

SYMMETRIERKENNUNG BEI TAUBEN

Juan D. Delius

Psychologisches Institut, Experimentelle Tierpsychologie

Ruhr-Universität, 4630 Bochum

In den letzten Jahren ist es deutlich geworden, daß die Informationsverarbeitungsleistungen, deren Tiere in einzelnen Verhaltenskontexten fähig sind, weniger von ihrer Stellung in dem zoologischen System als von den Anforderungen, die ihre normale sozioökologische Umwelt an sie stellt, abhängen. Insofern kann es, wenn es um die Identifizierung von Spitzenleistungen einer Spezies geht, nützlich sein, eine funktionale, teleonome Denkweise anzuwenden. Die Frage ist, umformuliert, in welchen Verhaltensbereichen könnten kognitionsartige Leistungen einem Tier deutliche Reingewinne in darwinscher Fitness, der evolutionären Währung, einbringen? Präzise theoretische Argumentation dieser Art ist schwierig, teils weil die relevanten Umweltsbedingungen komplex sind, teils weil Informationsverarbeitung nur eine von vielen Strategien ist, die den Genomen in dem evolutionsinherenten Streben auf Replikationsmaximierung zur Verfügung stehen, und weil dem Evolutionsprozeß fundamental ein Element des Zufalls zugrundeliegt. Dennoch führen weniger formale Überlegungen dieser Art häufig zu heuristisch nützlichen Intuitionen.

Um in freier Wildbahn zu überleben, sind Vögel wie auch die meisten anderen Tiere angewiesen, Nahrung mit einem Minimum an Energie- und Zeitaufwand zu finden. Viele Vögel sind Vielfresser und suchen ihre Nahrung visuell. Wie erkennen sie die Vielfalt der Futterbrocken? Benutzen sie vielleicht Kennzeichen, die ihnen gemeinsam sind? Curio (1976) hat vorgeschlagen, daß für insektenfressende Vögel ein visuelles Symmetriekonzept nützlich sein könnte, um getarnte Beute zu erkennen. Tatsächlich konnten Menne und Curio (1978) bei Kohlmeisen wahrscheinlich machen, daß sie ein solches

perzeptuelles Konzept erlernen können. Delius und Habers (1978) haben nachgewiesen, daß Tauben zweifelsohne eine Symmetrieeerkennung zu lernen vermögen. Mittels einer instrumentellen simultanen Diskriminationsdressur lernten Tauben 30 symmetrische und asymmetrische schwarz-weiß Muster zu unterscheiden. In eingestreuten Durchgängen wurden später die Generalisierungsreaktionen gegenüber 6, den Tauben bis dahin unbekannt, Reizen in 12 verschiedenen Paarkombinationen getestet. Die Versuchstiere wählten die symmetrischen und asymmetrischen Bilder hochsignifikant im Sinne ihrer vorhergegangenen Dressuren.

Mit einem veränderten Dressurverfahren haben wir mit Brigitte Seeger-Nowak die Symmetrieeerkennung von Tauben näher untersucht. Zunächst lernten 14 Versuchstiere symmetrische und asymmetrische Reize mit einer sukzessiven instrumentellen Methode zu unterscheiden. Mittels eines Diaprojektors wurden die Reize in Zufallsfolge nacheinander auf einen als Mattscheibe ausgebildeten Pickschalter projiziert. Für die eine Hälfte der Versuchstiere waren symmetrische, für die andere asymmetrische Muster positiv. Positive Reize wurden 30 sec gezeigt und zunächst jede Reaktion darauf mit 3 sec Futterangebot belohnt, aber dann nach einem sich graduell steigenden variablen Intervallplan über die Sitzungen verstärkt bis zuletzt durchschnittlich nur jede 60 sec Verstärkung angeboten wurde. Negative Reize wurden zwar auch mindestens 30 sec lang gezeigt, aber eine Reaktion zog eine obligate Projektionszeit von 10 sec nach sich. Dies bedeutete, daß, wenn die Tiere fortfuhren auf einen negativen Reiz zu picken, die Projektionszeit sich verlängern konnte. Zu Beginn der Dressur lösten solche falschen Reaktionen auch eine 1 sec Verdunkelung als Rückmeldung aus, die aber im Laufe späterer Sitzungen allmählich völlig abgeschwächt wurde. Zur vergleichbaren Messung der Diskriminationsleistungen wurden auch bei den negativen Reizen nur die Reaktionen innerhalb der ersten 30 sec gezählt.

Die Dressur begann unter Verwendung von 24 verschiedenen Reizen, die über die Sitzungen hinweg schrittweise auf ein Repertoire von 56 Reizen ausgeweitet wurde. Eine Hälfte der Reize waren symmetrische und die andere asymmetrische Muster. Je Sitzung wurden 24 Muster projiziert. Obwohl die einzelnen Versuchstiere schon nach 5 bis 10 Sitzungen über 85 % der Reaktionen auf die richtigen Reize abgaben, wurde die reine Dressur erst nach 24 Sitzungen beendet. Zu diesem

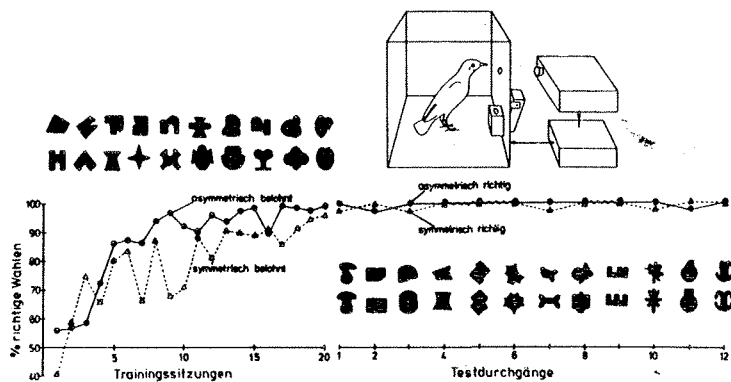


Fig. 1: Symmetrie-Asymmetrie Diskriminationslernkurven und Testergebnisse von zwei Tauben mit Dressurbilderbeispielen und Testbildpaaren.

Zeitpunkt hatten sie alle eine Diskriminationsasymptote von mindestens 95 % richtiger Reaktionen erreicht. Innerhalb des sonst unveränderten Ablaufes der folgenden Sitzungen wurden jeweils zwei Testbilder eingestreut, d.h. Reizmuster, die die Tiere noch nicht kannten. Während der Testdurchgänge hatten Reaktionen keinerlei Konsequenzen, sie wurden nur während der einheitlichen 30 sec Projektionsdauer getrennt registriert.

Abb. 1 zeigt etwas verkürzt die Lernkurven von zwei Tieren mit einigen Beispielen der Dressurreize sowie die Ergebnisse der anschließenden Testdurchgänge mit den jeweils abgebildeten Reizpaaren. Die übrigen Tiere zeigten ähnlich gute Lern- und Generalisierungsleistungen. In weiteren Versuchsserien wurden den Versuchstieren verschiedenartige Testbilderauswahlen geboten. Eine Zusammenfassung der Ergebnisse mit Mustern der Vorlagen wird in Abb. 2 gezeigt. Es ist offensichtlich, daß die Unterscheidung nach Symmetrie/Asymmetrie weitgehend gleichmäßig exzellent blieb, obwohl einzelne Testserien sich deutlich von den Dressurmustern unterscheiden. Wir folgern, daß die Tauben nach der Dressur mit einem robusten, vielseitigen Prinzip fähig sind, verallgemeinernd bilaterale Symmetrie zu erkennen. Da das eine abstrakte Bildeigenschaft ist, schien es zunächst gerechtfertigt, von einem visuellen Konzept zu sprechen.

Der Mechanismus, der dieser Erkennungsleistung zugrundeliegt, ist die nächste uns interessierende Frage. Eine alte, aber wenig konkrete Theorie zur Symmetriekennung geht davon aus, daß das Nervensystem die hohe Redundanz gespiegelter Muster identifiziert. Da aber Tauben, wie übrigens auch wir (Corballis and Beale, 1967), nicht durch mindestens ebenso redundante asymmetrische, verschoben wiederholte Muster verwirrt werden (Abb. 2, Zeile 7) ist dieser Ansatz nicht anwendbar. Nun zogen Tauben, die mit nur einem Auge ein Muster zu erkennen lernten, ein um die Vertikale gespiegeltes Muster dem Original-Muster vor, wenn sie auf dem anderen Auge getestet wurden (Mello, 1965). Das legt nahe, daß es bei dem, wegen der total gekreuzten Sehnerven notwendigen, interhemisphärischen Transfer zu einer Spiegelung der Bildinformation kommt. Dies würde auch naiven Vorstellungen zur Anatomie der kommissuralen Nervenbahnen entsprechen. Symmetrische Muster werden aber durch

Test Nr	Testdias	Anzahl Testdias	Testdia-Beispiele	Anzahl Reaktionen	% richtige Wahlen									
					0	20	30	40	50	60	70	80	90	
1	Normal	20		1140	[Hatched area]									
2	Rohrschach	28		1807	[Hatched area]									
3	Gebrochen	24		1923	[Hatched area]									
4	Oberflächen-gleich	20		972	[Hatched area]									
5	Verschiede-ne Größen	16		1509	[Hatched area]									
6	Untersch. Orient.	30		2178	[Hatched area]									
7	Wiederholte Muster	16		1082	[Hatched area]									
8	Einäugig	32		1235	[Hatched area]									

Fig. 2: Testergebnisse mit verschiedenen Bildsätzen. Beispiele von Testpaaren. Jeweils Mittel von 6 oder 8 Tauben.

solch einen Transfer nicht verzerrt. Bei dem normalen zwei- äugigen Sehen käme es nur bei diesem Muster zu einer Übereinstimmung der direkten und der Übertragenen Bildinformation. Das könnte die Grundlage einer Symmetrierkennung sein (Julesz, 1971). Da aber Tauben auch Symmetrie um geneigte und waagerechte Achsen identifizieren können ohne, wie Beobachtungen zeigten, die Symmetrieebene ihres Sehsystems, sprich Kopfes, nach der Bildachse auszurichten (Abb. 2, Zeile 6), ist dieser Mechanismus unwahrscheinlich. Endgültig läßt sich diese Hypothese anhand der Diskriminationsleistung von Tauben, die mittels einer Augenklappe nur einäugig sehen konnten, verwerfen: sie erkennen Symmetriemuster ebenso sicher wie normal zweiäugig sehende (Abb. 2, Zeile 8). Mit ihren gekreuzten Sehnerven müßten sie monokular sehend keinen Zugriff auf die hypothetische, intercerebral gespiegelte Information haben.

Wir sind inzwischen zur Ansicht gekommen, daß die Erkennung von Symmetrie nicht auf der globalen Bilateralität des visuellen Systems fußt, sondern auf den lokalen symmetrischen Lateralaufbau der visuellen Neuronennetzwerke zu-

rückgeht. Solche Netzwerke sind bekanntlich für die fourieranalytischen Eigenschaften der Wirbeltiersehsysteme einschließlich der Taube (Jassik-Gerschenfeld und Hardy, 1979) verantwortlich. Aus dieser Perspektive stellen achsensymmetrische Bilder eine Überlagerung von Ortsfrequenzen dar, die an der Symmetrieachse örtlich alle in entweder eine 0 Grad oder 180 Grad Phasenbeziehung stehen. Atkinson und Campbell (1971) zeigten, daß es zumindest für den Menschen gerade nur diese Phasenbeziehungen bei überlagerten Helligkeitsrastern zu stabilen, und selbstverständlich symmetrischen, Perzepten führten. Die Phasenbeziehungen 0 Grad und 180 Grad hätten somit für das visuelle System einen speziellen Status und das könnte die Grundlage für eine Symmetriekerennung sein.

Für die Taube fehlen uns noch weitgehend die Daten, die es gestatten würden, über diese Hypothese zu entscheiden. Eine Konsequenz ist aber schon jetzt von Interesse. Nach vorherrschender Meinung bilden sich die neuronalen Netzwerke, von denen hier die Rede ist, weitgehend unter genetischer Steuerung. Lernprozesse spielen höchstens nur bei dem sich noch entwickelnden Jungtier eine modulierende Rolle (Jacobson, 1978). Das würde bedeuten, daß die erwachsenen Tauben unseren Versuch mit einem schon ausgebildeten Symmetriedetektionsmechanismus begannen. Mit Christoph Werner konnten wir wahrscheinlich machen, daß die Tiere in den Versuchen wohl nicht ein Symmetriekonzept erlernen, sondern tatsächlich nur ein bereits vorhandenes anzuwenden lernen. 8 Tauben wurden unter ähnlichen Dressurbedingungen wie die schon beschriebenen, ein Satz von 20 bilateral symmetrischer und asymmetrischer Muster zur Unterscheidung geboten. Bei einer Hälfte der Tiere wurden die Muster je nach Symmetrie oder Asymmetrie belohnt oder nicht belohnt. Bei der anderen Gruppe wurden dieselben Reize, ohne Beachtung ihrer Symmetrieeigenschaften in belohnte oder nicht belohnte aufgeteilt. Die erste Versuchsgruppe zeigte vom Dressurbeginn an einen steileren Lernkurvenanstieg und erreichte dann auch früher

eine asymptotische Diskriminationsleistung als die zweite Gruppe. Das schnellere Unterscheidungslernen der ersten Gruppe deutet auf eine frühzeitig einsetzende Nutzung, und somit eine schon vorgegebene Fähigkeit, die Symmetrie bzw. Asymmetrie der Reize zu erkennen.

Entgegen unserer Ausgangsüberlegungen scheint jetzt kaum sinnvoll, von einer Konzeptbildung zu sprechen. Eher scheint eine passive Filtereigenschaft von frühzeitig angelegten peripheren neuronalen Netzen im Spiel zu sein. Es ist sogar zu vermuten, daß dieser Filter nicht zum Zwecke der Symmetriekerennung evoluiert ist, sondern ein Nebenprodukt des unvermeidbaren symmetrischen und mehrschichtigen Aufbaus von Strukturen ist, die, wie das visuelle System, Flächeninformation homogen verarbeiten. Die Wahrnehmungsprägnanz symmetrischer Muster würde somit ihrem Ursprung nach in die Nachbarschaft vieler visueller Täuschungen geraten.

Der Schluß, daß Symmetriekerennung bei Tauben wohl doch nicht ein Beispiel von Konzeptlernen darstellt, sollte übrigens aber einen nicht dazu verführen, diesen Tieren die Fähigkeit der Konzeptbildung allgemein abzuspochen. Mehrere neuere Arbeiten (z.B. Siegel und Honig, 1970; Morgan et al., 1976; Herrnstein, 1979; Cerella, 1979) belegen, daß sie das zweifelsohne in einem erstaunlichen Ausmaße können.

Atkinson, J. and Campbell, F.W. (1973). The effects of phase on the perception of compound gratings. *Vision Res.* 14: 159-162

Cerella, J. (1979). Visual classes and natural categories in the pigeon. *J. exper. Psychol., Hum. Percep. Perf.* 5: 68-77

Corballis, M.C. and Beale, I.L. (1976). *The Psychology of Left and Right*. Lawrence Erlbaum, Hillsdale.

Curio, E. (1976). *The Ethology of Predation*. Springer, Berlin

- Delius, J.D. and Habers, G. (1978). Symmetry: can pigeon conceptualize it? *Behav. Biol.* 22: 336-342
- Herrnstein, R.J. (1979) Acquisition, generalization and discrimination reversal of a natural concept. *J. exper. Psychol. Anim. Behav. Proc.* 5: 116-129
- Jacobson, M. (1979). *Developmental Neurobiology*. Plenum, New York
- Jassik-Gerschenfeld, D. and Hardy, O. (1979). Single neuron responses to moving sinewave gratings in the pigeons optic tectum. *Vision Res.* 19: 993-999
- Julesz, B. (1971). *Foundations of Cyclopean Perception*. University of Chicago, Chicago
- Mello, N.K. (1965). Interhemispheric reversal of mirror image oblique lines after monocular training in pigeons. *Science* 148: 252-254
- Menne, I. and Curio, E. (1978) Untersuchung zum Symmetriekonzept bei Kohlmeisen. *Z. Tierpsychol.* 47: 299-322
- Morgan, M.J.; Fitch, M.D.; Holman J.G. and Lea. S.E.G. (1975). Pigeons learn the concept of an "A". *Perception* 5: 57-66.
- Siegel, R.K. and Honig, W.K. (1970). Pigeon concept formation: successive and simultaneous acquisition. *J. Exp. Anal. Behav.* 13: 385-390

Die Untersuchungen wurden aus dem Fond Interdisziplinäre Forschung der Ruhr-Universität und von der Deutschen Forschungsgemeinschaft über den Sonderforschungsbereich 114 gefördert. Ein ausführlicher Bericht wird noch anderorts erscheinen. Ich danke Prof. E. Curio für vielfache Anregungen und Dipl. Ing. D. Wolff, Herrn H. Stankewitz und Frau A. Lohmann und P. Ohmann für eifrige Mitarbeit.