flexibilität involviert. Bei Zerstörung der Purkinje-Zellen des Kleinhirnes ist sowohl die Performanz im *set-shifting* als auch im *reversal learning* herabgesetzt (Dickson et al. 2016).

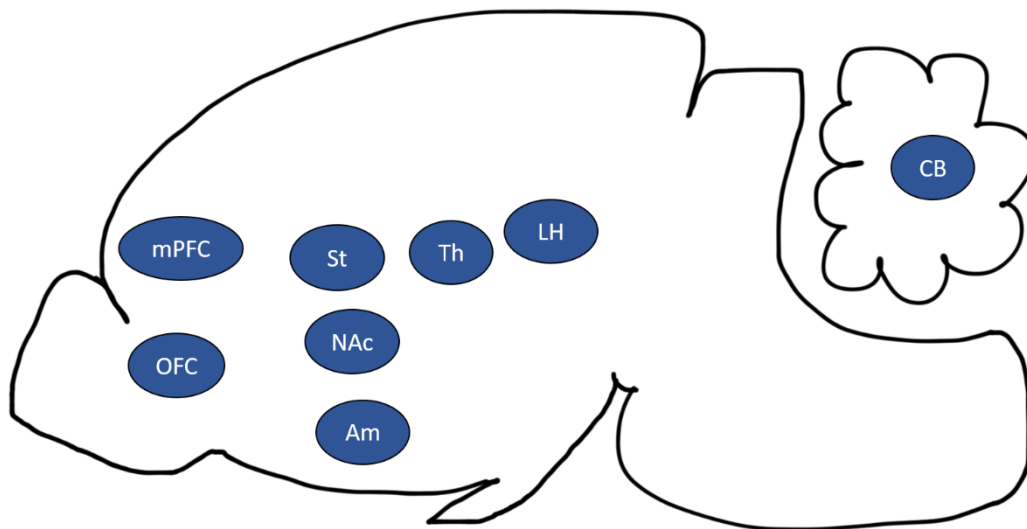


Abbildung 1: Wichtige Regionen für die kognitive Flexibilität im Rattengehirn

Im Rattengehirn sind verschiedene Regionen für die kognitive Flexibilität wichtig. Zu diesen Regionen gehören die Amygdala (Am), das Cerebellum (CB), die laterale Habenula (LH), der mediale präfrontale Cortex (mPFC), der Nucleus accumbens (NAc), der orbitofrontale Cortex (OFC), das Striatum (St) und der Thalamus (Th). (Quelle: frei nach Baker und Ch'ng (Ch'ng et al. 2018; Baker et al. 2015))

2.5 Verhaltensmodelle und deren Limitationen

Im folgenden Kapitel wird auf Verhaltensmodelle eingegangen. Verhaltensmodelle untersuchen den Zusammenhang zwischen Umwelteinflüssen und daraus resultierender Verhaltensänderungen (Kessler 2021). Sie versuchen, das Verhalten eines Tieres oder eines Menschen durch Argumente von verschiedenen Lerntheorien nachzuvollziehen (Faller und Lang 2019).

Verhaltensmodelle

Grundlage für alle kommenden Überlegungen ist das sogenannte *reinforcement learning* (RL) (Sutton und Barto 1998). Schultz beschreibt, dass das Ziel von RL ist, durch Ausprobieren das langfristig optimale Antwortverhalten zu lernen (i.S.v. Belohnungsmaximierung) (Schultz et al. 1997). Mit RL können zum Beispiel das Lernverhalten in einem Labyrinth oder während des Spiels Tetris erklärt werden (Gershman und Daw 2017). Eine Entscheidung, die in einer solchen Umgebung getroffen wird, wird von Gershman und Niv durch vier Komponenten ausgedrückt (Gershman und Niv 2010):

1. Zustände der Umwelt, die verschiedene Stimuli enthalten (*states*, siehe Abbildung 2)
2. Aktionen, die in den unterschiedlichen *states* ausgeführt werden können (*actions*)

3. Eine Übergangsfunktion, die angibt, wie die Umwelt von einem *state* in den anderen übergeht
4. Eine Belohnungsfunktion, die in jedem *state* sofort zur Verfügung stehen kann

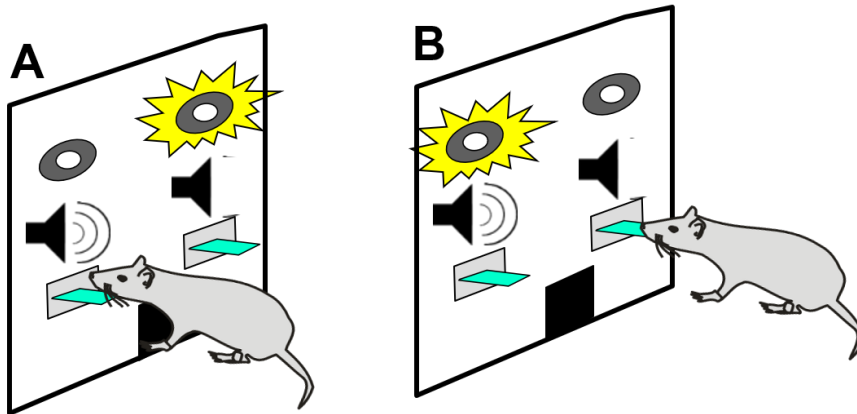


Abbildung 2: States der Umwelt mit verschiedenen Stimuli

Beispielhaft sind in dieser Abbildung zwei verschiedene möglich *states* in einer Versuchskammer für die operante Konditionierung abgebildet. (A) Das Licht über dem rechten Hebel und der Lautsprecher über dem linken Hebel sind eingeschaltet. (B) Das Licht und der Lautsprecher über dem linken Hebel sind eingeschaltet. Dem Tier stehen beide Hebel zum Drücken zur Verfügung. Für diese *states* gibt es zwei mögliche Aktionen (rechts oder links drücken). Die Kombination aus dem *state* und der durchgeführten Aktion wird als *state-action-pair* bezeichnet. In dieser Umwelt ergeben sich durch alle Kombinationen der unterschiedlichen Reize (zwei sensorische Stimuli, Belohnungsfeedback, Entscheidung in der vorangegangenen Aufgabe) 16 verschiedene *states*. (Quelle: eigene Darstellung)

Laut Schultz ist das Ziel des/der Probanden/in oder des Versuchstiers, herauszufinden welche Aktionen in einem bestimmten *state* zur maximal möglichen Belohnung führen. Dazu werden die unterschiedlichen *states* evaluiert und aufgrund ihrer zukünftig vorhergesagten Belohnung bewertet, um die Belohnung zu optimieren (Schultz et al. 1997). Shteingart und Loewenstein beschreiben, dass in jedem *state* alle Aktionen, in diesem Fall den Hebel rechts oder links zu drücken, nacheinander getestet werden. Aus dem *state* und der Aktion bildet sich ein *state-action-pair*, dessen Belohnungsrate erfasst wird. Die Belohnungsrate entscheidet, welche Aktion in einem bestimmten *state* gewählt wird (Shteingart und Loewenstein 2013).

In RL-Modellen gibt es laut Gershman und Niv sogenannte *model-based algorithms* (also auf einem Modell der Umwelt basierende Algorithmen), die darauf abzielen die optimale Vorgehensweise zu finden. Hierbei ist dem Probanden/der Probandin die Übergangsfunktion und die Belohnungsfunktion klar, wie zum Beispiel beim Schachspiel. *Model-free algorithms* (Algorithmen ohne zugrundeliegendes Modell) beinhalten keine Vorstellung von der Umwelt. Dies wird auch als „Lernen aus Erfahrung“ beschrieben (Gershman und Niv 2010). Gershman und Daw beschreiben, dass den vorgenommenen *state-action-pairs* während des Lernens Werte zugeordnet werden. Diese Werte zeigen die erwartete Summe der zukünftigen Belohnungen, wenn man in einem bestimmten *state* eine bestimmte Aktion ausführt. Auf

Grundlage dieser Werte wird die Entscheidung getroffen, welche Aktion ausgeführt wird. Dabei wird die Aktion mit dem höchsten Wert gewählt (Gershman und Daw 2017; Daw et al. 2005). Als Beispiel kann man sich einen Hund vorstellen, der immer für die Aktion „Sitz“ mit Futter belohnt wird. Für andere Aktionen erhält er kein Futter und er lernt somit, sich zu setzen, um Futter zu bekommen.

Limitationen

Die beschriebenen Verhaltensmodelle sind allerdings nicht ausreichend, wenn es darum geht, sie auf komplexe Umgebungen anzuwenden. Diese Problematik beschreiben Gershman und Niv. Wenn es mehr als wenige *states* und Aktionen gibt, wird die Anzahl der *state-action-pairs* sehr schnell unüberschaubar hoch (Gershman und Niv 2010). Als Veranschaulichung hilft die Vorstellung einer Ratte, die versucht einer Katze zu entkommen. Je nach Umwelt sind die verschiedensten Antworten möglich. In ein Loch schlüpfen, losrennen, sich ruhig verhalten, sich tot stellen usw. Häufig gibt es auch sehr viele sensorische Reize, aber nur ein Teil ist in der Situation relevant. Sobald sich das Tier für eine Antwortmöglichkeit entscheidet, entstehen sofort weitere Möglichkeiten zur Antwort, weil sich die Umgebung verändert. Auf der *state-action-pair*-Ebene würde das laut Gershman und Niv bedeuten, dass das Lernen sehr langsam vonstattengeht. Es würden etliche Antworten gebraucht werden, um zu erlernen, was Tiere im echten Leben lernen können (Gershman und Niv 2010). Tiere und Menschen zeigen aber im Gegensatz dazu häufig sehr abrupte Verhaltensänderungen (Durstewitz et al. 2010; Gallistel et al. 2004)

Diese abrupten Lernanstiege werden mit den erwähnten Verhaltensmodellen nicht erklärt. Die Modelle gehen davon aus, dass jede Antwort auf ein *state-action-pair* separat gelernt wird, und damit ein gradueller Lernanstieg vorliegt (Gershman und Niv 2010). Gershman und Niv stellen sich aus diesem Grund die Frage, wie abrupte Lernanstiege zu erklären sind und wie Tiere und Menschen die Anzahl der *state-action-pairs* reduzieren, um erfolgreich mit einer Aufgabe umgehen zu können (Gershman und Niv 2010).

Ansätze zur Erklärung abrupter Lernanstiege

In verschiedenen Veröffentlichungen werden die oben genannten Limitationen näher beleuchtet. Hierbei werden zwei für diese Arbeit wesentliche Ansätze für ein neues Verhaltensmodell identifiziert.

Zum einen gibt es Literatur, die sich mit dem Erkennen einer zugrundeliegenden Struktur beschäftigt, um ein Problem schneller zu lösen (Acuña und Schrater 2010; Gershman und Niv 2010). Die Menschen und Tiere bedienen sich der Struktur, die die Natur zugrunde legt und

realisieren so Vorteile für die Lösung einer Aufgabe (Kemp und Tenenbaum 2009). Ein genaues Verständnis, wie die relevante Struktur identifiziert wird (z.B. welcher sensorische Stimulus ist für die vor der Katze flüchtenden Ratte am relevantesten) gibt es im Moment noch nicht (Gershman und Niv 2010).

Zum anderen wird darauf eingegangen, dass die Aufmerksamkeit auf einen bestimmten Stimulus gerichtet wird, um die Dimensionen einer Aufgabe herabzusetzen und somit schneller an eine Lösung des Problems zu kommen (Chelazzi et al. 2013). Die Struktur einer Aufgabe wird dazu genutzt, die Aufmerksamkeit auf Schlüsselobjekte zu legen, die zur Lösung einer Aufgabe führen. So wird eine Aufgabe in kleinere und lösbare Teile zerlegt (Kemp und Tenenbaum 2009).

2.6 Problemlösung in komplexen Umgebungen

In dieser Arbeit werden die oben genannten Ansätze näher untersucht, um eine Erklärung für abrupte Lernanstiege in komplexen Umgebungen zu finden. Um eine komplexe Umwelt beim Lösen einer Aufgabe zu erschaffen und somit eine realistischere Abbildung der echten Welt zu bekommen, wurde ein neues Verhaltensexperiment geplant. Es wurde eine *operant chamber* nach dem Vorbild von Floresco (Floresco et al. 2008) entwickelt, die zusätzlich zu einem Signallicht über jedem Hebel einen Lautsprecher enthält. So können immer gleichzeitig ein Licht und ein Ton in der Box eingeschaltet werden. Die Anzahl der erwartbaren *state-action-pairs* steigt damit erheblich. Ein weiterer Vorteil des Aufbaus ist es, dass die Tiere die Aufgabe unabhängig vom Experimentator lösen können. Um sich vorangegangener Literatur, wie zum Beispiel von Cain, Floresco oder Wood, bedienen zu können, wird die Struktur operanter *set shifting*-Aufgaben beibehalten (Cain et al. 2011; Floresco et al. 2008; Wood et al. 1999). Die Tiere durchlaufen mehrere Aufgaben, bei denen verschiedene Regelwechsel vorkommen. Zusätzlich wird eine Videoaufzeichnung durchgeführt, die die Bestimmung des Blickwinkels und der Position der Tiere während der Aufgabe zulässt. Damit werden Daten für die Messung der Aufmerksamkeit gesammelt. Mit dieser Aufzeichnung wird eine Parallele zu dem bei Menschen durchgeführten *eye-tracking* geschaffen, dem Nachverfolgen der Augenbewegung zur Messung der selektiven Aufmerksamkeit (Smith et al. 2019; Leong et al. 2017). Mit dieser Aufgabenstellung (siehe Kapitel 3.2.2.2) soll festgestellt werden, ob sich die Ratten genereller Verhaltensstrategien (wie *win-stay-lose-shift* (Evenden und Robbins 1984) oder *spontaneous alternation* (Dember und Fowler 1958)) bedienen und so die zugrundeliegende Struktur identifizieren, anstatt alle möglichen Kombinationen von *states* und Aktionen einzeln zu lernen.

Verhaltensstrategien

Eine Strategie beinhaltet einen allgemeinen Plan von Handlungen, um ein oder mehrere langfristige oder allgemeine Ziele unter variablen Umgebungsbedingungen zu erreichen (Freedman 2015).

In der Literatur wird von Evenden und Robbins zum Beispiel *win-stay-lose-shift* als Strategie beschrieben. Hierbei behält ein Tier eine Aktion bei, für die eine Belohnung erfolgte. Erfolgt auf eine Aktion keine Belohnung, wird darauffolgend eine andere Aktion gewählt. Diese Strategie gilt häufig als *default*-Strategie (Evenden und Robbins 1984). Das heißt, *win-stay-lose-shift* ist die erste Strategie, die angewendet wird, wenn die Tiere eine Aufgabe lösen müssen. *Win-stay-lose-shift* wurde von Morgan bei Ratten in einer *operant chamber* mit zwei Hebeln und jeweils zufälliger Belohnung bei Hebeldruck beobachtet. Es gab keine Möglichkeit die Belohnung beim nächsten Hebeldruck vorherzusagen. Trotzdem zeigen die Ratten eine Tendenz, den Hebel erneut zu drücken, der zuvor eine Belohnung generierte (Morgan 1974). Theoretisch ist laut Evenden und Robbins *win-shift-lose-stay* ebenfalls als Strategie möglich. Bei Erhalt einer Belohnung wird die Seite gewechselt und bei Ausbleiben einer Belohnung wird die Seite beibehalten. Allerdings gibt es wenig Hinweise, dass Ratten dieses Verhalten zeigen (Evenden und Robbins 1984).

Ebenfalls von Tieren angewendet wird *spontaneous alternation*, also ein spontaner Wechsel. Davon berichten Dember und Richman sowie Wayne. Tiere wechseln sich in ihrer Entscheidung ab, auch wenn sie keine oder mangelnde Informationen über ihre Umgebung haben. Wenn in einem Labyrinth ein Arm schon exploriert wurde, wird bei der nächsten Möglichkeit zur Exploration eher ein anderer Arm gewählt als zuvor (Dember und Richman 1989; Wayne 1935).

2.7 Der Begriff *Environmental Enrichment*

Environmental Enrichment (EE) ist ein Ausdruck für die Haltung von Labortieren mit einer höheren physischen oder sozialen Stimulation als in Standard-Haltungsbedingungen (Rosenzweig und Bennett 1996).

Dabei gibt es laut Johansson und Ohlsson im Allgemeinen zwei Formen des EE:

- *Physisches Environmental Enrichment*: Hierbei gibt es strukturelle Veränderungen, die es zulassen, dass die Tiere spielen, entdecken und sich ertüchtigen können. Dazu gehören Nistmaterialien, Unterschlüpfе, Laufräder und allerhand Spielzeuge (wie zum Beispiel Seile, Bälle, Kauartikel, Plastiktunnel) (Johansson und Ohlsson 1996), aber auch die Vergrößerung der Käfigfläche (Hutchinson et al. 2005).

- Soziales *Environmental Enrichment*: In dieser Form des EE werden die Tiere in Gruppen gehalten. So ist die Interaktion der Tiere mit den/dem Käfigpartner/n möglich (Johansson und Ohlsson 1996).

Im Idealfall kann eine Kombination aus beiden Formen angewendet werden (Johansson und Ohlsson 1996). Da die Standard-Haltungsbedingungen in den Experimenten dieser Arbeit schon eine Gruppentierhaltung enthalten, wurde ein Protokoll für ein zusätzliches physisches EE erarbeitet (siehe Kapitel 3.1). So liegt ein soziales EE bei allen Versuchstieren vor, das physische EE nur bei einem Teil der Tiere.

2.8 Gründe, die für *Environmental Enrichment* sprechen

Den Stellenwert des EE für Labortiere erkannte Hebb bereits in den 1940er Jahren. Er fand heraus, dass Tiere, die sich bei ihm zu Hause frei bewegen konnten, bessere Ergebnisse beim Problemlösen und Lernen hatten. Die Tiere, die er nicht mit nach Hause nahm, schnitten schlechter ab (Hebb 1947).

In ihrer natürlichen Umgebung als auch unter Laborbedingungen sind Ratten laut Simpson und Kelly nachtaktiv. Sie graben, nagen und bauen Nester. Außerdem bevorzugen sie es, sich am Rand einer neuen Umgebung aufzuhalten (Thigmotaxis). In der Käfighaltung können sie Stereotypen entwickeln, wie zum Beispiel eine exzessive Selbstpflege bis zum Verlust von Fell und Schnurrhaaren oder das Festbeißen an den Käfigstäben. Dieses Verhalten hat sowohl weitreichende Auswirkungen auf das Tierwohl als auch auf die Forschungsergebnisse (Simpson und Kelly 2011). Bei Studien wie von Wurbel ist unbedingt ein natürliches Verhalten der Tiere von Nöten. Stereotypen können das Lernen und/oder die Konditionierung beeinflussen und somit Auswirkungen auf die Adaptationsfähigkeit haben. Für diese Forschung ist es unerlässlich, eine geeignete Umgebung für die Tiere zu schaffen, um diese Stereotypen zu vermeiden (Wurbel 2001).

Einige Quellen belegen, dass Nagetiere, die unter EE-Bedingungen gehalten werden, eine Reihe von plastischen Reaktionen im Gehirn zeigen. Diese Reaktionen umfassen die Neurogenese, die vermehrte dendritische Verzweigung, eine erhöhte Zellgröße (Petrosini et al. 2009; Sale et al. 2008; Mohammed et al. 2002). Außerdem ist eine Verbesserung des Lernens und des Gedächtnisses beschrieben (van Praag et al. 2000). Das wiederum bringt Vorteile bei der Genesung von Verletzungen des Gehirns, Neurodegeneration und psychiatrischen Erkrankungen (Nithianantharajah und Hannan 2006; Will et al. 2004; van Praag et al. 2000).

Das EE wird generell angeführt, wenn es um die Verbesserung des Wohlergehens der Tiere geht (Simpson und Kelly 2011). Verschiedene Anpassungen der Umgebung können laut

Lewejohann das Wohlergehen der Tiere verbessern. Dazu gehören der Zugang zu Sozialkontakt, neuartigen Reizen (z.B. verschiedene Spielzeug), kognitivem Training (z.B. Clicker-Training) oder physischer Aktivität (z.B. Laufräder) (Lewejohann et al. 2020). All diese Maßnahmen zählen gleichzeitig zum dritten Abschnitt des 3R-Prinzips des *Institutional Committee for the Care an Use of Animals* (IACUC). Dieses Vorgehen ist gesetzlich vorgeschrieben (EU-Richtlinie 2010/63/EU vom 22.09.2010 S. L276/39-40) und hat das Ziel Tierversuche zu ersetzen (*replacement*), sie zu reduzieren (*reduction*) und sie zu verbessern (*refinement*) (Díaz et al. 2020).

2.9 Kognitive Domänen, die mit *Environmental Enrichment* untersucht wurden

Die Auswirkungen des *Environmental Enrichment* auf kognitive Flexibilität wurden in bisherigen Arbeiten bereits untersucht (Saland und Rodefer 2011) und sind in Kapitel 2.10 zusammengestellt.

In verschiedenen anderen kognitiven Bereichen wurde das EE ebenfalls eingesetzt und im nachfolgenden Abschnitt sind einige davon benannt.

Räumliches Gedächtnis

Environmental Enrichment hat einen positiven Einfluss auf altersabhängige Einschränkungen in der Erfassung der räumlichen Umgebung bei Mäusen (Frick et al. 2003). Zusätzlich wirkt EE Läsionen im Thalamus bei Ratten entgegen und verbessert die Persistenz des räumlichen Gedächtnisses (Ali et al. 2017).

Impulsivität

Laut Wang führt physisches EE bei Ratten zu einem Anstieg der impulsiven Entscheidungen. Soziales EE sorgt aber für weniger impulsive Entscheidungen, erhöht jedoch die impulsiven Handlungen (Wang et al. 2017).

Stressresistenz

Bei einer Studie mit Mäusen wurde festgestellt, dass EE den Tieren eine Resistenz gegenüber sozialem Stress (aufgrund von Rankämpfen) verleiht (Lehmann und Herkenham 2011). Ashokan stellt fest, dass selbst eine zweiwöchige Haltung von Ratten mit EE erhöhter Angst nach chronischem Stress entgegenwirkt. Unter der Einwirkung von Stress verhindert EE den Anstieg von *brain-derived neurotrophic factor*, einem Wachstumsfaktor, der bei chronischem Stress vermehrt ausgeschüttet wird (Ashokan et al. 2016).

Fear conditioning (FC)

Die Art der Haltung hat bei Studien von Mora-Gallegos und Fornaguera auch langanhaltende Effekte auf den Umgang der Tiere mit Angst. Beim FC gesammelte Daten bei Ratten zeigen, dass Tiere, die ohne EE gehalten wurden, in Aufmerksamkeit und Lern- und Gedächtnisprozesse beeinträchtigt sind. Ebenfalls zeigen sie eine erhöhte Emotionalität bei der Angstkonditionierung im Vergleich zu EE-Tieren (Mora-Gallegos und Fornaguera 2019).

Selektive Aufmerksamkeit

Ratten im mittleren Alter (Tag 56-77) wurden in einer Umgebung mit EE gehalten. Die Exposition erbrachte bei Experimenten von Korkhin signifikante Effekte. Die Tiere verbrachten in einem *novel object recognition*-Test (siehe Kapitel 2.11) längere Zeit damit, die angebotenen Objekte zu explorieren, als Tiere der Kontrollgruppe. Das weist auf eine verbesserte selektive Aufmerksamkeitsleistung hin. In ähnlicher Weise verbessert die Exposition der Tiere mit EE während der juvenilen Periode (Tag 21-42) die selektive Aufmerksamkeit gegenüber den Kontrolltieren (Korkhin et al. 2020).

2.10 Auswirkungen des *Environmental Enrichment* auf kognitive Flexibilität

Beim *Environmental Enrichment* werden der Umgebung viele verschiedene Stimuli beigefügt. Damit kann es laut Gelfo auch Auswirkungen auf die Fähigkeit haben, sich an die ständig wechselnden Charakteristika der Umgebung anzupassen. Aus diesem Grund ist es äußerst wichtig, sich mit den Effekten des EE auf kognitive Flexibilität zu beschäftigen (Gelfo 2019). In bisherigen Tierversuchen konnten Effekte des EE auf kognitiver und Verhaltensebene gefunden werden. Es konnten Verbesserungen der Funktionen sowohl bei gesunden Tieren als auch bei Tieren mit pathologischen Veränderungen, die zur Einschränkung des flexiblen Verhaltens führen, festgestellt werden (Petrosini et al. 2009; Nithianantharajah und Hannan 2006; Leggio et al. 2005). Da in dieser Arbeit nur gesunde Tiere getestet werden, sind im Anschluss die Forschungsergebnisse bei gesunden Tieren aufgelistet.

Es wurden Auswirkungen des EE sowohl auf das *set-shifting* als auch auf das *reversal learning* festgestellt. So berichtet z.B. Schrijver, dass Ratten in Gruppenhaltung im ausgewachsenen Zustand besser beim *reversal learning* abschneiden als Tiere der Kontrollgruppe (Schrijver et al. 2004). Mäuse, die ab der vierten Woche postpartum mit EE gehalten wurden (die Sozialkontakte waren in beiden Gruppen identisch), zeigen im ausgewachsenen Zustand ein besseres Abschneiden beim *reversal learning* als Tiere der Kontrollgruppe (Zeleznikow-Johnston et al. 2017). Eine weitere Studie bei Mäusen zeigt sowohl ein besseres Abschneiden der Tiere aus EE- Haltung beim *reversal learning*, als auch beim *set-shifting* (Rountree-Harrison et al. 2018). Wang hat herausgefunden, dass bei Ratten soziales EE die regressiven

Fehler erhöht, die bei einer *set-shifting*-Aufgabe von den Tieren gemacht werden. Das bedeutet, dass sie längere Zeit nach dem Regelwechsel in ihrem Antwortverhalten wieder auf die zuerst erlernte Regel zurückfallen. Tiere, die sowohl soziales als auch physisches EE erhalten, reduzieren die Anzahl der „nie belohnten“ Fehler. „Nie belohnte“ Fehler sind so definiert, dass die Antwort des Tieres weder bei der ersten Regel noch nach dem Regelwechsel korrekt war. Sie wurde bisher noch nicht belohnt. Dieses Antwortverhalten passt also zu keiner der beiden Regeln und kann als Maß für exploratives Verhalten gewertet werden (Wang et al. 2017).

Zusätzlich konnte gezeigt werden, dass sogar eine kurze Exposition von erwachsenen Tieren zum EE die kognitive Flexibilität verbessern kann (Brockett et al. 2015; Sampedro-Piquero et al. 2015). Sampedro-Piquero zeigt, dass eine dreiwöchige Phase des EE bei ausgewachsenen Ratten das *reversal learning* verbessert. Ebenfalls verbessern sich bei Brockett Tiere, die nur 12 Tage Zugang zu Laufrädern haben, im *reversal learning* und im *set-shifting* (Brockett et al. 2015).

2.11 Experimente zur Positivkontrolle des *Environmental Enrichment*

Im folgenden Kapitel wird auf eine Auswahl von häufig verwendeten Verhaltenstests eingegangen, die genutzt werden, um die Auswirkungen der EE-Haltungsbedingungen auf die Tiere zu untersuchen (Simpson und Kelly 2011). In dieser Arbeit wurde zur Validierung des selbst entwickelten *Enrichment*-Protokolls das Erhöhte-Plus-Labyrinth (EPL) verwendet. Es wurde versucht Ergebnisse aus bisheriger Forschung zu reproduzieren, um festzustellen ob mit dem verwendeten Protokoll dieselben Effekte zu beobachten sind. Der EPL-Test diente also im Sinne einer Positivkontrolle. Aus diesem Grund werden zu diesem Test auch bisherige Forschungsergebnisse präsentiert.

Erhöhtes-Plus-Labyrinth (EPL)

Dieser Versuchsaufbau dient dazu, die Ängstlichkeit der Tiere zu messen (Pellow et al. 1985). Das Labyrinth wird von McDermott und Kelly beschrieben und besteht aus vier Armen, die 50 cm über dem Boden angebracht sind. Zwei der Arme sind offen und zwei mit Wänden nach oben geschlossen. Die Ängstlichkeit wird gemessen, indem die Eintritte und Zeit in den offenen Arm aufgezeichnet werden. Ratten, die mit angstlösenden Medikamenten behandelt wurden, haben mehr Eintritte in den offenen Arm und haben mehr Zeit auf ihm verbracht als Tiere aus der Kontrollgruppe (McDermott und Kelly 2008). Hellemans misst eine geringere Ängstlichkeit der EE-Tiere im EPL. Sie verbringen signifikant mehr Zeit im offenen Arm und haben signifikant mehr Eintritte in den offenen Arm als Tiere, die unter Standard-Haltungsbedingungen oder isoliert (d.h. alleine) gehalten werden (Hellemans et al. 2005). In Studien von Sparling mit weiblichen Ratten ist bei den EE-Tieren die Zeit im offenen Arm signifikant länger und im

geschlossenen Arm kürzer. Die Zeit, die im EPL zur Selbstpflege verwendet wird ist bei den EE-Tieren ebenfalls länger (Sparling et al. 2010). In der Literatur finden sich noch weitere Hinweise auf eine erhöhte Anzahl an Eintritten in den offenen Arm (Pena et al. 2006), mehr Bewegung auf dem offenen Arm (Pena et al. 2009) und ein größerer Anteil an Eintritten in den offenen Arm und der dort verbrachten Zeit (Galani et al. 2007) als bei den Kontrollgruppen.

Allerdings gibt es auch Literatur, die keinen signifikanten Unterschied der Eintritte in den offenen Arm und der Zeit, die dort verbracht wurde zwischen EE-Tieren und Kontrollgruppen findet (Brenes et al. 2009; Hoffmann et al. 2009). In einer Studie machen die EE-Tiere auch signifikant mehr Eintritte in den geschlossenen Arm als die Tiere der Kontrollgruppe. Das würde einer erhöhten Ängstlichkeit entsprechen (Brenes et al. 2009). Die Effekte des EE auf das Verhalten im EPL sind also inkonsistent und können von einer Vielzahl von experimentellen oder tierabhängigen Variablen beeinflusst werden (Hogg 1996).

Offenfeld

Simpson und Kelly beschreiben das Offenfeld als ein Areal, das mit hohen Wänden umgeben ist. Damit kann die Tendenz der Ratten, sich am Rand einer neuartigen Umgebung aufzuhalten (Thigmotaxis), gemessen werden. Die Ängstlichkeit kann ermittelt werden, indem der Aufenthalt in der Mitte und am Rand des Areals gemessen wird (Simpson und Kelly 2011).

Schwimm-Test

Der Test misst laut Porsolt das depressive Verhalten der Tiere. Die Tiere werden in mit Wasser gefüllte Glaszylinder gesetzt. Der Wasserstand ist so hoch, dass das Tier schwimmen muss. Eine Ratte, die nicht „depressiv“ ist, wird versuchen, der Situation zu entkommen (schwimmen und versuchen herauszuklettern). Eine „depressive Ratte“ wird die Bewegung einstellen, was als Maß für die Verzweiflung (*despair*) des Tieres interpretiert wird. Die Bewältigungsstrategie in einer akuten unausweichlichen Stresssituation kann mit diesem Test gemessen werden (Porsolt et al. 1978).

Soziale Interaktion

Hier wird bei Experimenten von File und Hyde ebenfalls die Ängstlichkeit gemessen. Zwei Ratten werden für 10 Minuten in ein sauberes Areal gesetzt und das Verhalten wird aufgezeichnet. Der aktive soziale Kontakt wird im Anschluss gemessen. Dazu zählt schnüffeln, putzen, dem anderen Tier folgen, über das andere Tier klettern usw. Erhöhte Ängstlichkeit zeigt sich in geringerer sozialer Aktivität (File und Hyde 1978).

Morris water maze (MWM)

Das *Morris water maze* (MWM) wird von Morris verwendet um das räumliche Lernen und das räumliche Gedächtnis zu testen. Die Ratte wird in einen Pool mit gefärbtem Wasser gesetzt und soll eine unter der Wasseroberfläche versteckte Plattform finden. Je häufiger dieses Vorgehen wiederholt wird, desto schneller findet die Ratte die Plattform. Dann wird die Plattform entfernt und die Zeit, die die Ratte im Quadrant verbringt, in dem sich zuvor die Plattform befunden hat, wird gemessen (Morris 1984).

Novel object recognition (NOR)

Bei Studien von Ennaceur und Delacour werden ebenfalls das räumliche Lernen und Gedächtnis getestet. Ratten verbringen mehr Zeit damit, sich mit einem neuen Objekt zu beschäftigen, als mit einem, das sie bereits kennen (Ennaceur und Delacour 1988). Bevins und Besheer setzen zuerst die Ratte mit einem bereits bekannten Gegenstand in ein sauberes Areal. Nach einem Aufenthalt im Heimatkäfig wird sie zusätzlich mit einem neuen Gegenstand zurück in das Areal gesetzt. Die Erkennung des bekannten Gegenstandes wird dadurch bestätigt, dass das Tier mehr Zeit mit dem neuen Objekt verbringt (Bevins und Besheer 2006).

3 Material und Methoden

3.1 Versuchstiere und Tierhaltung

Die verwendeten Tiere waren 191 männliche Ratten der Linie Sprague-Dawley, die von Charles River Laboratories Germany GmbH (Sulzfeld, DE) bezogen wurden. Das Alter der Tiere bei der Ankunft lag zwischen 21 und 28 Tagen postpartum (pp). Alle Experimente und auch die Tierhaltung entsprachen der Tierschutz-Versuchstierverordnung (TierSchVersV vom 01.08.2013 BGBl. I S.3125,3126) zur Umsetzung der EU-Richtlinie 2010/63/EU vom 22.09.2010 und den europäischen FELASA-Richtlinien. Die Genehmigung erfolgte über das Regierungspräsidium Karlsruhe (Aktenzeichen 35-9185.81/G-4/16).

In den Versuchen unterschied sich die Haltung der Tiere. Ein Teil der Tiere wurde mit physischem *Environmental Enrichment* (EE) im Käfig gehalten. Das heißt dieser Teil hatte verschiedene Materialien zum Nestbau, als Unterschlupf oder auch als Spielzeug zur Verfügung, während der andere Teil nur auf Einstreu gehalten wurde.

Käfige

Nach dem Eintreffen wurden die Tiere randomisiert in Vierergruppen unterteilt und in Polykarbonat Typ IV Rattenkäfigen mit einer Grundfläche von 550x330 mm und einer Höhe von 200 mm gehalten. Die Tiere mit *Environmental Enrichment* erhielten zusätzlich einen erhöhten Deckel, der den Käfig um weitere 80 mm nach oben vergrößerte, damit alle zusätzlichen Gegenstände bequem im Käfig Platz finden konnten. Die Käfigschalen waren mit Espenholzpellets (Abedd Espen MIDI, LAB & VET Service GmbH (ABEDD), Wien, AT) eingestreut und wurden einmal in der Woche durch frische Schalen ersetzt.

Raumklima

Während der gesamten Haltungszeit wurden die Temperatur zwischen 22 °C und 24 °C und die Luftfeuchte bei 40-60 % konstant gehalten. Es gab eine 12 h Hellperiode (jeweils von 7.30 Uhr bis 19.30 Uhr) mit circa 30-40 Lux und eine 12 h Dunkelperiode (jeweils von 19.30 Uhr bis 7.30 Uhr). Alle Experimente mit Ausnahme der Aktivitätsmessung fanden während der Hellperiode statt. Die Aktivitätsmessung erstreckte sich über mehrere Hell- und Dunkelperioden. Für ein kontinuierliches Hintergrundgeräusch lief sowohl im Tierhaltungsraum als auch in allen Experimentalräumen ein Radio (KSC 30 Uhrenradio, Grundig, Neu-Isenburg, DE).

Futter und Wasser

Das Futtermanagement unterschied sich in drei verschiedenen Phasen. In der ersten, der Aufzuchtphase, war für die Tiere Futter in Form eines Alleinfuttermittels für Versuchstiere (LASQCdiet Rod16, HiHyg (pasteurisiert), altromin international, Lage, DE) zur freien Verfügung (ad libitum) in einer Futterraufe zu erreichen. Die Aufzuchtphase reichte von der Ankunft (drei Wochen pp) bis zum Beginn der Trainingsphase (acht Wochen pp).

Mit dem Beginn der zweiten Phase, der Trainingsphase, wurden die Tiere kontrolliert mit jeweils 20 g des o.a. Futters pro Tier und Tag gefüttert. Während des Trainings erhielten die Tiere zusätzlich gezuckerte, wärmebehandelte Kondensmilch (Milch Mädchen®, Nestlé®, Vevey, CH). Diese wurde mit Wasser verdünnt, sodass eine 20 %ige Lösung entstand. Mit weiter fortgeschrittenem Training erhielten die Tiere Kondensmilchpellets (Dustless Precision Pellets®, 45 mg, Rodent Purified Diet, BioServ, Flemington, US). Die jeweilige Menge der Kondensmilchlösung sowie der Milchpellets hing vom Trainingserfolg der verschiedenen Tiere ab.

In der dritten Fütterungsphase mussten die Tiere die Regellern-Aufgaben lösen. Hierzu wurde das Alleinfuttermittel auf 12 g pro Tier und Tag reduziert und die Tiere erhielten jeden Tag ungefähr 150 Milchpellets (± 8 g Alleinfuttermittel) durch richtiges Antworten während der Aufgaben.

Tiere, die sich nicht in den Regellern-Aufgaben befanden, sondern in einem der anderen Experimente oder auf die Aufgabe warteten, wurden weiterhin mit 20 g pro Tier und Tag gefüttert.

Da die Tiere in Vierergruppen gehalten wurden und unterschiedliche Trainingserfolge hatten, konnte die exakte Futteraufnahme jedes Tieres nicht genau bestimmt werden, deshalb wurde die Gewichtszunahme wöchentlich mit einer Präzisionswaage (PCB2000-1, Kern®, Köln, DE) überprüft.

Wasser erhielten alle Tiere während der gesamten Zeit ad libitum über zwei Trinkflaschen pro Käfig mit Edelstahl-Tränkekappe.

Eingewöhnung

In der Regel wurden die Tiere einmal wöchentlich während des Käfigaustausches und der Gewichtsaufnahme angefasst, um sie an menschlichen Kontakt zu gewöhnen. Zu Beginn fanden die Berührungen über mehrere Minuten statt. Eine Gewöhnung fand ebenfalls bei der Markierung der Tiere statt. Hierzu wurden jedem Tier mit Filzstift eine bis vier Markierungen

auf den Schwanz gezeichnet und bei Bedarf aufgefrischt, so konnten alle Tiere identifiziert werden.

Environmental Enrichment

Bei 24 Tieren war *Environmental Enrichment* vorgesehen, mit dem sofort nach der Ankunft der Tiere mit drei Wochen pp begonnen und das bis zum Töten der Tiere fortgeführt wurde. Das Protokoll sah einen wöchentlichen Wechsel aller Gegenstände vor. Dies geschah gleichzeitig mit dem Umsetzen der Tiere in frische Käfige und der Messung des Gewichts. Durch Zufallsauswahl wurden aus einer Sammlung von sieben Unterschlüpfen (Auswahl in Abbildung 3), sechs Nistmaterialien (Auswahl in Abbildung 4) und 21 Spielzeugen (Auswahl in Abbildung 5) insgesamt 21 verschiedene Szenarien zusammengestellt. Die detaillierte Auflistung aller Materialien für die Szenarien können in Tabelle 15, Tabelle 16 und Tabelle 17 im Anhang eingesehen werden. Sie wurden entweder in den Käfig gelegt, in der Futterraufe platziert oder vom Käfigdeckel herab gehängt.



Abbildung 3: Unterschlüpfen

(A) Das „Sputnik“ hängt umgekehrt vom Käfigdeckel und hat drei Eingänge mit jeweils 6 cm Durchmesser. (B) Die „Balls“ gibt es in gelb und rot. Sie haben 10 cm Durchmesser und drei Eingänge mit je 6 cm Durchmesser. (C) Das „Papphaus“ hat sowohl einen Eingang im Dach (5 cm Durchmesser) als auch einen Eingang vorne (7 cm Durchmesser). (Quelle: eigene Aufnahmen)

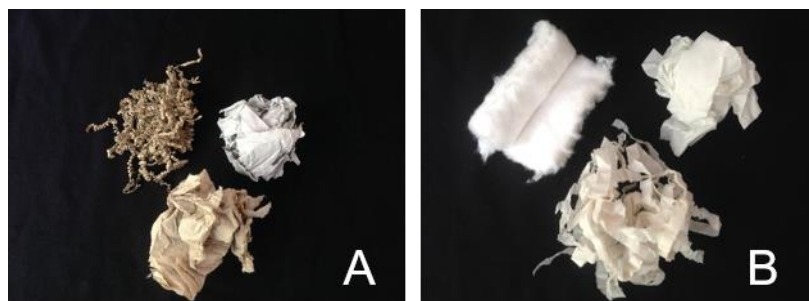


Abbildung 4: Nistmaterialien

Nistmaterialien wurden entweder im Käfig oder in der Futterraufe platziert. (A) Materialien mit mehr Struktur waren Sizzlenest (oben links), Papierhandtücher (oben rechts) und Zellstoff (unten). (B) Weiche Materialien waren Watte (oben links), Kosmetiktücher (oben rechts) und Papierwolle (unten). (Quelle: eigene Aufnahmen)



Abbildung 5: Spielzeuge

(A) Am Käfigdeckel wurden Kettenspiel, Rundhaken, Sisalseil, Ringgrassel und die große Rundscheibe (v.l.n.r.) befestigt. (B) *Dura chew* klein und groß wurde in den Käfig gelegt. (C) Die Rundmutter (oben links), Murmeln in groß und klein (oben rechts), Dübel (mittig links), die Flügelmutter (in der Mitte), Schrauben (mittig rechts) und das Kettchen (unten) wurden in der Einstreu versteckt. (Quelle: eigene Aufnahmen)

Ein Szenario bestand immer aus einem Unterschlupf, einem Nistmaterial und drei Spielzeugen. Es waren immer gleichzeitig drei Käfige für das *Enrichment*-Protokoll vorgesehen und jeder der drei Käfige durchlief alle Szenarien wie in Tabelle 1 aufgeführt.

Tabelle 1: Ablauf der *Enrichment*-Einrichtung

| | Käfig 1 | Käfig 2 | Käfig 3 |
|----------|------------|------------|------------|
| Woche 1 | Szenario 1 | Szenario 2 | Szenario 3 |
| Woche 2 | Szenario 4 | Szenario 5 | Szenario 6 |
| Woche 3 | Szenario 7 | Szenario 8 | Szenario 9 |
| ... | | | |
| Woche 8 | Szenario 3 | Szenario 1 | Szenario 2 |
| Woche 9 | Szenario 6 | Szenario 4 | Szenario 5 |
| ... | | | |
| Woche 15 | Szenario 2 | Szenario 3 | Szenario 1 |
| Woche 16 | Szenario 5 | Szenario 6 | Szenario 4 |

Die Gegenstände waren entweder zum einmaligen Gebrauch (z.B. Papphaus) und wurden nach einer Woche entsorgt oder wurden zuerst mit Handspülmittel (Otto Oehme GmbH, Allersberg, DE) und warmen Wasser gereinigt und danach mit Ethanol (antifect® liquid, Schülke & Mayr GmbH, Norderstedt, DE) desinfiziert (z.B. Sputnik).

3.2 Versuchsdurchführung

3.2.1 Training der Tiere

Für das Absolvieren der Regellern-Aufgabe war es nötig, die Tiere darauf zu trainieren, einen Hebel drücken zu können. Das Training begann als die Tiere acht Wochen alt waren und ging schrittweise wie in der Abbildung 6 zu sehen voran.

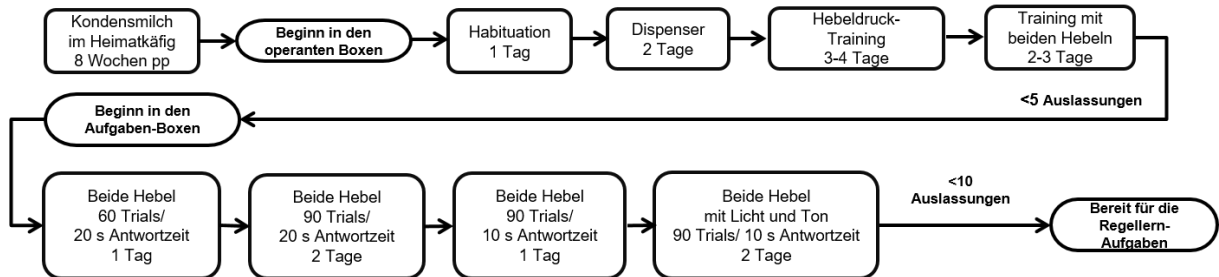


Abbildung 6: Ablauf des Trainings der Tiere

Das Training lief zunächst schrittweise in kleinen Boxen ab (obere Zeile) und wurde nach erfolgreichem Hebeldrücken der Tiere in die Aufgaben-Boxen verlegt (untere Zeile). Sobald die Tiere in den Aufgaben-Boxen zehn Auslassungen in 90 Trials unterschritten, waren sie bereit für die Regellern-Aufgaben. (Quelle: eigene Darstellung)

Aufbau der *operant chambers*

Am ersten Tag bekamen alle Tiere in ihrem Heimatkäfig in einer Flasche mit Tränkekappe 20 Minuten Zugang zur 20 %igen Kondensmilchlösung. Am nächsten Tag begann das Training in vier *operant chambers* (Basic Behavioral Test Package w/Retractable Levers for Rat, Med Associates, Inc., Fairfax, US), die wie in Abbildung 7 illustriert, ausgestattet waren.

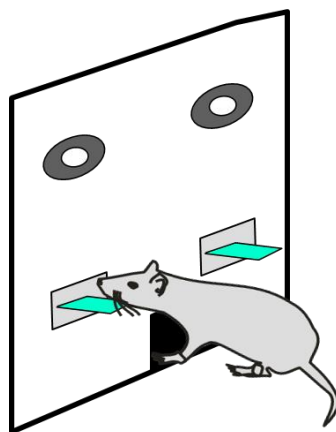


Abbildung 7: Anordnung des Versuchsaufbaus in den operant chambers

Über dem rechten und dem linken Hebel (grün) war jeweils ein Signallicht abgebracht. Die Futterraufe (schwarz) befand sich in der Mitte der beiden Hebel direkt vor dem Tier. (Quelle: eigene Darstellung)

Die *operant chambers* waren 30 x 24 x 20 cm groß und konnten mittels Tür an einer Seite komplett geöffnet werden. Sie verfügten an einer Wand über zwei ausfahrbare Hebel jeweils rechts und links, die in einer Höhe von 6 cm angebracht waren. Über den Hebeln war jeweils ein rundes Signallicht mit 2,5 cm Durchmesser installiert, das während der ersten Trainingsphase allerdings nicht verwendet wurde. Zwischen den beiden Hebeln befand sich eine Futterraufe, in die von oben mit einem Dispenser 100 µl Kondensmilch getropft werden konnte. Außerdem befand sich an der den Hebeln gegenüberliegenden Seite an der Decke ein Hauslicht, das die gesamte Box erhellte.

Alle Elemente in der Box konnten über die MED-PC IV Software (Med Associates, Inc., Fairfax, US) einzeln angesteuert werden. Alle Programme für die Steuerung der *operant chambers* sowohl im Training als auch in den Regellern-Aufgaben waren selbst programmiert (Dr. Thomas Enkel, ZI Mannheim).

Der komplette Versuchsaufbau befand sich zusammen mit einem Ventilator in je einem Hängeschrank mit Flügeltüren, damit die *operant chambers* komplett verdunkelt werden konnten. Jede Box war mit einer Kamera ausgestattet, damit man die Tiere beobachten konnte. Nach jedem Training eines Tieres wurde jede Box gereinigt und mit Ethanol desinfiziert.

Habituation

Zu Beginn der Arbeit mit den Tieren in den *operant chambers* wurde mit jedem Tier eine Habituation durchgeführt. Hierzu wurde die Futterraufe mit 20 %iger Kondensmilch befüllt und das Tier für zehn Minuten in die Box gesetzt. Die Tür der Box und auch der Schrank wurden verschlossen. Während der Habituation war das Hauslicht eingeschaltet.

Als nächstes folgten Tage mit Trainingssitzungen in denen der Dispenser verwendet wurde, wobei eine Sitzung pro Tag stattfand. Zwei Sitzungen dienten dazu, dass die Tiere das Doppelklickegeräusch bei Auslösung des Dispensers mit den Kondensmilchtropfen in der Futterraufe verknüpften. Die Tiere erhielten immer 200 µl Kondensmilch. Das Klicken des Dispensers und der damit verbundene Erhalt der Kondensmilch (Belohnung) wurden in der Habituation als jeweils ein *Trial* bezeichnet, die Zeit zwischen den *Trials* als *Intertrialintervall* (ITI). Die Tiere absolvierten 20 *Trials* deren ITIs zufällig zwischen 20 und 100 Sekunden variierten und in denen das Hauslicht eingeschaltet war. Jede Sitzung dauerte 20 Minuten.

Hebeldruck- Training

Auf die Habituation ohne und mit Dispenser folgte das Hebeldruck-Training. Diese Sitzungen sollten die Tiere an das Hebeldrücken heranzuführen. Hierzu wurde der Hälfte der Tiere der

rechte und der anderen Hälfte der linke Hebel präsentiert. Ein *Trial* begann mit der Präsentation des Hebels und endete mit dem Erhalt der Belohnung. Um die Ausgabe der Belohnung zu erreichen, konnte entweder die Ratte den Hebel betätigen oder der/die Experimentator/in konnte eine Antwort der Ratte über die MED-PC IV Software simulieren. Nach der Betätigung des Hebels oder der Simulation wurde der Hebel eingefahren, der Dispenser gab die Kondensmilch aus und damit begann das ITI von zehn Sekunden. Der Lernprozess des Tieres während der ersten Trainingssitzungen begann damit, dass zunächst zufällige Interaktionen des Tieres mit dem Hebel von dem/der Experimentator/in belohnt wurden. Zu Beginn wurde bereits ein Blick der Ratte Richtung Hebel durch eine simulierte Antwort belohnt. Anschließend wurde eine Bewegung Richtung Hebel belohnt, dann ein Schnüffeln am Hebel oder ein Kopfauflegen, danach wenn das Tier eine Pfote auflegte. Am Ende drückte die Ratte den Hebel selbstständig und bekam auch auf diesem Weg die Belohnung. Die Hebeldruck-Sitzungen dauerten maximal 20 Minuten oder waren vorbei, sobald das Tier 50 Belohnungen erhalten hatte. Während dieser Sitzungen war das Hauslicht eingeschaltet. In der ersten Sitzung wurde nur ein Hebel präsentiert, in der darauffolgenden eventuell schon der Hebel auf der gegenüberliegenden Seite. Das hing davon ab, wie gut die Tiere selbstständig in der letzten Sitzung gedrückt hatten. Wenn beide Hebel nacheinander präsentiert wurden, absolvierten die Tiere maximal 30 *Trials* oder 20 Minuten auf einer Seite und dasselbe danach auf der anderen Seite. Wenn alle Tiere beide Hebel selbstständig drückten, war das Hebeldruck-Training vorüber.

Training mit beiden Hebeln

Im Training mit beiden Hebeln wurde den Tieren immer nur ein Hebel in einem *Trial* und zufällig rechts oder links präsentiert. Nun hatten die Tiere zum ersten Mal ein Zeitfenster für ihren Hebeldruck von 15 Sekunden. Wenn die Tiere nicht in der Zeit antworteten, wurde der Hebel eingezogen, es gab keine Belohnung und das ITI von 15 Sekunden begann. Eine fehlende Betätigung des Hebels innerhalb des Zeitfensters wurde als Auslassung bezeichnet. Die Tiere absolvierten 90 *Trials* mit eingeschaltetem Ventilator und ausgeschaltetem Hauslicht. Für die Dauer des *Trials* war ebenfalls zufällig ein Signallicht eingeschaltet, das sich über einem Hebel befand. Die Auslassungen der Tiere wurden erfasst und das Training in diesen Boxen war abgeschlossen, wenn die Tiere in einer Sitzung unter fünf Auslassungen lagen.

Vorbereitung in der Aufgaben-Box

Das weitere Training fand in größeren *operant chambers* statt. Dies ermöglichte einen größeren Bewegungsradius, so dass die zurückgelegten Strecken in Videoanalysen leichter nachvollzogen werden konnten. Der Aufbau der *operant chambers* war derselbe wie in den

bisher verwendeten Boxen. Da es sich um eine Sonderanfertigung handelte (Feinmechanik, Universität Heidelberg, DE) gab es drei Unterschiede (siehe Abbildung 8).

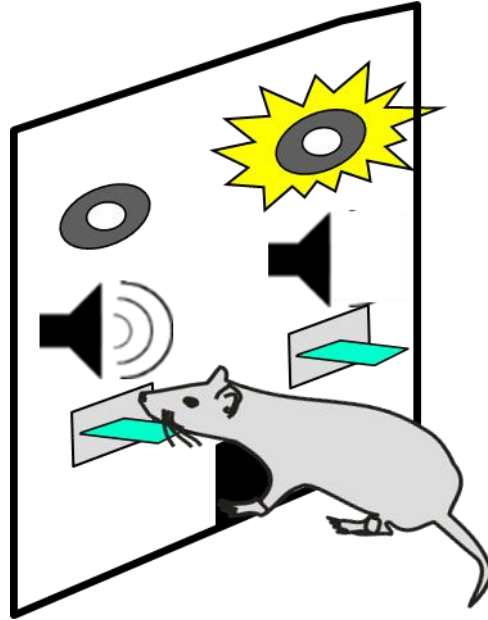


Abbildung 8: Aufbau der Aufgaben-Boxen

Die Aufgaben-Boxen waren größer als die Boxen des Hebeldruck-Trainings. Sie verfügten zusätzlich über einen Lautsprecher über jedem Hebel. Das Signallicht befindet sich über den Lautsprechern. Die Futterraufe liegt genau zwischen den beiden Hebeln. (Quelle: eigene Darstellung)

Die Größe betrug 50 x 34 x 40 cm und der Aufbau war nach oben hin offen. Zwischen beiden Hebeln und den Signallichtern war nun noch auf beiden Seiten ein Lautsprecher installiert. Aufgrund der Größe der Box lagen auch alle Installationen (Med Associates, Inc., Fairfax, US) ein wenig weiter auseinander. Es wurde mit demselben Protokoll für beide Hebel fortgeföhren wie im bisherigen Training. Auch hier wurden die Boxen nach jedem Tier gereinigt und mit Ethanol desinfiziert. Die Tiere erhielten ab jetzt als Belohnung je ein Milchzuckerpellet (45 mg), deswegen wurden sie vor dem ersten Training mit denselben Milchzuckerpellets im Heimatkäfig angeföhrt.

Am ersten Trainingstag wurden drei Pellets in die Raufe gelegt, um die Tiere auf die Raufe aufmerksam zu machen. Als alle Pellets aufgeföhren waren, wurde das Programm gestartet. Die Tiere absolvierten 60 *Trials* mit 20 Sekunden ITI und 20 Sekunden Zeit für einen Hebeldruck. Alle Stimuli (Licht und Lautsprecher) waren ausgeschaltet. Die beiden darauffolgenden Tage liefen gleich ab, nur wurden jeweils 90 *Trials* absolviert. Am vierten Tag folgte derselbe Ablauf mit 90 *Trials*, jedoch mit verkürztem Zeitfenster für den Hebeldruck von

zehn Sekunden. Diese Sitzung wurde so oft wiederholt, bis die Tiere unter zehn Auslassungen lagen. Den meisten gelang das in nur einem Tag.

Um die Tiere vor den Regellern-Aufgaben an die neuen Reize zu gewöhnen, wurden als letztes Training noch zwei Sitzungen durchgeführt, in denen mit jedem *Trialbeginn* ein Signallicht eingeschaltet wurde und aus einem Lautsprecher ein anhaltender klickender Ton zu hören war. Nach drei Sekunden wurde dann ein Hebel präsentiert und es waren wieder zehn Sekunden Zeit, um zu antworten. Das Licht und der Lautsprecher waren bis zur Antwort des Tieres oder zum Einfahren der Hebel nach zehn Sekunden eingeschaltet. Auch hier absolvierten die Tiere 90 *Trials* und waren mit unter zehn Auslassungen bereit für die Regellern-Aufgaben.

3.2.2 Experimente

Eine zeitliche Einordnung der einzelnen Experimente kann Abbildung 9 entnommen werden.

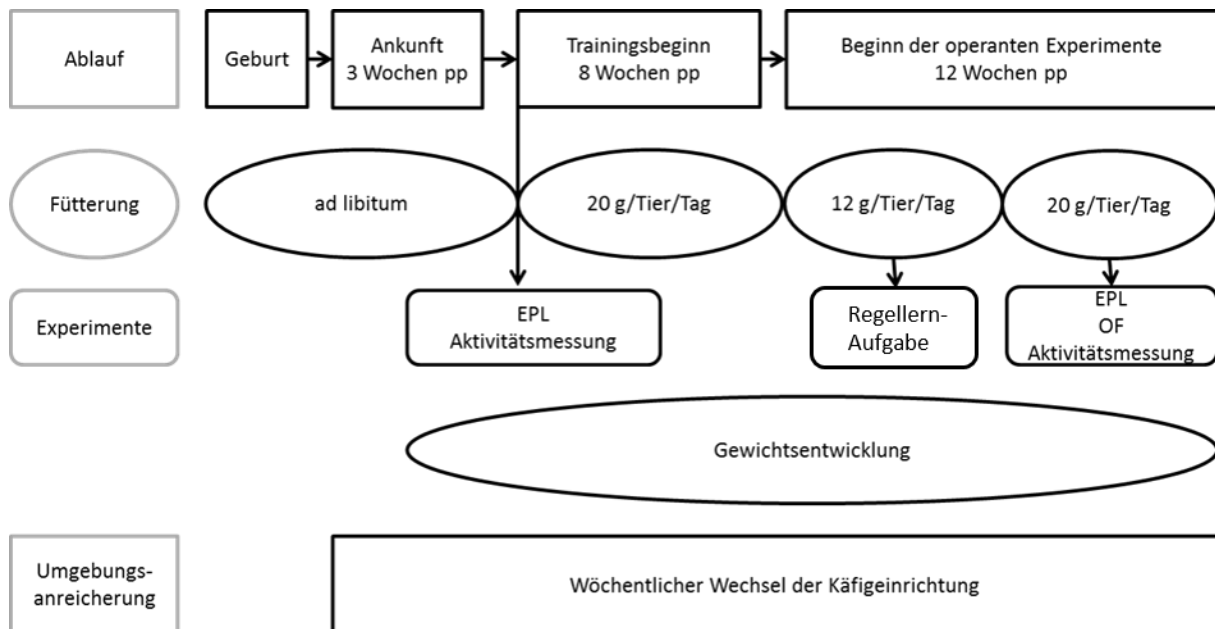


Abbildung 9: Übersicht aller Experimente

Der Ablauf der Experimente wurde in den verschiedenen Kohorten beibehalten. Die Fütterungsmenge orientierte sich am Alter der Tiere (Wochen postpartum (pp)) und an den durchgeführten Experimenten. Die Versuche zum Environmental Enrichment, das Erhöhte-Plus-Labyrinth (EPL), das Offenfeld (OF), und die Aktivitätsmessung, fand vor und/oder nach der Regellern-Aufgabe statt. Die Käfigeinrichtung des Environmental Enrichment wurde wöchentlich gewechselt und kontinuierlich beibehalten. (Quelle: eigene Darstellung)

3.2.2.1 Kontrolleexperimente des *Environmental Enrichment*

Erhöhtes Plus-Labyrinth

Um die Auswirkungen des *Environmental Enrichments* zu überprüfen, wurde ein Test mit einem Erhöhtem Plus-Labyrinth (EPL) durchgeführt. Das EPL misst die Ängstlichkeit von Labortieren. Dabei wird die Aversion der Tiere sich in offenen Räumen aufzuhalten sowie

deren Tendenz, sich an eine berührende Fläche anzuschmiegen (Thigmotaxis) gemessen. Experimente mit Ratten, die mit *Environmental Enrichment* aufwuchsen zeigen, dass diese Tiere im Vergleich zu normal gehaltenen Ratten weniger ängstlich sind (Galani et al. 2007).

Dieser Test fand zweimal statt. Einmal, bevor die Tiere mit dem Training begannen und einmal nachdem sie die Regellern-Aufgabe vollendet hatten. Der Test fand auf einer erhöhten (50 cm) Apparatur statt, die wie ein Plus geformt war. Zwei gegenüberliegende Arme waren geschlossen, die zwei anderen waren offen. Abbildung 10 zeigt alle Abmessungen. Das EPL wurde frei im Raum platziert und das Licht wurde so eingestellt, dass auf den offenen Armen eine Helligkeit von 120 Lux, im Zentrum 100 Lux und in den geschlossenen Armen 35 Lux erzielt wurde. Die Tiere wurden für jeweils fünf Minuten auf das EPL gesetzt, zu Beginn mit dem Blick in Richtung eines offenen Armes. Nach jedem Tier wurde das EPL gereinigt und mit Ethanol desinfiziert. Es wurden Videoaufnahmen gemacht und im Anschluss die Zeit, die ein Tier auf dem offenen bzw. geschlossenen Arm verbrachte, gemessen. Außerdem wurden die Eintritte in den offenen sowie den geschlossenen Raum gezählt. Ein Eintritt und somit der Beginn der Zeitmessung war nur gültig, wenn sich alle vier Pfoten im jeweiligen Arm befanden. Zusätzlich wurde gezählt, wie oft sich die Tiere vom geschlossenen Arm in den offenen Arm streckten und wie oft sie den Kopf über die Kante des offenen Armes hinausbewegten.

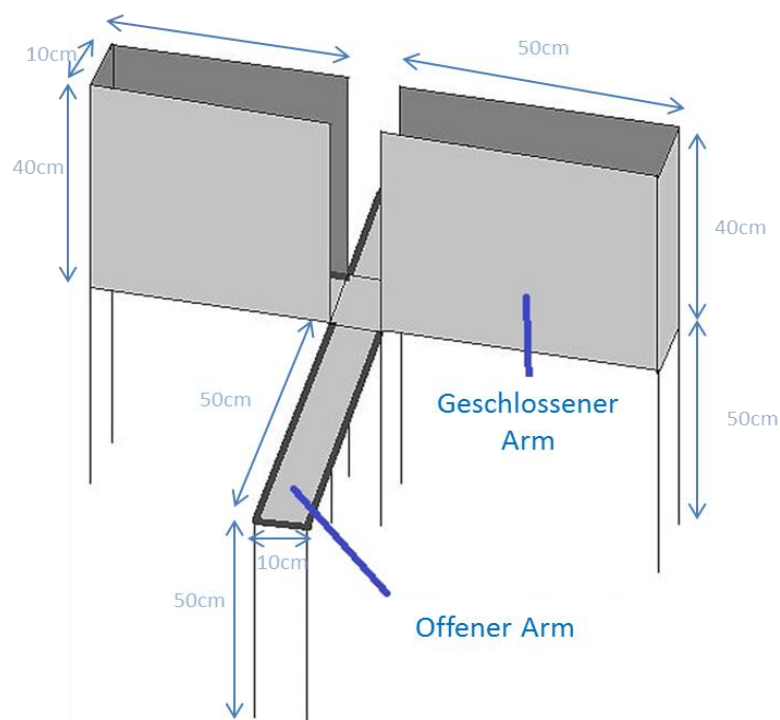


Abbildung 10: Schematische Darstellung des Erhöhten-Plus-Labyrinths

Zwei Arme des Labirynths sind offen und verfügen über keine Randbegrenzung. Die Tiere können den Kopf über die Kante strecken. Über die Abgrenzung der geschlossenen Arme können die Tiere nicht hinausblicken, auch nicht wenn sie sich aufrichten. (Quelle: eigene Darstellung)

Offenfeld

Der Offenfeld-Test wurde zur Aktivitätsmessung der Tiere in einer neuen Umgebung durchgeführt und fand in der Woche nach dem zweiten EPL Test statt. Dieser Test diente ebenfalls als Kontrollexperiment, um die Auswirkungen des *Environmental Enrichments* zu untersuchen. Auch hier zeigen vorangegangene Experimente, dass Tiere, die mit *Environmental Enrichment* aufwachsen, ihre lokomotorische Aktivität schneller reduzieren als Tiere, die unter normalen Laborbedingungen gehalten werden (Brenes et al. 2009). Das Offenfeld war 50 x 50 cm groß und mit 35 Lux beleuchtet. Die Tiere wurden für 30 Minuten hineingesetzt und die zurückgelegte Strecke wurde alle zwei Minuten durch ein Videotrackingssystem (Viewer3, Bioobserve GmbH, Bonn, DE) erfasst. Nach jedem Tier wurde das Offenfeld gereinigt und mit Ethanol desinfiziert.

Aktivitätsmessung im Heimatkäfig

Zur Messung der Aktivität im Heimatkäfig wurden die Bewegungen in den kompletten Käfigen 48 Stunden über einen Infrarotsensor (MOUSE-E-MOTION Universal Data Logger, INFRA-E-MOTION GmbH, Hamburg, DE) erfasst. Ziel dieser Messung war es, Unterschiede in der Aktivität der Tiere mit und ohne *Environmental Enrichment* feststellen zu können. Da der Sensor und dessen Käfigaufsatz zur Befestigung eigentlich für kleinere Käfige vorgesehen waren, wurde er im Versuchsaufbau höher (45 cm) und genau in die Mitte des Käfigs gehängt, sodass er die komplette Grundfläche des Käfigs abdecken konnte. Der Sensor führte jede Sekunde eine Messung durch und loggte jede wahrgenommene Bewegung (1). Fand keine Bewegung in dieser Sekunde statt, wurde dies ebenfalls aufgezeichnet (0). Die Summe der Detektionen wurde in fünfminütigen Intervallen ausgegeben.

3.2.2.2 Regellern-Aufgaben

In allen Verhaltensaufgaben war der generelle Ablauf in der *operant chambers* gleich, das heißt es gab eine identische *Trial*-Struktur und dieselben Stimuli. Nur wurden unterschiedliche Regeln belohnt und die Tiere durchliefen unterschiedlich viele Aufgaben.

Jedes Experiment bestand aus 300 *Trials* und jeder *Trial* hatte denselben Ablauf (siehe Abbildung 11). Ein *Trial* begann mit dem Einschalten eines Signallichts und eines Lautsprechers wie im letzten Training. Die Kombination von aktivem Licht und aktivem Lautsprecher war durch eine pseudorandomisierte Liste stets festgelegt. Ziel war es, die zufällige Belohnung der *win-stay-lose-shift*-Strategie und Platz-Strategien (siehe Kapitel 4.2) bei sensorischen Regeln zu vermeiden. Das Licht und der Ton wurden z.B. nie häufiger als dreimal in Folge auf derselben Seite eingeschaltet und die Präsentation der beiden Seiten war

insgesamt gleich häufig. Zusätzlich gab es keine Wiederholung derselben Konfiguration direkt hintereinander.

Nach drei Sekunden wurden dem Tier nun erstmals beide Hebel gleichzeitig präsentiert. Eine Belohnung erhielt es nur, wenn die Antwort nach der aktuellen Regel korrekt war. Mit dem Hebeldruck oder nach Ablauf der zehn Sekunden Antwortzeit wurden beide Hebel

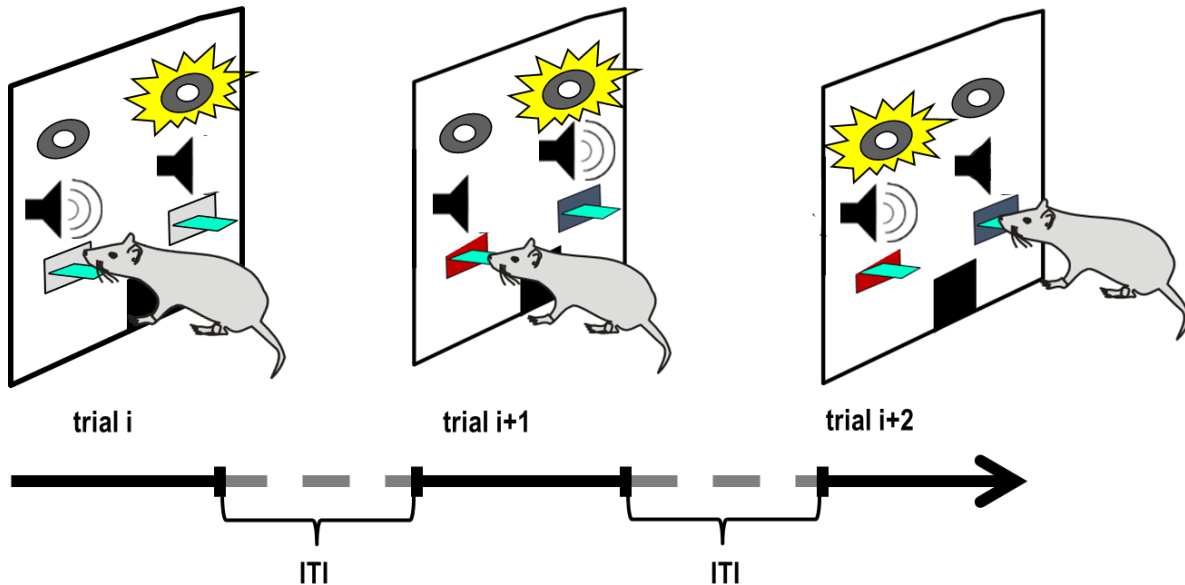


Abbildung 11: Ablauf eines *Trials*

Der *Trial* beginnt mit dem Einschalten von Lautsprecher und Signallicht (links). Nach drei Sekunden werden beide Hebel ausgefahren und nach dem Hebeldruck wieder eingefahren. Dann beginnen 20 Sekunden *Intertrialintervall* (ITI). Der nächste *Trial* beginnt nach den ITI (mittig). Dieser Ablauf wiederholte (rechts) sich dann über die komplette Sitzung. (Quelle: eigene Darstellung)

eingefahren, Licht und Ton wurden ausgeschaltet und ein 20 s ITI begann. Danach begann der nächste *Trial* (siehe Abbildung 11). Bei korrekter Antwort wurde eine Belohnung ausgegeben, ansonsten nicht (deterministisches Belohnungsfeedback). Alle Experimente wurden auf Video aufgenommen (Image Acquisition Toolbox, MATLAB R2017a, Natick, US).

Eine Regel galt als gelernt, wenn das Tier an zwei aufeinanderfolgenden Tagen das Kriterium von 18 richtigen Antworten innerhalb eines Fensters von 20 Antworten schaffte. Das galt ebenfalls, wenn laut der Strategiedetektion (siehe Auswertung der Regellern-Aufgaben Kapitel 3.2.2.2, Seite 38) in einer Sitzung mehr als 50 % der *Trials* mit der zur Regel passenden Strategie erklärt werden konnten. Sobald das Tier eines der beiden Kriterien erreicht hatte, wurde die Regel in der nächsten Sitzung geändert oder der Versuch war zu Ende.

Über die MED-PC IV Software wurden folgende Daten für jeden *Trial* gespeichert:

- die richtigen und falschen Antworten (je nach Regel) und die Auslassungen insgesamt
- auf welcher Seite das Signallicht eingeschaltet war

- auf welcher Seite der Ton eingeschaltet war
- in welchem *Trial* eine Auslassung stattfand
- auf welcher Seite das Tier gedrückt hat
- Reaktionszeit: Zeit zwischen Ausfahren der Hebel und Hebeldruck

In den folgenden Abschnitten sind die einzelnen Regeln aufgelistet, die in den Experimenten verwendet wurden. Diese Regeln enthalten zum Teil einen Stimulus der befolgt oder ignoriert werden muss. Es gibt Regeln, die keinen Stimulus enthalten.

Auditorische Regeln

Ton-Regel: Das Tier erhielt immer dann eine Belohnung, wenn der Hebel gedrückt wurde, über dem der Lautsprecher ein anhaltendes Klick-Geräusch ausgab.

Stille-Regel: Das Tier erhielt immer dann eine Belohnung, wenn der Hebel gedrückt wurde, über dem der Lautsprecher ausgeschaltet war.

Visuelle Regeln

Licht-Regel: Das Tier erhielt immer dann eine Belohnung, wenn der Hebel gedrückt wurde, über dem das Licht eingeschaltet war.

Dunkelheits-Regel: Das Tier erhielt immer dann eine Belohnung, wenn der Hebel gedrückt wurde, über dem das Licht ausgeschaltet war.

Platz-Regeln

Rechts-Regel: Das Tier erhielt immer dann eine Belohnung, wenn der rechte Hebel gedrückt wurde.

Links-Regel: Das Tier erhielt immer dann eine Belohnung, wenn der linke Hebel gedrückt wurde.

Alternieren-Regel

Das Tier erhielt immer dann eine Belohnung, wenn abwechselnd der linke und der rechte Hebel gedrückt wurden.

Win-stay-lose-shift-Regel (WSLS)

Bei Erhalt einer Belohnung sollte dieselbe Seite beibehalten werden. Wenn keine Belohnung ausgegeben wurde, sollte die Seite gewechselt werden. Diese Regel wurde probabilistisch durchgeführt, da sie sonst nicht von einer Platz-Regel zu unterscheiden wäre. Bei einer

richtigen Antwort gab es in 80 % der Fälle eine Belohnung und in 20 % nicht. Bei falscher Antwort gab es in 20 % der Fälle eine Belohnung in 80 % nicht.

Zufällige Belohnung

Es gab unabhängig von der Antwort des Tieres immer in 50 % der Fälle eine Belohnung und in 50 % nicht.

Regellern-Paradigma

Ein Teil der Tiere (N=36 Ratten gehalten in Standardumgebung; N=24 Ratten gehalten mit *Environmental Enrichment*) durchlief vier verschiedene Regeln in identischer Reihenfolge. Ein Regelwechsel erfolgte nach Erreichen des Performanzkriteriums (s.o.). Jedes Tier durchlief die Aufgaben also in seiner individuellen Geschwindigkeit. Bei der ersten Regel wurde das Tier immer nur belohnt, wenn es den Hebel drückte, über dem kein Signallicht eingeschaltet war (Dunkelheits-Regel).

Danach folgte eine Platz-Regel. Das Tier musste nun dauernd nur rechts oder nur links drücken, um eine Belohnung zu erhalten. Welche Seite dem jeweiligen Tier zugeteilt wurde, hing davon ab, ob das Tier während der Dunkelheits-Regel die Strategie links drücken oder rechts drücken vermehrt angewendet hatte. Die weniger gedrückte Seite wurde als nächste Regel ausgewählt.

Als dritte Regel sollte unabhängig von den Signallichtern und Lautsprechern abwechselnd rechts und links gedrückt werden (Alternieren) und als letzte Regel musste immer der Hebel ausgewählt werden, über dem der Ton nicht zu hören war (Stille-Regel).

Insgesamt 16 Tiere wurden aus der Statistik ausgeschlossen. Bei neun Tieren war die Futterraufe durch verklebte Futterpellets verstopft, so dass die Tiere trotz richtiger Antwort keine Belohnung mehr erhielten. Drei Tiere konnten das Kriterium von 18 richtigen Antworten im Fenster von 20 Antworten auch nach etlichen Sitzungen nicht erreichen und wurden deshalb ebenfalls ausgeschlossen. Probleme mit der Med-PC Software hatte den Ausschluss von vier Tieren zur Folge (entweder ein Absturz der Software oder eine falsche Eingabe des/der Experimentators/in).

Auswertung der Regellern-Aufgaben

Mithilfe von Matlab-Skripten (Skripte geschrieben von Florian Bähler in MATLAB R2017a, Natick, US) wurde das Antwortverhalten ausgewertet. Für jede Entscheidung der Ratte, ob links oder rechts gedrückt wurde, wurde getestet, ob sie mit einer der acht naheliegenden Strategien (Links/Rechts, Licht/Dunkelheit, Ton/Stille, Alternieren, Win-stay-lose-shift)

konform war. Ziel war herauszufinden, ob Ratten lange Sequenzen einer Strategie anwenden und ob diese Sequenzen länger sind, als bei einer zufälligen Bestimmung. Der Plan der Ratte zur Lösung der gestellten Aufgabe wurde damit sichtbar gemacht. Wann eine Ratte welche Strategie für welchen Zeitabschnitt austestet und in welcher Abfolge die Strategien getestet werden, kann anhand der Auswertung graphisch dargestellt werden (siehe Abbildung 12).



Abbildung 12: Detektierte Strategiesequenzen

Die einzelnen *Trials*, die einer Strategie zugeordnet werden, bekommen einen bunten Punkt als Markierung in der Farbe der jeweiligen Strategie (rot \triangleq Rechts-Strategie, orange \triangleq Ton-Strategie, gelb \triangleq Licht-Strategie, grün \triangleq Links-Strategie). Die heller bzw. dunkler getönten Punkte am Anfang und Ende der Strategiesequenzen stellen die einzelnen Varianten bei Überlappungen oder unterschiedlicher Länge der Strategiesequenzen dar. Dieses Tier beginnt mit der Rechts-Strategie, wechselt dann zur Ton-Strategie und danach zur Licht-Strategie usw. (Quelle: eigene Darstellung)

Für alle Strategien wurde hierbei überprüft, ob sie für eine bestimmte *Trialsequenz* wahrscheinlicher war als alle anderen Strategien oder zufälliges Tastendrücken. Wenn die Zielstrategie für eine bestimmte Anzahl vorkam (z.B. zehn *Trials* infolge), wurde anhand der kumulativen Binominalverteilung getestet, ob sie im Vergleich zur zweithäufigsten Strategie (z.B. sechs aus zehn) überzufällig häufig vorkam. Die kürzeste Strategiesequenz, die vom Algorithmus aufgrund der Binominalverteilung erfasst werden kann, liegt bei sechs *Trials*.

Sequenzen, in denen das Tier in mehr als zwei aufeinanderfolgenden *Trials* der Strategie nicht folgte, wurden gestrichen.

In manchen Fällen war innerhalb einer langen Strategiesequenz eine kurze Strategiesequenz einer anderen Strategie zu detektieren. In diesem Fall wurde geprüft, ob die kurze Strategiesequenz wahrscheinlicher war, als die Strategie der langen Indexsequenz. In diesem Fall wurde die Indexsequenz ebenfalls gestrichen.

Wenn mehrere überlappende Sequenzen einer Strategie detektiert wurden, wurde diejenige ausgewählt, die sich am besten von Alternativstrategien abgrenzen ließ (d.h. die Sequenz mit dem niedrigsten p-Wert in Bezug auf die zweithäufigste Strategie).

Während die Tiere eine Platz-Regel lernten, musste die Erkennung der *win-stay-lose-shift*-Strategie deaktiviert werden, um die Detektion der Platz-Strategie zu ermöglichen. Beiden Strategien sind aufgrund des deterministischen Feedbacks nicht unterscheidbar. In den Video-Tracking-Daten war jedoch zu erkennen, dass die Bewegungsmuster der Tiere klar dafür sprachen, dass die Tiere Platz-Strategien und nicht eine *win-stay-lose-shift*-Strategie anwendeten (siehe Kapitel 3.2.3). Für alle anderen Regeln war diese Anpassung des Detektionsalgorithmus nicht erforderlich.

Die theoretisch ebenfalls mögliche *win-shift-lose-stay*-Strategie (bei Erhalt einer Belohnung wird die Seite gewechselt und bei Ausbleiben einer Belohnung wird die Seite beibehalten) wurde nicht berücksichtigt, da sich in der Literatur weniger Hinweise fanden, dass Ratten dieses Verhalten zeigen (Evenden und Robbins 1984). Im Zusammenhang dieser Arbeit durchgeführte präliminäre Analysen ergaben ebenfalls keine Hinweise auf die Anwendung dieser Strategie.

Aufgrund von acht möglichen Strategien bei zwei Antwortmöglichkeiten (rechter und linker Tastendruck) bestehen immer wieder hohe Korrelation zwischen einzelnen Strategien, auch wenn das Tier streng nur eine Strategie verfolgt. Daher sind klassische Performanzkriterien (selbst bei einem Kriterium von 18/20) nicht immer aussagekräftig bezüglich der tatsächlichen Performanz des Tieres. Für die Erfassung der Performanz diente deshalb die Prozentzahl der *Trials*, die durch eine bestimmte Strategie auf Grundlage des oben beschriebenen Algorithmus erklärt werden konnte.

3.2.3 Videotracking

Alle Sitzungen der Regellern-Aufgaben wurden in Draufsicht über eine Nachtsicht-USB-Kamera (ELP Ailipu Technology Co. Ltd., Guangdong, CN) in der Box und mithilfe der Image Acquisition Toolbox aufgenommen (MATLAB R2017a, Natick, US). Um eine bessere Detektierbarkeit der Tiere zu erreichen, wurde eine Markierung entlang der Wirbelsäule angebracht. Dazu wurden die Tiere vor Beginn der Regellern-Aufgaben mit schwarzer Cremehaarfarbe (Wella Professionals, Darmstadt, DE) gefärbt. Als Ergänzung zu den gesammelten Verhaltensantworten sollte untersucht werden, ob die Bewegungsmuster der Tiere zusätzliche Informationen über Verhaltensstrategien liefern können. Genauer sollte überprüft werden, ob das Videotracking weitere, von den Verhaltensantworten unabhängige Belege für Hypothese des vermuteten Lernens auf Strategieebene liefert. Es soll ggf. ein vertieftes Verständnis für die zugrundeliegenden Lernprozesse ermöglichen (z.B. Regulation vom Aufmerksamkeitsprozessen). In Abbildung 13 ist der Ablauf der Verarbeitung der aufgenommenen Videos einzusehen.

Vier Tiere wurden aus der Statistik ausgeschlossen, da der Versuchsaufbau aufgrund der angebrachten Kamera nach oben hin offen war. Diese Tiere sprangen aus der Box, mussten den weiteren Versuchsablauf mit einem geschlossenen Aufbau absolvieren und ein Filmen war somit nicht mehr möglich.

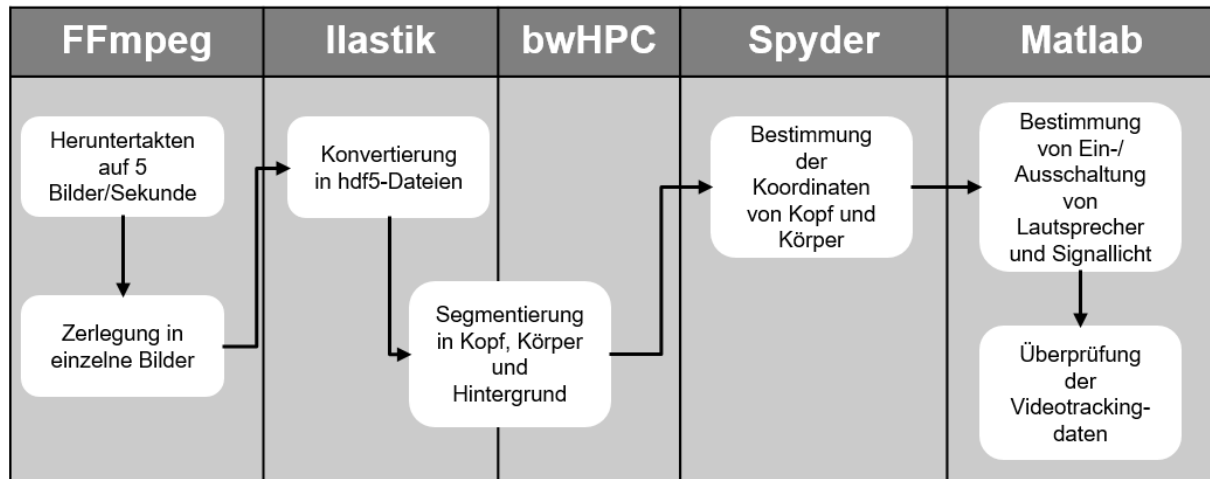


Abbildung 13: Verarbeitung der Videotrackingdaten

Das aufgenommene Video wurde schrittweise bearbeitet um letztlich Position und Blickwinkel des Tieres zu erhalten. Die Verarbeitung der Daten fand mit unterschiedlichen Programmen (FFmpeg, Ilastik, Spyder, Matlab) und den Hochleistungsrechnern des Karlsruher Instituts für Technologie (bwHPC) statt. (Quelle: eigene Darstellung)

Vorbereitung

Das aufgenommene Video wurde mit Hilfe des Programms FFmpeg (<https://ffmpeg.org/>) von 30 Bildern pro Sekunde auf fünf Bilder pro Sekunde heruntergetaktet und in Graustufen umgewandelt, da sonst die anfallende Datenmenge zu groß gewesen wäre, um verarbeitet werden zu können. Danach wurde das mp4-Format-Video in einzelne Bilder zerlegt.

Segmentierung

Für das Tracking wurde im Anschluss die Bildverarbeitungssoftware Ilastik (Ilastik 1.2.0, <https://www.ilastik.org/>) verwendet, mit der die erstellten Bilder zuerst konvertiert und danach segmentiert wurden. Hierfür wurde das Programm zunächst darauf trainiert, die Bilder in einzelne Segmente zu gliedern. In einer Sammlung von Einzelbildern, auf denen die Tiere in unterschiedlichen Positionen abgebildet waren, wurden der Körper der Ratte, der Kopf der Ratte und der Hintergrund als Ganzes in grün, rot und blau markiert. Das Programm identifiziert anhand dieser Beispielbilder die Körperteile der Tiere in allen weiteren Bildern, die zur Klassifikation präsentiert werden. Da dieser Schritt aufgrund der vielen Bilder (ca. 39 000 Bilder pro Video) eine sehr hohe Rechenleistung erforderte, wurde diese Berechnung mithilfe des bwHPC-Supports (Alexander Balz, Universität Heidelberg, DE) auf den

Hochleistungsrechnern des bwUniClusters (<http://www.bwhpc-c5.de/>, Karlsruher Institut für Technologie/KIT, DE) durchgeführt.

Auf Grundlage der Segmentierung konnte mithilfe der Software Spyder (<https://www.spyderide.org/>) mit einem Python-Skript (<https://www.python.org/>, Skript geschrieben von Steffen Wolf, Universität Heidelberg, DE) alle 200 ms der Aufenthaltsort in 2D-Koordinaten, die Distanz des Tieres zum Signallicht und dessen Blickwinkel (über die Verbindung von Kopf zum Körper und der Verbindung Signallicht zum Körper) berechnet werden. Da nicht bei allen Bildern eine korrekte Segmentierung vorgenommen werden konnte (z.B., weil das Tier ein Signallicht verdeckte oder der Kopf nicht detektiert werden konnte), wurden die Ergebnisse der Segmentierung systematisch überprüft. Bei den ersten 1000 Bildern jeder Segmentierung wurden falsch segmentierte Bilder gezählt und die Fehlerraten ermittelt. In Einzelfällen (d.h. bei sehr hohen Fehlerraten) musste das Programm zusätzlich mit den betreffenden Bildern trainiert werden (siehe oben). Dadurch konnte eine Fehlerrate von 7,1 % ermittelt werden (Mdn=71/1000 Bilder, $P_{25}/P_{75}=50.5/107.0$, $SD=48.577$). Weitere Trainings Schritte erbrachten keine Verbesserung der Segmentierung.

Überprüfung der Videotrackingdaten

Mit Hilfe eines Matlab-Skripts wurde ermittelt, zu welchem Zeitpunkt die beiden Signallichter ein- und ausgeschaltet wurden. Dazu wurden in den Bilddaten die Grauwerte an den bekannten Koordinaten der Lichter analysiert.

Alle Daten wurden über ein weiteres Matlab-Skript (alle Skripte Dr. Florian Bähner, ZI Mannheim, DE) in Matlab importiert und die Dauer der eingeschalteten Signallichter mit den von Med PC IV gemessenen Reaktionszeiten des Tieres verglichen. Bei nicht übereinstimmenden Daten der ein- und ausgeschalteten Signallichter und der Reaktionszeiten wurden die fehlerhaften *Trials* identifiziert, mit den Bilddateien die korrekten Zeitpunkte des Ein- und Ausschaltens der Signallichter bestimmt und in den Daten korrigiert. Als Qualitätsmaß diente die Korrelation (Pearson) zwischen der von Med-PC IV gemessenen Reaktionszeiten und der im Videotracking bestimmten Dauer der eingeschalteten Signallichter (Mdn=0.995, $P_{25}/P_{75}=0.987/0.998$, $SD=0.025$). Danach wurden verschiedene Parameter der Videotrackingdaten untersucht.

Videoauswertung mithilfe von Matlab

Um die aufgenommenen Videos als mögliche weitere Informationsquelle für die Bestätigung des Lernens der Tiere auf Strategieebene zu verwenden, wurden zunächst mehrere Videos von verschiedenen Tieren, die unterschiedliche Regeln lernten, in Echtzeit betrachtet. Es

wurden die Bewegungsmuster der Tiere bei den verschiedenen Strategien analysiert, dabei sind Orientierungsreaktionen beim Einschalten des Lichts und des Lautsprechers aufgefallen. Ziel war es herauszufinden, ob diese Reaktionen aufmerksamkeitsmoduliert sind (Pearce und Mackintosh 2010; Pearce und Hall 1980). Deswegen wurden im nächsten Schritt mehrere Bewegungsparameter definiert, die mithilfe von selbstgeschriebenen Matlabskripten (Skripte geschrieben von Florian Bähner) anhand der obengenannten Parameter (d.h. 2D-Koordinaten, Distanz & Blickwinkel zwischen Ratten und Lichtern) berechnet wurden.

In die Statistik dieser Arbeit gingen folgende Parameter ein:

- Die Winkelsumme der Kopfbewegung in der Sekunde nach dem Hebeldruck (hsum; Hin- und Herschauen zwischen Hebel und Futtertrog)
- Der Median der Position des Tieres während des *Intertrialintervalls* (pos)
- Wenn sich das Tier in den letzten drei Sekunden des *Intertrialintervalls* in der gegenüberliegenden (d.h. alternierenden) Seite der Box aufhielt wurde dieser *Trial* mit einer (1) gekennzeichnet, ansonsten mit einer (0) (alt)
- Der/die minimale Blickwinkel/Kopfausrichtung in Bezug auf ein für eine Strategie relevantes Merkmal (z.B. bei der Ton-Regel, die Seite auf der der Lautsprecher aktiv ist) in der Sekunde nach Einschalten des Signallicht und Lautsprechers (wmin). Dies ist ein Maß für die Orientierungsreaktion des Tiers nach Beginn des *Trials*/Sinnesreizes.
- Der Median des/der Blickwinkels/Kopfausrichtung abhängig von der relevanten Seite in der Sekunde nach Einschalten des Signallichts und Lautsprechers (wmed)

3.3 Statistische Methoden

Die statistische Analyse der Daten erfolgte mit Matlab (MATLAB R2017a, Natick, US), IBM SPSS Statistics (IBM, Armonk, US) und Prism (GraphPad Software Inc., San Diego, US, Version 5). Mithilfe dieser Programme und PowerPoint (Microsoft Cooperation, Redmond, US) wurden Abbildungen erstellt. Parametrische Tests wurden bei Normalverteilung der Daten verwendet, ansonsten wurden nicht-parametrische Tests eingesetzt. Die Normalverteilung wurde mithilfe des Shapiro-Wilk-Tests überprüft. Bivariate Korrelationen wurden je nach Daten entweder mittels Pearson- oder Spearman-Test ermittelt. Die jeweils eingesetzten statistischen Tests werden bei den Resultaten aufgeführt, darüberhinausgehende relevante Informationen zu einzelnen statistischen Verfahren werden in den folgenden Abschnitten beschrieben.

Detektion von abrupten Änderungen in Zeitreihen:

Die Datenuntersuchung auf abrupte Veränderungen fand mit gepaarten angepassten Regressoren für die kumulative Summe (*Paired Adaptive Regressors for Cumulative Sum/PARCS*) (Toutounji und Durstewitz 2018) statt. Mit dieser Methode wird der Zeitpunkt bestimmt, an dem die Ratte ihr Verhalten abrupt ändert. Beispielhaft ist in Abbildung 14 zu sehen, wie ein Tier während der Dunkelheits-Regel antwortet und die Performanz des Tieres wird dargestellt. Es testet zuerst in vielen kürzeren Sequenzen verschiedene Strategien (siehe Punktstrahl Abbildung 14 oben) aus. Der Zeitpunkt, an dem es immer häufiger den Hebel drückt, über dem das Licht ausgeschaltet ist (mit violetten Punkten gekennzeichnet), ist als Tiefpunkt ungefähr bei *Trial* 2000 zu erkennen. Ab diesem Zeitpunkt wird immer häufiger der korrekte Hebel gedrückt, was ebenfalls am violett markierten Punktstrahl ab *Trial* 2000 zu erkennen ist.

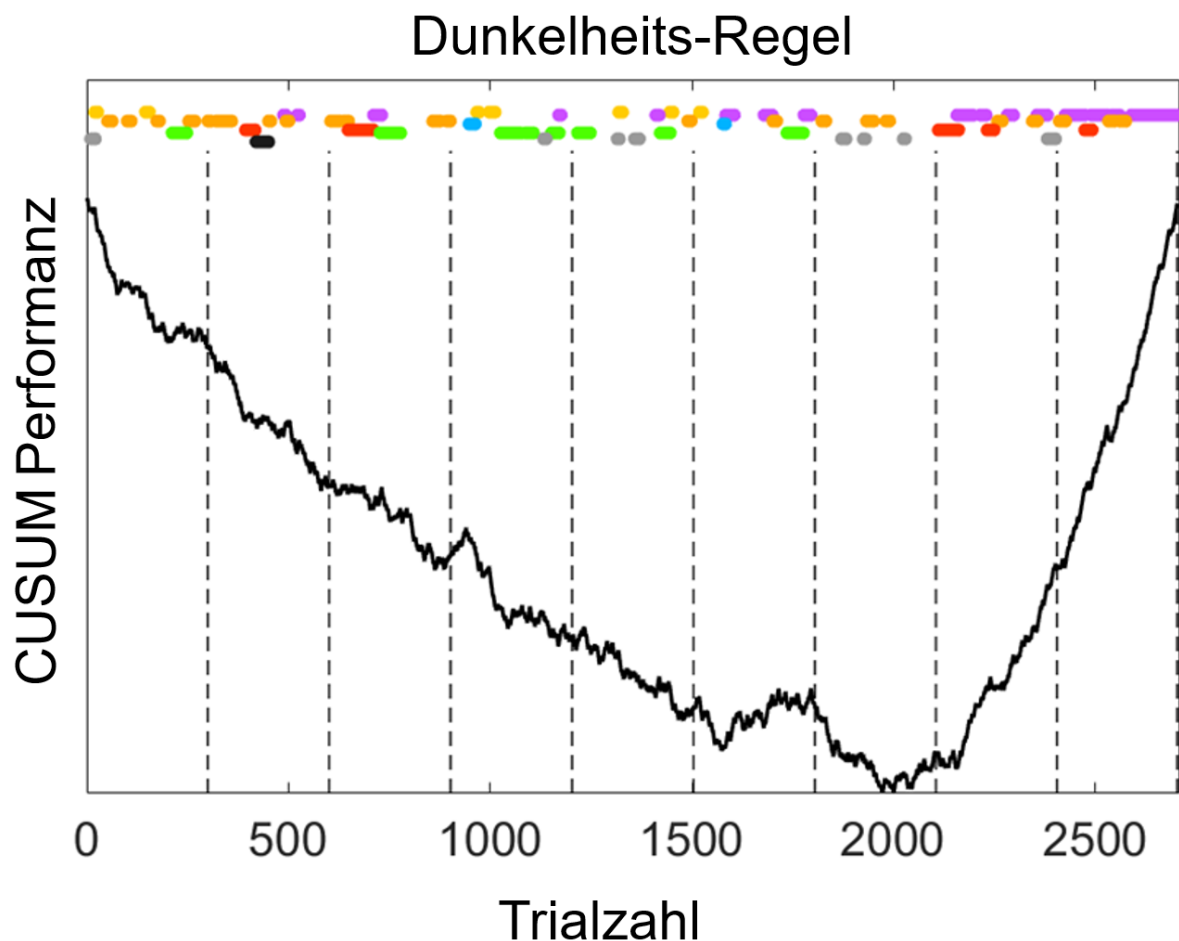


Abbildung 14: CUSUM (*Cumulative sum*) -Plot der Performanz

Alle Trials der Dunkelheits-Regel eines Tieres mit den detektierten Strategiesequenzen sind im Punktstrahl ganz oben zu erkennen. Die kumulative Summe der Differenz des aktuellen Werts vom Performanz-Mittelwert dieses Tieres ist in einem Liniendiagramm dargestellt. Der *change point* ist ungefähr bei *Trial* 2000. (Quelle: eigene Darstellung)

Mathematisch werden sogenannte *change points* (CPs) bestimmt, die abrupte Veränderungen einer Zeitreihe darstellen. Zur Darstellung werden sogenannten CUSUM-Plots (kumulative Summe der Differenz des aktuellen Werts – d.h. korrekte oder falsche Entscheidung – vom Performanz-Mittelwert) verwendet. Mit Hilfe von PARCS kann untersucht werden, ob eine abrupte Veränderung der Zeitreihe statistisch signifikant ist. Es können auch mehrere abrupte Änderungen, also mehrere CPs, detektiert werden.

Gruppenvergleich von Mittelwerten:

Zum Vergleich von Mittelwerten verschiedener Gruppen (z.B. zwischen Kennwerten der einzelnen Regellern-Aufgaben) wurde eine einfaktorische Varianzanalyse herangezogen. Aufgrund von Inhomogenität der Varianzen wurde eine Welch-ANOVA mit anschließendem Games-Howell-Test (aufgrund ungleicher Gruppengröße) durchgeführt. Daten, die nicht metrisch skaliert oder nicht normal verteilt waren, wurden mit einem Kruskal-Wallis-Test mit anschließendem Bonferroni-post-hoc-Test analysiert. Zur Testung der Homogenität der Varianzen wurde eine Levene-Statistik benutzt. Wurden zwei Gruppen miteinander verglichen diente ein Zweistichproben-t-Test bei normalverteilten, metrischen Daten und ein Mann-Whitney-U-Test bei nicht-normalverteilten oder intervallskalierten Daten. Die Effektstärke r wurde passend zum Mann-Whitney-U-Test (für den Unterschied zwischen zwei Medianen) aus der standardisierten Teststatistik des entsprechenden Tests (z) und der Fallzahl (N) berechnet ($r=z/\sqrt{N}$). Laut Cohen gelten r -Werte unter 0.3 als kleine Effekte, Werte zwischen 0.3 und 0.5 als mittlere und Werte größer als 0.5 als starke Effekte (Cohen 1988).

Regressionsanalysen

Um den Zusammenhang zwischen einer abhängigen Variablen, zum Beispiel eines CPs, und mehrerer Prädiktorvariablen zu untersuchen, wurde eine multiple lineare Regression durchgeführt. Diese Untersuchung fand sowohl mit dem gesammelten Antwortverhalten (der Med PC-Software) als auch mit den Videotrackingdaten statt.

Die Daten müssen hierfür verschiedene Voraussetzungen erfüllen, die zuvor untersucht werden:

- Die lineare Beziehung zwischen den Variablen und die Homoskedastizität wird getestet. Hierfür werden in einem Streu-Diagramm die unstandardisierten und vorhergesagten Werte gegen die studentisierten Residuen aufgetragen.
- Anzahl und Stärke der Ausreißer wird ermittelt. In der fallweisen Diagnose werden Ausreißer außerhalb von drei Standardabweichungen identifiziert. Die studentisierten ausgeschlossenen Residuen werden ebenfalls auf eine Abweichung von +/- drei

untersucht. Die Hebelwerte werden mit Hilfe des Grenzwertes 0.2 bestimmt (Huber 1981). Die Cook-Distanz wird bestimmt, bei der ein Grenzwert bei eins einen Ausreißer markiert. Ein Wert wird ausgeschlossen, wenn er durch mindestens zwei dieser Methoden als Ausreißer identifiziert wird.

- Die Unabhängigkeit der Residuen wird mit der Durban-Watson-Statistik getestet.
- Es darf keine Multikolarität vorliegen. Dies wird mit dem Konditionsindex und der Überprüfung der Toleranz/des VIF (Varianz- Inflations- Faktors) realisiert.
- Die Normalverteilung der Residuen wird mit einem Histogramm der standardisierten Residuen mit einer eingezeichneten Normalverteilungskurve und einem P-P-Plot getestet. Um Ausreißer am Rand einer Datengruppe zu identifizieren, wird ein Q-Q-Plot aufgetragen. Zusätzlich wird ein Shapiro-Wilk-Test durchgeführt. Nicht normalverteilte Residuen sind aber unproblematisch (Lumley et al. 2002), weshalb diese Voraussetzung nicht unbedingt erfüllt werden muss.

Die Anpassungsfähigkeit der Modelle wurde durch das korrigierte R^2 festgelegt. Eine geringe Varianzaufklärung liegt laut Cohen bei einem Wert ab 0.02 vor, mittlere Varianzaufklärung bei einem Wert ab 0.13 und hohe Varianzaufklärung ab einem Wert von 0.26 (Cohen 1988).

4 Ergebnisse

4.1 Überprüfung der Vorhersagen von Lernen auf *state-action-pair*-Ebene

Viele Lernprozesse können mittels des von Sutton und Barto beschriebenen *reinforcement learnings* erklärt werden. Hierbei wird durch Versuch und Irrtum das langfristig optimale Antwortverhalten gelernt (i.S.v. Belohnungsmaximierung) (siehe auch Kapitel 2.5) (Sutton und Barto 1998). In seiner ursprünglichen Form ergeben sich dadurch aber v.a. Schwierigkeiten in multisensorischen Umgebungen, so dass Vorhersagen dieser Modelle nicht zu den Experimentaldaten passen. Zum Beispiel lernen Tiere laut Durstewitz oder auch Gallistel deutlich schneller als vorhergesagt (Durstewitz et al. 2010; Gallistel et al. 2004). Diese Vorhersagen werden im ersten Teil der Arbeit genutzt, um zu zeigen, dass Tiere eine andere Vorgehensweise beim Lernen anwenden müssen. Konkret ist eine Grundannahme, dass die einzelnen *states* einer Aufgabe vom Tier als voneinander unabhängig wahrgenommen werden. Die Komponenten einer Entscheidung werden von Gershman und Niv in vier Punkten beschrieben (Gershman und Niv 2010). In der verwendeten Aufgabe wird ein *state* (siehe Kapitel 2.5 1.) dadurch definiert, ob das Licht/der Lautsprecher rechts oder links aktiv ist, ob der letzte Hebeldruck (*action* (siehe Kapitel 2.5 2.)) erfolgreich war, also zu einer Belohnung (siehe Kapitel 2.5 4.) führte, und ob er rechts oder links war. Die Übergangsfunktion (siehe Kapitel 2.5 3.) ist in den für diese Arbeit durchgeführten Experimenten nicht relevant. Der Grund dafür ist, dass der Experimentalaufbau (siehe Kapitel 3.2.2.2) für eine Unabhängigkeit der einzelnen Aktionen sorgt. Eine Aktion hat keine Auswirkungen auf weitere Aktionen. In einem Labyrinth beispielsweise wäre die Übergangsfunktion durchaus relevant, da eine Aktion Auswirkungen auf den nächsten *state* hätte. Laut Schultz wird durch Ausprobieren festgestellt, welche Aktion in welchem *state* die höchste Belohnung bringt (Schultz et al. 1997). Leider gibt es in der Realität Situationen, die viele Stimuli und viele mögliche Aktionen bieten. Ein Beispiel dafür ist die zu Beginn erwähnte Ratte, die versucht der Katze zu entkommen. Beim RL würde das Lernen nur sehr langsam vonstattengehen, da alle *states* und alle Aktionen, die in diesen *states* möglich sind, getestet werden müssen. Bis alle *state-action-pairs* für diese Situation gelernt wären, hätte die Katze die Ratte schon ein Dutzend Male erwischt. Um einen Ansatz für neue Erklärungen zu finden, wurden zunächst die Vorhersagen untersucht, die beim „klassischen“ RL bestehen. Darauf aufbauend wird gezeigt, dass diese in einer komplexen Umgebung nicht mit den gemessenen Daten übereinstimmen. Die Vorhersagen sind wie folgt:

- Lernen der einzelnen *state-action-pairs* erfolgt komplett unabhängig voneinander.
- Vorerfahrungen mit einer anderen Regel sollte keinen Effekt auf die Performanz in einer später gelernten Regel haben (Gershman und Niv 2010)

- Graduelles Lernen (siehe Kapitel 4.2.3)

Im Folgenden wird erläutert, warum die oben genannten Vorhersagen bei den durchgeführten Experimenten nicht zutreffen.

Unabhängiges Lernen

In der verwendeten Aufgabe gibt es 16 verschiedene *states*. Der *state* wird durch die vier Dimensionen Lokalisation der beiden Hinweisreize (Licht und Ton), Belohnungsfeedback im letzten *Trial* und Seite des Tastendrucks im letzten *Trial* definiert. Diese *states* treten, aufgrund experimenteller Vorgaben und ungleich verteilter Präferenzen der Tiere für die rechte oder linke Seite, nicht gleich häufig auf. Experimentell vorgegeben ist die Pseudo-Randomisierung der Hinweisreize (siehe Kapitel 3.2.2). Die Randomisierung sorgt dafür, dass ein Tier, das eigentlich eine Platz- oder die von Evenden und Robbins beschriebene *win-stay-lose-shift*-Strategie (Evenden und Robbins 1984) verfolgt, nicht zufällig hohe Performanzwerte bei einer sensorischen Regel erreichen kann. Von den 16 verschiedenen *states* wurde bei einem repräsentativen Beispieltier (Strat143), das die Alternieren-Regel lernte, der am wenigsten häufig vorkommende Zustand 47-mal und der am häufigsten vorkommende 138-mal beobachtet. Falls Tiere tatsächlich die *states* der Umwelt komplett unabhängig voneinander lernen, könnten sie ihr Verhalten nicht plötzlich durchgängig ändern. Für jeden *state* wäre eine gleich hohe Anzahl an Wiederholungen notwendig, um ihn zu erlernen. Das Lernkriterium bei häufigen *states* sollte dementsprechend früher erreicht werden. Falls die Tiere jedoch ihr Verhalten zu einem bestimmten Zeitpunkt abrupt ändern, dann sollte es eine Korrelation zwischen der Häufigkeit der *states* und dem Zeitpunkt der Performanzänderung geben.

Für die folgenden Analysen wurde die PARCS-Methode von Toutounji und Durstewitz für abrupte Änderungen in Zeitreihen (siehe Kapitel 3.3) verwendet (Toutounji und Durstewitz 2018). So kann der *Trial* festgelegt werden, ab dem sich die Performanz bei den einzelnen Zuständen signifikant änderte (Performanz-CP). Für die Dunkelheits-Regel bedeutet das, ab welchem Zeitpunkt das Tier in einem bestimmten *state* (siehe Kapitel 2.5 Abbildung 2) entgegengesetzt zum aktiven Signallicht drückt (z.B. links drücken für den *state*: Licht rechts, Ton links, letzter *Trial* rechts gedrückt und keine Belohnung).

Aufgrund der Ungleichverteilung der *states* war es möglich, die detektierten Performanz-CPs für die jeweils einzelnen Zustände und die zugehörige Anzahl der gezählten Zustände zu korrelieren. Es gibt theoretisch 16 verschiedenen mögliche *states*. Die Anzahl der detektierten CPs ist aber häufig <16 , da entweder kein CP detektiert werden kann (v.a. bei geringer Häufigkeit der *states*) oder bestimmte *states* nicht auftreten (aufgrund sehr raschen Lernens der Rechts-Regel).

Es ergeben sich regelübergreifend starke positive Korrelationen, was darauf hindeutet, dass *states* nicht unabhängig voneinander gelernt werden. Es gibt bei 16 theoretisch möglichen *states* maximal 16 CPs, die mit der Häufigkeit der *states* korreliert werden, die Anzahl ist aber häufig geringer. Zum Beispiel werden bei der Dunkelheits-Regel durchschnittlich 13 CPs detektiert (M=13.382, SD=1.557). Auf der Ebene einzelner Tiere ist dabei die Korrelation bei 30 von 32 Tieren (d.h. auf Einzelsubjektebene) signifikant (Spearman Korrelation). Ein anschließend durchgeführter Einstichproben-t-Test auf Gruppenebene zeigt, dass sich die Korrelation signifikant von 0 unterscheidet ($t(31)=41.045$, $p=1.38 \times 10^{-28}$). Alle Ergebnisse sind in Tabelle 2 einzusehen. Die angegebenen Mittelwerte beziehen sich auf alle Korrelationen, auch wenn sie nicht signifikant sind. Somit ist ein Lernen der *state-action-pairs* nicht unabhängig voneinander. Aufgrund der niedrigen Performanzwerte der Tiere bei *win-stay-lose-shift*, ist eine Analyse der CPs nicht sinnvoll und wurde deshalb nicht weiter untersucht.

Tabelle 2: Korrelationen der Anzahl der *states* und den detektierten CPs

| Regel | Signifikante Korrelationen | M | SD | Einstichproben-t-Test |
|--------------------------------|----------------------------|-------|-------|---|
| Dunkelheit (N=32) | 30 | 0.801 | 0.110 | $t(31)=41.045$, $p=1.38 \times 10^{-28}$ |
| Dunkelheit ₂ (N=21) | 21 | 0.801 | 0.093 | $t(20)=39.251$, $p=2.12 \times 10^{-20}$ |
| Licht (N=21) | 21 | 0.827 | 0.086 | $t(20)=44.074$, $p=2.14 \times 10^{-21}$ |
| Stille (N=17) | 17 | 0.604 | 0.168 | $t(20)=16.417$, $p=4.50 \times 10^{-13}$ |
| Ton (N=17) | 12 | 0.732 | 0.184 | $t(16)=16.390$, $p=2.01 \times 10^{-11}$ |
| Rechts (N=11) | 3 | 0.593 | 0.307 | $t(10)=6.415$, $p=7.70 \times 10^{-5}$ |
| Alternieren (N=19) | 12 | 0.599 | 0.206 | $t(18)=12.641$, $p=2.17 \times 10^{-10}$ |

Strukturlernen

Lernen auf der Ebene von *state-action-pairs* ist davon unabhängig, ob bereits eine Vorerfahrung mit der Aufgabe besteht. Falls Tiere die Struktur der Aufgabe jedoch erkennen und sie in zukünftigen Aufgaben zur Lösung heranziehen, müssen sie andere Regeln zu einem späteren Zeitpunkt schneller lernen (Dezfouli und Balleine 2019; Acuña und Schrater 2010; Kemp und Tenenbaum 2009). Daher wurde die Performanz von Tieren verglichen, die eine bestimmte Regel als erste oder spätere Regel gelernt haben. Dieser Vergleich wurde für die Alternieren- und die Stille-Regel durchgeführt. Ein Teil der Tiere lernt diese Regeln als erstes (Alternieren (N=20); Stille (N=21)) und ein anderer Teil durchläuft zunächst mehrere andere Regeln. Die Alternieren-Regel wurde von einer Gruppe der Tiere als dritte Regel erlernt, nach dem Absolvieren der Dunkelheits- sowie der Platz-Regel (Kohorte 1: N=20, Kohorte 2: N=20). Als vierte Regel wurde die Stille-Regel erlernt, nachdem die Tiere erfolgreich die Dunkelheits-, die Platz- und die Alternieren-Regel absolviert haben (N=30).

- Alternieren: Es stellt sich heraus, dass die Tiere, die die Regel als drittes lernen, deutlich früher den Performanz-CP erreichen ($M_3=542.350$ *Trials*, $SD=241.541$) als Tiere, die die Regel als erstes lernen ($M_1=947.250$, $SD=410.628$). Dieser Unterschied ist signifikant ($t(38)=3.801$, $p=0.001$, unabhängiger Zweistichproben-t-Test). Diese Beobachtung kann auch mit der zweiten Kohorte, die die Regel als drittes lernt, repliziert werden ($M_3=590.650$, $SD=247.733$, $t(38)=3.325$, $p=0.002$).
- Stille: Hier kann ebenfalls festgestellt werden, dass Tiere die Regel schneller lernen, wenn sie schon vorher andere Regeln in derselben Testumgebung gelernt haben. Als vierte Regel wird die Regel durchschnittlich 594 *Trials* früher gelernt ($M_1=1627.524$, $SD=600.478$, $M_4=1033.700$, $SD=329.121$) was einen signifikanten Unterschied ausmacht ($t(49)=4.541$, $p=3.7 \times 10^{-5}$).

Diese Ergebnisse zeigen, dass die Daten nicht mit den Vorhersagen des Lernens mittels *state-action-pairs* vereinbar sind und deuten darauf hin, dass ein Verständnis der Struktur der Aufgabe zu schnellerem Lernerfolg führt.

Es stellt sich daher die Frage, wie Ratten stattdessen die Aufgaben lernen. Man könnte davon ausgehen, dass die Tiere einer generellen Verhaltensstrategie wie *win-stay-lose-shift* (Evenden und Robbins 1984) oder einem spontanem Wechsel (*spontaneous alternation*) (Dember und Fowler 1958) folgen, anstatt alle *state-action-pairs* einzeln zu bewerten.

Eine weitere in der Literatur erwähnte, damit vereinbare Möglichkeit ist, dass die Aufmerksamkeit nur auf einen Teil der präsentierten Reize gelenkt wird, um eine komplexe Aufgabe zu lösen. So wird die Komplexität der Aufgabe verringert und die einzelnen Reize auf deren Relevanz überprüft (Gottlieb und Oudeyer 2018; Gershman und Niv 2010). Diese Annahme wird in der weiteren Untersuchung verfolgt.

4.2 Anwendung von Strategien zur Regelfindung

In diesem Teil der Arbeit wird ein Ansatz untersucht, der bereits von anderen Forschungsarbeiten näher beleuchtet wurde. Es wird von Chelazzi oder Kemp und Tenenbaum davon ausgegangen, dass die Dimensionen einer Aufgabe herabgesetzt werden, um schneller zu einer Lösung zu gelangen. Diese Herabsetzung der Dimensionen wird durch selektive Aufmerksamkeit erlangt. Der Fokus richtet sich immer nur auf einen Stimulus und das Antwortverhalten wird darauf abgestimmt (Chelazzi et al. 2013; Kemp und Tenenbaum 2009). Laut Schultz wird die Belohnungsrate für die Antworten, die mit der Konzentration auf einen Stimulus verbunden sind, erfasst. Danach wird die Aufmerksamkeit auf einen anderen Stimulus gerichtet und die Belohnungsrate dann verglichen (Schultz et al. 1997). Für die durchgeführten Experimente bedeutet das, dass die Ratten auf Strategieebene lernen. Das

heißt, dass sie konsequent nach einer Strategie (z.B. Hebeldruck auf der Seite mit eingeschaltetem Licht) vorgehen. Danach widmen sie sich der nächsten Strategie. Sie legen sich, meist nach mehrmaligem Ausprobieren der verschiedenen Strategien, auf die richtige Regel fest. Die Entwicklung und Überprüfung dieser Hypothese werden im Folgenden erläutert.

Als Grundlage wurde zunächst bestimmt, wann eine Regel als gelernt gilt. Dazu diente eine Tiergruppe (N=20), die 159 Experimentaltage absolvierte, bei denen sie immer eine zufällige Belohnung erhielt. Das heißt es gab keine vorgegebene Regel und in 50% der Fälle gab es eine Belohnung unabhängig von der Antwort. Die Auswertung der Einheiten erfolgte wie in Kapitel 3.2.2 beschrieben. Mithilfe dieser Gruppe wurde für jede Regel die Sequenzlänge festgelegt, ab der die Regel als gelernt galt (Kriterium). Da die Belohnung zufällig erfolgte, wurde anhand dieses Datensatzes bestimmt, welche Sequenzlängen für jede spezifische Strategie unter diesen Zufallsbedingungen auftraten. Der Strategie-spezifische Schwellenwert wurde wie folgt bestimmt: Der Median und das erste/dritte Quartil der Länge aller detektierten Strategiesequenzen wurde für jede der acht Strategien bestimmt und mithilfe von Tukey-Whiskern wurden Ausreißer identifiziert. Alle Ausreißer über den Werten $>P_{75}+1,5 \times$ interquartiler Abstand (Differenz zwischen dem ersten und dritten Quartil) und unter den Werten $< P_{25}-1,5 \times$ interquartiler Abstand wurden als einzelne Punkte dargestellt. Die Begrenzung der Whisker „nach oben“ wurde als der Schwellenwert der Sequenzlänge bestimmt, die zum Erreichen des Kriteriums erforderlich war (TK). Wenn ein Tier eine Regel lernt und eine dazu passende, jetzt konsistent belohnte Strategie diese empirisch definierte Sequenzlänge überschreitet, wird davon ausgegangen, dass das Tier die Regel gelernt hat. Die Lokalisation dieses Lernkriteriums wurde mit Hilfe des Performanz-CPs validiert.

Es zeigt sich eine positive Korrelation (Pearson) der *Trials* bis zum Erreichen des Kriteriums und des Performanz-CPs ($r(95) = 0.925$, $p = 9.48 \times 10^{-41}$) in Abbildung 15. Diese hohe Korrelation zeigt eindeutig, dass die Methode zur Bestimmung des Lernkriteriums mithilfe der Detektion der Strategiesequenzen funktioniert. Die eingesetzte Analyseverfahren, die auf der Identifizierung von Strategien beruht, und deren Ergebnisse können somit für alle weiteren Untersuchungen angewendet werden.

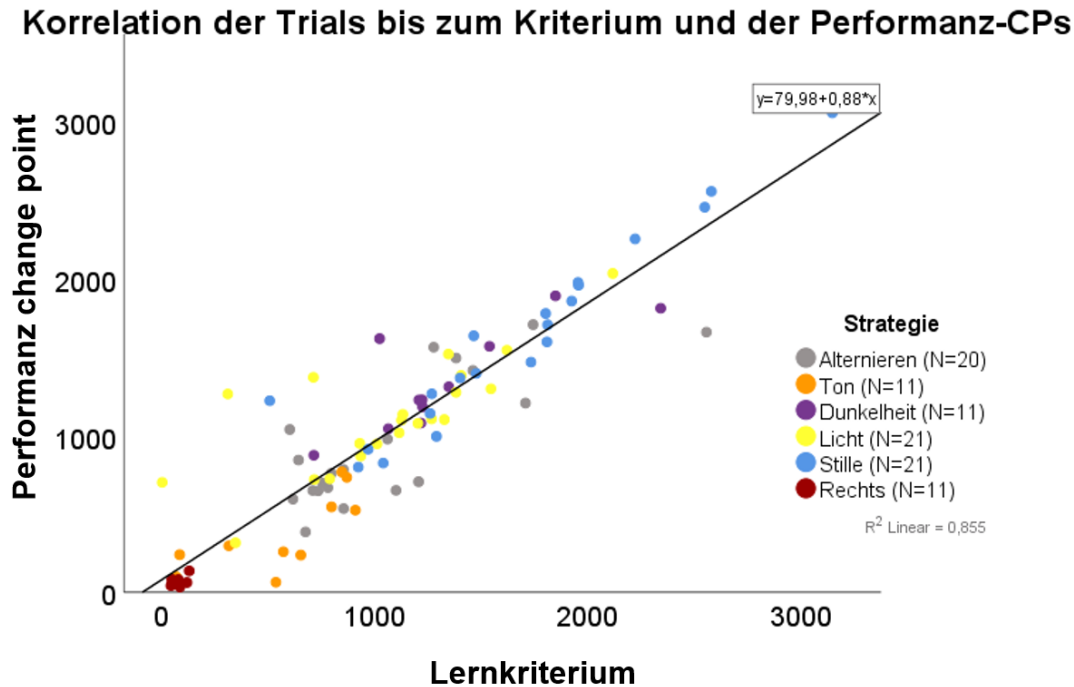


Abbildung 15: Korrelation zwischen Lernkriterium und Performanz *change point*

Abgebildet sind die Tiere, die die Regeln Alternieren, Ton, Dunkelheit, Licht, Stille, und Rechts lernten (Insgesamt N=95). Die positive Korrelation wird sichtbar, wenn man den Performanz *change point* und das Lernkriterium (TK) in einem Streudiagramm aufträgt. Die Regel WSLS wurde aufgrund der schlechten Performanzwerte ausgeschlossen. (Quelle: eigene Darstellung)

Auf dieser Grundlage wurden mit den Tieren sieben verschiedene Regeln durchgeführt (Licht, Dunkelheit, Ton, Stille, Alternieren, Rechts, WSLS) und Kennwerte erhoben. Die Links-Regel wurde vernachlässigt, da sich beide Platz-Regeln kaum unterscheiden und deshalb die tendenziell „schwerere“ Regel vorgezogen wurde. Die meisten Tiere zeigen eine Affinität zum linken Hebel. Dies wird wahrscheinlich dadurch verursacht, dass dieser entfernt von den jeweiligen Boxentüren liegt und diese Seite somit als sicherer gilt.

Mithilfe der auf der kumulativen Binomialverteilung basierenden Strategiedetektion wurde überprüft, ob Ratten regelübergreifend tatsächlich Sequenzen zeigen. Hierbei können folgende Charakteristika festgestellt werden:

4.2.1 Die Tiere können jede Regel lernen.

TK \triangleq *Trials* bis Erreichen des Kriteriums

PCP \triangleq Performanz-CP

%korrTrials \triangleq Anteil der korrekten Sequenzen an der Gesamt-*Trialzahl*

Nahezu alle Tiere erreichen sowohl das TK und haben ebenso einen Performanz-CP (siehe Tabelle 3). Die Tiere, die die Ton Regeln erlernen, zeigen weniger Performanz-CPs, da manche Tiere direkt die zur Regel passende Strategie verfolgen. Dies liegt höchstwahrscheinlich daran, dass dies der salienteste Hinweisreiz ist, der zuerst untersucht wird.

Tabelle 3: Anteil der Tiere die TK und PCP erreichen

| Regel | N | Anteil der Tiere, die TK erreichen | Anzahl der Tiere, die PCP zeigen |
|-------------|----|------------------------------------|----------------------------------|
| Dunkelheit | 32 | 32 | 32 |
| Licht | 21 | 21 | 21 |
| Stille | 21 | 21 | 21 |
| Ton | 17 | 16 | 11 |
| Rechts | 11 | 11 | 11 |
| Alternieren | 20 | 20 | 20 |
| WSLS | 12 | 11 | 4 |

Ebenfalls auffällig ist, dass die Regel *win-stay-lose-shift* sich von den anderen Regeln unterscheidet. Das TK kann zwar erreicht werden, das heißt es findet Lernen statt, allerdings haben diese Tiere einen deutlich geringeren Anteil an korrekt gedrückten *Trials* in der letzten Sitzung ($t(6,48.416)=7.053$, $p=2.0 \times 10^{-5}$, Welch-ANOVA aller in Tabelle 4 gezeigten Tiere). Der Games-Howell post-hoc Test zeigt einen signifikanten Unterschied ($p<0.005$) in den korrekt gedrückten *Trials* zwischen den Gruppen *win-stay-lose-shift* und Dunkelheit (-44.7, 95%-CI[-72.52, -16.87]), Licht (-42.72, 95%-CI[-71.1, -14.35]), Stille (-40.63, 95%-CI[-68.22, -13.03]), Ton (-36.26, 95%-CI[-64.0, -8.53]) und Rechts(-40.71, 95%-CI[-68.9, -12.52]). Lediglich zur Alternieren-Regel ist kein signifikanter Unterschied zu finden (-22.01, 95%-CI[-51.18, 7.17], $p=0.222$).

Tabelle 4: Mittelwerte und Standardabweichungen der Kennwerte TK, PCP und %korrTrials

| Regel | M _{TK} | SD _{TK} | M _{PCP} | SD _{PCP} | M _{%korrTrials} | SD _{%korrTrials} |
|-------------|-----------------|------------------|------------------|-------------------|--------------------------|---------------------------|
| Dunkelheit | 1393.250 | 360.663 | 1347.344 | 332.716 | 74.800 | 17.573 |
| Licht | 1063.762 | 482.807 | 1114.952 | 364.167 | 72.824 | 17.432 |
| Stille | 1671.333 | 624.982 | 1627.524 | 600.478 | 70.726 | 12.175 |
| Ton | 462.000 | 390.218 | 346.727 | 255.743 | 66.365 | 11.955 |
| Rechts | 74.000 | 28.418 | 66.818 | 27.422 | 70.810 | 11.534 |
| Alternieren | 1075.600 | 499.865 | 947.250 | 410.628 | 52.109 | 20.510 |
| WSLS | 2289.546 | 1018.854 | 1416.750 | 198.356 | 30.101 | 26.351 |

Die Performanz der Tiere, die *win-stay-lose-shift* lernen, bleibt also hinter der Performanz der anderen erlernten Regeln zurück. Aus diesem Grund zeigen die Tiere auch weniger Performanz-CPs (siehe Tabelle 3). In manchen nachfolgenden Untersuchungen wird *win-stay-lose-shift* deshalb aus der Statistik ausgeschlossen.

4.2.2 Einige Regeln sind schwerer zu erlernen als andere

Es wurde festgestellt, dass das Erlernen der Regeln möglich ist, die verschiedenen Regeln aber unterschiedlich schnell gelernt werden können. Das TK unterscheidet sich signifikant zwischen den Regeln, wie in Tabelle 4 zu erkennen ist ($t(6,46)=120.053$, $p=2.14 \times 10^{-26}$, Welch-ANOVA). Am schnellsten erlernt werden kann die Rechts-Regel ($p<0.05$). (Games-Howell post-hoc Test Dunkelheit: (-1319.25, 95%-CI[-1521.41, -1117.09.86]), Licht: (-989.76, 95%-CI[-1334.61, -644.91]), Stille: (-1597.33, 95%-CI[-2043.38, -1151.29]), Ton: (-388.0, 95%-CI[-718.42, -57.58]), Alternieren: (-1001.6, 95%-CI[-1369.34, -633.86]), WSLS: (-2215.55, 95%-CI[-3328.69, -1102.4]).

Der Performanz-CP wird bei den verschiedenen Regeln ebenfalls unterschiedlich schnell erreicht (siehe Abbildung 16). Als Beispiel dient die Licht-Regel ($t(6,43)=138.862$, $p=1.41 \times 10^{-26}$, Welch-ANOVA). Signifikante Ergebnisse des Games-Howell post-hoc Tests ergeben sich im Vergleich zu verschiedenen Regeln ($p<0.05$). Sie wird zum einen schneller gelernt als die Stille-Regel (-512.57, 95%-CI[-993.36, -31.78]), aber auch langsamer als die Ton- (768.23, 95%-CI[416.21, 1120.24]) oder Platz-Regel (1048.13, 95%-CI[787.7, 1308.57]). Zur Dunkelheits-Regel (-232.39, 95%-CI[-539.13, 74.35], $p=0,246$), zur Alternieren-Regel (167,7 95%-CI[-210.8, 545.59], $p=0,808$) und zu WSLS (-892.8, 95%-CI[-1946.17, 160.58], $p=0,12$) gibt es keine signifikanten Unterschiede.

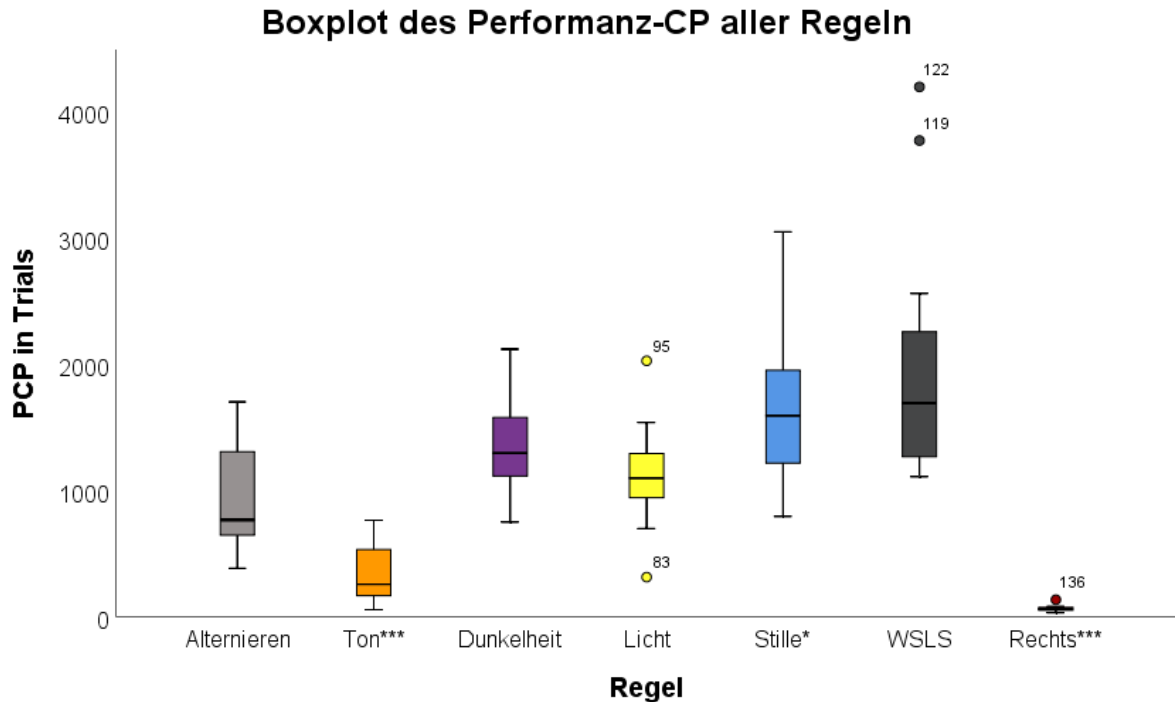


Abbildung 16: Vergleich der Mittelwerte der Performanz-CPs (PCP) aller Regeln

Der Performanz *change point* wird bei den unterschiedlich Regeln unterschiedlich schnell erreicht. Die Signifikanzniveaus sind ausgehend von der Licht-Regel angegeben. Am schnellsten wird der Performanz *change point* bei der Rechts-Regel erreicht, gefolgt von der Ton-Regel. (Quelle: eigene Darstellung)

* $p < 0.05$; *** $p < 0.001$

4.2.3 Die Regeln haben mehr Gemeinsamkeiten als Unterschiede

SeqK \triangleq Länge der Sequenz mit der das Kriterium erreicht wurde

MedianSeq \triangleq Median der Sequenzlänge aller detektierten Strategiesequenzen

MedianSeqK \triangleq Median der Sequenzlänge der relevanten Strategiesequenzen vor Erreichen des Kriteriums (TK)

Manche Parameter, wie z.B. MedianSeq ($M=17.157$, $SD=16.539$), unterscheiden sich über alle Regeln hinweg nicht signifikant ($t(6,48)=1.769$, $p=0.125$, Welch-ANOVA).

Diese Ergebnisse zeigen sich ebenfalls bei Tieren, die eine Regel erst im späteren Verlauf lernen. Ein unabhängiger Zweistichproben-t-Test kann keine Signifikanz zwischen Alternieren als erste ($M=12.275$, $SD=6.457$) oder als dritte Regel (Kohorte 1: $M=14.125$, $SD=8.294$, Kohorte 2: $M=11.325$, $SD=7.767$) nachweisen (Kohorte 1: $t(38)=-0.787$, $p=0.463$), Kohorte 2:

$t(38)=0.421$, $p=0.676$). Bei Stille als erste ($M=8.024$, $SD=4.635$) oder vierte Regel ($M=9.500$, $SD=4.277$) unterscheidet sich dieser Parameter ebenso wenig ($t(49)=-1.172$, $p=0.247$).

Ein weiterer Punkt wurde schon in Kapitel 4.1 erwähnt. Eine Voraussetzung für RL ist graduelles Lernen. Bei allen durchgeführten Experimenten konnte ein abrupter Anstieg der Sequenzlänge bei Erreichen des TK beobachtet werden. Aufgrund der erheblich schlechteren Performanz der Tiere, die *win-stay-lose-shift* gelernt haben, wurde diese Regel bei der Analyse ausgeschlossen.

Es wurde ein unabhängiger Zweistichproben-t-Test durchgeführt mit MedianSeqK ($M=11.029$, $SD=8.722$) und SeqK ($M=75.661$, $SD=60.808$) aller Regeln (außer WSLS). Die Sequenz die zum Erreichen des Kriteriums führt ist deutlich länger, als die vorher gezeigten Sequenzen der relevanten Regel. Dieser Unterschied ist signifikant ($t(240)=-11.573$, $p=6.603 \times 10^{-25}$).

4.2.4 In jeder Regel testen die Tiere nahezu alle Strategien aus, manche Strategien sind salienter als andere

MaxSitzung \triangleq Maximale Anzahl der Strategien in einer Sitzung

MaxGesamt \triangleq Maximale Anzahl der Strategien in einer Regel

#Strat \triangleq An diesem Platz in der Reihenfolge wurde die zur Regel passende Strategie zum ersten Mal ausgewählt

TrialIndexS \triangleq *Trialzahl*, bei der zum ersten Mal die zur Regel passende (Index-) Strategiesequenz begonnen hat

Fast alle Strategien werden von den Tieren ausgetestet. Das zeigen die Parameter MaxSitzung und MaxGesamt. Innerhalb einer Sitzung werden circa 5 (Mdn) verschiedene Strategien ausgetestet (MaxSitzung: $Mdn_{\text{Alternieren}}=5$, $P_{25/75\text{Alternieren}}=4.25/5.75$, $Mdn_{\text{Ton}}=4$, $P_{25/75\text{Ton}}=4/6$, $Mdn_{\text{Dunkelheit}}=5$, $P_{25/75\text{Dunkelheit}}=4/6$, $Mdn_{\text{Licht}}=5$, $P_{25/75\text{Licht}}=4.5/5$, $Mdn_{\text{Stille}}=5$, $P_{25/75\text{Stille}}=5/6$, $Mdn_{\text{WSLS}}=6$, $P_{25/75\text{WSLS}}=5/6$, $Mdn_{\text{Rechts}}=2$, $P_{25/75\text{Rechts}}=1/2$).

Wenn man alle Sitzungen einer Regel betrachtet, werden im Schnitt fast alle Strategien ausgetestet (siehe Abbildung 17). Eine Ausnahme bildet im Vergleich zu allen anderen Regeln die Rechts-Regel. Da diese Aufgabe so schnell gelernt wird, werden kaum andere Strategien angewendet. Ein Kruskal-Wallis-Test zeigt, dass sich die Anzahl von MaxGesamt zwischen den Regeln unterscheidet ($\text{Chi-Quadrat}(6)=58.853$, $p=7.69 \times 10^{-11}$). In durchgeführten Dunn-

Bonferroni-post-hoc (Tests Tabelle 5) zeigt sich, dass sich die Rechts-Regel signifikant von allen Gruppen unterscheidet.

Tabelle 5: Bonferroni-post-hoc Test

| Regel | z | p | r |
|-------------|-------|--------|-------|
| Dunkelheit | 4.712 | <0.001 | 0.719 |
| Licht | 3.484 | 0.010 | 0.616 |
| Stille | 5.903 | <0.001 | 1.044 |
| Ton | 3.286 | 0.021 | 0.621 |
| Alternieren | 4.797 | <0.001 | 0.862 |
| WSLS | 6.820 | <0.001 | 1.422 |

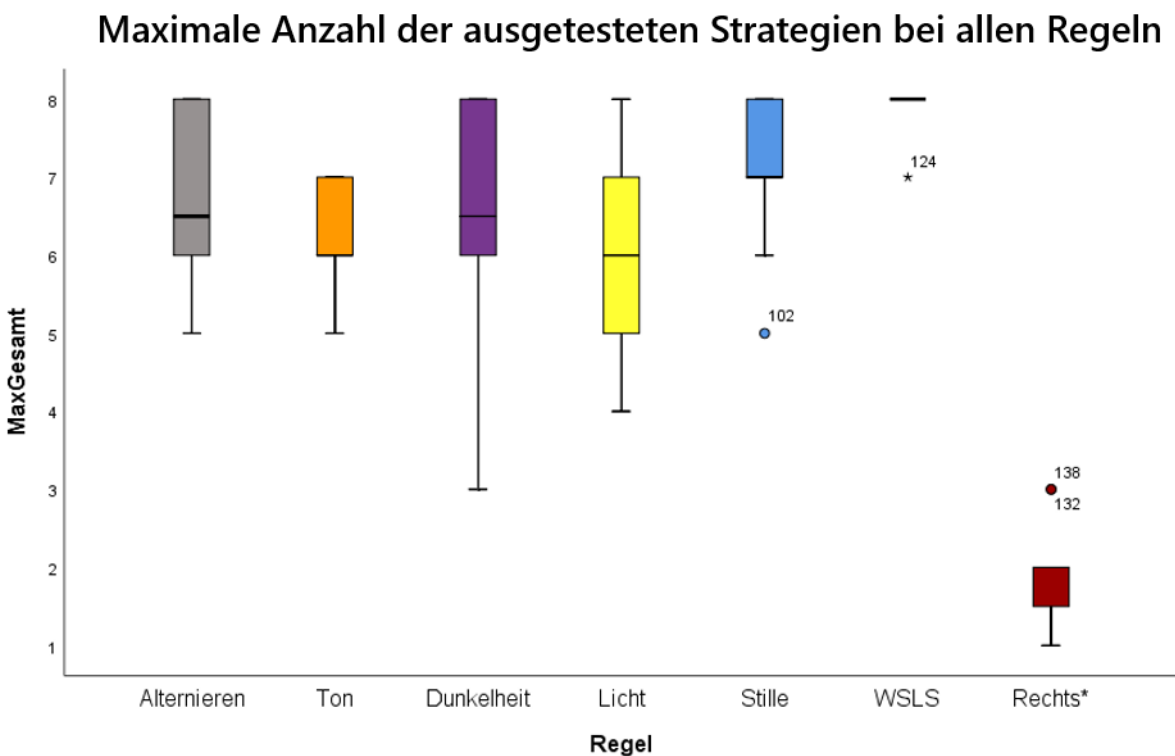


Abbildung 17: Vergleich der Mittelwerte aller Regeln von MaxGesamt

Bei den meisten Regeln werden fast alle Strategien ausgetestet. Die Rechts-Regel wird so schnell gelernt, dass hier nur wenige Strategien zum Einsatz kommen. (Quelle: eigene Darstellung)

*p<0.05

Anschließend wurde getestet, ob die Tiere bestimmte Strategien früher testen als andere und ob sie nach einer bestimmten Reihenfolge vorgehen. Die Strategien, bei denen ein Stimulus auftaucht, (Licht (M=259.762, SD=243.400), Ton (M=26.294, SD=59.212)) werden früher ausgetestet als die jeweilige Gegenstrategie (Dunkelheit (M=755.781, SD=409.744), Stille

($M=1111.238$, $SD=585.353$). Die Salienz des Lichts oder des Tons ist hoch und deshalb werden diese Strategien früh angewendet. Ebenfalls früh Anwendung findet die Platz-Strategie ($M=60.091$, $SD=19.305$) (siehe Abbildung 18). Die Unterschiede zwischen Stimulus- und Nicht-Stimulus-Regeln sind signifikant ($t(6,49.605)=36.049$, $p= 1.912 \times 10^{-16}$, Welch-ANOVA).

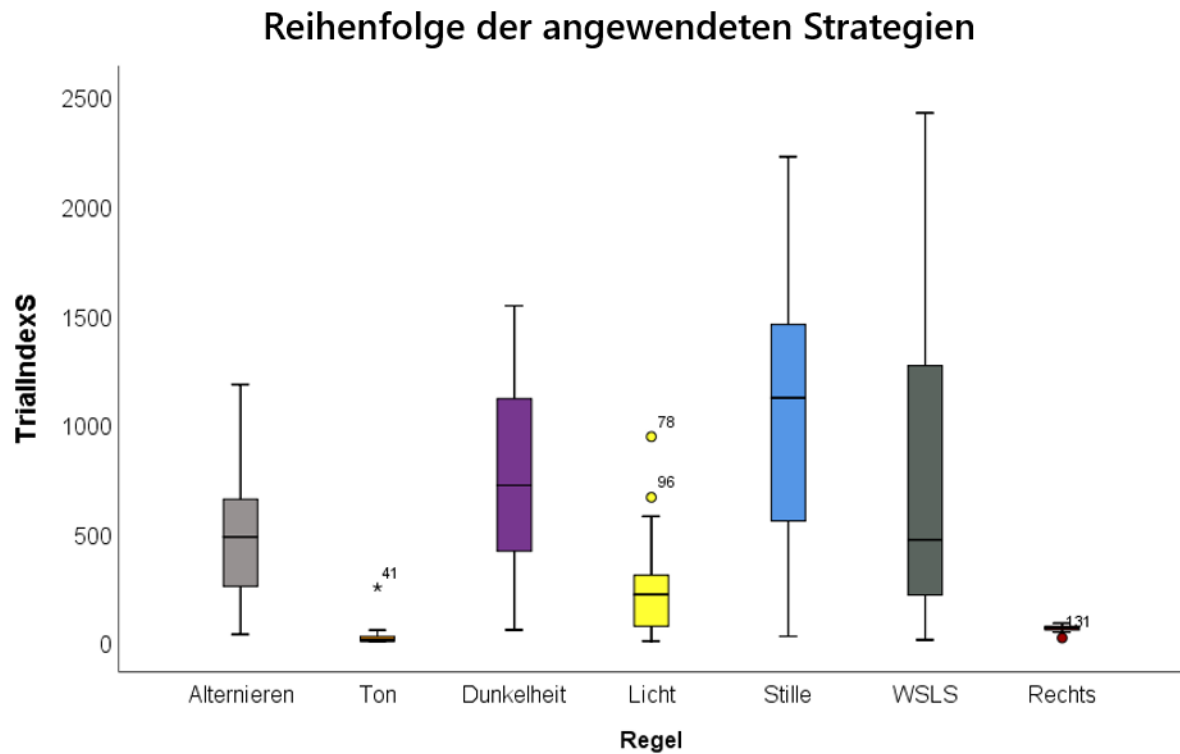


Abbildung 18: Vergleich der Mittelwerte von TrialIndexS

Die Ton- und die Licht-Regel werden am frühesten ausgetestet, sie enthalten einen salienten Stimulus. Die Platz-Regel wird ebenfalls früh ausgetestet. Sie enthält keinen Stimulus, wird aber von den Tieren sehr schnell gelernt. Die Stille-Regel, die das Ignorieren des salienten Stimulus, des Tons, erfordert wird sehr viel später ausgetestet. (Quelle: eigene Darstellung)

Bei Betrachtung aller ersten Regeln zeigt ein Kruskal-Wallis-Test, dass sich die Reihenfolge der ausgetesteten Strategien unterscheidet ($\text{Chi-Quadrat}(6) = 59.503$, $p = 5,679 \times 10^{-11}$). Anschließend durchgeführte Post-hoc-Tests (Dunn-Bonferroni-Tests) zeigen, dass die Licht-Strategie, die Rechts-Strategie und die Ton-Strategie früher ausgetestet werden als die restlichen Strategien.

Zusammenfassend zeigen die Ergebnisse, dass Strategien Regel-übergreifend angewendet werden. Die Regeln unterscheiden sich bezüglich ihres Schweregrades. Das auf der Länge von Strategiesequenzen basierendes Maß für Lernen (TK) zeigt eine sehr hohe Korrelation mit dem Performanz-CP. Die abrupte Zunahme der Sequenzlänge der korrekten Strategie liefert darüber hinaus eine plausible Erklärung für die beobachtete abrupte

Performanzänderung. Die Vorhersagen des Lernens auf der Ebene von *state-action-pairs* kann diese Performanzänderungen nicht erklären. Weitere Strategie-assoziierte Maße unterscheiden sich kaum zwischen den Regeln. Insbesondere testen Tiere in allen Regeln die Mehrzahl der Strategien aus, bevor sie sich auf die korrekte Strategie festlegen. Es erscheint plausibel, dass Ratten tatsächlich Strategien systematisch auf ihre „Belohnungs-Relevanz“ überprüfen. Um diese Hypothese zu überprüfen, wurde untersucht, ob es Strategie-assoziierte Maße gibt, die die Performanz der Tiere vorhersagen können.

4.3 Vorhersage der Performanz

In diesem Abschnitt werden zwei der aufgestellten Hypothesen mit den gesammelten Daten überprüft. Die Anwendung von Verhaltensstrategien in komplexen Umgebungen und die Reduktion der Umgebungsreize mithilfe von selektiver Aufmerksamkeit kann nachgewiesen werden, wenn man die Performanz der Tiere mithilfe der gesammelten Daten zuverlässig vorhersagen kann. Nach der Detektion der Strategiesequenzen wurden verschiedene Parameter identifiziert, die mit den Strategien assoziiert sind (siehe Kapitel 4.2). Sowohl die Verhaltensdaten als auch die gesammelten Videotrackingdaten flossen in unterschiedliche Modelle ein, um zu überprüfen, ob mit beiden Datenquellen die Performanz unabhängig voneinander vorhergesagt werden kann. Sollte die Vorhersage möglich sein, spricht das für ein Zutreffen der aufgestellten Hypothesen. Zusätzlich zu den Parametern aus Kapitel 4.2 ging der Umgang mit den salienten Strategien in die Modelle ein.

Umgang mit salienten Strategien

In Kapitel 4.2.4 wird bereits festgestellt, dass einige Strategien salienter sind als andere. Deshalb wurde der Umgang der Tiere mit den salientesten Strategien untersucht (dies umfasst die Strategien Ton und Platz).

%Ton \triangleq Anteil der Ton-Strategiesequenzen innerhalb der ersten Sitzung einer Regel

%Platz \triangleq Anteil der Platz-Strategiesequenzen innerhalb der ersten Sitzung einer Regel

Bei der Untersuchung des Umgangs mit salienten Hinweisreizen (Ton, Licht, Rechts/Links) zeigt sich, dass diese das Lernen einer Regel besonders dann erschweren, wenn das Belohnungsfeedback nicht eindeutig ist. Am Beispiel der Ton-Strategie soll dies verdeutlicht werden:

- Tiere, die die Ton-Regel erlernen, haben einen hohen %Ton ($M=50.275$, $SD=29.555$), da es eine 100%ige Belohnungsrate für einen Hebelldruck beim Ton gibt. Die Tiere lernen ihre Regel somit sehr schnell.

- Tiere, die die Stille-Regel erlernen, haben einen sehr niedrigen %Ton (24.357, SD=23.529), da es eine 0%ige Belohnungsrate für den Hebelldruck beim Ton gibt. Die Tiere lösen sich schnell von der salienten Ton-Strategie.
- Tiere, die die Regeln Licht (M=40.396, SD=24.361), Alternieren (M=43.537, SD=17.806) und Dunkelheit (M=40.400, SD=34.666) lernen, haben einen hohen %Ton, da es eine 50%ige Belohnungsrate für den Hebelldruck beim Ton gibt. Die Tiere lösen sich nur schwer von der salienten Strategie und brauchen länger, um die richtige Regel zu erlernen.
- Tiere, die die Platz-Regel erlernen, haben einen sehr niedrigen %Ton (M=12.540, SD=6.790), da die Platz-Regel für die Tiere einfach zu erlernen ist und sie sich sehr schnell auf die richtige Regel festlegen. Die restliche Sitzung wird nur noch die korrekte Strategie angewendet.

4.3.1 Modelle zur Vorhersage der Performanz mithilfe der Verhaltensdaten

Mithilfe einer multiplen linearen Regression werden die Werte der abhängigen Variablen (Performanz-CP sowie TK) vorhergesagt. Ziel ist es den Zeitpunkt möglichst genau vorhersagen zu können, an dem die Ratte das Lernkriterium oder den *change point* erreicht. Dazu fließen vier Parameter (unabhängige Variablen) in die Berechnung ein, die aufgrund der Regellernliteratur (Floresco et al. 2008) und dem oben beschriebenen Umgang mit den salienten Strategien ausgewählt wurden. Mit diesen Parametern wird rechnerisch die *Trialzahl* ermittelt, bei der das Lernkriterium oder der *change point* voraussichtlich erreicht wird. Dieser Wert wird mit dem tatsächlichen Wert des Tieres im Versuch verglichen. Je näher der Vorhersagewert am tatsächlichen Wert liegt, desto besser eignen sich die ausgewählten Parameter zur Vorhersage. Außerdem kann mit dieser Methode festgestellt werden, wie groß der Einfluss der einzelnen Parameter auf den Vorhersagewert ist. Da Parameter ausgewählt wurden, die auf der Annahme von Lernen auf Strategieebene beruhen, soll diese Annahme mit einer hohen Anpassungsgüte der Modelle belegt werden.

$TrialIndexS \triangleq$ *Trialzahl*, bei der zum ersten Mal die zur Regel passende (Index-) Strategiesequenz begonnen hat

$AnzahlIndexSeq \triangleq$ Häufigkeit mit der die Strategie der zu erlernenden Regel vor Erreichen des Kriteriums ausgetestet wurde

$Trials_StrategieX \triangleq$ Anzahl der *Trials* der salienten Strategie über alle Sitzungen hinweg (Maß für Perseveration)

$Eff_StrategieX \triangleq$ die kumulative *Trialzahl*, die die Tiere benötigen haben um ausgehend von den insgesamt gedrückten *Trials* der salienten Strategie den Anstieg von 10% auf 90% zu schaffen

X je nach salienter Strategie

In den folgenden Abschnitten wird zur Illustration auf einige Modelle eingegangen. Die Ergebnisse aller Berechnungen sind im Anhang (Tabelle 18 bis Tabelle 44) zu finden.

Modelle der Regeln, die als erstes gelernt werden

Die Regression wurde zunächst mit allen ersten Regeln einzeln durchgeführt (siehe Tabelle 18 bis Tabelle 29). Bei allen Regeln kann die Performanz mit der abhängigen Variable TK sehr gut vorhergesagt werden (korrigiertes R^2 zwischen 0.538 (WSLS) und 0.958). Mit den Performanz-CPs als abhängige Variable kann ebenfalls ein hoher Anteil der Varianz erklärt werden (korr. R^2 zwischen 0.458 und 0.874). Eine Ausnahme bildet lediglich *win-stay-lose-shift* (korr. $R^2=0.203$).

Als Beispiel wird hier die Regression der Dunkelheits-Regel der ersten Kohorte präsentiert. In Tabelle 6 ist der Einfluss der vier genannten unabhängigen Variablen auf den TK untersucht worden. Das Modell hat mit einem $R^2=0.916$ (korrigiertes $R^2=0.930$) eine starke Varianzaufklärung ($R^2>0.26$ (Cohen 1988)). Die Prädiktoren $TrialIndexS$, $AnzahlIndexSeq$, $Trials_StrategieTon$ und $Eff_StrategieTon$ sagen das TK statistisch signifikant voraus ($F(4, 25) = 68.428$, $p=4.26 \times 10^{-13}$). Es ist außerdem zu erkennen, dass der Parameter $TrialIndexS$ in diesem Modell bei der Dunkelheits-Regel nicht signifikant ist ($p=0.719$). Die Signifikanz der jeweiligen Parameter unterscheidet sich zwischen den Regeln, allerdings haben alle Modellberechnungen außer *win-stay-lose-shift* ($p=0.096$) sehr signifikante ($p<0.01$) bis hoch signifikante ($p<0.001$) Ergebnisse.

Tabelle 6: Vorhersage des TK bei der ersten Kohorte der Dunkelheits-Regel

| Variable | Unstandardisiert | Standardisiert | Standardfehler |
|-------------------------------|------------------|----------------|----------------|
| Konstante | 7.860 | | |
| TrialIndexS | 0.019 | 0.024 | 0.054 |
| AnzahlIndexSeq | 41.559*** | 0.404*** | 7.350 |
| Trials_StrategieTon | 0.339** | 0.214** | 0.094 |
| Eff_StrategieTon | 0.945*** | 0.746*** | 0.082 |
| N | 30 | | |
| R ² | 0.916 | | |
| Korr. R ² | 0.903 | | |
| F(df=4,25) | 68.428*** | | |
| *p<0.05; **p<0.01; ***p<0.001 | | | |

Der Performanz-CP lässt sich meist etwas weniger gut vorhersagen (siehe Tabelle 7). Doch auch dieses Modell hat mit $R^2 = 0.892$ (korrigiertes $R^2 = 0.874$) eine hohe Anpassungsgüte. Bei der Dunkelheits-Regel ist der Parameter AnzahlIndexSeq ($p=0.036$) und Eff_StrategieTon ($p=1.58 \times 10^{-11}$) signifikant. Das Modell als Ganzes ist ebenfalls hoch signifikant ($F(4, 25) = 51.430$, $p=1.05 \times 10^{-11}$).

Tabelle 7: Vorhersage des PCP bei der ersten Kohorte der Dunkelheits-Regel

| Variable | Unstandardisiert | Standardisiert | Standardfehler |
|-------------------------------|------------------|----------------|----------------|
| Konstante | 151.089 | | |
| TrialIndexS | -0.041 | -0.058 | 0.053 |
| AnzahlIndexSeq | 16.508* | 0.179* | 7.449 |
| Trials_StrategieTon | 0.082 | 0.058 | 0.096 |
| Eff_StrategieTon | 0.973** | 0.856** | 0.084 |
| N | 30 | | |
| R ² | 0.892 | | |
| Korr. R ² | 0.874 | | |
| F(df=4,25) | 51.430*** | | |
| *p<0.05; **p<0.01; ***p<0.001 | | | |

Da es zwischen den Regeln viele Gemeinsamkeiten gibt, wurde ein normiertes Modell mit allen ersten Regeln erstellt (siehe Tabelle 8 und Tabelle 9). Die erklärte Varianz bleibt unter der der einzeln betrachteten Regeln zurück ($R_{TK}^2=0.504$; $R_{CP}^2=0.441$), da die vier Parameter in unterschiedlichem Ausmaß bei den verschiedenen Regeln eine Rolle spielen. Sie liefert aber immer noch eine sehr hohe Vorhersagbarkeit der abhängigen Variablen. Das lässt darauf schließen, dass die Tiere zum Erlernen jeder Regel dieselbe Vorgehensweise heranziehen: Sie wenden Strategien an.

Tabelle 8: Vorhersage des TK bei allen ersten Regeln (normiertes Modell)

| Variable | Unstandardisiert | Standardisiert | Standardfehler |
|-------------------------------|------------------|--------------------------------|----------------|
| Konstante | 0.081 | | |
| TrialIndexS | 0.250*** | 0.330*** | 0.056 |
| AnzahlIndexSeq | 0.343*** | 0.475*** | 0.056 |
| Trials_StrategieX | 0.129 | 0.145 | 0.069 |
| Eff_StrategieX | 0.232** | 0.226** | 0.082 |
| N | 110 | | |
| R ² | 0.504 | | |
| Korr. R ² | 0.484 | | |
| F(df=4,100) | 25.397 | | |
| *p<0.05; **p<0.01; ***p<0.001 | | X je nach Regel Ton oder Platz | |

Tabelle 9: Vorhersage des PCP bei allen ersten Regeln (normiertes Modell)

| Variable | Unstandardisiert | Standardisiert | Standardfehler |
|-------------------------------|------------------|--------------------------------|----------------|
| Konstante | 0.144** | | |
| TrialIndexS | 0.167** | 0.231** | 0.058 |
| AnzahlIndexSeq | 0.195** | 0.289** | 0.057 |
| Trials_StrategieX | 0.067 | 0.083 | 0.069 |
| Eff_StrategieX | 0.431*** | 0.435*** | 0.087 |
| N | 110 | | |
| R ² | 0.441 | | |
| Korr. R ² | 0.418 | | |
| F(df=4,97) | 19.115*** | | |
| *p<0.05; **p<0.01; ***p<0.001 | | X je nach Regel Ton oder Platz | |

Modelle der Regeln, die als erstes und zu einem späteren Zeitpunkt gelernt werden

Für die Modelle der Tiere, die eine Regel sowohl als erstes als auch als drittes oder viertes gelernt haben, wurde die zusätzliche unabhängige Variable Regelnummer mit aufgenommen. Diese Variable ist in den Modellen nicht signifikant. Die erklärte Varianz bleibt aber sehr hoch ($R_{TK}^2=0.833$; $R_{CP}^2=0.821$). In Tabelle 10 und Tabelle 11 sind die Ergebnisse der Stille-Regel an erster und an vierter Stelle aufgeführt. Diese Modelle sind, wie auch die Modelle mit der Alternieren-Regel an erster und dritter Stelle (siehe Anhang Tabelle 30 bis Tabelle 33), hoch signifikant ($F_{TK}(5, 42) = 41.991$, $p=2.79 \times 10^{-15}$ bzw. $F_{CP}(5, 43) = 39.394$, $p=5.44 \times 10^{-15}$).

Die Tiere lernen die jeweilige Regel viel schneller, wenn sie zuvor schon andere Regeln gelernt haben. So erreichen Tiere, die die Alternieren-Regel als erstes lernen den TK viel später (Kohorte1: $M=1075.600$, $SD=499.865$, $N=20$; Kohorte 2: $M=491.700$, $SD= 248.631$, $N=20$) als Tiere, die zuvor die Dunkelheits- und die Platz-Regel gelernt haben ($M=580.300$, $SD=313.575$, $N=20$). Dieser Unterschied ist sowohl mit der ersten Kohorte ($t(38)=3.754$, $p=0.001$,

Zweistichproben-t-Test) als auch mit der zweiten Kohorte ($t(38)=4.677$, $p=3.6 \times 10^{-5}$, Zweistichproben-t-Test) signifikant. Dieselbe Beobachtung kann auch mit der Stille-Regel gemacht werden. Der TK wird durchschnittlich 562 *Trials* später erreicht, wenn die Regel als erstes anstatt als viertes gelernt wird ($M_1=1671.333$, $SD_1=624.982$, $N_1=20$; $M_4=1109.767$, $SD_4=342.517$, $N_4=30$). Auch dieser Unterschied ist signifikant ($t(49)=4.126$, $p=1.43 \times 10^{-4}$, Zweistichproben-t-Test).

Das Modell des Lernens auf *state-action-pair*-Ebene beinhaltet das Lernen unabhängig von zuvor gemachten Erfahrungen und in diesem Fall dürfte sich die Performanz in später erlernten Regeln auch nicht verbessern. Deshalb sind diese Ergebnisse ein Argument für das Strukturlernen, welches schon in Kapitel 4.1 beschrieben wird.

Tabelle 10: Vorhersage des TK bei der Stille-Regel mit dem zusätzlichen Parameter Regelnummer

| Variable | Unstandardisiert | Standardisiert | Standardfehler |
|----------------------|------------------|----------------|----------------|
| Konstante | 261.606* | | |
| TrialIndexS | 0.315*** | 0.355*** | 0.077 |
| AnzahlIndexSeq | 58.441*** | 0.302*** | 13.265 |
| Trials_StrategieX | 0.262* | 0.244* | 0.122 |
| Eff_StrategieX | 0.534*** | 0.406*** | 0.107 |
| Regelnummer | -89.794 | -0.090 | 94.900 |
| N | 48 | | |
| R ² | 0.833 | | |
| Korr. R ² | 0.813 | | |
| F(df=5,42) | 41.991*** | | |

* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$; X je nach Regelnummer Platz₁ oder Alternieren₃

Tabelle 11: Vorhersage des PCP bei der Stille-Regel mit dem zusätzlichen Parameter Regelnummer

| Variable | Unstandardisiert | Standardisiert | Standardfehler |
|----------------------|------------------|----------------|----------------|
| Konstante | 436.027** | | |
| TrialIndexS | 0.181* | 0.207* | 0.078 |
| AnzahlIndexSeq | 25.722 | 0.135 | 13.402 |
| Trials_StrategieX | 0.164 | 0.155 | 0.125 |
| Eff_StrategieX | 0.710*** | 0.541*** | 0.115 |
| Regelnummer | -260.920* | -0.268* | 94.336 |
| N | 49 | | |
| R ² | 0.821 | | |
| Korr. R ² | 0.800 | | |
| F(df=5,43) | 39.394*** | | |

* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$; X je nach Regelnummer Platz₁ oder Alternieren₃

Modelle mit *Environmental Enrichment*

Zusätzlich wurde für die Tiere, die mit *Environmental Enrichment* gehalten wurden, die *Variable Enrichment* ergänzt. Nach dem empirischen Nachweis des Lernens unter Anwendung von Strategien soll der Einfluss der Haltungsbedingungen mit dieser Variablen überprüft werden. Es wird getestet, ob die Vorhersagbarkeit des Lernkriteriums und des *change points* durch Einbeziehung der Variable beeinflusst wird. Zusätzlich wird überprüft wie groß der Einfluss dieser Variable im Modell ist. Alle Berechnungen sind im Anhang aufgeführt (Tabelle 34 bis Tabelle 38). Wie schon bei der Analyse zuvor, wird diese Variable in den Modellen nicht signifikant, der Einfluss ist dementsprechend gering. Am Beispiel der Alternieren-Regel (siehe Tabelle 12) ist aber zu erkennen, dass alle anderen Parameter bei der Vorhersage des TK signifikant werden ($p < 0.05$) und die erklärte Varianz im signifikanten Modell ($F_{TK}(5, 26) = 56.313$, $p = 4.03 \times 10^{-13}$) sehr hoch ist ($R^2 = 0.915$).

Tabelle 12: Vorhersage des TK bei der Alternieren-Regel mit dem zusätzlichen Parameter *Enrichment*

| Variable | Unstandardisiert | Standardisiert | Standardfehler |
|--|------------------|----------------|---------------------------|
| Konstante | -3.160 | | |
| TrialIndexS | 0.405** | 0.240** | 0.103 |
| AnzahlIndexSeq | 72.759*** | 0.725*** | 6.323 |
| Trials_StrategieX | 0.672*** | 0.333*** | 0.136 |
| Eff_StrategieX | 0.188* | 0.222* | 0.055 |
| Enrichment | 11.926 | 0.020 | 39.328 |
| N | 41 | | |
| R ² | 0.915 | | |
| Korr. R ² | 0.899 | | |
| F(df=5,26) | 56.313*** | | |
| * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$ | | | X \triangleq Dunkelheit |

4.3.2 Analyse des Videotrackings

Durch das durchgeführte Videotracking gibt es eine weitere unabhängige Datenquelle, mit der die Hypothese „Lernen auf Strategieebene“ überprüft werden kann. Hierfür dienen die Bewegungsmuster der Tiere zusätzlich zur Analyse des Antwortverhaltens. Zur Hypothesengenerierung wurden zunächst in einer explorativen Phase viele verschiedene Videos angeschaut und das Verhalten der Tiere in verschiedene Bewegungsparameter formuliert. Die Parameter mit dem höchsten Informationsgehalt wurden danach identifiziert.

Reihenfolge der Bewegungsparameter während des Lernprozesses

Die Bewegungsmuster, die relevant waren, unterscheiden sich zwischen den einzelnen Regeln und kamen jeweils in einer bestimmten Reihenfolge vor. Alle Parameter stellen den

CP in einer Zeitreihe dar. Das heißt an der Stelle der Zeitreihe ändert sich der Parameter abrupt und die Änderung ist signifikant.

$hsum \triangleq$ Die Winkelsumme der Kopfbewegung in der Sekunde nach dem Hebeldruck (Hin- und Herschauen zwischen Hebel und Futtertrog)

$pos \triangleq$ Der Median der Position des Tieres während des *Intertrialintervalls*

$alt \triangleq$ Wenn sich das Tier in den letzten 3 Sekunden des *Intertrialintervalls* in der gegenüberliegenden (d.h. alternierenden) Seite der Box aufhielt wurde dieser *Trial* mit einer (1) gekennzeichnet, ansonsten mit einer (0)

$wmin \triangleq$ Der/die minimale Blickwinkel/Kopfausrichtung in Bezug auf ein für eine Strategie relevantes Merkmal (z.B. bei der Ton-Regel, die Seite auf der der Lautsprecher aktiv war) in der Sekunde nach Einschalten des Signallicht und Lautsprechers. Dies war ein Maß für die Orientierungsreaktion des Tiers nach Beginn des *Trials*/Sinnesreizes

$wmed \triangleq$ Der Median des/der Blickwinkels/Kopfausrichtung abhängig von der relevanten Seite in der Sekunde nach Einschalten des Signallichts und Lautsprechers

Dunkelheits-Regel: Zuerst beginnt das Tier häufig zwischen der Futterraufe und dem Hebel hin und her zu schauen. Es handelt sich um eine hastige Überprüfung, ob es für diesen Hebeldruck eine Belohnung bekommt ($hsum$). Danach wird die Aufmerksamkeit auf das ausgeschaltete Licht verlagert ($wmin$). Dann wird zuerst ein Performanz-CP (PCP) gezeigt bevor das Performanzkriterium (TK) erreicht wird (siehe Abbildung 19).



Abbildung 19: Reihenfolge der Bewegungsparameter bei der Dunkelheits-Regel

Der Parameter $hsum$ ändert sich zuerst ($M=1059.700$, $SD=312.218$) und danach $wmin$ ($M=1196.226$, $SD=317.566$). Im Anschluss wird der Performanz-CP ($M=1242.719$, $SD=353.452$) erreicht und als letztes der TK ($M=1325.875$, $SD=358.800$). Hierbei liegt der TK circa 83 Trials nach dem Performanz-CP ($z=-3.637$, $p=2.75 \times 10^{-4}$, $N=32$, asymptotischer Wilcoxon-Test), 130 Trials nach $wmin$ ($z=-3.898$, $p=9.7 \times 10^{-5}$, $N=31$, asymptotischer Wilcoxon-Test) und 266 Trials nach $hsum$ ($z=-4.659$, $p=3.0 \times 10^{-6}$, $N=30$, asymptotischer Wilcoxon-Test). (Quelle: eigene Darstellung)

* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$

Platz-Regel: Das Performanzkriterium (TK) wird vor der Ausrichtung des Kopfes auf die relevante Seite (wmin) erreicht. Anschließend beginnt das Tier sich auf der zur Regel passenden Seite aufzuhalten (pos) und dann wird der Performanz-CP (PCP) gezeigt (siehe Abbildung 20).

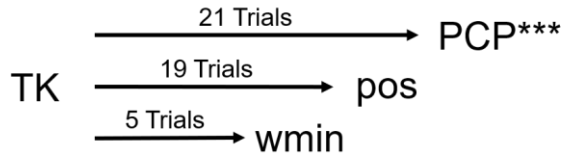


Abbildung 20: Reihenfolge der Bewegungsparameter bei der Platz-Regel

Der TK (M=60.135, SD=36.770) liegt vor wmin (M=65.417, SD=29.463, $z=-0.441$, $p=0.659$, N=24). Danach liegen der Parameter pos (M=79.150, SD=43.262, $z=-0.983$, $p=0.326$, N=27) und der Performanz-CP (M=81.543, SD=33.574, $z=-4.046$, $p=5.2 \times 10^{-5}$, N=35). Signifikant wird der asymptotische Wilcoxon-Test nur bei der Lage des TK zum Performanz-CP. (Quelle: eigene Darstellung)

* $p<0.05$; ** $p<0.01$; *** $p<0.001$

Alternieren-Regel: Das Tier beginnt in den letzten 3 Sekunden vor *Trialbeginn* auf die Seite des nächsten Hebelldrucks zu wechseln. Dann wird der Performanz-CP (PCP) gezeigt. Als drittes wendet das Tier die Aufmerksamkeit auf die relevante Seite (wmed) bevor das Performanzkriterium (TK) erreicht wird (siehe Abbildung 21).

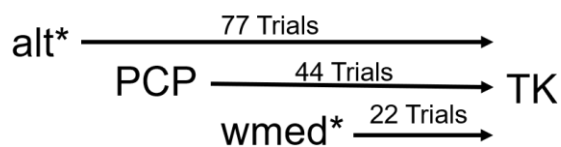


Abbildung 21: Reihenfolge der Bewegungsparameter bei der Alternieren-Regel

Der TK steht am Ende der Reihenfolge (M=631.300, SD=338.679). Als erstes ist der Parameter alt (M=554.471, SD=177.057, $z=-2.296$, $p=0.022$, N=17, asymptotischer Wilcoxon-Test) zu verzeichnen. Dann der Performanz-CP (M=586.750, SD=240.280, $z=-1.568$, $p=0.117$, N=20, asymptotischer Wilcoxon-Test) und direkt vor dem TK liegt der wmed (M=609.474, SD=295.167, $z=-2.200$, $p=0.028$, N=19, asymptotischer Wilcoxon-Test). (Quelle: eigene Darstellung)

* $p<0.05$; ** $p<0.01$; *** $p<0.001$

Stille-Regel: Zuerst beginnt die hastige Überprüfung, ob das Tier für diesen Hebelldruck eine Belohnung bekommt (hsum), danach wird die Aufmerksamkeit auf den ausgeschalteten Lautsprecher verlagert (wmed). Dann wird zuerst ein Performanz-CP (PCP) gezeigt bevor das Performanzkriterium (TK) erreicht wird (siehe Abbildung 22).

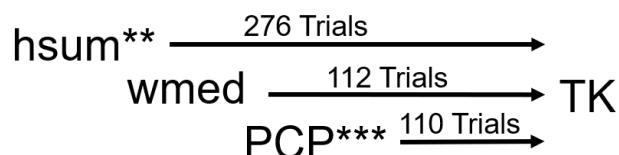


Abbildung 22: Reihenfolge der Bewegungsparameter bei der Stille-Regel

Der TK liegt am Schluss ($M=1300.619$, $SD=432.470$) und circa 276 Trials nach hsum ($M=1024.600$, $SD=377.890$, $z=-3.472$, $p=0.001$, $N=20$, asymptotischer Wilcoxon-Test). Nach hsum liegt wmed ($M=1189.133$, $SD=465.344$, $z=-0.511$, $p=0.609$, $N=15$, asymptotischer Wilcoxon-Test) und dann der Performanz-CP ($M=1191.333$, $SD=399.432$, $z=-3.667$, $p=2.45 \times 10^{-4}$, $N=21$, asymptotischer Wilcoxon-Test). (Quelle: eigene Darstellung)

* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$

In allen vier Regeln zeigt sich die Orientierung zur relevanten Seite in der beobachteten Reihenfolge. Das ist unabhängig davon, ob die Tiere die korrekte Strategie schon anwenden. Diese Reaktion bildet einen wesentlichen Schritt in der Lösung der Aufgabe. Das deutet darauf hin, dass die Veränderung der Blickwinkel ein relevanter Prädiktor für das Lernen der Regel ist. In den nächsten Untersuchungen geht dieser Parameter deshalb in jedes Modell ein. Zusätzlich wird mit den Parametern gearbeitet, die bei jeder einzelnen Regel einen zusätzlichen Einfluss gezeigt haben.

Vorhersage der Performanz anhand der Videotracking-Parameter

Mit den Bewegungsparametern wurde eine weitere Regressionsanalyse angefertigt, die jeweils zur Regel passende Parameter enthält. Die abhängige Variable in diesen Modellen ist ebenfalls der Performanz-CP und der TK. Mit diesen Modellen soll festgestellt werden, ob die Vorhersage von Performanz-CP und TK durch die festgelegten Bewegungsparametern nahe an den tatsächlich beobachteten Werten liegt. In diesen Modellen ist die Anpassungsgüte ebenfalls sehr hoch und alle Berechnungen sind im Anhang (Tabelle 39 bis Tabelle 44) zu finden. Beim Beispiel der Dunkelheits-Regel (siehe Tabelle 13) sind bei der Vorhersage des TK sowohl w_{min} ($p < 0.001$) als auch hsum ($p < 0.01$) signifikant. Das Modell wird ebenfalls hoch signifikant und hat eine sehr hohe Anpassungsgüte ($R^2=0.751$). Für die Vorhersage des Performanz-CP ergibt sich ein ähnliches Bild (siehe Tabelle 14). Somit kann das Lernen auf Strategiebene mit einer zweiten, unabhängigen Datenquelle zusätzlich zu den analysierten Verhaltensdaten belegt werden.

Tabelle 13: Vorhersage des TK bei der Dunkelheits-Regel mit den Bewegungsparametern

| Variable | Unstandardisiert | Standardisiert | Standardfehler |
|----------------------|------------------|----------------|----------------|
| Konstante | 96.886 | | |
| wmin | 0.651*** | 0.596*** | 0.126 |
| hsum | 0.442** | 0.389** | 0.131 |
| N | 29 | | |
| R ² | 0.751 | | |
| Korr. R ² | 0.732 | | |
| F(df=2,26) | 39.163*** | | |

*p<0.05; **p<0.01; ***p<0.001

Tabelle 14: Vorhersage des PCP bei der Dunkelheit-Regel mit den Bewegungsparametern

| Variable | Unstandardisiert | Standardisiert | Standardfehler |
|----------------------|------------------|----------------|----------------|
| Konstante | 160.189 | | |
| wmin | 0.583*** | 0.580*** | 0.127 |
| hsum | 0.389** | 0.372** | 0.132 |
| N | 29 | | |
| R ² | 0.702 | | |
| Korr. R ² | 0.679 | | |
| F(df=2,26) | 30.637*** | | |

*p<0.05; **p<0.01; ***p<0.001

4.3.3 Umgang mit Strategielücken

Untersuchung des Informationsgehalts der Videotrackingdaten bezüglich der Strategielücken

Die Bewegungsmuster wurden zusätzlich herangezogen, um zu untersuchen, was die Tiere in den *Trials* machen, die durch den Algorithmus keiner Strategie zugeordnet werden können. Etwas mehr als zwei Drittel der *Trials* können mit den Verhaltensdaten einer Strategie zugeordnet werden (M=69.608; SD=11.816; N=134), das übrige Drittel verbleibt ohne Zuordnung und wird als „Lücke“ ausgegeben.

Die *Trials* ohne detektierte Strategien beinhalten generell weniger Information. Für diese Untersuchung werden alle Videotrackingdaten in zwei Teile geteilt. Der eine Teil besteht aus allen *Trials*, die keiner Strategie zugeordnet werden können, der andere Teil enthält alle Strategiesequenzen. In beiden Teilen wurde nach signifikanten CPs der o.a. Bewegungsparameter (die jeweils zur Regel passend sind) gesucht, und diese wurden aufsummiert. Es gibt einen signifikanten Unterschied zwischen erwarteter und beobachteter Anzahl der CPs der einzelnen Bewegungsparameter bei den *Trials* ohne detektierte Strategien und denen mit detektierten Strategien. Es können weniger CPs in den Strategielücken detektiert werden, als innerhalb der Strategiesequenzen. Diese Beobachtung kann bei der

Dunkelheits-Regel ($\chi^2(1) = 11.184$, $p = .001$, $\phi = 0.296$, Chi-Quadrat-Test nach Pearson), bei der Alternieren-Regel ($\chi^2(1) = 10.408$, $p = .001$, $\phi = 0.256$, Chi-Quadrat-Test nach Pearson) und der Stille-Regel ($\chi^2(1) = 9.333$, $p = .002$, $\phi = 0.272$, Chi-Quadrat-Test nach Pearson) gemacht werden. Das liegt in diesem Fall nicht daran, dass die Zeitreihe bei den *Trials* ohne Strategien kürzer war. Auch bei der Platz-Regel sind die Änderungen in der Zeitreihe bei den Strategiesequenzen signifikant und diese Zeitreihen waren ebenfalls sehr kurz, weil das Performanzkriterium (TK) so schnell erreicht wurde.

Untersuchung auf kurze Sequenzen

Das Auftauchen von Strategielücken könnte damit erklärt werden, dass der Algorithmus nur Sequenzen ab einer Länge von sechs *Trials* detektiert. Detektionslücken könnten also durch zahlreiche kurze Sequenzen bedingt sein. Um zu überprüfen ob die kurzen Sequenzen überzufällig häufig sind, wurde aus 100.000 Sitzungen mit ebenfalls 300 *Trials* die Verteilung der Sequenzen mit vier, fünf und sechs *Trials* Länge bei randomisiertem Hebeldruck (50% Hebeldruck auf der rechten Seite und 50% auf der linken Seite) berechnet und mit den Häufigkeiten in allen ersten Regeln verglichen. Fünfer-Sequenzen ($M=7.190$, $SD=26.030$) und Sechser-Sequenzen ($M=3.810$, $SD=4.854$) sind in den empirischen Daten nicht überzufällig häufig zu finden ($p>0.05$). Vierer-Sequenzen ($M=19.54$, $SD=51.820$) sind überzufällig häufig ($p<0.01$).

Einfluss der Strategielücken auf den TK

Zusätzlich wurde der Zusammenhang zwischen dem Anteil der *Trials*, der einer Strategie zugeordnet werden konnte bis der TK erreicht wurde, und dem TK untersucht. Es ergibt sich keine Korrelation zwischen den beiden Werten ($r=0.024$, $p=0.799$, $N=111$, Pearson Korrelation), auch nicht unter Ausschluss von *win-stay-lose-shift* ($r=0.118$, $p=0.244$, $N=100$, Pearson Korrelation). Der Anteil der Strategielücken steht daher nicht mit der Performanz der Tiere in Beziehung.

Zusammenfassend ergibt sich kein klares Bild, was Ratten in den *Trials* tun, in denen keine Strategien detektierbar sind. Das Ausmaß scheint jedoch nicht auf ineffizientes Lernen hinzudeuten.

4.4 *Environmental Enrichment*

Environmental Enrichment hat einen Einfluss auf verschiedene kognitive Prozesse (siehe auch Kapitel 2.9) wie z.B. dem räumlichen Gedächtnis (Ali et al. 2017), der Stressresistenz (Lehmann und Herkenham 2011) und der Impulsivität (Wang et al. 2017). Es wurde in bisherigen Studien auch der Einfluss auf die kognitive Flexibilität untersucht (Petrosini et al. 2009; Nithianantharajah und Hannan 2006; Leggio et al. 2005). Allerdings wurde in einer

Review im Jahre 2019 (Gelfo 2019) die absolute Anzahl der Veröffentlichungen in diesem Bereich, die sowohl gesunde als auch pathologische Studien beinhaltete, von 12 Studien genannt. Das bedeutet, dass es in diesem Bereich noch eine Vielzahl ungeklärter Fragen gibt. Das Strategieverhalten als Teil der kognitiven Flexibilität wurde daher unter dem Einfluss der Umgebung während des Heranwachsens untersucht.

Eine Gruppe von Tieren (N=24) wurde mit einem *Enrichment*-Protokoll (siehe Kapitel 3.1) gehalten. Die andere Gruppe (N=21) erhielt nur Einstreu in den Käfig. Beide Gruppen durchliefen das Regellern-Paradigma mit den vier aufeinanderfolgenden Regeln. Außerdem wurden mit allen Tieren verschiedene Experimente zur Kontrolle der Wirkung des *Environmental Enrichments* durchgeführt (im Sinne einer Positivkontrolle).

4.4.1 Regellern-Aufgaben

Es ergibt sich insgesamt kein einheitliches Bild, welches über alle vier Regeln hinweg konstant ist. Einzelne Kennwerte unterscheiden sich, allerdings waren es bei den verschiedenen Regeln unterschiedliche Kennwerte. Eine Ausnahme bildet die Platz-Regel. Aufgrund der Tatsache, dass alle Tiere bei der Platz-Regel innerhalb einer Sitzung rasch eine sehr hohe Performanz erreichen, wurde diese Regel vernachlässigt. Folgende Parameter wurden untersucht:

$TK \triangleq$ *Trials* bis zum Erreichen des Kriteriums

$TrialIndexS \triangleq$ *Trialzahl*, bei der zum ersten Mal die zur Regel passende (Index-) Strategiesequenz begonnen hat

$AnzahlIndexS \triangleq$ Anzahl der regelentsprechenden Sequenzen bis zum Erreichen des Performanzkriteriums

$MaxGesamt \triangleq$ Maximale Anzahl der Strategien über alle Sitzungen hinweg

$\%korrTrials \triangleq$ Anteil der korrekt gedrückten *Trials* in der letzten Sitzung

Alternieren-Regel

Die interessantesten Ergebnisse dieser Untersuchung finden sich bei dieser Regel. Es ist zu erkennen, dass Tiere, die mit *Environmental Enrichment* (EE) aufgewachsen sind und dauerhaft mit Spielzeug, Unterschlüpfen und Nistmaterial gehalten werden, deutlich schlechter abschneiden.

Sie brauchen wesentlich länger ($M=834.524$, $SD=395.330$), um das TK zu erreichen, als Tiere der Kontrollgruppe (K) ($M=491.700$, $SD=248.631$). Die beiden Gruppen unterscheiden sich in diesem Kennwert signifikant ($t(39)=3.304$, $p=0.002$, unabhängiger Zweistichproben-t-Test).

Dazu passend unterscheiden sich die Gruppen in zwei Parametern, die signifikante Prädiktoren des Lernerfolgs sind:

Ein signifikantes Ergebnis ($t(33.895)=2.574$, $p=0.015$, unabhängiger Zweistichproben-t-Test) liefert der Kennwert *TrialIndexS* ($M_{EE}=383.167$, $SD_{EE}=287.392$, $M_K=213.400$, $SD_K=134.851$). Das bedeutet, dass Tiere mit *Environmental Enrichment* die zur Regel passenden Strategie zum ersten Mal circa 170 *Trials* nach den Tieren der Kontrollgruppe austesten.

Hinzu kommt, dass die Tiere der Kontrollgruppe ($Mdn=2$, $P_{25}/P_{75}=1/2.75$) die zur Regel passende Strategie weniger häufig austesten, bis sie das TK erreichen. Tiere mit *Environmental Enrichment* ($Mdn=3$, $P_{25}/P_{75}=2.5/6.5$) testen die Strategie im Durchschnitt einmal öfter aus. Auch diese Ergebnisse sind signifikant ($z=-2.903$, $p=0.004$, Mann-Whitney-U-Test) und es zeigt sich eine mittlere Effektstärke ($r=0.453$) (Cohen 1992). Insgesamt ergibt sich hier (Abbildung 23), dass Tiere in konventioneller Haltung diese Regel schneller lernen.

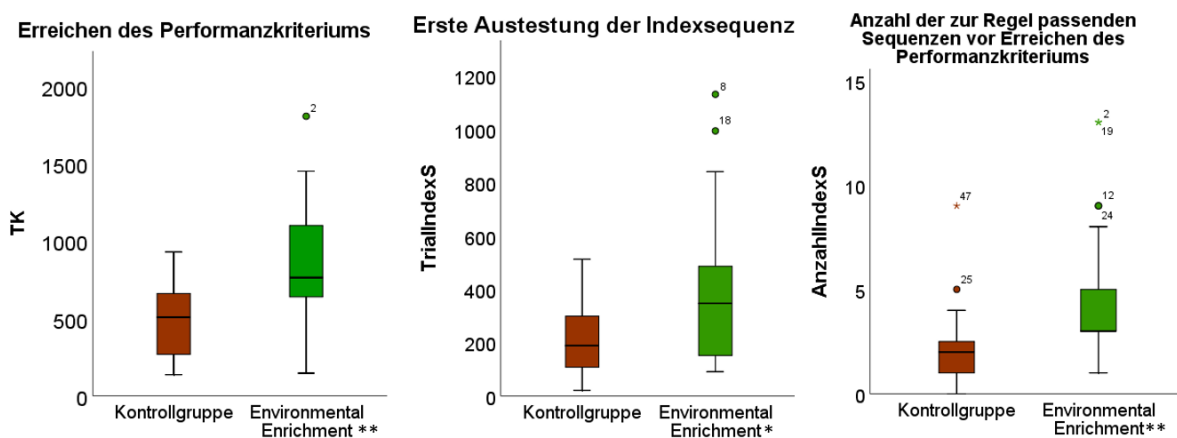


Abbildung 23: Kennwerte der Alternieren-Regel

Die Tiere ohne *Environmental Enrichment* erreichen das Performanzkriterium früher (links), testen die Indexstrategie früher (mittig) und weniger häufig aus (rechts). (Quelle: eigene Darstellung)

* $p<0.05$; ** $p<0.01$; *** $p<0.001$

Dunkelheits- und Stille-Regel

In beiden Regeln gibt es Kennwerte, die sich zwischen den Gruppen mit unterschiedlicher Haltung unterscheiden. Ein Zusammenhang der einzelnen Ergebnisse wie bei der Alternieren-Regel besteht jedoch nicht, weshalb unklar bleibt, ob die Unterschiede verhaltensrelevant sind.

Bei der Dunkelheits-Regel testen die Tiere mit *Environmental Enrichment* insgesamt signifikant weniger Strategien aus ($Mdn_{MaxGesamt}=6$, $P_{25}/P_{75}=5/7$) als die Kontrollgruppe ($Mdn_{MaxGesamt}=7$, $P_{25}/P_{75}=6/7$) ($z=-2.091$, $p=0.037$, $r=0.327$, Mann-Whitney-U-Test).

In der letzten Sitzung haben die Tiere mit *Environmental Enrichment* ($M=56.696$, $SD=16.154$) bei der Stille Regel einen niedrigeren Anteil der korrekt gedrückten *Trials*, als die Kontrollgruppe ($M=68.974$, $SD=14.255$). Dieser Unterschied ist ebenfalls signifikant ($t(42)=2.646$, $p=0.011$, unabhängiger Zweistichproben-t-Test).

4.4.2 Kontrollexperimente

Erhöhtes-Plus Labyrinth

Als Kontrolle des *Environmental Enrichments* dient ein Test mit dem Erhöhten-Plus Labyrinth (EPL). Dieses Experiment ist in der Literatur (Simpson und Kelly 2011) häufig als Positivkontrolle für die Auswirkungen der verschiedenen Haltungsformen verwendet worden.

Die Messung fand nach den Regellern-Aufgaben statt. Es zeigt sich, dass die Tiere, die mit *Environmental Enrichment* gehalten werden ($M=225.58$, $SD=12.004$) signifikant mehr Zeit im geschlossenen Arm des Labyrinths verbringen als die Tiere der Kontrollgruppe ($M=193.67$, $SD=8.847$) ($t(52)=-2.187$, $p=0.033$, unabhängiger Zweistichproben-t-Test). Dies entspricht nicht den Ergebnissen, die zuvor in der Literatur beschrieben wurden. Tiere mit EE-Haltung zeigen in früheren Veröffentlichungen (Pena et al. 2009; Galani et al. 2007; Hellemans et al. 2005) weniger Ängstlichkeit als Tiere, die in Standard-Laborbedingungen aufwachsen, und verbringen mehr Zeit im offenen Arm des Labyrinths. Im durchgeführten Experiment ist allerdings kein signifikanter Unterschied der Zeit, die in den offenen Armen verbracht wurde ($t(52)=1.237$, $p=0.222$, unabhängiger Zweistichproben-t-Test) festzustellen.

Deshalb wurde mit der zweiten Kohorte zusätzlich eine Messung im EPL vor den Regellern-Aufgaben hinzugefügt, um festzustellen, ob diese Verhaltensaufgaben den Effekt des *Environmental Enrichment* im EPL beeinflussen. Der einzige signifikante Unterschied zwischen den beiden Gruppen sind die Eintritte in den geschlossenen Arm ($t(22)=-2.509$, $p=0.020$, unabhängiger Zweistichproben-t-Test). Die Tiere mit EE haben mehr Eintritte ($M=10.750$, $SD=2.179$) in den geschlossenen Arm als die Tiere der Kontrollgruppe ($M=8.167$, $SD=2.823$).

In diesem Fall entsprechen die Resultate ebenfalls nicht den Erwartungen nach der Literaturrecherche. Dieser Aspekt wird in der Diskussion näher erläutert (siehe Kapitel 5.1).

Offenfeld

Da das Experiment auf dem Erhöhten-Plus-Labyrinth nur eine Messung über fünf Minuten beinhaltet, wurde eine weitere Messung im Offenfeld angeschlossen. Es sollte überprüft werden, ob die Tiere mit EE einfach an Neuheiten in der Umgebung gewöhnt sind. Sie deshalb eine Exploration nicht direkt durchführen und sich weniger auf den offenen Armen fortbewegen. Die Messung im Offenfeld erfolgte über 30 Minuten, wobei die zurückgelegte Strecke alle zwei Minuten aufgezeichnet wurde, und das Bewegungsniveau kann so an verschiedenen Zeitpunkten miteinander verglichen werden.

Im Offenfeld bewegen sich beide Kohorten sehr unterschiedlich, so dass sie getrennt voneinander betrachtet werden (siehe Abbildung 24).

- Die Kontrolltiere (N=18) der ersten Kohorte (M=567.544, SD=254.293) bewegen sich in den ersten zwei Minuten deutlich mehr als die Tiere mit EE-Haltung (N=12; M=447.850, SD=204.028). Die Ergebnisse sind aber nicht signifikant ($t(28)=1.362$, $p=0.184$, unabhängiger Zweistichproben-t-Test). Die zurückgelegte Strecke in Minute drei und vier unterscheidet sich signifikant zwischen Kontrolltieren (M=559.622, SD=216.150) und Tieren mit EE-Haltung (M=352.083, SD=208.923) ($t(28)=2.610$, $p=0.014$, unabhängiger Zweistichproben-t-Test). Dieses Ergebnis wäre somit eine Erklärung für das Verhalten der EE-Tiere im EPL.
- In Kohorte 2 ($N_{EE}=12$, $N_K=12$) ist dieser Effekt allerdings nicht replizierbar. Es zeigt sich (Abbildung 24 unten) aber ab Minute vier über die letzten 26 Minuten, dass die C- Tiere eine höhere Aktivität haben als die EE-Tiere. Die Ergebnisse des EPL können mit den Ergebnissen aus dem Offenfeld also leider nicht erklärt werden.

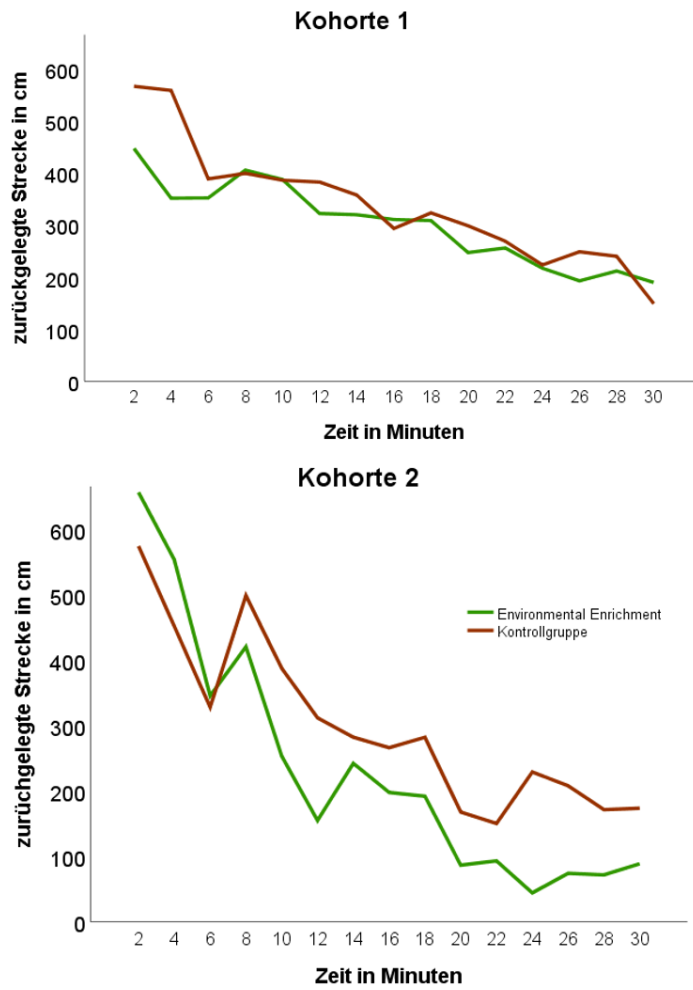


Abbildung 24: Bewegungsaufzeichnung im Offenfeld

Die Kontrolltiere der Kohorte 1 (oben) bewegen sich in den ersten 2 Minuten deutlich mehr als die EE-Tiere. Die Kontrolltiere der Kohorte 2 (unten) bewegen sich erst nach Minute 4 mehr als die EE-Tiere. (Quelle: eigene Darstellung)

Aktivitätsmessung

Da die Kontrollexperimente nicht die erwarteten Ergebnisse zeigen, wurde eine Aktivitätsmessung der Tiere (wie in Kapitel 3.2.2.1 beschrieben) durchgeführt, um zusätzliche Informationen zu erhalten. Hierbei wurde die Aktivität der Tiere im Haltungskäfig aufgezeichnet. Bei der Aktivitätsmessung wird festgestellt (siehe Abbildung 25), dass bei den EE-Tiere sowohl in der Hell- ($M=32.417$, $SD=27.743$) als auch in der Dunkelphase ($M=77.778$, $SD=34.195$) signifikant mehr Bewegungen detektiert werden ($t_{\text{Hell}}(574)=-2.343$, $p=0.019$, $t_{\text{Dunkel}}(574)=-7.276$, $p=1.135 \times 10^{-12}$, unabhängiger Zweistichproben-t-Test) als bei den Kontrolltieren ($M_{\text{Hell}}=27.368$, $SD_{\text{Hell}}=23.831$, $M_{\text{Dunkel}}=59.938$, $SD_{\text{Dunkel}}=23.710$). Das generelle Aktivitätsniveau wird durch das EE erhöht. Die Ergebnisse aus der Aktivitätsmessung im Heimatkäfig zeigen, dass sich die beiden Gruppen in einem unabhängigen Test bezüglich ihres Bewegungsprofils unterscheiden. Sie liefern daher eine Positivkontrolle dafür, dass die Haltungsbedingungen einen messbaren Einfluss auf das Verhalten der erwachsenen Tiere haben (Positivkontrolle). Über alle Positivkontrollen hinweg zeigt sich jedoch ein heterogenes Bild bezüglich der Aktivitätsmessungen: Erhöhte Aktivität ist zwar ein Unterscheidungsmerkmal, jedoch findet sich dieses Merkmal je nach experimentellem Kontext sowohl bei Tieren mit EE (Heimatkäfig) als auch mit konventioneller Haltung (neue, anxiogene Umgebung).

Aktivitätsmessung der Tiere im Heimatkäfig

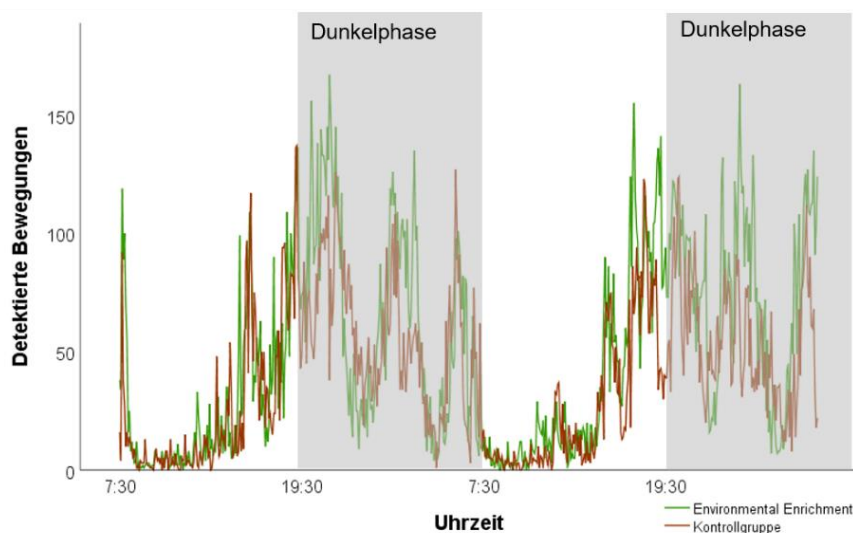


Abbildung 25: Aktivitätsmessung bei unterschiedlicher Käfigeinrichtung

Die Tiere, die mit *Environmental Enrichment* gehalten wurden, zeigen über die gesamte Messperiode eine höhere Aktivität als die Kontrolltiere. (Quelle: eigene Darstellung)

Gewichtsentwicklung

Bei der Gewichtsentwicklung (siehe Abbildung 26) lassen sich zu allen gemessenen Zeitpunkten (Woche 8, 12, 16, 20 pp) keine signifikanten Unterschiede zwischen den Kontrolltieren und den EE-Tieren feststellen ($t(52)=-1.013$, $p=0.316$, unabhängiger Zweistichproben-t-Test). Das Gewicht der EE- Tiere ($M_{\text{Woche20}}=499.125$, $SD_{\text{Woche20}}=37.867$) unterscheidet sich nicht von dem der Kontrolltiere ($M_{\text{Woche20}}=489.233$, $SD_{\text{Woche20}}=33.804$).

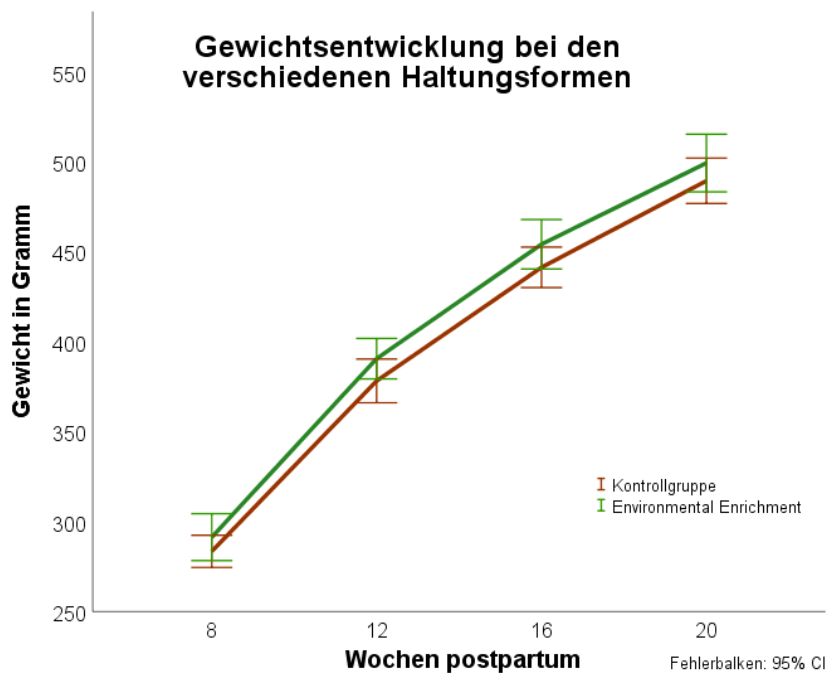


Abbildung 26: Gewichtsentwicklung

Tiere mit und ohne *Environmental Enrichment* zeigen über die gesamte Versuchsperiode eine ähnliche Gewichtsentwicklung. (Quelle: eigene Darstellung)

5 Diskussion

5.1 Untersuchung der aufgestellten Hypothesen

Zu Beginn dieser Arbeit wurden mehrere Hypothesen formuliert. Zur Überprüfung wurden Experimente mithilfe einer neu entwickelten Verhaltensaufgabe durchgeführt und deren Ergebnisse ausgewertet. Im Folgenden werden die Ergebnisse zusammenfassend präsentiert und deren Bedeutung in Bezug auf die aufgestellten Hypothesen verdeutlicht.

Ratten wenden Verhaltensstrategien an, um Probleme in komplexen Umgebungen zu lösen.

Mit der Untersuchung dieser Hypothese soll eine Erklärung für die abrupten Lernanstiege, den schnellen Lernerfolg und die Verbesserung der Performanz in einer strukturell bereits bekannten Aufgabe, gefunden werden. In Kapitel 2.5 sind einige Verhaltensmodelle genannt, die abrupte Verhaltensänderungen nicht erklären können. Diese Änderungen sind allerdings in den Experimentaldaten verschiedener Studien enthalten (Durstewitz et al. 2010; Gallistel et al. 2004). Zunächst wurde überprüft, ob sich die Vorhersagen der genannten klassischen *reinforcement learning*-Modelle in den gesammelten Daten der neu entwickelten Verhaltensaufgabe als zutreffend erweisen.

Überprüfung der Vorhersagen der RL-Modelle

Diese Modelle gehen von unabhängigem Lernen aus. (Hinweis: es gibt RL-Modelle, die u.a. auch Aufmerksamkeitseffekte berücksichtigen (Leong et al. 2017)). Das bedeutet, dass alle *states* der Umwelt separat voneinander gelernt werden (Gershman und Niv 2010). Eine Erklärung des Begriffs *state* sowie die bildliche Veranschaulichung ist in Kapitel 2.5 Abbildung 2 zu finden. Aus den Erfahrungen mit einem bestimmten *state* werden laut Vorhersage keine Schlussfolgerungen auf andere *states* gezogen. Somit wäre für jeden *state* eine gleich hohe Anzahl an Wiederholungen notwendig, um ihn zu erlernen. Häufige *states* sollten dementsprechend früher das Lernkriterium erreichen.

In den für diese Arbeit gesammelten Daten werden die verschiedenen *states* nicht unabhängig voneinander gelernt, da positive Korrelationen zwischen der Anzahl der *states* und der *Trialzahl* der Performanzänderung (PCP) bestehen. Der PCP tritt nicht immer nach einer bestimmten Anzahl an Wiederholungen auf, d.h. die Performanz verbessert sich insgesamt (und nicht nur bezogen auf einen bestimmten *state*). Da Ratten eine relativ abrupte Performanzänderung zeigen, können die *states* nicht unabhängig voneinander gelernt werden.

Diese beobachtete abrupte Performanzänderung entspricht ebenfalls nicht der Vorhersage der genannten RL-Modelle. Da bei diesen Modellen jeder *state* einzeln gelernt wird, wird von einem graduellen Lernanstieg ausgegangen.

Lernen auf der Ebene von *state-action-pairs* sollte laut Vorhersage davon unabhängig sein, ob bereits eine Vorerfahrung mit der Aufgabe besteht. Falls Tiere die Struktur der Aufgabe jedoch erkennen und sie in zukünftigen Aufgaben zur Lösung heranziehen, müssen sie laut verschiedener Literatur spätere Regeln schneller lernen (Dezfouli und Balleine 2019; Acuña und Schrater 2010; Kemp und Tenenbaum 2009). In den durchgeführten Experimenten verbessert sich die Performanz der Tiere, die eine Regel als drittes bzw. viertes lernen, erheblich gegenüber dem erstmaligen Erlernen derselben Regel.

Die Vorhersagen der genannten RL-Modelle, dass das Lernen der *states* unabhängig voneinander stattfindet, der Lernanstieg graduell verläuft und kein Erlernen der Struktur erfolgt, können bei den erhobenen Experimentaldaten nicht bestätigt werden (siehe Kapitel 4.1). Aus diesem Grund wurde näher untersucht, ob sich die Tiere genereller Verhaltensstrategien bedienen, um eine Aufgabe in einer komplexen Umgebung zu lösen.

Anwendung von Verhaltensstrategien

In der Literatur zu Ratten sind bereits verschiedene Strategien beschrieben, die zur Lösung einer Aufgabe angewendet werden (siehe Kapitel 2.6). Evenden und Robbins beschreiben zum Beispiel, dass Tiere eine Aktion beibehalten, die eine Belohnung erbracht hat. Wenn die Tiere keine Belohnung erhalten, wechseln sie zu einer anderen Aktion. Diese Strategie wird als *win-stay-lose-shift* bezeichnet (Evenden und Robbins 1984).

Eine weitere Strategie, die von Tieren angewendet wird, wird von Dember und Fowler *spontaneous alternation* genannt. Das bedeutet, dass Tiere sich in aufeinanderfolgenden Versuchen trotz mangelnder Information über die Umgebung in ihrer Entscheidung abwechseln (Dember und Fowler 1958). Wenn in einem Labyrinth ein Arm schon exploriert wurde, wird bei der nächsten Möglichkeit zur Exploration eher ein anderer gewählt als zuvor (Dember und Richman 1989; Wayne 1935).

Die gesammelten Daten wurden mit dem in Kapitel 3.2.2 beschriebenen Algorithmus ausgewertet, dessen Grundlage die im Experiment naheliegenden Strategien bilden. Es gibt in der Aufgabe zwei sensorische Stimuli (Licht und Ton), die als Strategie verfolgt werden können (zum Licht/zur Dunkelheit oder zum Ton/zur Stille gehen) und die Möglichkeit, eine von den Stimuli losgelöste Strategie (Rechts/Links/Alternieren/WLSL) anzuwenden. Es wäre möglich, dass die Tiere die Strategien nacheinander systematisch auf ihre „Belohnungs-Relevanz“ überprüfen.

Die mit dem Algorithmus bestimmte Lokalisation des erreichten Lernkriteriums wurde mithilfe der Bestimmung von Performanz-CPs validiert (siehe Kapitel 4.2). Die Bestimmung des Performanz-CP wurde mit einer Datenuntersuchung auf abrupte Veränderungen mithilfe von gepaarten angepassten Regressoren für die kumulative Summe (*Paired Adaptive Regressors for Cumulative Sum*/PARCS (Toutounji und Durstewitz 2018) durchgeführt. Hierbei werden sogenannte *change points* (CPs) bestimmt, die abrupte Veränderungen der Performanz einer Zeitreihe darstellen.

Des Weiteren wird bei der Untersuchung deutlich, dass die Tiere jede Regel lernen können (siehe Kapitel 4.2.1). Sie wenden regelübergreifend Strategien an und beim Erlernen jeder Regel werden (fast) alle Strategien angewendet, bevor sie sich auf die korrekte Strategie festlegen (siehe Kapitel 4.2.4). Die systematische Überprüfung der Strategien auf „Belohnungs-Relevanz“ erscheint aus diesen Gründen plausibel. Die unterschiedlichen Regeln sind außerdem unterschiedlich schwer zu erlernen (siehe Kapitel 4.2.2). Zusätzlich sind abrupte Performanz-Änderungen mit dem Lernen auf Strategieebene erklärbar. Die abrupte Zunahme der Sequenzlängen findet beim Erreichen des Kriteriums (TK) statt (siehe Kapitel 4.2.3).

Um die Hypothese des Lernens auf Strategieebene zu überprüfen, wurde untersucht, ob es Strategie-assoziierte Maße gibt, die die Performanz der Tiere vorhersagen können.

In diese Untersuchung gingen Parameter der zur Regel passenden Strategie, sowie Parameter, die den Umgang mit salienten Strategien beschreiben, ein. Diese Parameter lassen die Vorhersage von Performanz-CP und *Trials* bis zum Erreichen des Kriteriums (TK) sehr gut zu. Mit der Detektion von Sequenzfolgen und den daraus abgeleiteten Parametern lässt sich das Lernkriterium (TK) und der Performanz-CP demzufolge vorhersagen. Die Hypothese des Lernens auf Strategieebene wird damit belegt. Ein normiertes Modell mit allen ersten Regeln bringt ebenfalls sehr gute Vorhersagewerte. Das spricht wiederum dafür, dass die Tiere dieselbe Methode bei jeder einzelnen Regel anwenden.

Der Parameter der Regelnummer, der angibt, ob die Regel als erstes oder später gelernt wurde, scheint in den Modellen keinen signifikanten Einfluss auf die Vorhersage des TK oder des PCP zu haben. Der Parameter *Environmental Enrichment* hat ebenfalls keinen signifikanten Einfluss.

Die Überprüfung der Hypothese „Lernen auf Strategieebene“ hat eine klare Tendenz. Die abrupten Lernanstiege, der schnellen Lernerfolg und die Verbesserung der Performanz in einer Aufgabe, die die Tiere strukturell schon kennen, können mit diesem Modell beschrieben

werden. Zur Analyse des Lernens in komplexen Umgebungen ist diese Methode sehr gut anzuwenden und sie ergänzt bisherige Verhaltensmodelle.

Strategielücken

Ungefähr 30 Prozent der *Trials* können keiner Strategie zugeordnet werden. Es stellt sich die Frage, was die Tiere in dieser Zeit machen. Mit den Videotrackingdaten wurde festgestellt, dass der Informationsgehalt der *Trials* ohne Strategien geringer ist, da weniger CPs gefunden werden können (siehe Kapitel 4.3.3). Es gibt die Überlegung, ob die Tiere kürzere Sequenzen testen, die vom Algorithmus nicht erfasst werden können. Der Algorithmus detektiert erst Sequenzen ab sechs *Trials*. Die kurzen Sequenzen kommen überwiegend nicht häufiger vor als wenn eine zufällige Abfolge von Antworten generiert wird. Demzufolge ist das keine Erklärung für die Strategielücken. Weiterhin hat der Anteil der Strategielücken keinen Einfluss auf die Performanz der Tiere. Sind die Strategielücken vielleicht echte Lücken, in denen die Tiere eine Pause von der Aufgabe einlegen? Oder wenden die Tiere vielleicht komplexere Strategien an? Auf diese Fragen gibt es beim derzeitigen Stand dieser Arbeit noch keine passenden Antworten.

Ratten verwenden selektive Aufmerksamkeit, um die Komplexität der Umgebung zu reduzieren und ein Problem somit schneller lösen zu können.

In der Literatur wird bereits darauf eingegangen, dass die Aufmerksamkeit auf einen bestimmten Stimulus gerichtet wird, um die Dimensionen einer Aufgabe herabzusetzen und somit schneller an eine Lösung des Problems zu kommen (Leong et al. 2017; Chelazzi et al. 2013). Die Struktur einer Aufgabe wird dazu genutzt, die Aufmerksamkeit auf Schlüsselobjekte zu legen, die zur Lösung einer Aufgabe führen. So wird eine Aufgabe in kleinere und lösbare Teile zerlegt (Kemp und Tenenbaum 2009). Selektive Aufmerksamkeit ist laut Niv adaptiv, da es weniger aufwendig ist, einzelne Hinweisreize auf ihre Relevanz zu überprüfen (Niv et al. 2015). Das Licht wird z.B. überprüft unabhängig davon, ob es links oder rechts lokalisiert ist. Die korrekte Antwort für alle Kombinationen von Hinweisreizen zu lernen bedeutet wesentlich mehr Aufwand.

In diesem Zusammenhang wird berücksichtigt, wie der Forschungsstand zu diesem Thema beim Menschen ist. Gershman und Niv erklären, dass die selektive Aufmerksamkeit beim Menschen eine Zusammenstellung der Dimensionen der Umwelt für das Lernen priorisiert und diese in den Vordergrund stellt. Dabei wird die Anzahl der verschiedenen *states* reduziert, die die Versuchsperson einbeziehen muss. Die Aufmerksamkeit muss auf die Umweltreize gelenkt werden, die zur Lösung der Aufgabe wichtig sind. Zum Beispiel sind die Reize relevant, die eine Belohnung voraussagen können. So kann eine annehmbare Anzahl an *states* erreicht werden (Gershman und Niv 2010). Welche Dimensionen für die Lösung einer bestimmten

Aufgabe gebraucht werden, ist laut Leong nicht immer klar und muss durch Erfahrung gelernt werden. Es muss zuerst durch Ausprobieren gelernt werden, welche Reize relevant sind, bevor die eigentliche Aufgabe gelernt werden kann. Die Hypothese ist also, dass es eine Interaktion in beide Richtungen zwischen Aufmerksamkeit und Lernen gibt. Bei Menschen wird dazu *eye-tracking* verwendet, um herauszufinden worauf die Aufmerksamkeit gelenkt wird (Leong et al. 2017). Dabei wird in Experimenten festgestellt, dass nur die Dimension beachtet wird, die für die Vorhersage der Belohnung relevant ist (Niv et al. 2015). Verschiedene Forschungsgruppen kommen zu dem Ergebnis, dass nur der Teil der Umweltstimuli einbezogen wird, der als relevant für die Aufgabe betrachtet wird (Wilson und Niv 2011; Gershman und Niv 2010; Corbetta und Shulman 2002). Selektive Aufmerksamkeit beim Menschen wirkt wie ein Filter, der die verschiedenen Dimensionen eines Problems reduziert (Ponsen 2010).

In dieser Arbeit wird dieser Ansatz für die Überprüfung der Hypothese des Lernens mithilfe der selektiven Aufmerksamkeit verwendet. Deshalb ist es sinnvoll, Videotracking als zweite unabhängige Datenquelle zu benutzen. Die automatisierte Videoauswertung wird analog zum *eye-tracking* verwendet (siehe Kapitel 4.3.2). So soll anhand der Bewegungsmuster nachvollzogen werden, auf welchen Stimulus die Aufmerksamkeit gerichtet ist. Durch die Identifizierung des Körpers und des Kopfes der Ratte konnte die Blickrichtung und die Position des Tieres bestimmt werden. Ziel war es, eine Orientierungsreaktion bei den Regeln, die einen Stimulus enthalten, nachweisen zu können. Der Blickwinkel der Tiere nach dem Einschalten der auditorischen und visuellen Stimuli wurde untersucht. Bei Regeln ohne Stimulus wurde nach Abläufen gesucht, die sich während verschiedener Strategien wiederholen. Das Lernen auf Strategieebene wurde mit dieser zusätzlichen, unabhängigen Datenquelle nachgewiesen. Ähnlich wie sich die Performanz im Verlauf abrupt ändert, finden sich Hinweise auf eine Änderung dieser Bewegungsparameter und der Zeitpunkt dieser Änderung sagt den Lernerfolg der Tiere voraus.

Mit den identifizierten Bewegungsparametern kann das Lernen vorhergesagt werden. Die relevanten Bewegungsmuster unterscheiden sich unter den verschiedenen Regeln. Die statistischen Vorhersagewerte der Performanz sind, wie auch bei der Datenanalyse des Antwortverhaltens der Tiere, sehr gut.

Environmental Enrichment hat einen Einfluss auf die kognitive Flexibilität und beeinflusst somit das Lernen in komplexen Umgebungen.

Das EE hat einen Einfluss sowohl auf das *set-shifting* (Rountree-Harrison et al. 2018) als auch auf das *reversal learning* (Zeleznikow-Johnston et al. 2017; Schrijver et al. 2004). Aus diesem Grund wurde davon ausgegangen, dass die Haltung der Tiere mit EE die Performanz in den

gestellten Aufgaben verbessert, da EE die kognitive Flexibilität verbessert. Ziel war es, die Art der Unterschiede zwischen EE und Kontrolltieren im Bereich kognitiver Flexibilität genauer beschreiben zu können. Die Ergebnisse in den Regellern-Aufgaben sind nicht konsistent. Bei der Alternieren-Regel schneiden die Tiere, die mit *Environmental Enrichment* gehalten wurden, in Bezug auf die Performanz generell schlechter ab. Bei den anderen Regeln gibt es kein konsistentes Ergebnis. Eine Erklärung dafür könnte sein, wie bereits von Wang beschrieben, dass physisches EE bei Ratten zu einem Anstieg der impulsiven Entscheidungen führt (Wang et al. 2017). Bei der initialen Beobachtung des Verhaltens der Tiere mittels der aufgenommenen Videos ist ein bestimmtes Verhaltensmuster aufgefallen. Die Tiere blieben bei der Anwendung der Alternieren-Strategie nach dem Hebeldruck zunächst lange vor dem gedrückten Hebel sitzen. Erst kurz bevor der nächste *Trial* begann, wechselten sie zu der Seite, die als nächstes gedrückt werden sollte. Das Sitzenbleiben könnte dazu dienen, sich die gerade gedrückte Seite besser zu merken. Da physisches EE die impulsiven Entscheidungen erhöht, könnte diesen Tieren das Sitzenbleiben schwerer fallen, als den Tieren der Kontrollgruppe. Die Anwendung und damit das Lernen der Alternieren-Strategie würde so erschwert werden. Die sensorischen Regeln könnten davon ausgenommen sein, da eine Entscheidung erst nach dem Einschalten des Lichts und des Lautsprechers getroffen werden muss und dann immer drei Sekunden vergehen, bis ein Hebel gedrückt werden kann. Ein Warten oder Stillsitzen ist nicht notwendig. Die Platz-Regel hingegen wird so schnell gelernt, dass die Alternieren-Strategie meist weder von den Tieren mit EE noch von den Kontrolltieren ausgetestet wird. Das würde erklären, warum die Tiere nur bei der Alternieren-Regel eine schlechtere Performanz zeigen.

Kontrollexperimente

Um die Haltung mit EE im Sinne einer Positivkontrolle zu überprüfen, wurden die Versuche im Erhöhten-Plus-Labyrinth durchgeführt (siehe Kapitel 4.4.2). Hierbei war die Erwartung, dass, wie in Studien von Sparling und Hellemans, EE-Tiere durch eine geringere Ängstlichkeit mehr Zeit auf dem offenen Arm des Labyrinths verbringen, als die Tiere der Kontrollgruppe (Sparling et al. 2010; Hellemans et al. 2005). Im EPL gibt es bei der ersten Kohorte keine signifikanten Unterschiede. Bei der zweiten Kohorte gibt es nur einen signifikanten Unterschied bei den Eintritten in den geschlossenen Arm. Ein Ergebnis, das auf eine geringere Ängstlichkeit der EE-Tiere schließen lässt, gibt es nicht. Da diese Ergebnisse nicht den Erwartungen entsprachen, wurden weitere Kontrollexperimente angeschlossen.

Im Offenfeld sollte festgestellt werden, ob die Aktivität im EPL durch die ungewohnte Umgebung erklärt werden kann. Es zeigt sich die erhöhte Aktivität der Kontrolltiere während der ersten Minuten bei der ersten Kohorte. Exploratives Verhalten in der neuen, unbekanntem

Umgebung der Kontrolltiere wiegt die Ängstlichkeit der Tiere auf. Die Kontrolltiere haben weniger Erfahrung im Umgang mit neuen Objekten als die Tiere, die mit *Environmental Enrichment* gehalten wurden. Sie explorieren deswegen mehr. Dieser Effekt war in der zweiten Kohorte nicht zu replizieren.

Die EE-Tiere zeigten während des wöchentlichen Käfigwechsels deutlich mehr Aktivität. Sie unternahmen etliche Versuche zu fliehen und waren nicht abgeneigt, die weitere Umgebung zu erkunden. Bei den Kontrolltieren konnte dieses Verhalten nicht beobachtet werden. Aus diesem Grund wurde als weitere Positivkontrolle für den Effekt der Haltung mit *Environmental Enrichment* eine Aktivitätsmessung wie zum Beispiel von de Visser durchgeführt (de Visser et al. 2006). Sie zeigt, dass beide Kohorten der Tiere, die mit *Environmental Enrichment* gehalten wurden, ein höheres Aktivitätsniveau haben. Daraus kann man schließen, dass die Haltungsform einen Einfluss auf das Verhalten der Tiere hat. Warum schlägt sich das nicht in den Kontrollexperimenten nieder? Diese Frage kann nicht vollständig beantwortet werden, aber es gibt hierzu verschiedene Überlegungen.

Es gibt die Möglichkeit, dass die Haltung aller Tiere (auch der Kontrolltiere) in sozialen Kleingruppen (mit vier Tieren) bereits *Environmental Enrichment*-Effekte für alle Tiere hat (siehe Kapitel 2.7). Tiere, die von Johansson und Ohlsson in einer Gruppe gehalten wurden, erholten sich nach einer lokal gesetzten Ischämie im Gehirn besser, als Tiere die physisches *Environmental Enrichment* erhielten (Johansson und Ohlsson 1996). Deswegen wäre in den überprüften Paradigmen ein Deckeneffekt denkbar. Der Deckeneffekt wird von Broughton beschrieben und bedeutet, dass das soziale *Environmental Enrichment* für alle Tiere aufgrund der Gruppenhaltung schon so gut ist, dass keine Unterschiede durch physisches *Environmental Enrichment* mehr festzustellen sind (Broughton 2005). Um diese Hypothese zu überprüfen wäre es erforderlich, zusätzliche Tiere in Einzelhaltung mit und ohne physisches *Enrichment* bezüglich ihres Verhaltens mit den Ergebnissen der aktuellen Kohorten zu vergleichen.

Auch die Konsistenz der Literatur sollte betrachtet werden, wenn es um die Ergebnisse der Kontrollen des *Environmental Enrichment* geht. Simpson und Kelly merken an, dass verschiedene, unbeabsichtigte Konsequenzen des *Environmental Enrichments* auf z.B. neurochemische Prozesse oder Auswirkungen auf das Verhalten es den unterschiedlichen Forschungsgruppen erschweren, die Ergebnisse des *Environmental Enrichments* miteinander zu vergleichen. Dies würde die Notwendigkeit einer Standardisierung von *Environmental Enrichment* nahelegen, um reproduzierbare Ergebnisse zu erzielen (Simpson und Kelly 2011). Eine geringere Ängstlichkeit der EE-Tiere im EPL ist zwar in verschiedenen Experimenten (Sparling et al. 2010; Pena et al. 2009; Galani et al. 2007; Pena et al. 2006; Hellemans et al.

2005) zu messen. Allerdings gibt es auch Literatur, die keinen signifikanten Unterschied in Bezug auf die Ängstlichkeit der Tiere findet (Brenes et al. 2009; Hoffmann et al. 2009). In einer Studie ist die Ängstlichkeit der EE-Tiere sogar erhöht (Brenes et al. 2009). Die Effekte des EE auf des EPL sind inkonsistent und abhängig von experimentellen oder tierabhängigen Variablen (Hogg 1996).

5.2 Kognitive Flexibilität in der Tierwelt

Kognitive Flexibilität wird nicht nur in Versuchen mit Menschen oder Nagetieren getestet. Ein heimisches Tier brilliert, wenn es um das Thema Problemlösung geht. Die Krähe wird des Öfteren in der Forschung verwendet, um Verhalten bei komplexeren Problemstellungen zu untersuchen. Um sich flexibel zu verhalten, muss ein Individuum laut Uddin dazu in der Lage sein, sich mehrerer zugrundeliegender Mechanismen zu bedienen (siehe Kapitel 2.2). Dazu gehört sich von einer Regel zu lösen und eine andere zu befolgen (*shifting*), das Unterdrücken des vorherigen Antwortverhaltens (*inhibition*) und die Information auf dem neuesten Stand zu halten (*updating*) (Uddin 2021). Das Arbeits- und Langzeitgedächtnis werden für diese Vorgänge benötigt. Krähen können sich dieser Mechanismen bedienen und sehr komplexe Probleme lösen (Knaebe et al. 2017).

Es gibt Studien zum Beispiel von Veit und Nieder, in denen die Fähigkeit von flexiblen Entscheidungen bei bestimmten Regeln getestet wird. Mit den Tieren werden Versuche durchgeführt, bei denen sich während des Versuchs die Regel, die es zu befolgen gilt, ändert (*set-shift*). Dabei wird den Krähen zunächst ein Bild präsentiert. Danach gibt es verschiedene visuelle und auditorische Stimuli. Diese bedeuten entweder, dass im nächsten Schritt das zum ersten Bild passende oder das nicht-passende Bild ausgewählt werden muss. Die Krähe muss sich dann zwischen zwei gezeigten Bildern entscheiden. Die Regel ändert sich bei diesem Versuch häufig und die Entscheidung muss nach der Präsentation des Stimulus jedes Mal neu getroffen werden. Die Tiere wählen die gezeigten Bilder nicht zufällig aus und können zwischen den einzelnen Regeln hin- und herwechseln (Veit und Nieder 2013).

Bei Krähen wird neben *set-shift*-Aufgaben häufig für eine Problemlösung die Verwendung von Werkzeugen verlangt. Laut Chappell und Kacelnik fertigen Krähen in der Natur oftmals Werkzeuge an, oder gehen auf die Suche nach einem passenden Werkzeug. Diese Vorgehensweise kann unter Laborbedingungen getestet werden. Flexibilität beinhaltet die Fähigkeit ein passendes Werkzeug für eine bestimmte Aufgabe auszuwählen. Krähen werden beispielsweise unterschiedlich lange Stöckchen angeboten, um eine Belohnung aus einer horizontal angebrachten Röhre zu fischen. Ein zur Röhre passendes Stöckchen muss ausgewählt werden. Die Tiere schaffen dies sogar, wenn die Röhre mit der Belohnung nicht in

Sichtweite der angebotenen Stöckchen liegt. Sie müssen sich also die Länge der Röhre merken, um das passende Stöckchen auszuwählen (Chappell und Kacelnik 2002).

Allerdings geht die Verwendung von Werkzeugen bei Krähen in der Forschung von Taylor noch einen Schritt weiter. Die Tiere verwenden sogar Werkzeuge, die nicht direkt für die Beschaffung von Futter dienen. Ein Werkzeug wird auch verwendet, um an ein weiteres Werkzeug zu gelangen, das den Zugang zu Futter sicherstellt. Die Tiere können Aufgaben lösen, die aus drei Schritten bestehen. Als ersten Schritt muss die Krähe an einem Stück Seil ziehen, an dem ein kleines Stöckchen befestigt ist. Mit diesem kleinen Stöckchen kann im zweiten Schritt ein etwas größerer Stock aus einer Kiste befreit werden. Mit diesem Stock wird im letzten Schritt eine Belohnung aus einem Loch gefischt. Diese Aufgabe erfordert eine extrem hohe Flexibilität in der Lösung der verschiedenen Probleme und ist für die Tiere machbar (Taylor et al. 2010).

Dieser mehrphasige Versuch wird auch von Wimpenny durchgeführt und um einige Aspekte erweitert. Die Aufgabenstellung wird so verändert, dass die Aufgaben nicht mehr aufsteigend nach Schwierigkeitsgrad geordnet sind. Den Tieren werden mehrere Werkzeuge angeboten, die nicht direkt erreichbar sind und die zum Teil für die Aufgabe unbrauchbar sind. Einige der Tiere erhalten nicht alle Trainingseinheiten und werden trotzdem mit demselben Problem konfrontiert. Der größte Teil der Versuchstiere kann die mehrphasige Aufgabe lösen, selbst unter den erschwerten Bedingungen und auch wenn kein vollständiges Training durchgeführt wurde (Wimpenny et al. 2009).

Die Versuche mit Krähen gehen in der Komplexität weit über die Versuche hinaus, die mit Nagetieren durchgeführt werden. Wie die Krähen mit der Komplexität der Aufgabenstellung umgehen, ist allerdings wenig erforscht. Der Begriff der selektiven Aufmerksamkeit findet sich nur selten in der Literatur in Verbindung mit Krähen. In einer Veröffentlichung von Fongaro und Rose wird beschrieben, dass Krähen, wie Menschen, Aufmerksamkeit nutzen können, um relevante Reize für die Aufrechterhaltung des Arbeitsgedächtnissen auszuwählen (Fongaro und Rose 2020). Andere Tiere sind in diesem Bereich der Forschung häufiger genannt und bereits weiter erforscht.

5.3 Selektive Aufmerksamkeit in der Tierwelt

Der Begriff der selektiven Aufmerksamkeit wird laut Zentall verwendet, um zu definieren, welche Aspekte eines Reizes sich auf das Antwortverhalten eines Tieres auswirken und welche nicht. Dieser Begriff legt nahe, dass die Präsentation eines Stimulus gefiltert oder modifiziert wird, sodass er besser verarbeitet werden kann und einfacher zu beantworten ist

(Zentall 2005). Dabei findet die Forschung nicht nur bei Wirbeltieren statt, sondern auch bei Insekten oder Schalentieren.

5.3.1 Insekten

In verschiedenen Studien mit Bienen wird der Umgang mit visuellen Stimuli getestet. Die erste Herausforderung ist es, bei den Tieren ein Analogon für einen Tasten- oder Hebelldruck zu finden. Honigbienen setzen sich in Experimenten von Morawetz und Spaethe auf Objekte, auf denen sie zuvor eine Belohnung erhalten haben (wie z.B. Zuckerwasser). Auf diese Weise kann der Umgang mit Ablenkungen oder auch Reaktionszeiten gemessen werden. So kann beispielsweise im freien Flug festgestellt werden, dass Honigbienen eine enge, serielle Suche nach visuellen Reizen vornehmen, während Hummeln die Suche breiter ansetzen (Morawetz und Spaethe 2012). Die Ergebnisse bei Hummeln von Maunsell und Treue zeigen die Fähigkeit zur merkmalsbasierten Aufmerksamkeit bei Insekten. Dabei sind unterschiedliche Objekte, die nach einem häufig gesuchten Merkmal (z.B. einer Farbe) gruppiert sind, leichter zu erkennen (Maunsell und Treue 2006).

Eine weitere Studie von Paulk bei Honigbienen untersucht die Korrelate auf neuronaler Ebene. Der Versuch findet in einer virtuellen Realität statt, in der Bienen angebunden werden und in der sie Objekte zum Teil aktiv steuern können. Die neuronale Aktivität, die der Aufmerksamkeit zuzuordnen ist, ist herabgesetzt, wenn die Umgebung durch die Bienen nicht steuerbar ist (Paulk et al. 2014).

5.3.2 Schalentiere

Selektive Aufmerksamkeit ist für Tiere im Kontext von potentiellen Bedrohungen mit Fluchtverhalten laut Bagheri hochrelevant. Hierzu gibt es Studien mit Geigenkrabben, die sich mit mehreren konkurrierenden bedrohlichen Objekten auseinandersetzen müssen. Dazu werden die Tiere mit einer Feindes-Attrappe oder zwei gleichzeitig präsentierten Attrappen konfrontiert. Um das Level der Bedrohung abstufen zu können, wird die Annäherung der Attrappen verwendet. Ein direkt auf die Krabbe zukommender Feind gilt als größere Bedrohung als einer, der die Krabbe in einem größeren Abstand tangiert. Die Krabben reagieren später aber im Durchschnitt öfter, wenn der Feind direkt auf sie zukommt. Mit beiden Attrappen reagieren die Krabben allerdings nur auf den direkt auf sie zukommenden Feind. Das zeigt, dass die Aufmerksamkeit in dem Moment nur auf den Feind gerichtet ist, der das höhere Risiko darstellt (Bagheri et al. 2020).

5.3.3 Nagetiere

Als weiteres Nagetier neben Ratten und Mäusen, das unter dem Gesichtspunkt der selektiven Aufmerksamkeit untersucht wird, sind Chinchillas zu nennen. Die Sensitivität der Cochlea wurde von Delano durch Ableitung verschiedener Potentiale, die bei der Verarbeitung von

auditorischen Reizen entstehen, untersucht. Die Untersuchung findet während einer Aufgabe statt, bei der die Tiere eine visuelle oder auditorische Aufgabe mit je zwei Antwortmöglichkeiten lösen müssen. Die Sensitivität der Cochlea ist herabgesetzt während der Zeit, in der die Tiere die visuelle Aufgabe lösen und der auditorische Stimulus keine Relevanz hat (Delano et al. 2007).

5.4 Selektive Aufmerksamkeit beim Menschen

Die Humanliteratur zu selektiver Aufmerksamkeit ist sehr umfangreich und komplex. Eine viel beachtete Humanstudie von Leong soll hier exemplarisch dargestellt werden, da sie einen direkten Bezug zu den hier vorgestellten Regellern-Aufgaben hat. Beim Menschen wird die Augenbewegung (*eye-tracking*) verwendet, um zu messen auf welchen Stimulus sich die Versuchsperson konzentriert. Wenn einzig und allein die für die Aufgabe relevanten Dimensionen beachtet werden, kann die Anzahl der *states* reduziert werden. In der Aufgabe werden Probanden drei Reihen präsentiert, die jeweils ein Werkzeug, eine berühmte Persönlichkeit und ein Bauwerk zeigen. Die Versuchsperson muss eine Reihe auswählen und bekommt danach Rückmeldung, ob die korrekte Reihe mit dem zur Regel passenden Zielobjekt ausgewählt wurde. Es zeigt sich, dass die Versuchspersonen sich bei der Lösung der Aufgabe sequenziell auf eine der drei Kategorien (Werkzeug, Persönlichkeit, Bauwerk) fokussieren, was die Dimensionen der Aufgabe deutlich herabsetzt (Leong et al. 2017).

5.5 Limitationen dieser Arbeit

Strategielücken

Ein relativ hoher Anteil an *Trials* von circa 30 Prozent können mit der durchgeführten Analysemethode keiner Strategie zugeordnet werden. Es wurden bereits verschiedene Erklärungen überprüft, von denen keine zutrif. Der Informationsgehalt der *Trials* ohne Strategien ist tatsächlich geringer, da weniger CPs gefunden werden können (siehe Kapitel 4.3.3) als in den *Trials* die einer Strategie zugeordnet werden konnten. Es wäre möglich, dass die Tiere in diesen Abschnitten eine Pause einlegen und willkürlich Hebel drücken. Da der angewendete Algorithmus nur Sequenzen ab 6 *Trials* identifiziert, wären kürzere Sequenzen denkbar. Kurze Sequenzen kommen überwiegend nicht häufiger vor als bei zufälligen Hebel drücken. Aus diesem Grund sind kurze Sequenzen keine Erklärung für die Strategielücken. Die einbezogenen acht Strategien (Licht/Dunkelheit/Ton/Stille/Rechts/Links/Alternieren/WLSL) sind recht simpel. Komplexere Strategien finden in der Analysemethode keine Anwendung. Denkbar wäre z.B. für Licht und Ton abwechselnd zu drücken.

Videotracking

Die Segmentierung der Videodateien mit der Bildverarbeitungssoftware Ilastik verlief nicht einwandfrei. Ein Teil der Bilder konnte nicht korrekt segmentiert werden. Das bedeutet, dass die ausgegebenen Koordinaten von Position und Blickwinkel der Ratten nicht korrekt sind. Mit der verwendeten Software wurden alle möglichen Fehlerquellen schrittweise eliminiert. Die Fehlerquote wurde dadurch zunächst reduziert, 7.1% konnten aber nicht unterschritten werden. Hierfür ist in weiteren Experimenten vielleicht eine Software zu verwenden, deren Fehlerquote geringer ist.

Environmental Enrichment

Für das *Environmental Enrichment* gibt es keine festgelegten Standards, weswegen sich die einzelnen Protokolle in der Literatur sehr stark voneinander unterscheiden. Das Protokoll für diese Arbeit wurde selbst entwickelt. Es besteht die Möglichkeit, dass sich die Einrichtungsgegenstände nicht genügend auf die Tiere ausgewirkt haben. Ebenfalls könnte die soziale Komponente für die Tiere in Gruppenhaltung ein zu starker *Enrichment*-Faktor sein, sodass kein Effekt des physischen *Enrichments* zu sehen war. In diesem Fall müsste man eine Haltung mit und ohne *Environmental Enrichment* zusätzlich bei isolierten, also allein in einem Käfig lebenden, Tieren in Betracht ziehen.

5.6 Ausblick

Durch die generierten Ergebnisse und die Zusammenstellung der Limitationen, die diese Arbeit beinhaltet, können die nächsten sinnvollen Schritte zur Untersuchung des Lernens auf Strategieebene mithilfe des Aufmerksamkeitsfokus formuliert werden. Um den Einfluss des *Environmental Enrichment* auf das Regellernen zu untersuchen, sind ebenfalls weitere Experimente denkbar.

Selektive Aufmerksamkeit

Die Verwendung der Aufmerksamkeit zur Reduktion der Komplexität der Umwelt konnte in dieser Arbeit bestätigt werden. Bisher bleibt die Frage offen, wie Menschen oder Tiere den Aufmerksamkeitsfokus zur Lösung einer Aufgabe auswählen. Wie wird bestimmt, welche Strategie als nächstes getestet wird? Zu Beginn der Aufgabe ist zunächst nicht klar, auf welche Dimension geachtet werden soll. Die Ergebnisse von Leong deuten darauf hin, dass Menschen ohne explizite Hinweise lernen können. Sie lenken ihre Aufmerksamkeit auf die Dimension, die die Belohnung am besten vorhersagt. Außerdem können sie das Antwortverhalten je nach Rückmeldung über korrekte und falsche Antworten modulieren (Leong et al. 2017). Diese Ergebnisse stimmen mit der Aussage von Gottlieb überein, wonach Aufmerksamkeit ein Mechanismus ist, der die Information aussucht, die das Verhalten am

meisten beeinflusst (Gottlieb 2012). Ein weiterer Ansatz ist, dass die Aufmerksamkeit immer auf die Dimension gerichtet wird, über die es in dem Moment die wenigste Information gibt (Pearce und Hall 1980). Die Aufmerksamkeit auf einen Reiz und die Lernrate wird erhöht, wenn ein Fehler aufgrund einer falschen Annahme über einen Reiz passiert (Esber et al. 2012). Obwohl beide Ansätze sehr unterschiedlich sind, gibt es Literatur, die sowohl den einen als auch den anderen unterstützt (Pearce und Mackintosh 2010). Deshalb sollte untersucht werden, ob die oben genannten Modelle experimentell testbare Vorhersagen in der in dieser Arbeit verwendeten Aufgabe machen, welche Strategien Ratten anwenden. Das heißt, warum sie zu einem bestimmten Zeitpunkt ihre Aufmerksamkeit auf einen Hinweisreiz richten. Um die Frage der Aufmerksamkeitssteuerung besser zu verstehen, könnte es auch hilfreich sein, Aufmerksamkeitsprozesse pharmakologisch zu beeinflussen. Denkbar wäre hierfür der Wirkstoff Atomoxetin. Atomoxetin ist ein selektiver Noradrenalin-Wiederaufnahmehemmer (Yu et al. 2016; Totah et al. 2015). Der Wirkstoff steigert die Verfügbarkeit von intrasynaptischen Noradrenalin im zentralen Nervensystem und beeinflusst dadurch u.a. selektive Aufmerksamkeitsprozesse (Yu et al. 2016). Es gibt bereits Ergebnisse zum Einfluss von Atomoxetin auf die kognitive Flexibilität (Totah et al. 2015; Cain et al. 2011). Aus diesem Grund ist es interessant, die Auswirkungen von Atomoxetin in der hier präsentierten Regellern-Aufgabe zu untersuchen, da hierbei nicht nur die Regellernperformanz, sondern auch Aufmerksamkeitsprozesse während Entscheidung und Lernen gemessen werden können.

Environmental Enrichment

Um zu verstehen, warum die Tiere mit *Environmental Enrichment* bei der Alternieren-Regel eine schlechtere Performanz zeigen, als Tiere der Kontrollgruppe wären weitere Experimente sinnvoll. Die Impulsivität der Tiere könnte eine Rolle spielen, da bei der Alternieren-Regel Stillsitzen die Lösung der Aufgabe erleichtern könnte. Laut Wang hat sowohl soziales als auch physisches *Enrichment* Auswirkungen auf die Impulsivität. Zum einen sollten die impulsiven Entscheidungen und zum anderen die impulsiven Handlungen genauer untersucht werden. Hierzu könnte eine *impulsive choice task* eingesetzt werden, um die impulsiven Entscheidungen zu untersuchen. Dabei müssen die Tiere zwischen einer kleinen Belohnung, die sofort erhalten wird, und einer großen Belohnung, die erst später erhalten wird, entscheiden. Die impulsiven Handlungen könnten mit einem *impulsive action test* überprüft werden. Die Tiere können eine Belohnung erhalten, wenn sie mit der Nase eine Vertiefung in einer operanten Box berühren. Die nächste Belohnung kann genauso erhalten werden, allerdings erst nach einer eingehaltenen Pause. Wird die Vertiefung vorher berührt verlängert sich die einzuhaltende Pause (Wang et al. 2017). Diese Aufgaben könnten Aufschluss darüber bringen, ob sich die EE-Tiere und die Kontrolltiere hinsichtlich ihrer Impulsivität unterscheiden.

Die Performanz der EE-Tiere könnte wie oben beschrieben bei der Alternieren-Regel aufgrund von höherer Impulsivität schlechter sein.

Ebenfalls interessant wäre die Untersuchung des Arbeitsgedächtnisses der Tiere mit unterschiedlichen Haltungsformen in der *operant chamber*. Dazu wäre ein *delayed alternation*-Test wie von Dunnett beschrieben denkbar. Hierbei hat das Tier zwei Hebel zur Verfügung, die es abwechselnd links und rechts für eine Belohnung drücken muss. Nach einer Trainingsphase werden die Abstände zwischen den Präsentationen der Hebel verlängert. So wird geprüft, wie lange das Tier die zuvor gedrückte Seite im Gedächtnis halten kann. Hierbei zeigen Ratten oft ähnliche Bewegungsmuster, die wahrscheinlich der Reduktion der Arbeitsgedächtnislast dienen. Dabei verharren sie vor dem zuletzt gedrückten Hebel bis kurz vor der nächsten Antwort ähnlich wie beim spontanen alternieren (Dunnett et al. 1999). Das bedeutet eine erhöhte Impulsivität der EE-Tiere sollte auch deren Arbeitsgedächtnisleistung beeinträchtigen.

6 Zusammenfassung

Wie soll ich das lernen? - Aufmerksamkeit steuert Entscheidungs- und Lernprozesse bei Ratten

Kognitive Flexibilität beschreibt die Fähigkeit, sein Handeln in einer sich ändernden Umgebung sinnvoll anzupassen. Zu dieser Fähigkeit gibt es zahlreiche Untersuchungen, da sie eine zentrale Rolle bei der Frage „wie lernt ein Individuum?“ spielt. Allerdings gibt es verschiedene Beobachtungen beim Lernen einer Aufgabe, für die es noch keine Erklärungen gibt. Der sogenannte „Geistesblitz“, der beim Lernen von verschiedenen Aufgaben beobachtet werden kann, ist bisher noch ungeklärt. Er beschreibt einen abrupten Lernanstieg beim Lernen einer Aufgabe. Ebenfalls ist bisher nicht geklärt, wie Tiere und Menschen es schaffen, den Überblick über eine Aufgabe zu behalten, wenn die Komplexität der Umwelt steigt. Viele Reize machen es schwer herauszufinden, welcher Reiz eine Rolle für das Lösen einer Aufgabe spielt. Zusätzlich scheint es so zu sein, dass das Erkennen einer zugrundeliegenden Struktur einer Aufgabe das Lösen einer neuen Aufgabe mit derselben Struktur vereinfacht. Auch dieser Aspekt ist bisher unzureichend untersucht.

Das zentrale Ziel dieser Arbeit ist es zu erklären, wie es zu abrupten Lernanstiegen kommen kann und wie ein Tier, in dem Fall die Ratte, vom Erlernen einer zugrundeliegenden Struktur profitieren kann. Die Hypothese wurde aufgestellt, dass die Tiere auf Strategieebene lernen. Das bedeutet, dass Tiere mittels der Strategien Hinweisreize auf ihre Relevanz systematisch überprüfen. Dadurch findet eine Reduktion der Komplexität der Umwelt statt, um der Fülle an Reizen Herr zu werden. Diese Reduktion findet durch Verlagerung der selektiven Aufmerksamkeit auf einen bestimmten Reiz statt.

Die Untersuchungen zeigen, dass die Tiere ihre Aufmerksamkeit immer nur auf einen Reiz verlagern und diesen auf Belohnungsrelevanz überprüfen. Die Experimente dazu finden mit einer neu entwickelten Aufgabe statt, die mehrere Dimensionen beinhaltet und daher recht komplex ist. In dieser Aufgabe kann durch Hebeldruck eine Belohnung erzielt werden, wenn der Druck zur aktuell festgelegten Regel passt. Das Antwortverhalten der Ratten wird auf verschiedene Sequenzen untersucht. Um die Verlagerung der Aufmerksamkeit nachzuweisen, werden alle Aufgaben mittels Videotracking ausgewertet und die Bewegungsmuster der Ratten können somit analysiert werden. Es gibt dadurch zwei voneinander unabhängige Datenquellen, das Antwortverhalten, sowie die Bewegungsmuster, die zur Überprüfung der Hypothese herangezogen werden können.

Die Aufgabe wurde zusätzlich durch äußere Einflüsse moduliert. Ein Teil der Tiere erhielt während der Aufzucht und den laufenden Experimenten eine Haltung mit *Environmental*

Enrichment. Die Umwelt der Tiere wird durch verschiedene Materialien wie Unterschlüpfen, Spielsachen oder Nistmaterialien aufgewertet, um die Auswirkungen auf das flexible Verhalten zu untersuchen.

Mit den gesammelten Daten konnte das Lernen auf Strategieebene nachgewiesen werden. Lernen mithilfe von Strategien erklärt beobachtete abrupte Lernanstiege und das Lernen einer zugrundeliegenden Struktur. Der Einsatz von Strategien kann mit zwei unabhängigen Datenquellen, der Analyse des Antwortverhaltens und der Bewegungsmuster, nachgewiesen werden. Außerdem ergab die Analyse der Bewegungsmuster, dass Aufmerksamkeit zur Reduktion der Komplexität einer Aufgabe dient und diese somit schneller gelöst werden kann. Bisherige Verhaltensmodelle können mit dieser Herangehensweise ergänzt werden. Die Modulation der Haltungsbedingungen ergab keine konsistenten Ergebnisse. Für eine Reproduktion von Ergebnissen, die die Haltungsbedingungen betreffen, ist eine Standardisierung des *Environmental Enrichments* in der Forschungsarbeit notwendig.

7 Summary

How Am I Supposed to Learn? – Attention Guides Choice and Learning in Rats

Cognitive flexibility is the ability of an individual to be sensitive to a changing environment and adapt accordingly. There are many studies concerning how exactly animals learn, yet some observations remain unexplained. One example of this is the way in which animals exhibit sudden insight while learning to complete a specific task, seen through abrupt increases in performance as they work toward a solution. An additional phenomenon is that when an environment complexifies, both humans and animals manage to maintain an overview of the task they are solving. In this case, an increase in stimuli makes it difficult for the subject to identify exactly which stimuli will be decisive in solving the problem. It also appears that in a problem-solving task, understanding the structure of a task simplifies solving a different task with the same structure. There are very few studies that deal with this aspect.

This study seeks to explain, using rats as the test subjects, the abrupt increases during learning processes and the benefits that learning a task's structure provides in problem-solving. The original hypothesis predicted that rats learn at a strategic level. This entails that rats deploy different strategies to systematically check cues for their relevance. Additionally, it was theorized that the rats were able to reduce the complexity of environmental stimuli by selectively shifting their attention to a certain stimulus.

The experiment itself included a newly developed task which contained multiple dimensions, rendering it quite complex. In the task, the subject could receive a reward by pressing the correct lever of the currently set rule (e.g. the rat presses the lever under the light while the rule is go-to-the-light). The rules varied, sometimes containing visual or auditory stimuli and other times being detached from the stimuli. The behaviour of the rats was then tested for various strategy sequences. In order to prove the shift in attention, all tasks were evaluated using video tracking, through which the rats' movements can be analysed. All data suggest that the subjects focus their attention on one stimulus while they check it's relevance for reward.

The effect of housing conditions on cognitive flexibility was also investigated. Some of the rats were kept in "enriched environments" during rearing and the experiments. This meant that their environment was enhanced by various materials such as shelters, toys, or nesting materials, in order to investigate the effect on flexible behaviour.

The data collected provided an explanation for why rats exhibited abrupt increases in performance and that they learned underlying structures. With two different data sources, the

analysis of the response behaviour and the movement patterns, it was proven that the rats were learning using strategies. The ability to focus their attention serves to reduce the complexity of a task, and the animal performance can be predicted with several strategy-associated measurements. Previous behaviour models can be supplemented with this approach. Modulation of housing conditions, however, caused inconsistency in the results. For this reason, this study strongly suggests that a standardization of housing conditions in research is necessary.

8 Literaturverzeichnis

- Acuña, D. E., Schrater, P. (2010): Structure learning in human sequential decision-making. *PLoS computational biology*, 6, e1001003-e1001003.
- Ali, M., Cholvin, T., Muller, M. A., Cosquer, B., Kelche, C., Cassel, J. C., Pereira de Vasconcelos, A. (2017): Environmental enrichment enhances systems-level consolidation of a spatial memory after lesions of the ventral midline thalamus. *Neurobiol Learn Mem*, 141, 108-123. doi:10.1016/j.nlm.2017.03.021
- Annett, L. E., McGregor, A., Robbins, T. W. (1989): The effects of ibotenic acid lesions of the nucleus accumbens on spatial learning and extinction in the rat. *Behavioural brain research*, 31, 231-242.
- Armbruster-Genç, D. J. N., Ueltzhöffer, K. (2012): Prefrontal cortical mechanisms underlying individual differences in cognitive flexibility and stability. *Journal of cognitive neuroscience*, 24, 15 S. doi:10.1162/jocn_a_00286
- Ashokan, A., Hegde, A., Mitra, R. (2016): Short-term environmental enrichment is sufficient to counter stress-induced anxiety and associated structural and molecular plasticity in basolateral amygdala. *Psychoneuroendocrinology*, 69, 189-196.
- Bagheri, Z., Donohue, C., Hemmi, J. (2020): Evidence of predictive selective attention in fiddler crabs during escape in the natural environment. *Journal of Experimental Biology*, 223.
- Baker, P. M., Oh, S. E., Kidder, K. S., Mizumori, S. J. Y. (2015): Ongoing behavioral state information signaled in the lateral habenula guides choice flexibility in freely moving rats. *Frontiers in behavioral neuroscience*, 9, 295-295.
- Baker, P. M., Raynor, S. A., Francis, N. T., Mizumori, S. J. Y. (2016): Lateral habenula integration of proactive and retroactive information mediates behavioral flexibility. *Neuroscience*, 345, 89-98.
- Bevins, R. A., Besheer, J. (2006): Object recognition in rats and mice: a one-trial non-matching-to-sample learning task to study 'recognition memory'. *Nature protocols*, 1, 6 S.
- Birrell, J. M., Brown, V. J. (2000): Medial Frontal Cortex Mediates Perceptual Attentional Set Shifting in the Rat. *The Journal of neuroscience*, 20, 4320-4324.
- Bissonette, G. B., Roesch, M. R. (2015): Rule encoding in dorsal striatum impacts action selection. *The European journal of neuroscience*, 42, 13 S.
- Boulougouris, V., Dalley, J. W., Robbins, T. W. (2007): Effects of orbitofrontal, infralimbic and prelimbic cortical lesions on serial spatial reversal learning in the rat. *Behavioural brain research*, 179, 219-228.
- Brady, A. M., Floresco, S. B. (2015): Operant procedures for assessing behavioral flexibility in rats. *Journal of visualized experiments : JoVE*, e52387-e52387.
- Brenes, J. C., Padilla, M., Fornaguera, J. (2009): A detailed analysis of open-field habituation and behavioral and neurochemical antidepressant-like effects in postweaning enriched rats. *Behav Brain Res*, 197(1), 125-137. doi:10.1016/j.bbr.2008.08.014
- Brockett, A. T., LaMarca, E. A., Gould, E. (2015): Physical exercise enhances cognitive flexibility as well as astrocytic and synaptic markers in the medial prefrontal cortex. *PLoS One*, 10, e0124859-e0124859.
- Broughton, V. (2005): Sage Dictionary of Statistics: A Practical Resource for Students in the Social Sciences. *Reference reviews*, 19, 26-27.
- Cain, R. E., Wasserman, M. C., Waterhouse, B. D., McGaughy, J. A. (2011): Atomoxetine facilitates attentional set shifting in adolescent rats. *Dev Cogn Neurosci*, 1(4), 552-559. doi:10.1016/j.dcn.2011.04.003
- Ch'ng, S., Fu, J., Brown, R. M., McDougall, S. J., Lawrence, A. J. (2018): The intersection of stress and reward: BNST modulation of aversive and appetitive states. *Progress in neuro-psychopharmacology & biological psychiatry*, 87, 108-125.

- Chappell, J., Kacelnik, A. (2002): Tool selectivity in a non-primate, the New Caledonian crow (*Corvus moneduloides*). *Animal cognition*, 5, 71-78.
- Chelazzi, L., Perlato, A., Santandrea, E., Della Libera, C. (2013): Rewards teach visual selective attention. *Vision research (Oxford)*, 85, 58-72.
- Cohen, J. (1988): *Statistical power analysis for the behavioral sciences* (2. ed. ed.). Hillsdale, NJ [u.a.]: Erlbaum. 978-0-8058-0283-20-8058-0283-5
- Cohen, J. (1992): A Power Primer. *Psychological bulletin*, 112, 155-159.
- Corbetta, M., Shulman, G. L. (2002): Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nature reviews. Neuroscience*, 3, 201-215.
- Crider, A. (1997): Perseveration in Schizophrenia. *Schizophrenia bulletin*, 23, 63-74.
- Dajani, D. R., Uddin, L. Q. (2015): Demystifying cognitive flexibility: Implications for clinical and developmental neuroscience. *Trends in neurosciences (Regular ed.)*, 38, 571-578.
- Davidson, M. C., Amso, D., Anderson, L. C., Diamond, A. (2006): Development of cognitive control and executive functions from 4 to 13 years: Evidence from manipulations of memory, inhibition, and task switching. *Neuropsychologia*, 44, 2037-2078.
- Daw, N. D., Dayan, P., Niv, Y. (2005): Uncertainty-based competition between prefrontal and dorsolateral striatal systems for behavioral control. *Nature neuroscience*, 8, 8 S.
- de Visser, L., van den Bos, R., Kuurman, W. W., Kas, M. J. H., Spruijt, B. M. (2006): Novel approach to the behavioural characterization of inbred mice: automated home cage observations. *Genes, brain and behavior*, 5, 9 S.
- Delano, P. H., Elgueda, D., Hamame, C. M., Robles, L. (2007): Selective Attention to Visual Stimuli Reduces Cochlear Sensitivity in Chinchillas. *The Journal of neuroscience*, 27, 4146-4153.
- Dember, W. N., Fowler, H. (1958): Spontaneous alternation behavior. *Psychological bulletin*, 55, 412-428.
- Dember, W. N., Richman (Eds.). (1989). *Spontaneous alternation behavior*. New York ; Heidelberg ; Berlin ; London ; Paris ; Tokyo ; Hong Kong: Springer.
- Dezfouli, A., Balleine, B. W. (2019): Learning the structure of the world: The adaptive nature of state-space and action representations in multi-stage decision-making. *PLoS computational biology*, 15, e1007334-e1007334.
- Díaz, L., Zambrano, E., ME, F., M, C., JC, C., Alemán, G., . . . Bobadilla, N. (2020): Ethical Considerations in Animal Research: The Principle of 3R's. *Revista de investigacion clinica*, 73.
- Dickson, P. E., Cairns, J., Goldowitz, D., Mittleman, G. (2016): Cerebellar contribution to higher and lower order rule learning and cognitive flexibility in mice. *Neuroscience*, 345, 99-109.
- Dunnett, S. B., Nathwani, F., Brasted, P. J. (1999): Medial prefrontal and neostriatal lesions disrupt performance in an operant delayed alternation task in rats. *Behavioural brain research*, 106, 13-28.
- Durstewitz, D., Vittoz, N. M., Floresco, S. B., Seamans, J. K. (2010): Abrupt transitions between prefrontal neural ensemble states accompany behavioral transitions during rule learning. *Neuron*, 66(3), 438-448. doi:10.1016/j.neuron.2010.03.029
- Ennaceur, A., Delacour, J. (1988): A new one-trial test for neurobiological studies of memory in rats. 1: Behavioral data. *Behavioural brain research*, 31, 47-59.
- Esber, G. R., Roesch, M. R., Bali, S., Trageser, J., Bissonette, G. B., Puche, A. C., . . . Schoenbaum, G. (2012): Attention-Related Pearce-Kaye-Hall Signals in Basolateral Amygdala Require the Midbrain Dopaminergic System. *Biological psychiatry (1969)*, 72, 1012-1019.
- Evenden, J. L., Robbins, T. W. (1984): Win-stay behaviour in the rat. *The Quarterly journal of experimental psychology. B, Comparative and physiological psychology*, 36, 1-26.
- Faller, H., Lang, H. (2019): *Medizinische Psychologie und Soziologie* (H. Faller & H. Lang Eds. 5., überarbeitete Auflage ed.). Berlin ; Heidelberg: Springer. 978-3-662-57972-5
- File, S. E., Hyde, J. R. G. (1978): CAN SOCIAL INTERACTION BE USED TO MEASURE ANXIETY? *British journal of pharmacology*, 62, 6 S.

- Floresco, S. B., Block, A. E., Tse, M. T. (2008): Inactivation of the medial prefrontal cortex of the rat impairs strategy set-shifting, but not reversal learning, using a novel, automated procedure. *Behav Brain Res*, 190(1), 85-96.
doi:10.1016/j.bbr.2008.02.008
- Floresco, S. B., Zhang, Y., Enomoto, T. (2009): Neural circuits subserving behavioral flexibility and their relevance to schizophrenia. *Behav Brain Res*, 204(2), 396-409.
doi:10.1016/j.bbr.2008.12.001
- Fongaro, E., Rose, J. (2020): Crows control working memory before and after stimulus encoding. *Scientific reports*, 10, 3253-3253.
- Fox, M. D., Corbetta, M., Snyder, A. Z., Vincent, J. L., Raichle, M. E. (2006): Spontaneous Neuronal Activity Distinguishes Human Dorsal and Ventral Attention Systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences - PNAS*, 103, 10046-10051.
- Freedman, L. (2015): *Strategy : a history* (1. iss. as an Oxford Univ. Press paperback ed.). Oxford [u.a.]: Oxford Univ. Press. 0-19-022923-3978-0-19-022923-8
- Frick, K. M., Stearns, N. A., Pan, J.-Y., Berger-Sweeney, J. (2003): Effects of environmental enrichment on spatial memory and neurochemistry in middle-aged mice. *Learning & memory (Cold Spring Harbor, N.Y.)*, 10, 187-198.
- Galani, R., Berthel, M. C., Lazarus, C., Majchrzak, M., Barbelivien, A., Kelche, C., Cassel, J. C. (2007): The behavioral effects of enriched housing are not altered by serotonin depletion but enrichment alters hippocampal neurochemistry. *Neurobiol Learn Mem*, 88(1), 1-10. doi:10.1016/j.nlm.2007.03.009
- Gallistel, C. R., Fairhurst, S., Balsam, P. (2004): The Learning Curve: Implications of a Quantitative Analysis. *Proceedings of the National Academy of Sciences - PNAS*, 101, 13124-13131.
- Gelfo, F. (2019): Does Experience Enhance Cognitive Flexibility? An Overview of the Evidence Provided by the Environmental Enrichment Studies. *Frontiers in behavioral neuroscience*, 13, 150-150.
- Gershman, S. J., Daw, N. D. (2017): Reinforcement Learning and Episodic Memory in Humans and Animals: An Integrative Framework. *Annual review of psychology*, 68, 101-128.
- Gershman, S. J., Niv, Y. (2010): Learning latent structure: carving nature at its joints. *Current opinion in neurobiology*, 20, 251-256.
- Ghods-Sharifi, S., Haluk, D. M., Floresco, S. B. (2008): Differential effects of inactivation of the orbitofrontal cortex on strategy set-shifting and reversal learning. *Neurobiology of learning and memory*, 89, 567-573.
- Gottlieb, J. (2012): Attention, Learning, and the Value of Information. *Neuron (Cambridge, Mass.)*, 76, 281-295.
- Gottlieb, J., Oudeyer, P.-Y. (2018): Towards a neuroscience of active sampling and curiosity. *Nature reviews. Neuroscience*, 19, 758-770.
- Haber, S. N., Kunishio, K., Mizobuchi, M., Lynd-Balta, E. (1995): The orbital and medial prefrontal circuit through the primate basal ganglia. *The Journal of neuroscience*, 15, 4851-4867.
- Hebb, D. O. (1947): The effects of early experience on problem-solving at maturity. *American Psychologist*, 2, 306-307.
- Hellemans, K. G. C., Nobrega, J. N., Olmstead, M. C. (2005): Early environmental experience alters baseline and ethanol-induced cognitive impulsivity : Relationship to forebrain 5-HT1A receptor binding. *Behavioural brain research*, 159, 207-220.
- Hoffmann, L. C., Schütte, S. R. M., Koch, M., Schwabe, K. (2009): Effect of "enriched environment" during development on adult rat behavior and response to the dopamine receptor agonist apomorphine. *Neuroscience*, 158, 1589-1598.
- Hogg, S. (1996): A review of the validity and variability of the Elevated Plus-Maze as an animal model of anxiety. *Pharmacology, biochemistry and behavior*, 54, 21-30.
- Huber, P. J. (1981): *Robust statistics*. New York [u.a.]: Wiley. 0-471-41805-6978-0-471-41805-4

- Hutchinson, E., Avery, A., VandeWoude, S. (2005): Environmental Enrichment for Laboratory Rodents. *ILAR journal*, 46, 148-161.
- Izquierdo, A., Brigman, J. L., Radke, A. K., Rudebeck, P. H., Holmes, A. (2016): The neural basis of reversal learning: An updated perspective. *Neuroscience*, 345, 12-26.
- Johansson, B. B., Ohlsson, A.-L. (1996): Environment, Social Interaction, and Physical Activity as Determinants of Functional Outcome after Cerebral Infarction in the Rat. *Experimental neurology*, 139, 6 S.
- Kemp, C., Tenenbaum, J. B. (2009): Structured Statistical Models of Inductive Reasoning. *Psychological review*, 116, 20-58.
- Kessler, H. (2021): *Kurzlehrbuch medizinische Psychologie und Soziologie* (4., überarbeitete Auflage ed.). Stuttgart ; New York: Georg Thieme Verlag. 3-13-244173-2978-3-13-244173-6
- Klanker, M., Feenstra, M., Denys, D. (2013): Dopaminergic control of cognitive flexibility in humans and animals. *Frontiers in neuroscience*, 7, 201-201.
- Knaebe, B., Taylor, A. H., Elliffe, D. M., Gray, R. D. (2017): New Caledonian crows show behavioural flexibility when manufacturing their tools. *Behaviour*, 154, 65-91.
- Korkhin, A., Zubedat, S., Aga-Mizrachi, S., Avital, A. (2020): Developmental effects of environmental enrichment on selective and auditory sustained attention. *Psychoneuroendocrinology*, 111, 104479-104479.
- Leggio, M. G., Mandolesi, L., Federico, F., Spirito, F., Ricci, B., Gelfo, F., Petrosini, L. (2005): Environmental enrichment promotes improved spatial abilities and enhanced dendritic growth in the rat. *Behavioural brain research*, 163, 78-90.
- Lehmann, M. L., Herkenham, M. (2011): Environmental enrichment confers stress resiliency to social defeat through an infralimbic cortex-dependent neuroanatomical pathway. *J Neurosci*, 31(16), 6159-6173. doi:10.1523/JNEUROSCI.0577-11.2011
- Leong, Y. C., Radulescu, A., Daniel, R., DeWoskin, V., Niv, Y. (2017): Dynamic Interaction between Reinforcement Learning and Attention in Multidimensional Environments. *Neuron*, 93(2), 451-463. doi:10.1016/j.neuron.2016.12.040
- Lewejohann, L., Schwabe, K., Häger, C. a., Jirkof, P. (2020): Impulse for animal welfare outside the experiment. *Laboratory Animals*, 54(2), 150-158.
- Lumley, T., Diehr, P., Emerson, S., Chen, L. (2002): The Importance of the Normality Assumption in Large Public Health Data Sets. *Annual review of public health*, 23, 151-169.
- Maunsell, J. H. R., Treue, S. (2006): Feature-based attention in visual cortex. *Trends in neurosciences (Regular ed.)*, 29, 317-322.
- McDermott, C., Kelly, J. P. (2008): Comparison of the behavioural pharmacology of the Lister-Hooded with 2 commonly utilised albino rat strains. *Progress in neuro-psychopharmacology & biological psychiatry*, 32, 1816-1823.
- Mohammed, A. H., Zhu, S. W., Darmopil, S., Hjerling-Leffler, J., Ernfors, P., Winblad, B. (2002): Environmental enrichment and the brain. *Prog Brain Res*, 138, 109-133.
- Mora-Gallegos, A., Fornaguera, J. (2019): The effects of environmental enrichment and social isolation and their reversion on anxiety and fear conditioning. *Behavioural processes*, 158, 59-69.
- Morawetz, L., Spaethe, J. (2012): Visual attention in a complex search task differs between honeybees and bumblebees. *The Journal of Experimental Biology*, 215.
- Morgan, M. J. (1974): EFFECTS OF RANDOM REINFORCEMENT SEQUENCES. *Journal of the experimental analysis of behavior*, 22, 10 S.
- Morris, R. (1984): Developments of a water-maze procedure for studying spatial learning in the rat. *Journal of neuroscience methods*, 11, 47-60.
- Nithianantharajah, J., Hannan, A. J. (2006): Enriched environments, experience-dependent plasticity and disorders of the nervous system. *Nat Rev Neurosci*, 7(9), 697-709. doi:10.1038/nrn1970
- Niv, Y., Daniel, R., Geana, A., Gershman, S. J., Leong, Y. C., Radulescu, A., Wilson, R. C. (2015): Reinforcement learning in multidimensional environments relies on attention mechanisms. *The Journal of neuroscience*, 35, 8145-8157.

- Paulk, A. C., Stacey, J. A., Pearson, T. W. J., Taylor, G. J., Moore, R. J. D., Srinivasan, M. V., van Swinderen, B. (2014): Selective attention in the honeybee optic lobes precedes behavioral choices: Selective attention in the honeybee optic lobes. *Proceedings of the National Academy of Sciences - PNAS*, 111, 5006-5011.
- Pearce, J. M., Hall, G. (1980): A model for Pavlovian learning: Variations in the effectiveness of conditioned but not of unconditioned stimuli. *Psychological review*, 87, 532-552.
- Pearce, J. M., Mackintosh, N. J. (2010): Two theories of attention: a review and possible integration. In C. J. Mitchell & M. E. LePelley (Eds.), *Attention and Associative Learning* (pp. 11–14). Oxford University Press).
- Pellow, S., Chopin, P., File, S. E., Briley, M. (1985): Validation of open : closed arm entries in an elevated plus-maze as a measure of anxiety in the rat. *Journal of neuroscience methods*, 14, 149-167.
- Pena, Y., Prunell, M., Dimitsantos, V., Nadal, R., Escorihuela, R. M. (2006): Environmental enrichment effects in social investigation in rats are gender dependent. *Behav Brain Res*, 174(1), 181-187. doi:10.1016/j.bbr.2006.07.007
- Pena, Y., Prunell, M., Rotllant, D., Armario, A., Escorihuela, R. M. (2009): Enduring effects of environmental enrichment from weaning to adulthood on pituitary-adrenal function, pre-pulse inhibition and learning in male and female rats. *Psychoneuroendocrinology*, 34(9), 1390-1404. doi:10.1016/j.psyneuen.2009.04.019
- Petrosini, L., De Bartolo, P., Foti, F., Gelfo, F., Cutuli, D., Leggio, M. G., Mandolesi, L. (2009): On whether the environmental enrichment may provide cognitive and brain reserves. *Brain Research Reviews*, 61, 221-239.
- Ponsen, M., Taylor, M.E., and Tuyls, K. . (2010): Abstraction and generalization in reinforcement learning: a summary and framework. *In Adaptive and Learning Agents*, 1-32.
- Porsolt, R. D., Anton, G., Blavet, N., Jalfre, M. (1978): Behavioural despair in rats: A new model sensitive to antidepressant treatments. *European journal of pharmacology*, 47, 379-391.
- Powell, E. M., Ragozzino, M. E. (2017): Cognitive flexibility: Development, disease and treatment. *Neuroscience*, 345, 1-2.
- Ragozzino, M. E., Rozman, S. (2007): The Effect of Rat Anterior Cingulate Inactivation on Cognitive Flexibility. *Behavioral neuroscience*, 121, 698-706.
- Rosenzweig, M. R., Bennett, E. L. (1996): Psychobiology of plasticity: effects of training and experience on brain and behavior. *Behavioural brain research*, 78, 57-65.
- Rountree-Harrison, D., Burton, T. J., Leamey, C. A., Sawatari, A. (2018): Environmental Enrichment Expedites Acquisition and Improves Flexibility on a Temporal Sequencing Task in Mice. *Front Behav Neurosci*, 12, 51. doi:10.3389/fnbeh.2018.00051
- Saland, S. K., Rodefer, J. S. (2011): Environmental enrichment ameliorates phencyclidine-induced cognitive deficits. *Pharmacol Biochem Behav*, 98(3), 455-461. doi:10.1016/j.pbb.2011.02.014
- Sale, A., Berardi, N., Maffei, L. (2008): Enrich the environment to empower the brain. *Trends in neurosciences (Regular ed.)*, 32, 233-239.
- Sampedro-Piquero, P., Zancada-Menendez, C., Begega, A. (2015): Housing condition-related changes involved in reversal learning and its c-Fos associated activity in the prefrontal cortex. *Neuroscience*, 307, 14-25.
- Sandson, J., Albert, M. L. (1984): Varieties of perseveration. *Neuropsychologia*, 22, 715-732.
- Schilman, E. A., Uylings, H. B. M., Graaf, Y. G.-d., Joel, D., Groenewegen, H. J. (2008): The orbital cortex in rats topographically projects to central parts of the caudate–putamen complex. *Neuroscience letters*, 432, 40-45.
- Schoenbaum, G., Chiba, A. A., Gallagher, M. (2000): Changes in Functional Connectivity in Orbitofrontal Cortex and Basolateral Amygdala during Learning and Reversal Training. *The Journal of neuroscience*, 20, 5179-5189.

- Schrijver, N. C. A., Pallier, P. N., Brown, V. J., Würbel, H. (2004): Double dissociation of social and environmental stimulation on spatial learning and reversal learning in rats. *Behavioural brain research*, 152, 307-314.
- Schultz, W., Dayan, P., Montague, P. R. (1997): A Neural Substrate of Prediction and Reward. *Science (American Association for the Advancement of Science)*, 275, 7 S.
- Scott, W. A. (1962): Cognitive Complexity and Cognitive Flexibility. *Sociometry*, 25, 405-414.
- Shteingart, H., Loewenstein, Y. (2013): Reinforcement learning and human behavior. *Current opinion in neurobiology*, 25, 93-98.
- Simpson, J., Kelly, J. P. (2011): The impact of environmental enrichment in laboratory rats-- behavioural and neurochemical aspects. *Behav Brain Res*, 222(1), 246-264. doi:10.1016/j.bbr.2011.04.002
- Smith, H., Carter, A. S., Blaser, E., Kaldy, Z. (2019): Successful attentional set-shifting in 2-year-olds with and without Autism Spectrum Disorder. *PLoS One*, 14, e0213903 S.
- Sparling, J. E., Mahoney, M., Baker, S., Bielajew, C. (2010): The effects of gestational and postpartum environmental enrichment on the mother rat: A preliminary investigation. *Behav Brain Res*, 208(1), 213-223. doi:10.1016/j.bbr.2009.11.041
- Spiro, R. J. (1988): Cognitive flexibility theory: Advanced knowledge acquisition in ill-structured domains. *Center for the Study of Reading Technical Report; no. 441*.
- Steiner, L., Federspiel, A., Slavova, N., Wiest, R., Grunt, S., Steinlin, M., Everts, R. (2020): Functional topography of the thalamo-cortical system during development and its relation to cognition. *NeuroImage (Orlando, Fla.)*, 223, 117361-117361.
- Stoffers, D., Berendse, H. W., Deijen, J. B., Wolters, E. C. (2001): Motor perseveration is an early sign of Parkinson's disease. *Neurology*, 57, 2111-2113.
- Sutton, R. S., Barto, A. G. (1998): Reinforcement Learning: An Introduction. *IEEE transactions on neural networks*, 9, 1054-1054.
- Taghzouti, K., Simon, H., Louilot, A., Herman, J. P., Le Moal, M. (1985): Behavioral study after local injection of 6-hydroxydopamine into the nucleus accumbens in the rat. *Brain research*, 344, 9-20.
- Taylor, A. H., Elliffe, D., Hunt, G. R., Gray, R. D. (2010): Complex cognition and behavioural innovation in New Caledonian crows. *Proceedings of the Royal Society. B, Biological sciences*, 277, 2637-2643.
- Total, N. K., Logothetis, N. K., Eschenko, O. (2015): Atomoxetine accelerates attentional set shifting without affecting learning rate in the rat. *Psychopharmacology (Berl)*, 232(20), 3697-3707. doi:10.1007/s00213-015-4028-5
- Toutounji, H., Durstewitz, D. (2018): Detecting multiple change points using adaptive regression splines with application to neural recordings. *Frontiers in neuroinformatics*, 12, 17 S. doi:10.3389/fninf.2018.00067
- Uddin, L. Q. (2021): Cognitive and behavioural flexibility: neural mechanisms and clinical considerations. *Nature reviews. Neuroscience*, 22, 167-179.
- van Praag, H., Kempermann, G., Gage, F. H. (2000): Neural consequences of environmental enrichment. *Nat Rev Neurosci*, 1(3), 191-198. doi:10.1038/35044558
- Veit, L., Nieder, A. (2013): Abstract rule neurons in the endbrain support intelligent behaviour in corvid songbirds. *Nature communications*, 4, 2878-2878.
- Viena, T. D., Linley, S. B., Vertes, R. P. (2018): Inactivation of nucleus reuniens impairs spatial working memory and behavioral flexibility in the rat. *Hippocampus*, 28, 15 S.
- Vilkki, J. (1989): Perseveration in memory for figures after frontal lobe lesion. *Neuropsychologia*, 27, 1101-1104.
- Wang, M. Z., Marshall, A. T., Kirkpatrick, K. (2017): Differential effects of social and novelty enrichment on individual differences in impulsivity and behavioral flexibility. *Behavioural brain research*, 327, 54-64.
- Wayne, D. (1935): A Comparison of the Rat's First and Second Explorations of a Maze Unit. *The American journal of psychology*, 47, 488-490.
- Will, B., Galani, R., Kelche, C., Rosenzweig, M. R. (2004): Recovery from brain injury in animals: relative efficacy of environmental enrichment, physical exercise or formal training (1990-2002). *Progress in neurobiology*, 72, 167-182.

- Wilson, R. C., Niv, Y. (2011): Inferring relevance in a changing world. *Frontiers in human neuroscience*, 5, 189-189.
- Wimpenny, J. H., Weir, A. A. S., Clayton, L., Rutz, C., Kacelnik, A. (2009): Cognitive processes associated with sequential tool use in New Caledonian crows. *PLoS One*, 4, e6471 S.
- Wood, E. R., Dudchenko, P. A., Eichenbaum, H. (1999): The global record of memory in hippocampal neuronal activity. *Nature (London)*, 397, 4 S.
- Wurbel, H. (2001): Ideal homes? Housing effects on rodent brain and behaviour. *Trends in neurosciences (Regular ed.)*, 24, 207-211.
- Yu, G., Li, G., Markowitz, J. (2016): Atomoxetine: a review of its pharmacokinetics and pharmacogenomics relative to drug disposition. *Journal of child and adolescent psychopharmacology*, 26, 314-326.
- Zeleznikow-Johnston, A., Burrows, E. L., Renoir, T., Hannan, A. J. (2017): Environmental enrichment enhances cognitive flexibility in C57BL/6 mice on a touchscreen reversal learning task. *Neuropharmacology*, 117, 219-226.
doi:10.1016/j.neuropharm.2017.02.009
- Zentall, T. R. (2005): Selective and divided attention in animals. *Behavioural processes*, 69, 1-15.

Materialien für das *Environmental Enrichment*

Tabelle 15: Liste aller Spielzeuge für das *Environmental Enrichment*

| Gegenstand | Bezeichnung | Beschreibung | Bezugsquelle |
|-------------------|---------------------------|--|--|
| Beißholz | High Quality Aspen Bricks | 10 x 2 x 2 cm | Datesand Group, Bredbury, GB |
| Dura Chew, mittel | Dura chew bone | Knochen aus Nylon und Polyurethan, 15 cm | Plexx B.V., Elst, NL |
| Dura Chew, klein | Dura chew bone | Knochen aus Nylon und Polyurethan, 10 cm | Plexx B.V., Elst, NL |
| Sisalseil | Sisal | 8 mm x 10 m, 3- schäftig gedreht, mit Karabiner an den Käfigdeckel gehängt | Bauhaus AG, Belp, CH |
| Flachsfaden | Flachsbindfaden | 1,5 mm x 50 m, mehrmals zwischen den Deckelstäben gespannt | Bauhaus AG, Belp, CH |
| Rechtwinkelrohr | Messing Winkel | 3/4 Zoll | Isanpro GmbH, Drensteinfurt, DE |
| Murmel groß | | Glaskugel, 2,5 cm Durchmesser, Anzahl: 3 | Mes Billes, Saint Witz, FR |
| Murmel klein | | Glaskugel, 1,6 cm Durchmesser, Anzahl: 3 | Mes Billes, Saint Witz, FR |
| Dübel | Holzdübel | 8 mm Durchmesser, 40 mm lang | Bauhaus AG, Belp, CH |
| T-Stück | Kupfer T-Stück | 22 x 18 x 22 mm | W. Kirchhoff GmbH, Wallenhorst, DE |
| Rundmutter | Hutmutter | Edelstahl, M12 Gewinde | Bauhaus AG, Belp, CH |
| Flügelmutter | Flügelmutter | Edelstahl, M12 Gewinde | Bauhaus AG, Belp, CH |
| Schraube | Sechskant-Gewindeschraube | 6 x 25 mm, verzinkt, Anzahl: 3 | Bauhaus AG, Belp, CH |
| Rundhaken | Fleischhaken | 100 mm, vom Käfigdeckel hängend | Bauhaus AG, Belp, CH |
| Rundscheibe groß | Karosseriescheibe | 20 mm Innen-, 53 mm Außendurchmesser, mit Karabiner an den Käfigdeckel gehängt | Bauhaus AG, Belp, CH |
| Mutter | Sechskantmutter | 30 mm Durchmesser | Bauhaus AG, Belp, CH |
| Ringrassel | U-Scheiben | 24 mm, mit Schlüsselring zusammengefügt und mit Karabiner an den Käfigdeckel gehängt | Bauhaus AG, Belp, CH |
| Kettenspiel | Rundstahlkette | 2 mm, mit Schlüsselring zusammengefügt und mit Karabiner an den Käfigdeckel gehängt | Bauhaus AG, Belp, CH |
| | Schlüsselringe gross | zur Verbindung der Ringe/Ketten von Ringrassel und Kettenspiel | SCHLÜSSEL CHARLY Bosch GmbH, Bad Saulgau, DE |
| Kork | Zierkorkrinde | ca. 5 x 10 cm | Dehner Gartencenter GmbH & Co. KG, Rain, DE |
| Baumwollball | Mullwindeln 80x80 cm | ein Streifen 10 x 60 cm zu einem festen Ball geknotet | KP Family International GmbH, Aschheim, DE |
| Kettchen | Rundstahlkette | Durchmesser 2 mm, 15 cm lang | Bauhaus AG, Belp, CH |
| | Feuerwehr-Karabinerhaken | Stahl, 4 mm Durchmesser, um Ringrassel, Sisalseil, Rundscheiben, Kettenspiel aufzuhängen | Bauhaus AG, Belp, CH |

Tabelle 16: Liste aller Nistmaterialien für das *Environmental Enrichment*

| Gegenstand | Bezeichnung | Beschreibung | Bezugsquelle |
|------------------|------------------------------|------------------------------------|--|
| Sizzlenest | sizzlenest | gezackte Pappe | Datesand Group, Bredbury, GB |
| Papierwolle | Safebed Papierwolle | 1 x 30 cm Papierstreifen | Petlife International Ltd, Bury St Edmunds, GB |
| Zellstoff | Zellstoff, groß | 40 x 60 cm, in der Raufe platziert | Apotheke der Stadtklinik Frankenthal, DE |
| Papierhandtücher | Papierhandtücher | 23 x 25 cm, in der Raufe platziert | Printus GmbH, Offenburg, DE |
| Kosmetiktücher | Allzweck- und Kosmetiktücher | in der Raufe platziert | TEMCA GmbH&Co. KG, Pölzig, DE |
| Watte | Bio-Watte | | dm-drogerie markt, Karlsruhe, DE |

Tabelle 17: Liste aller Unterschlüpfе für das *Environmental Enrichment*

| Gegenstand | Bezeichnung | Beschreibung | Bezugsquelle |
|-------------|----------------------------|--|--|
| Papprolle | Mouse Play Tunnel | Durchmesser 10 cm, 12,5 cm lang (halbiert), vom Käfigdeckel hängend | Datesand Group, Bredbury, GB |
| | Edelstahl-Hängevorrichtung | zur Aufhängung der Papprolle | Plexx B.V., Elst, NL |
| Ball gelb | Crawl Ball gelb | Durchmesser 10 cm, 3 Eingänge mit 6 cm Durchmesser | Plexx B.V., Elst, NL |
| Ball rot | Crawl Ball rot | Durchmesser 10 cm, 3 Eingänge mit 6 cm Durchmesser | Plexx B.V., Elst, NL |
| Plastikhaus | | ehemaliger Makrolon Typ I Mäusekäfig, umgedreht, 2 Eingänge mit 7,5 cm Durchmesser | Eigenproduktion |
| Hängematte | Mullwindeln 80x80 cm | Baumwollstreifen (10 x 75 cm), beide Enden an den Käfigdeckel geknotet | KP Family International GmbH, Aschheim, DE |
| Papphaus | Rat Corner Home | Pappkarton, 1 Eingang im Dach, 1 Eingang vorne | Plexx B.V., Elst, NL |
| Sputnik | Sputnik | vom Käfigdeckel hängend, 21 x 21 x 12 cm, 3 Eingängen mit 6 cm Durchmesser | Savic, Heule, BE |

Modelle der Verhaltensdaten aller ersten Regeln

Tabelle 18: Vorhersage des TK bei der Alternieren-Regel

| Variable | Unstandardisiert | Standardisiert | Standardfehler |
|-------------------------------|------------------|----------------|----------------|
| Konstante | -16,531 | | |
| TrialIndexS | 0.211 | 0.118 | 0.132 |
| AnzahlIndexSeq | 120.102*** | 0.635*** | 13.619 |
| Trials_StrategieTon | 0.413 | 0.204 | 0.212 |
| Eff_StrategieTon | 0.343* | 0.296* | 0.116 |
| N | 18 | | |
| R ² | 0.952 | | |
| Korr. R ² | 0.937 | | |
| F(df=4,13) | 64.729*** | | |
| *p<0.05; **p<0.01; ***p<0.001 | | | |

Tabelle 19: Vorhersage des PCP bei der Alternieren-Regel

| Variable | Unstandardisiert | Standardisiert | Standardfehler |
|-------------------------------|------------------|----------------|----------------|
| Konstante | 24.973 | | |
| TrialIndexS | 0.380 | 0.261 | 0.254 |
| AnzahlIndexSeq | 46.470 | 0.289 | 28.340 |
| Trials_StrategieTon | 0.485 | 0.281 | 0.414 |
| Eff_StrategieTon | 0.318 | 0.325 | 0.229 |
| N | 20 | | |
| R ² | 0.658 | | |
| Korr. R ² | 0.567 | | |
| F(df=4,15) | 7.213** | | |
| *p<0.05; **p<0.01; ***p<0.001 | | | |

Tabelle 20: Vorhersage des TK bei der Ton-Regel

| Variable | Unstandardisiert | Standardisiert | Standardfehler |
|-------------------------------|------------------|----------------|----------------|
| Konstante | -112.572 | | |
| TrialIndexS | 1.646 | 0.064 | 2.003 |
| AnzahlIndexSeq | 44.405** | 0.767** | 8.562 |
| Trials_StrategiePlatz | 2.141 | 0.265 | 1.188 |
| Eff_StrategiePlatz | -0.033 | -0.026 | 0.100 |
| N | 15 | | |
| R ² | 0.979 | | |
| Korr. R ² | 0.958 | | |
| F(df=4,4) | 46.648** | | |
| *p<0.05; **p<0.01; ***p<0.001 | | | |

Tabelle 21: Vorhersage des PCP bei der Ton-Regel

| Variable | Unstandardisiert | Standardisiert | Standardfehler |
|-----------------------|------------------|----------------|----------------|
| Konstante | 41.895 | | |
| TrialIndexS | -0.808 | -0.262 | 0.734 |
| AnzahlIndexSeq | 36.283* | 0.851* | 11.190 |
| Trials_StrategiePlatz | -0.135 | -0.030 | 1.235 |
| Eff_StrategiePlatz | 0.080 | 0.085 | 0.231 |
| N | 17 | | |
| R ² | 0.807 | | |
| Korr. R ² | 0.614 | | |
| F(df=4,4) | 4.180 | | |

*p<0.05; **p<0.01; ***p<0.001

Tabelle 22: Vorhersage des TK bei der zweiten Kohorte der Dunkelheits-Regel

| Variable | Unstandardisiert | Standardisiert | Standardfehler |
|----------------------|------------------|----------------|----------------|
| Konstante | 263.151 | | |
| TrialIndexS | 0.032 | 0.027 | 0.115 |
| AnzahlIndexSeq | 21.288 | 0.157 | 13.052 |
| Trials_StrategieTon | -0.025 | -0.010 | 0.215 |
| Eff_StrategieTon | 0.928*** | 0.883*** | 0.101 |
| N | 19 | | |
| R ² | 0.896 | | |
| Korr. R ² | 0.867 | | |
| F(df=4,14) | 30.235*** | | |

*p<0.05; **p<0.01; ***p<0.001

Tabelle 23: Vorhersage des PCP bei der zweiten Kohorte der Dunkelheits-Regel

| Variable | Unstandardisiert | Standardisiert | Standardfehler |
|----------------------|------------------|----------------|----------------|
| Konstante | 149.456 | | |
| TrialIndexS | 0.042 | 0.034 | 0.136 |
| AnzahlIndexSeq | 21.667 | 0.159 | 14.672 |
| Trials_StrategieTon | 0.073 | 0.029 | 0.246 |
| Eff_StrategieTon | 0.939*** | 0.872*** | 0.115 |
| N | 20 | | |
| R ² | 0.858 | | |
| Korr. R ² | 0.820 | | |
| F(df=4,15) | 22.694*** | | |

*p<0.05; **p<0.01; ***p<0.001

Tabelle 24: Vorhersage des TK bei der Licht-Regel

| Variable | Unstandardisiert | Standardisiert | Standardfehler |
|----------------------|------------------|----------------|----------------|
| Konstante | -456.028* | | |
| TrialIndexS | 0.283 | 0.149 | 0.254 |
| AnzahlIndexSeq | 140.705*** | 0.671*** | 20.186 |
| Trials_StrategieTon | -0.233 | -0.087 | 0.387 |
| Eff_StrategieTon | 0.907*** | 0.546*** | 0.152 |
| N | 19 | | |
| R ² | 0.893 | | |
| Korr. R ² | 0.862 | | |
| F(df=4,14) | 29.124*** | | |

*p<0.05; **p<0.01; ***p<0.001

Tabelle 25: Vorhersage des PCP bei der Licht-Regel

| Variable | Unstandardisiert | Standardisiert | Standardfehler |
|----------------------|------------------|----------------|----------------|
| Konstante | 250.612 | | |
| TrialIndexS | -0.009 | -0.007 | 0.341 |
| AnzahlIndexSeq | -2.433 | -0.018 | 24.401 |
| Trials_StrategieTon | 0.604 | 0.328 | 0.503 |
| Eff_StrategieTon | 0.711** | 0.629** | 0.201 |
| N | 20 | | |
| R ² | 0.572 | | |
| Korr. R ² | 0.458 | | |
| F(df=4,15) | 5.009** | | |

*p<0.05; **p<0.01; ***p<0.001

Tabelle 26: Vorhersage des TK bei der Stille-Regel

| Variable | Unstandardisiert | Standardisiert | Standardfehler |
|-----------------------|------------------|----------------|----------------|
| Konstante | 145.475 | | |
| TrialIndexS | 0.359* | 0.388* | 0.139 |
| AnzahlIndexSeq | 103.944* | 0.440* | 32.560 |
| Trials_StrategiePlatz | 0.467* | 0.443* | 0.208 |
| Eff_StrategiePlatz | 0.255 | 0.196 | 0.273 |
| N | 19 | | |
| R ² | 0.856 | | |
| Korr. R ² | 0.815 | | |
| F(df=4,14) | 20.799*** | | |

*p<0.05; **p<0.01; ***p<0.001

Tabelle 27: Vorhersage des PCP bei der Stille-Regel

| Variable | Unstandardisiert | Standardisiert | Standardfehler |
|-----------------------|------------------|----------------|----------------|
| Konstante | 395.972* | | |
| TrialIndexS | 0.148 | 0.172 | 0.146 |
| AnzahlIndexSeq | 36.674 | 0.162 | 34.274 |
| Trials_StrategiePlatz | 0.196 | 0.197 | 0.219 |
| Eff_StrategiePlatz | 0.721* | 0.599* | 0.286 |
| N | 20 | | |
| R ² | 0.815 | | |
| Korr. R ² | 0.765 | | |
| F(df=4,15) | 16.477*** | | |

*p<0.05; **p<0.01; ***p<0.001

Tabelle 28: Vorhersage des TK bei WSLs

| Variable | Unstandardisiert | Standardisiert | Standardfehler |
|----------------------|------------------|----------------|----------------|
| Konstante | 465.373 | | |
| TrialIndexS | -0.024 | -0.016 | 0.462 |
| AnzahlIndexSeq | 96.822 | 0.566 | 57.776 |
| Trials_StrategieTon | 0.667 | 0.112 | 1.784 |
| Eff_StrategieTon | 0.256 | 0.418 | 0.208 |
| N | 11 | | |
| R ² | 0.743 | | |
| Korr. R ² | 0.538 | | |
| F(df=4,5) | 3.615 | | |

*p<0.05; **p<0.01; ***p<0.001

Tabelle 29: Vorhersage des PCP bei WSLs

| Variable | Unstandardisiert | Standardisiert | Standardfehler |
|----------------------|------------------|----------------|----------------|
| Konstante | 851.587 | | |
| TrialIndexS | 0.395 | 0.723 | 0.181 |
| AnzahlIndexSeq | 54.115 | 0.445 | 39.811 |
| Trials_StrategieTon | 0.174 | 0.057 | 1.176 |
| Eff_StrategieTon | 0.036 | 0.103 | 0.136 |
| N | 11 | | |
| R ² | 0.557 | | |
| Korr. R ² | 0.203 | | |
| F(df=4,5) | 1.517 | | |

*p<0.05; **p<0.01; ***p<0.001

Modelle der Alternieren-Regel an erster und an dritter Stelle

Tabelle 30: Vorhersage des TK bei der ersten Kohorte der Alternieren-Regel an erster und dritter Stelle

| Variable | Unstandardisiert | Standardisiert | Standardfehler |
|---|------------------|----------------|----------------|
| Konstante | -34.003 | | |
| TrialIndexS | 0.495*** | 0.261*** | 0.114 |
| AnzahlIndexSeq | 92.788*** | 0.496*** | 11.467 |
| Trials_StrategieX | 0.767** | 0.374** | 0.198 |
| Eff_StrategieX | 0.187 | 0.174 | 0.100 |
| Regelnummer | -11.635 | -0.012 | 70.575 |
| N | 39 | | |
| R ² | 0.918 | | |
| Korr. R ² | 0.904 | | |
| F(df=5,28) | 62.966*** | | |
| *p<0.05; **p<0.01; ***p<0.001 X je nach Regelnummer Ton ₁ oder Dunkelheit ₃ | | | |

Tabelle 31: Vorhersage des PCP bei der ersten Kohorte der Alternieren-Regel an erster und dritter Stelle

| Variable | Unstandardisiert | Standardisiert | Standardfehler |
|---|------------------|----------------|----------------|
| Konstante | -8.337 | | |
| TrialIndexS | 0.453* | 0.280* | 0.168 |
| AnzahlIndexSeq | 48.717** | 0.303** | 16.619 |
| Trials_StrategieX | 0.560 | 0.323 | 0.283 |
| Eff_StrategieX | 0.297* | 0.328* | 0.141 |
| Regelnummer | 5.208 | 0.006 | 99.438 |
| N | 39 | | |
| R ² | 0.757 | | |
| Korr. R ² | 0.716 | | |
| F(df=5,28) | 17.426*** | | |
| *p<0.05; **p<0.01; ***p<0.001 X je nach Regelnummer Ton ₁ oder Dunkelheit ₃ | | | |

Tabelle 32: Vorhersage des TK bei der zweiten Kohorte der Alternieren-Regel an erster und dritter Stelle

| Variable | Unstandardisiert | Standardisiert | Standardfehler |
|---|------------------|----------------|----------------|
| Konstante | -10.456 | | |
| TrialIndexS | 0.439** | 0.237** | 0.112 |
| AnzahlIndexSeq | 96.082*** | 0.503*** | 10.507 |
| Trials_StrategieX | 0.878*** | 0.400*** | 0.176 |
| Eff_StrategieX | 0.138 | 0.126 | 0.085 |
| Regelnummer | -42.872 | -0.044 | 62.505 |
| N | 40 | | |
| R ² | 0.931 | | |
| Korr. R ² | 0.919 | | |
| F(df=5,29) | 78.033*** | | |
| *p<0.05; **p<0.01; ***p<0.001 X je nach Regelnummer Ton ₁ oder Dunkelheit ₃ | | | |

Tabelle 33: Vorhersage des PCP bei der zweiten Kohorte der Alternieren-Regel an erster und dritter Stelle

| Variable | Unstandardisiert | Standardisiert | Standardfehler |
|----------------------|------------------|----------------|----------------|
| Konstante | 121.272 | | |
| TrialIndexS | 0.303 | 0.209 | 0.205 |
| AnzahlIndexSeq | 42.324* | 0.283* | 19.229 |
| Trials_StrategieX | 0.440 | 0.257 | 0.320 |
| Eff_StrategieX | 0.296 | 0.345 | 0.155 |
| Regelnummer | 48.300 | 0.064 | 113.074 |
| N | 41 | | |
| R ² | 0.610 | | |
| Korr. R ² | 0.530 | | |
| F(df=5,29) | 9.388*** | | |

*p<0.05; **p<0.01; ***p<0.001 X je nach Regelnummer Ton₁ oder Dunkelheit₃

Modelle der *Enrichment*-Tiere mit dem zusätzlichen Parameter *Enrichment*

Tabelle 34: Vorhersage des PCP bei der Alternieren-Regel mit dem zusätzlichen Parameter *Enrichment*

| Variable | Unstandardisiert | Standardisiert | Standardfehler |
|----------------------|------------------|----------------|----------------|
| Konstante | 375.656** | | |
| TrialIndexS | -0.108 | -0.085 | 0.222 |
| AnzahlIndexSeq | 30.112* | 0.436* | 13.467 |
| Trials_StrategieX | 0.094 | 0.061 | 0.289 |
| Eff_StrategieX | 0.269* | 0.408* | 0.121 |
| Enrichment | -122.889 | -0.257 | 92.602 |
| N | 43 | | |
| R ² | 0.342 | | |
| Korr. R ² | 0.210 | | |
| F(df=5,25) | 2.599 | | |

*p<0.05; **p<0.01; ***p<0.001 X \triangleq Dunkelheit

Tabelle 35: Vorhersage des TK bei der Dunkelheits-Regel mit dem zusätzlichen Parameter *Enrichment*

| Variable | Unstandardisiert | Standardisiert | Standardfehler |
|----------------------|------------------|----------------|----------------|
| Konstante | 212.940* | | |
| TrialIndexS | 0.105 | 0.090 | 0.086 |
| AnzahlIndexSeq | 43.639*** | 0.295*** | 11.156 |
| Trials_StrategieTon | 0.086 | 0.035 | 0.171 |
| Eff_StrategieTon | 0.817*** | 0.730*** | 0.086 |
| Enrichment | -58.041 | -0.071 | 57.398 |
| N | 43 | | |
| R ² | 0.837 | | |
| Korr. R ² | 0.815 | | |
| F(df=5,37) | 37.890*** | | |

*p<0.05; **p<0.01; ***p<0.001

Tabelle 36: Vorhersage des PCP bei der Dunkelheits-Regel mit dem zusätzlichen Parameter *Enrichment*

| Variable | Unstandardisiert | Standardisiert | Standardfehler |
|----------------------|------------------|----------------|----------------|
| Konstante | 202.367 | | |
| TrialIndexS | -0.024 | -0.019 | 0.102 |
| AnzahlIndexSeq | 38.504** | 0.253** | 12.673 |
| Trials_StrategieTon | 0.011 | 0.004 | 0.198 |
| Eff_StrategieTon | 0.879*** | 0.761*** | 0.099 |
| Enrichment | -66.227 | -0.077 | 67.297 |
| N | 43 | | |
| R ² | 0.792 | | |
| Korr. R ² | 0.763 | | |
| F(df=5,37) | 28.110*** | | |

*p<0.05; **p<0.01; ***p<0.001

Tabelle 37: Vorhersage des TK bei der Stille-Regel mit dem zusätzlichen Parameter *Enrichment*

| Variable | Unstandardisiert | Standardisiert | Standardfehler |
|----------------------|------------------|----------------|----------------|
| Konstante | 69.008 | | |
| TrialIndexS | 0.234** | 0.241** | 0.061 |
| AnzahlIndexSeq | 47.460*** | 0.327*** | 9.090 |
| Trials_StrategieX | 0.182 | 0.061 | 0.198 |
| Eff_StrategieX | 0.772*** | 0.733*** | 0.072 |
| Enrichment | 19.500 | 0.023 | 50.350 |
| N | 40 | | |
| R ² | 0.892 | | |
| Korr. R ² | 0.876 | | |
| F(df=5,34) | 55.887*** | | |

*p<0.05; **p<0.01; ***p<0.001 X \triangle Alternieren

Tabelle 38: Vorhersage des PCP bei der Stille-Regel mit dem zusätzlichen Parameter *Enrichment*

| Variable | Unstandardisiert | Standardisiert | Standardfehler |
|----------------------|------------------|----------------|----------------|
| Konstante | 79.707 | | |
| TrialIndexS | 0.211** | 0.243** | 0.075 |
| AnzahlIndexSeq | 40.068** | 0.301** | 11.622 |
| Trials_StrategieX | 0.659** | 0.258** | 0.225 |
| Eff_StrategieX | 0.546*** | 0.579*** | 0.086 |
| Enrichment | 45.983 | 0.060 | 62.401 |
| N | 41 | | |
| R ² | 0.775 | | |
| Korr. R ² | 0.743 | | |
| F(df=5,36) | 24.762*** | | |

*p<0.05; **p<0.01; ***p<0.001 X \triangle Alternieren

Modelle mit den Bewegungsparametern des Videotrackings

Tabelle 39: Vorhersage des TK bei der Platz-Regel mithilfe der Videotracking-Parameter

| Variable | Unstandardisiert | Standardisiert | Standardfehler |
|-------------------------------|------------------|----------------|----------------|
| Konstante | 2.201 | | |
| pos | 0.072 | 0.083 | 0.132 |
| wmin | 0.890*** | 0.843*** | 0.161 |
| N | 17 | | |
| R ² | 0.807 | | |
| Korr. R ² | 0.779 | | |
| F(df=2,14) | 29.241*** | | |
| *p<0.05; **p<0.01; ***p<0.001 | | | |

Tabelle 40: Vorhersage des PCP bei der Platz-Regel mithilfe der Videotracking-Parameter

| Variable | Unstandardisiert | Standardisiert | Standardfehler |
|-------------------------------|------------------|----------------|----------------|
| Konstante | 17.190 | | |
| pos | 0.059 | 0.068 | 0.165 |
| wmin | 0.841** | 0.793** | 0.201 |
| N | 17 | | |
| R ² | 0.701 | | |
| Korr. R ² | 0.659 | | |
| F(df=2,14) | 16.434*** | | |
| *p<0.05; **p<0.01; ***p<0.001 | | | |

Tabelle 41: Vorhersage des TK bei der Alternieren-Regel mithilfe der Videotracking-Parameter

| Variable | Unstandardisiert | Standardisiert | Standardfehler |
|-------------------------------|------------------|----------------|----------------|
| Konstante | 18.141 | | |
| alt | 0.410 | 0.256 | 0.337 |
| wmed | 0.739** | 0.670** | 0.232 |
| N | 17 | | |
| R ² | 0.795 | | |
| Korr. R ² | 0.766 | | |
| F(df=2,14) | 27.128*** | | |
| *p<0.05; **p<0.01; ***p<0.001 | | | |

Tabelle 42: Vorhersage des PCP bei der Alternieren-Regel mithilfe der Videotracking-Parameter

| Variable | Unstandardisiert | Standardisiert | Standardfehler |
|-------------------------------|------------------|----------------|----------------|
| Konstante | -0.536 | | |
| alt | 0.798* | 0.585* | 0.365 |
| wmed | 0.250 | 0.266 | 0.251 |
| N | 17 | | |
| R ² | 0.668 | | |
| Korr. R ² | 0.620 | | |
| F(df=2,14) | 14.072*** | | |
| *p<0.05; **p<0.01; ***p<0.001 | | | |

Tabelle 43: Vorhersage des TK bei der Stille-Regel mithilfe der Videotracking-Parameter

| Variable | Unstandardisiert | Standardisiert | Standardfehler |
|-------------------------------|------------------|----------------|----------------|
| Konstante | -437.599 | | |
| hsum | 0.877* | 0.445* | 0.369 |
| wmed | 0.699** | 0.619** | 0.212 |
| N | 12 | | |
| R ² | 0.698 | | |
| Korr. R ² | 0.631 | | |
| F(df=2,9) | 10.395** | | |
| *p<0.05; **p<0.01; ***p<0.001 | | | |

Tabelle 44: Vorhersage des PCP bei der Stille-Regel mithilfe der Videotracking-Parameter

| Variable | Unstandardisiert | Standardisiert | Standardfehler |
|-------------------------------|------------------|----------------|----------------|
| Konstante | 246.293 | | |
| hsum | -0.057 | -0.040 | 0.226 |
| wmed | 0.817*** | 0.860*** | 0.152 |
| N | 13 | | |
| R ² | 0.760 | | |
| Korr. R ² | 0.712 | | |
| F(df=2,10) | 15.843*** | | |
| *p<0.05; **p<0.01; ***p<0.001 | | | |

Danksagung

Bei dieser Arbeit hatte ich Unterstützung von allen möglichen Seiten und dafür möchte ich mich recht herzlich bedanken.

Mein Dank geht zunächst an Prof. Dr. Lars Lewejohann und Prof. Dr. Andres Draguhn, die die Betreuung meiner Promotion übernommen haben.

Mein besonderer Dank gilt Dr. Florian Bähler, der mir als Mentor bei jedem Schritt meiner Arbeit zur Seite stand und für alle meine Fragen und Probleme ein offenes Ohr geboten hat.

An dieser Stelle möchte ich auch das Team des ZI Mannheim erwähnen. Dr. Tom Enkel war mir bei der Einarbeitung mit den Versuchstieren eine große Hilfe. Nico Böhme, Héléne Zingone und Tom Merten möchte ich für die kollegiale Zusammenarbeit danken, die eine Versorgung unserer gemeinsamen Versuchstiere ungemein erleichterte. Marie Kaiser hatte einen wichtigen Beitrag bei meiner Literaturrecherche und ist mir in der gemeinsamen Zeit eine wunderbare Freundin geworden.

Für den Aufbau des *Environmental Enrichment* habe ich handwerkliche Unterstützung von Reinhold Hermann und Werner Braun erhalten, die die Durchführung meiner Experimente einfach machte. Vielen Dank dafür.

Zum Schluss möchte ich meiner Familie danken, allen voran meinen Eltern, die mir mein Studium und meine Promotion ermöglichten, stets für mich da sind und mich unterstützen, egal welche Ziele ich mir setze. Bei Leonie Schlichthärle und Elizabeth Paull möchte ich mich für die Durchsicht meiner Arbeit bedanken, das war mir eine große Hilfe. Der letzte Dank geht an Adrian Schulte, der die Fertigstellung meiner Arbeit wesentlich vorangetrieben hat.

Finanzierungsquellen und Interessenskonflikte

Die verwendeten Hochleistungsrechner (HPC) des bwUniCluster 2.0 sind durch das Ministerium für Wissenschaft, Forschung und Kunst in Baden-Württemberg finanziert.

Im Rahmen dieser Arbeit bestehen keine Interessenskonflikte durch Zuwendung Dritter.

Selbstständigkeitserklärung

Hiermit bestätige ich, Selina Hermann, dass ich die vorliegende Arbeit selbstständig angefertigt habe. Ich versichere, dass ich ausschließlich die angegebenen Quellen und Hilfen in Anspruch genommen habe.

Selina Hermann

Mannheim, 23.09.2022