

Lernen und Gedächtnis



Möglichkeiten und Grenzen des Lernens

Lernen und Gedächtnis

Lernen und Gedächtnis sind eng miteinander verknüpfte Phänomene, die sich gegenseitig beeinflussen. Lernen wird häufig als Verhaltensänderung durch Erfahrung definiert, während Gedächtnis die Speicherung und Abrufung dieser Erfahrungen beschreibt. Obwohl diese Konzepte eng verbunden sind, wird empfohlen, sie zunächst getrennt zu betrachten, um ihre individuellen Mechanismen besser zu verstehen.

Verständnis des Lernens

Der Behaviorismus, eine frühe psychologische Richtung, betont, dass jedes Verhalten durch gezieltes Training und Erfahrungen formbar ist. John Watson prägte die Idee, dass der Mensch unabhängig von seiner genetischen Veranlagung nahezu alles lernen kann, wenn die Umstände entsprechend gestaltet werden. Dieses Prinzip unterstreicht die potenziell unbegrenzte Lernfähigkeit von Menschen und Tieren, stellt jedoch auch klar, dass diese Fähigkeiten durch den Kontext und die Art der Erfahrungen begrenzt sein können.

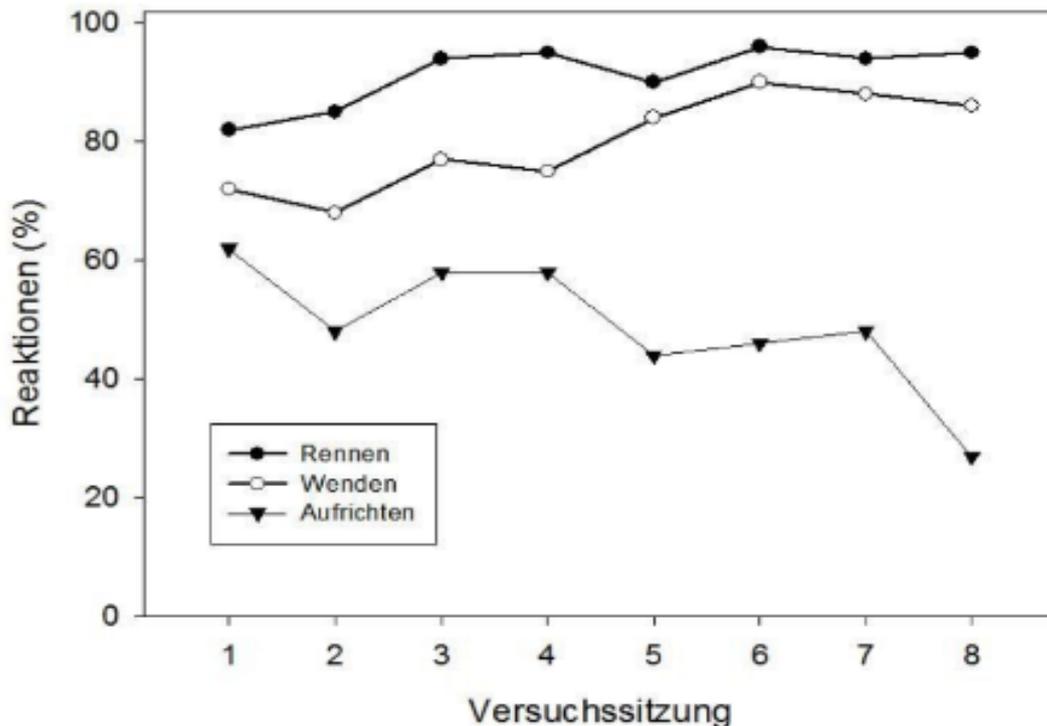
Erkenntnisse aus der Forschung

Moderne Studien zeigen, dass Lernprozesse stark vom Umfeld und den jeweiligen Bedingungen abhängen. Ob ein Verhalten erlernt wird, kann beispielsweise davon abhängen, ob die Konsequenzen als positiv oder negativ wahrgenommen werden. Durch positive Verstärkung – also die Belohnung für ein gewünschtes Verhalten – lässt sich dieses Verhalten nachhaltig fördern. Im Gegensatz dazu führt negative Verstärkung oder Bestrafung oft zu einer Reduzierung unerwünschter Verhaltensweisen.

Ein klassisches Beispiel hierfür sind Konditionierungsexperimente mit Tieren, bei denen gezeigt wurde, wie verschiedene Reize und Belohnungen das Verhalten beeinflussen. Eine gezielte Wiederholung und klare Rückmeldung helfen dabei, neue Fähigkeiten zu entwickeln oder bestehende Verhaltensmuster zu ändern.

Lernverlauf bei der Konditionierung mit einem negativen Verstärker für drei verschiedene Verhaltensweisen

Während sich bei den Verhaltensweisen Rennen und Wenden die Reaktionsbereitschaft erhöht, sinkt sie bei der Verhaltensweise Aufrichten sogar ab, obwohl dies für die Tiere ungünstig ist. Dies zeigt sehr klar, dass Operante Konditionierung nicht ausschließlich Lernen aufgrund von Erfolg ist, sondern dass Lerndispositionen eine große Rolle spielen. Analoges gilt für andere Lernprozesse.



Erweiterte Perspektiven auf die Möglichkeiten und Grenzen des Lernens

Die Situation, dass ein Verhalten auftritt, obwohl es scheinbar keinen direkten Nutzen hat, erscheint zunächst paradox. Doch diese Beobachtung lässt sich durch kontextspezifische Lernmechanismen erklären. Wenn ein Organismus negativen Reizen ausgesetzt wird, kann er dennoch Verhaltensmuster zeigen, die evolutionär vorteilhaft sind. Zum Beispiel gehört das Erkunden von neuen Umgebungen zu einer adaptiven Verhaltensweise, da es potenzielle Gefahren und Chancen gleichermaßen erfasst.

Erkundungsverhalten und Lernpositionen

Erkundungsverhalten wird besonders deutlich in Situationen, in denen keine unmittelbare Gefahr sichtbar ist. Es hilft, Ressourcen zu entdecken oder potenzielle Bedrohungen zu identifizieren. Weitere Lernpositionen, wie etwa die Verarbeitung von Geschmackserfahrungen, spielen ebenfalls eine wesentliche Rolle.

Biologische Grundlagen des Lernens

Die Basis für das Lernen liegt in der biologischen Evolution. Tiere und Menschen haben über Jahrtausende spezifische Fähigkeiten entwickelt, die ihr Überleben sichern. Besonders

bemerkenswert ist die Anpassungsfähigkeit von Haustieren, die durch Domestikation verstärkt wurde. Diese Tiere zeigen oft eine erhöhte Lernbereitschaft und Verhaltensflexibilität im Vergleich zu ihren wilden Verwandten.

Die Rolle der Domestikation

Domestizierte Tiere, wie Hunde oder Katzen, haben sich durch gezielte Zucht und Anpassung zu verlässlichen Begleitern entwickelt. Sie besitzen eine besondere Fähigkeit, menschliche Signale zu interpretieren und darauf zu reagieren. Solche Verhaltensweisen können durch Training weiter gefördert werden, wobei auch hier die Balance zwischen positiven und negativen Verstärkungen entscheidend ist.

Schlussfolgerung

Lernen ist ein komplexer Prozess, der sowohl von biologischen Grundlagen als auch von Umwelteinflüssen geprägt wird. Die Fähigkeit, auf neue Situationen zu reagieren und Wissen zu speichern, ist ein Schlüsselfaktor für das Überleben und die Anpassung in einer sich wandelnden Welt.

Verschiedene Lernprozesse: Habituation

Übersicht über Lernprozesse

Es gibt eine Vielzahl von Lernprozessen, die sich hinsichtlich ihrer Funktionsweise, der Art der verarbeiteten Reize, des zeitlichen Verlaufs sowie der Stabilität der erlernten Reaktionen unterscheiden. Diese Lernprozesse sind stark vom jeweiligen Kontext und den daran beteiligten neuronalen Strukturen abhängig. Einige wichtige Arten des Lernens umfassen:

- Habituation
- Sensitivierung
- Klassische Konditionierung
- Operante Konditionierung
- Geschmacksmittelvermeidung
- Furchtkonditionierung
- Unterscheidungslernen
- Prägung
- Räumliches Lernen
- Soziales Lernen
- Lernen durch Einsicht

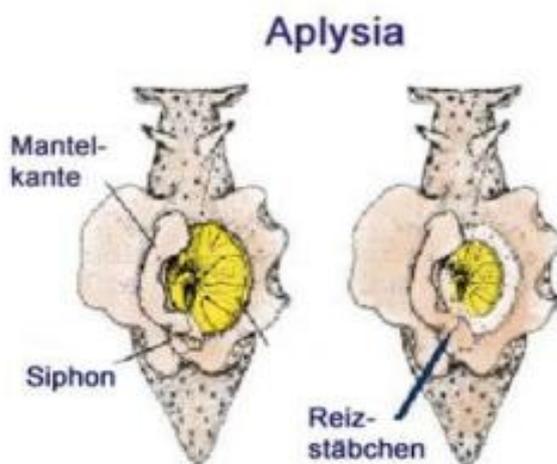
Jeder dieser Lernprozesse weist einzigartige Merkmale auf, die sich jedoch auf gemeinsamen Prinzipien im Gehirn gründen.

Habituation: Anpassung an Reize

Die Habituation ist ein grundlegender Lernprozess, bei dem die Reaktionsbereitschaft eines Organismus gegenüber einem wiederholt auftretenden Reiz abnimmt. Dieser Mechanismus dient dazu, Ressourcen zu schonen, indem Reize, die keine unmittelbaren Konsequenzen für den Organismus haben, weniger Beachtung finden. Mit der Zeit wird ein solcher Reiz als irrelevant eingestuft, was zu einer reduzierten Reaktion führt.

Aplysia Californica

Bei geöffneter Kiemenhöhle können die Kiemen der Meeresschnecke gut umspült werden. Eine Reizung, z.B. an der Atemröhre, führt zum Zurückziehen der Kiemen.



Habituation am Beispiel der Aplysia

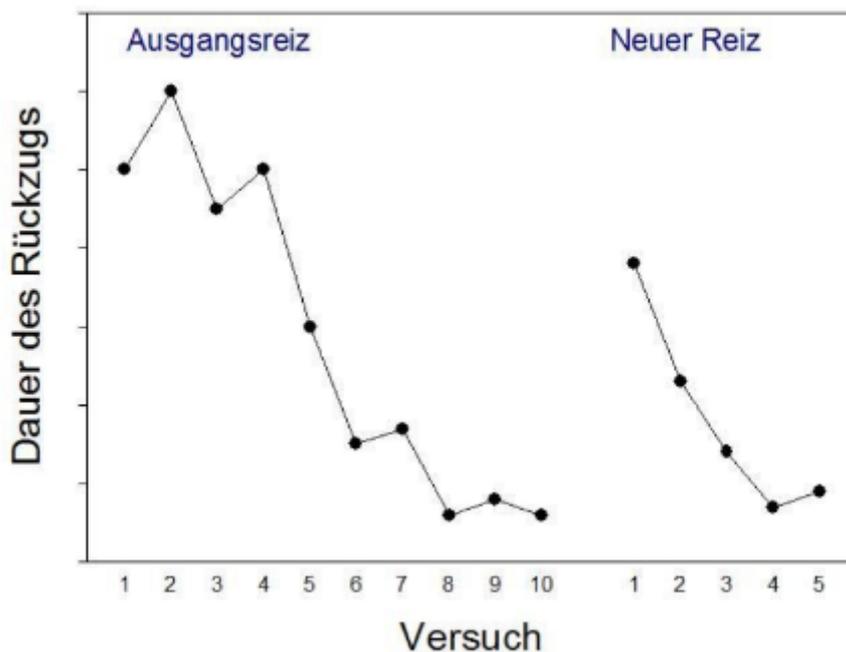
Ein einfaches Lebewesen, das maßgeblich zur Erforschung der Habituation beigetragen hat, ist die Meeresschnecke **Aplysia californica**. Diese große Meeresschnecke, die ein Gewicht von mehreren Kilogramm erreichen kann, lebt in flachen Gewässern und ernährt sich vorwiegend von pflanzlicher Nahrung. Wenn Aplysia Gefahr wahrnimmt, zieht sie die Kiemen ein, um sich zu schützen. Dies wird durch Ausklappen der Mantelhöhle, in der die Kiemen exponiert liegen, ermöglicht.

Durch Berührung ihres Atemrohres (Siphon) kann eine Rückzugsreaktion der Kiemen ausgelöst werden. Wiederholt sich der Reiz unter ähnlichen Bedingungen, nimmt die Stärke und Dauer dieser Reaktion mit der Zeit ab. Dieser Prozess basiert auf einer **sensorischen Anpassung** (sensorische Adaption), bei der sich die Empfindlichkeit der Sinnesorgane reduziert, oder auf einer **muskulären Ermüdung**.

Das Habituationlernen ermöglicht es, auf wiederkehrende, irrelevante Reize weniger Energie und Aufmerksamkeit zu verwenden. Auf diese Weise wird verhindert, dass Organismen unnötige Ressourcen auf unbedeutende Reize verschwenden.

Habituation und Dishabituation am Beispiel des Kiemenrückzieh-Reflexes bei Aplysia

Wenn derselbe Reiz, z. B. eine sanfte Berührung an der Atemröhrenkante mit demselben stumpfen Stäbchen, wiederholt dargeboten wird, lässt die Reaktionsbereitschaft deutlich nach. Sobald ein neuer Reiz geboten wird, tritt Dishabituation auf. Die Reaktionsbereitschaft ist schlagartig höher, um dann erneut abzusinken.



Habituation (3)

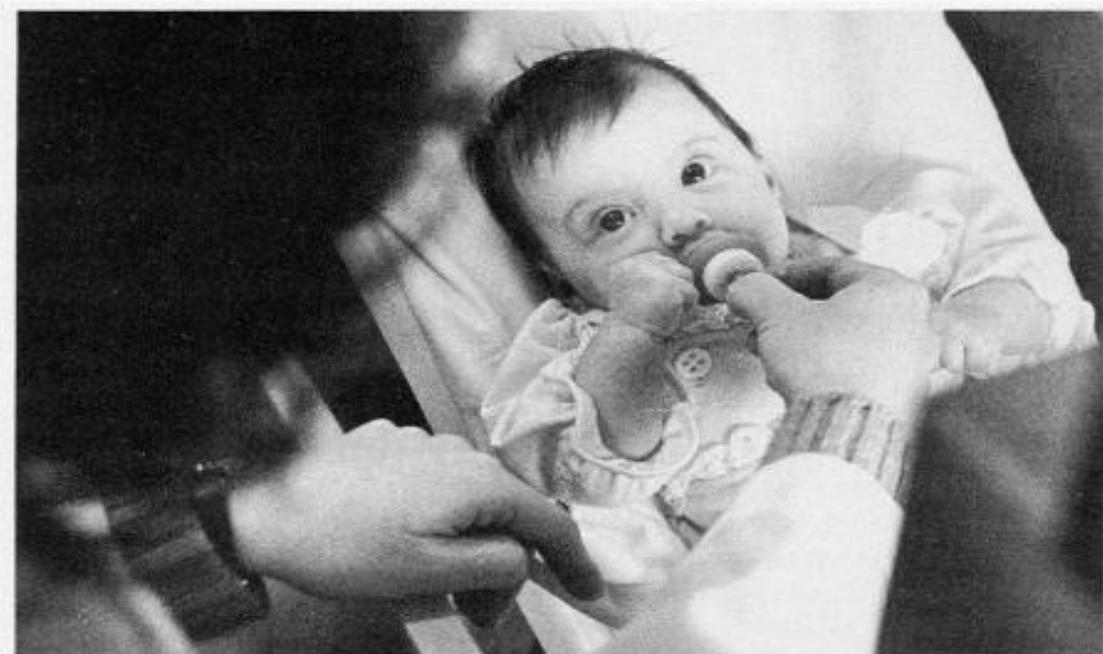
Wenn sich die Reizsituation verändert, beispielsweise durch die Verwendung eines anderen Objekts zum Auslösen des Reizes, kann die Reaktion wieder verstärkt auftreten. Dieser Vorgang wird als **Dishabituation** bezeichnet. In diesem Zustand wird die Reaktionsbereitschaft – zumindest teilweise – erneut hergestellt.

Die Dishabituation kann auch genutzt werden, um zu überprüfen, ob die Abnahme der Reaktion tatsächlich auf eine sensorische Anpassung oder muskuläre Ermüdung zurückzuführen ist. Liegt zwischen der ursprünglichen Habituation und dem erneuten Auftreten des gleichen Reizes eine längere Zeitspanne, kann es außerdem zu einer **spontanen Erholung** kommen. Diese führt dazu, dass die Reaktionsbereitschaft wieder ansteigt, ohne dass ein neuer Reiz notwendig ist.

Habituation

Nutzung der Habituation zur Messung der Wahrnehmung bei Wesen, die nicht sprechen können

Hier dient die ‚Nuckelrate‘ zum Messen der Erregung. Wenn man z. B. wissen möchte, wie gut die Sehschärfe bei sehr kleinen Kindern ist, kann man so vorgehen: Zunächst zeigt man dem Säugling ein Streifenmuster mit einer bestimmten Auflösung. Die Reaktion des Säuglings ist anfangs verstärkt, nimmt dann aber durch Habituation ab. Dann präsentiert man ein Streifenmuster mit etwas veränderter Auflösung. Sieht der Säugling den Unterschied nicht, ändert sich auch sein Verhalten nicht. Nimmt er den Unterschied wahr, tritt Dishabituation ein und die ‚Nuckelrate‘ steigt an.



Habituation (4)

Die Habituation ist ein faszinierender Lernprozess, insbesondere aufgrund ihrer neuronalen Grundlagen. Diese Lernform wird häufig eingesetzt, um zu erforschen, wie Organismen bekannte und neue Reize unterscheiden. Besonders relevant ist dies in Situationen, in denen verbale Kommunikation nicht möglich ist, wie beispielsweise in Experimenten mit Tieren oder in der Entwicklungsforschung bei kleinen Kindern. Hier liefert die Habituation wertvolle Einblicke in Verhaltensmuster und Reizverarbeitung.

Sensitivierung (1)

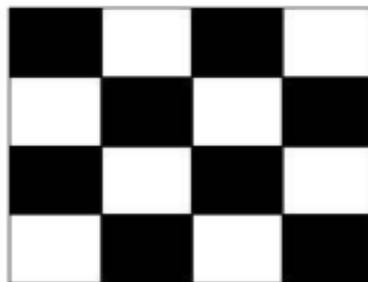
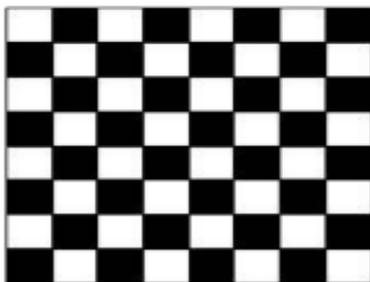
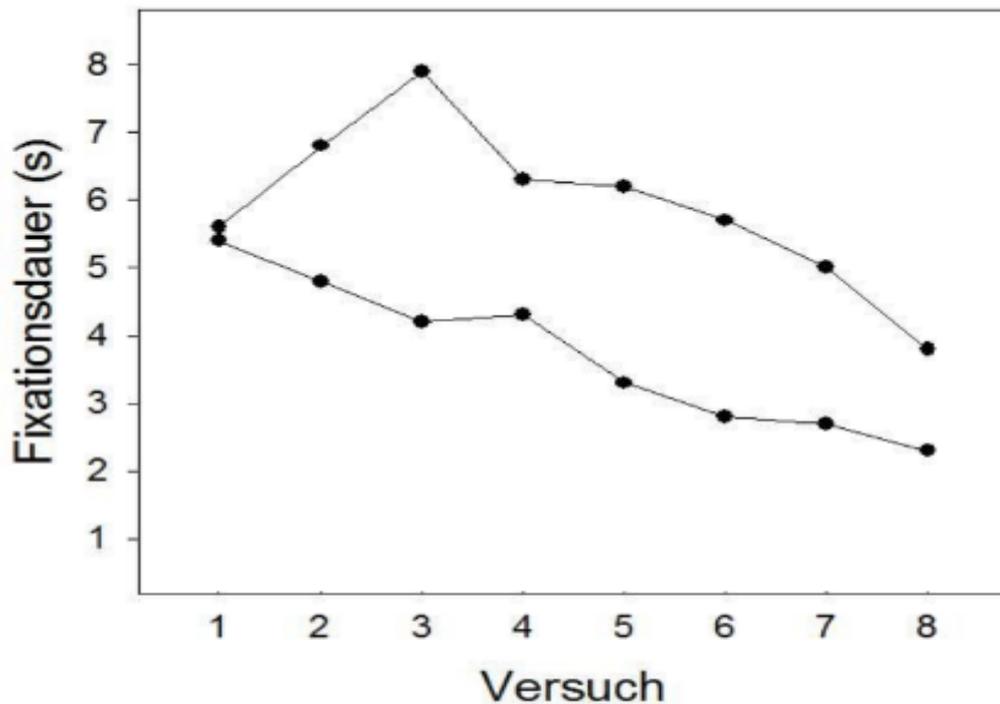
Wenn ein Reiz mit einer intensiven, relevanten Erfahrung wie Schmerz verbunden ist, tritt keine Habituation ein. Stattdessen wird die Reaktionsbereitschaft des Organismus verstärkt. Dieser Prozess wird als **Sensitivierung** bezeichnet.

Sensitivierung (2)

Im Gegensatz zur Habituation zielt die Sensitivierung darauf ab, die Reaktionsbereitschaft gezielt zu erhöhen. Wenn ein potenziell gefährlicher Reiz auftritt, ist es entscheidend, dass der Organismus seine Aufmerksamkeit und Reaktion entsprechend anpasst. So hilft die Sensitivierung dabei, angemessen und effizient auf potenzielle Bedrohungen zu reagieren.

Experiment zur Rolle der Reizkomplexität bei Habituation und Sensitivierung

Beim einfachen Reiz nimmt die Fixierung durch Blicke bei Säuglingen bereits bei der ersten Wiederholung der Darbietung ab. Bei einem komplexeren Reiz nimmt die Blickdauer zunächst zu (Überwiegen der Sensitivierung), dann ab (Habituation). (Bashinsky, Werner & Rudy, 1985)

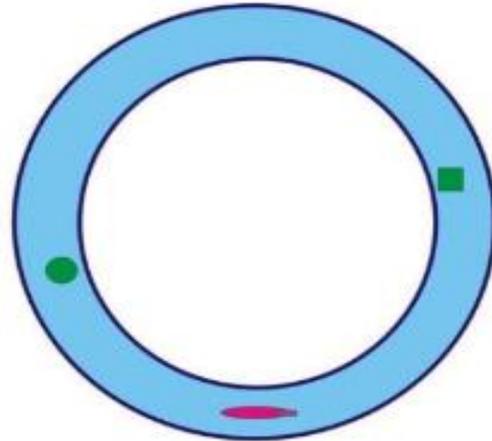


Sensitivierung (3)

Sensitivierung kann auch durch neue Reize ausgelöst werden. Dabei ist anfangs oft unklar, ob der Reiz eine besondere Bedeutung hat oder mit spürbaren Konsequenzen verbunden ist. Im Gegensatz zur Habituation, bei der die Reaktion auf einen bekannten Reiz abnimmt, zeigt sich die Sensitivierung besonders deutlich bei komplexen Reizen. Diese kann über längere Zeiträume hinweg bestehen bleiben und führt zu einer erhöhten Reaktionsbereitschaft.

Experimente zur Habituation bei Tieren

Links, Maus im Open- Field- Test; rechts, Fisch in einem ringförmigen Aquarium.
Weiteres s. Text



Sensitivierung (4)

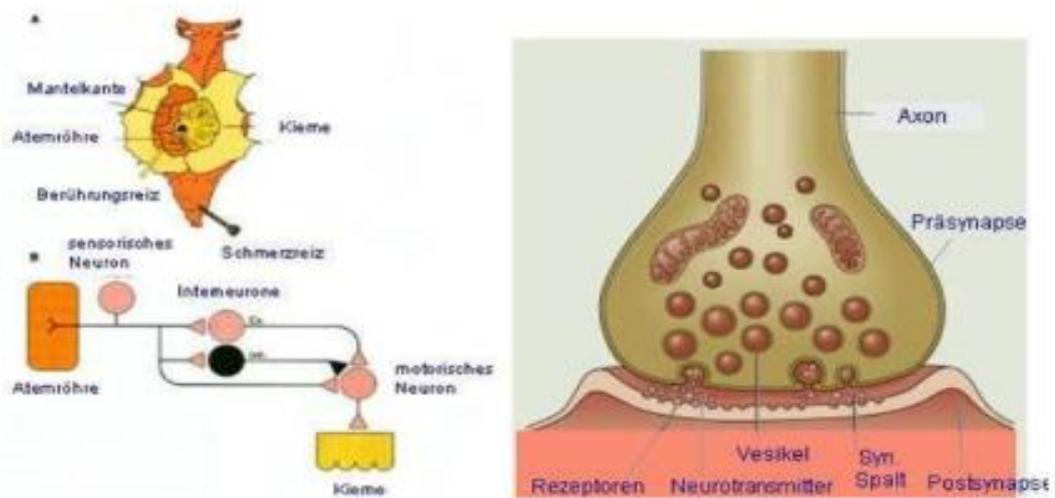
Der Open-Field-Test (siehe Abbildung „Experimente zur Habituation bei Tieren“) gehört zu den häufig eingesetzten Methoden, um das Verhalten von Tieren in neuen Umgebungen zu analysieren. Dabei wird das Erkundungsverhalten eines Tieres, beispielsweise einer Maus, in einer definierten Zeitspanne – etwa 10 Minuten – in einer Arena untersucht. Gemessen werden unter anderem die zurückgelegte Strecke und die Anzahl der durchlaufenen Quadranten, was als Indikator für die Erkundungsaktivität dient.

Zusätzlich erfassen moderne Untersuchungen mit Videotechnik und elektronischen Systemen die exakte Distanz, die das Tier zurücklegt. Ein weiteres Kriterium ist, wie häufig sich das Tier in der Nähe der Wände aufhält, was Hinweise auf das Angstniveau des Tieres liefern kann. Solche Verhaltensweisen wie „Freezing“ (Erstarren) oder Sich-Aufrichten können ebenfalls als Indikatoren für die Erkundung oder Stressreaktionen dienen.

In der Abbildung „Experimente zur Habituation bei Tieren“ wird auch ein Experiment mit Fischen in einem ringförmigen Aquarium beschrieben. Dieses Experiment ermöglicht es, das Unterscheidungsverhalten der Fische zu analysieren. Wenn sich die Umgebung durch markierte Zylinder verändert, zeigt das Verhalten der Fische, ob sie diese Unterschiede erkennen können. Interessant ist dabei, dass sich die Schwimmaktivität der Fische zunächst erhöht, bevor sie sich auf ein konstantes Niveau einpendelt. Dieser Anstieg kann als Hinweis auf eine erhöhte Aufmerksamkeit oder Sensitivierung gewertet werden.

Neuronale Grundlage einfacher Lernprozesse am Beispiel von Habituation und Sensitivierung bei Aplysia

Ein sensorisches Neuron, das Reize an der Atemröhre registriert, ist mit einem motorischen Neuron verbunden, das ein Zurückziehen der Kiemen bewirken kann. Zwischengeschaltete exzitatorische (ex.) und inhibitorische (inh.) Interneurone ermöglichen eine Verstärkung oder Abschwächung. Die ‚Verschaltung‘ in Nervensystemen kann vor allem durch Veränderungen an den Schaltstellen, den Synapsen, erreicht werden.



Sensitivierung (5)

Die neuronalen Grundlagen von Habituation und Sensitivierung sind intensiv erforscht und haben wertvolle Erkenntnisse darüber geliefert, wie Gedächtnis auf der Ebene einzelner Zellen und neuronaler Netzwerke funktioniert. Ein herausragendes Modell in der Forschung ist die Meeresschnecke **Aplysia**, da sie über große Nervenzellen verfügt, die leicht sichtbar und manipulierbar sind. Ihre Größe ermöglicht es Forschern, elektrische Signale direkt in einzelne Zellen einzubringen und deren Aktivität präzise zu messen. Dies erfolgt oft mit Hilfe von feinen Kanülen, die genutzt werden, um bestimmte Substanzen in die Zellen einzuführen.

Die Abbildung „Neuronale Grundlagen einfacher Lernprozesse“ illustriert, wie neuronale Organisationen am Kiemenrückzugsreflex der **Aplysia** untersucht werden. Dieses Reflexverhalten bietet ein ideales Modell für die Erforschung von Lernvorgängen auf zellulärer Ebene. Die Axone der Nervenzellen, die für Lernprozesse verantwortlich sind, spielen eine Schlüsselrolle, insbesondere bei der Signalübertragung zwischen den Zellen.

Wenn ein elektrisches Signal eine Nervenzelle erreicht, wird dieses in ein chemisches Signal umgewandelt. Dabei hängt die Signalübertragung von der Stärke der Reize und der Menge der freigesetzten Neurotransmitter ab. Diese chemischen Botenstoffe überqueren den synaptischen Spalt und binden an spezifische Rezeptoren der postsynaptischen Membran, was

eine Weiterleitung des Signals ermöglicht. Starke elektrische Signale können sogar zur Bildung neuer Synapsen führen, wodurch die Verbindungen zwischen Nervenzellen langfristig gestärkt werden.

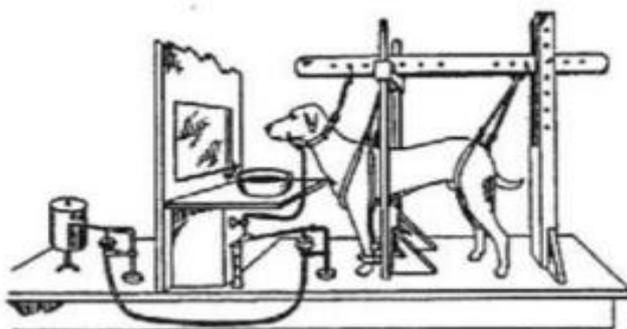
Wiederholte Reizung und Lernvorgänge können langfristige Veränderungen in der Effektivität von Synapsen auslösen. Beispielsweise wird die Freisetzung von Neurotransmittern verstärkt, wodurch die Anzahl der aktivierten Rezeptoren in der Zielzelle zunimmt. Dies verstärkt die neuronale Antwort und ist ein zentrales Prinzip bei der Sensitivierung und anderen Lernprozessen.

Klassische Konditionierung (1)

Die klassische Konditionierung ist eine Form des assoziativen Lernens, bei der eine Verbindung zwischen einem bestimmten Reiz und einer Reaktion hergestellt wird. Alternativ kann auch eine Assoziation zwischen zwei verschiedenen Reizen entstehen. Dieses Prinzip wurde durch die bekannten Experimente von **Ivan Pawlow** etabliert, der damit eine Grundlage für die Erforschung des Lernens legte (Pawlow, 1927).

Ein Beispiel aus seinen Experimenten: Ein Hund wurde in einem Versuchslabor so positioniert, dass er gezielt verschiedenen Reizen ausgesetzt werden konnte. Gleichzeitig wurde sein Speichelfluss gemessen. Ursprünglich war diese Anordnung für Studien zur Verdauung gedacht, wofür Pawlow später den Nobelpreis erhielt. Die Beobachtungen aus diesen Versuchen lieferten jedoch auch bahnbrechende Erkenntnisse über die Mechanismen der Konditionierung.

Versuchsanordnung zur Klassischen Konditionierung nach Pawlow



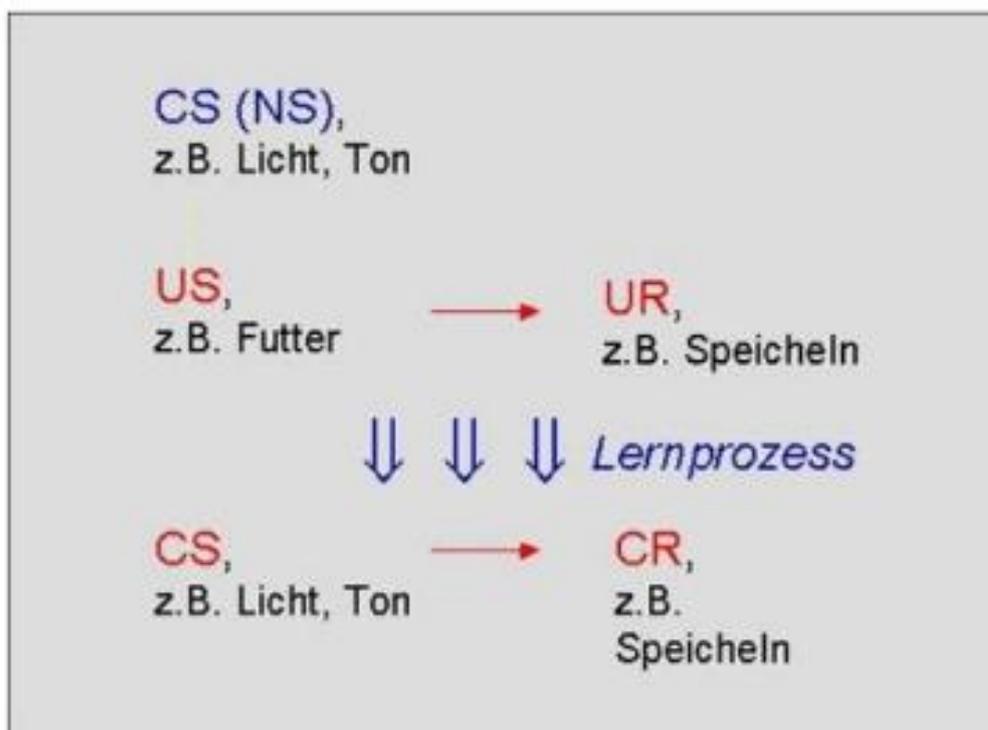
Klassische Konditionierung (2)

Ivan Pawlow konnte in seinen Experimenten zeigen, dass bei Hunden der Speichelfluss nicht nur durch die direkte Präsenz von Futter oder Fleischextrakt ausgelöst werden kann. Er stellte fest, dass der Speichelfluss auch dann einsetzte, wenn der Hund bestimmte Hinweise wahrnahm, die das bevorstehende Futter ankündigten, wie etwa visuelle oder akustische Signale. Dieses Phänomen untersuchte Pawlow systematisch, indem er wiederholt einen ursprünglich neutralen Reiz, beispielsweise ein Licht oder eine Glocke, mit der Gabe von Futter kombinierte.

Nach mehrfacher Wiederholung dieser Paarung begann der neutrale Reiz, allein die Reaktion auszulösen – in diesem Fall den Speichelfluss. In der Terminologie der klassischen Konditionierung bezeichnet man den ursprünglich neutralen Reiz, der diese Reaktion hervorruft, als **konditionierten Stimulus (CS)**, während die ausgelöste Reaktion als **konditionierte Reaktion (CR)** bezeichnet wird. Das Futter selbst wird als **unkonditionierter Reiz (US)** beschrieben, da es natürlicherweise eine Reaktion, die **unkonditionierte Reaktion (UR)**, auslöst.

Durch diese Experimente legte Pawlow den Grundstein für das Verständnis, wie Reize und Reaktionen im Rahmen des Lernens miteinander verknüpft werden können.

Grundschema der Klassischen Konditionierung



Klassische Konditionierung (3)

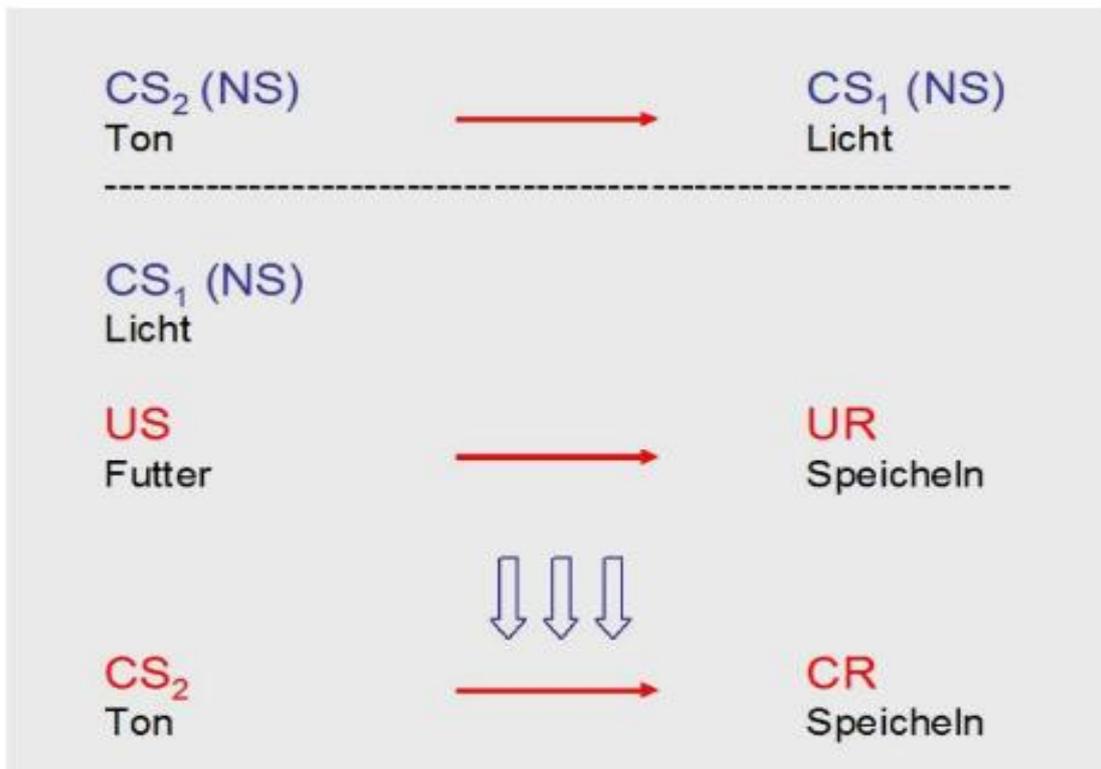
Konditionierung höherer Ordnung und sensorische Präkonditionierung

Nach der Etablierung einer Verbindung zwischen einem **konditionierten Stimulus (CS)** und einer **konditionierten Reaktion (CR)** kann ein weiterer neutraler Reiz ebenfalls eine Reaktion auslösen, wenn dieser neue Reiz (CS2) mit dem ursprünglichen CS (CS1) gekoppelt wird. Dieser Prozess wird als **Konditionierung höherer Ordnung** bezeichnet. Dabei ist es nicht erforderlich, dass der CS2 direkt mit einem unkonditionierten Reiz gepaart wird. Stattdessen genügt es, dass der CS2 mit dem bereits konditionierten CS1 assoziiert wird. Dieser Vorgang lässt sich theoretisch mehrfach wiederholen, wobei die Stärke der konditionierten Reaktion mit jedem weiteren Schritt schwächer wird.

Ein weiterer Mechanismus ist die **sensorische Präkonditionierung**. Hierbei werden zwei neutrale Reize (z. B. CS1 und CS2) zunächst miteinander verknüpft, bevor einer von ihnen mit einem unkonditionierten Reiz gekoppelt wird. In der Folge ruft der zweite neutrale Reiz, obwohl er nie direkt mit dem unkonditionierten Reiz in Kontakt gekommen ist, ebenfalls eine Reaktion hervor. Dies zeigt, dass Lernprozesse auch indirekt und durch Assoziationen vermittelt werden können.

Konditionierung höherer Ordnung und sensorische Präkonditionierung sind wichtige Mechanismen, um komplexe Verhaltensmuster zu erklären. Sie verdeutlichen, wie Organismen in der Lage sind, auf vielfältige und dynamische Umweltreize flexibel zu reagieren, indem sie Reize miteinander verknüpfen und daraus neue Bedeutungen ableiten.

Grundschema der sensorischen Vorkonditionierung



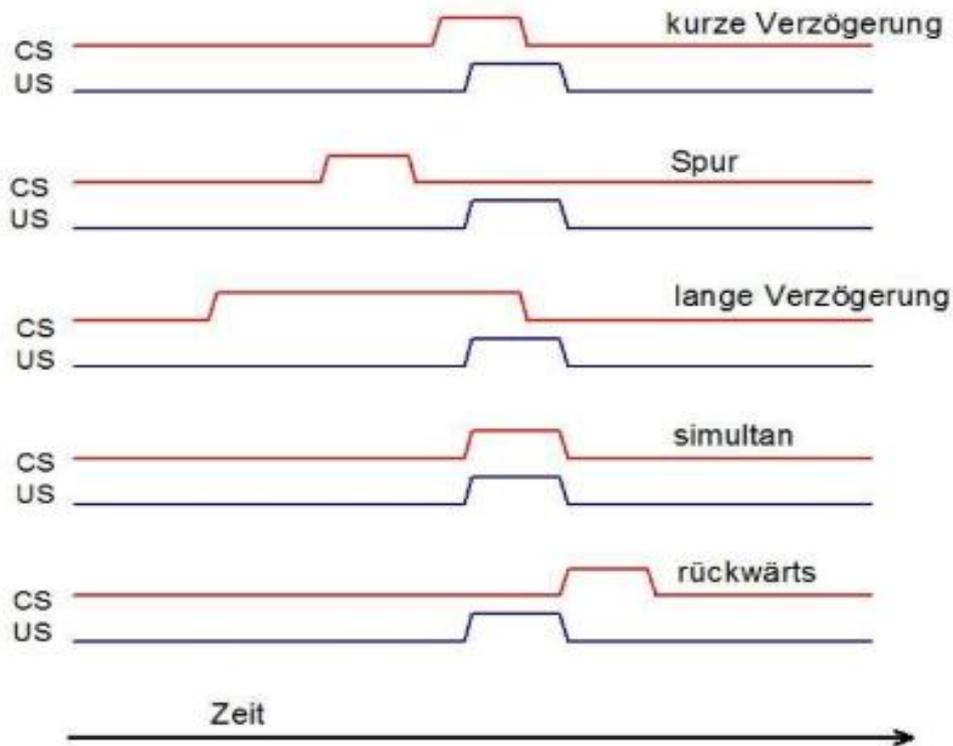
Klassische Konditionierung (4)

Für das erfolgreiche Lernen bei der klassischen Konditionierung ist die zeitliche Paarung von entscheidender Bedeutung. Die sogenannte **Kontiguität**, also das enge zeitliche Auftreten eines neutralen Reizes (CS) und eines un konditionierten Reizes (US), spielt eine zentrale Rolle. Es wurde gezeigt, dass eine eng aufeinanderfolgende Darbietung der Reize wesentlich effektiver für die Konditionierung ist als eine verzögerte oder unzusammenhängende Präsentation.

Die Abbildung „Verschiedene Möglichkeiten der Paarung von US und CS“ verdeutlicht, wie die zeitlichen Abstände zwischen Reizen die Effizienz der Konditionierung beeinflussen. Besonders effektiv ist es, wenn der neutrale Reiz kurz vor dem un konditionierten Reiz präsentiert wird. Dies ermöglicht es dem Organismus, die Reize miteinander zu verknüpfen und Vorhersagen über zukünftige Ereignisse zu treffen.

Je geringer der zeitliche Abstand zwischen dem neutralen und dem un konditionierten Reiz ist, desto besser funktioniert das Lernen. Ist der Abstand jedoch zu groß, sinkt die Wahrscheinlichkeit, dass eine Assoziation gebildet wird. Ebenso wirkt sich eine umgekehrte Reihenfolge, bei der der neutrale Reiz nach dem un konditionierten Reiz präsentiert wird (**Rückwärts-Konditionierung**), in den meisten Fällen negativ auf das Lernverhalten aus.

Verschiedene Möglichkeiten der Paarung von US und CS



Klassische Konditionierung (5)

Die Bedeutung der klassischen Konditionierung wird am Beispiel der **Lidschlagkonditionierung** besonders deutlich, die sowohl bei Tieren als auch bei Menschen erforscht wurde. In einem Experiment reagiert das Auge reflexartig auf einen plötzlichen Luftstoß, indem es sich schließt, um Schäden zu verhindern. Dieses reflexartige Schließen wird dann mit einem zuvor neutralen Reiz, wie etwa einem Lichtsignal, kombiniert. Nach einigen Wiederholungen genügt das Lichtsignal allein, um die Lidschlussreaktion auszulösen, obwohl kein Luftstoß mehr erfolgt.

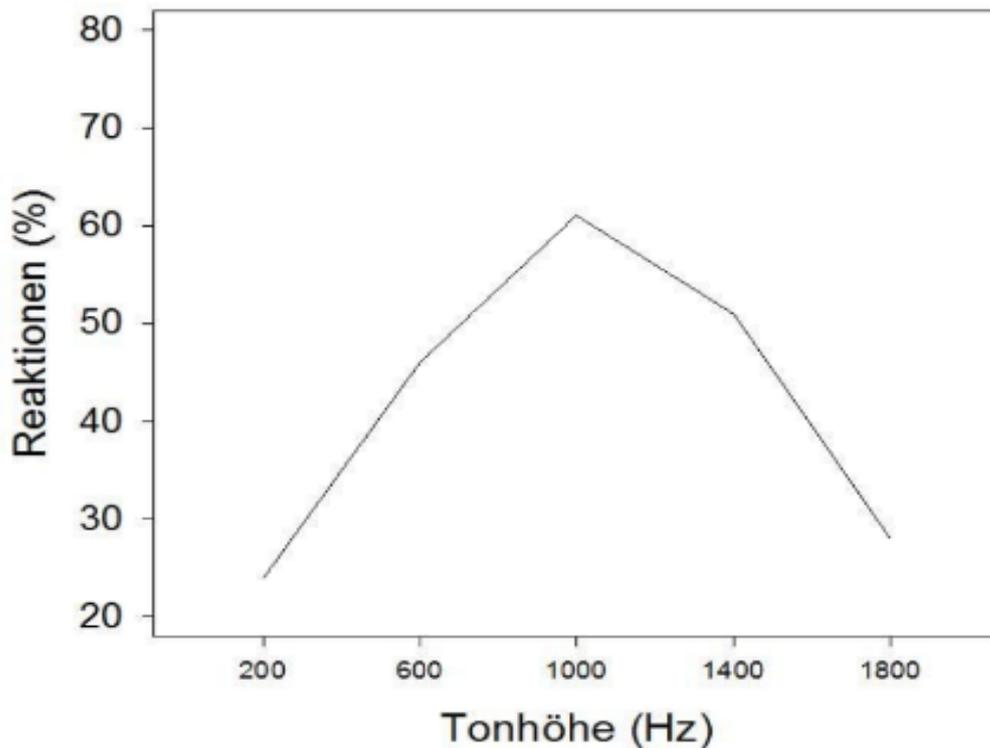
Die Lidschlussreaktion wird hierbei nicht willentlich kontrolliert, sondern bleibt eine automatisierte Reaktion. Solche Untersuchungen zeigen die Effektivität der klassischen Konditionierung bei der Verknüpfung von neutralen Reizen mit reflexartigen Antworten.

Ein weiteres wichtiges Konzept im Zusammenhang mit der klassischen Konditionierung ist die **Reizgeneralisation**. Dabei reagiert ein Organismus nicht nur auf den ursprünglichen konditionierten Reiz (CS), sondern auch auf ähnliche Reize. Je ähnlicher ein neuer Reiz dem ursprünglichen CS ist, desto stärker fällt die Reaktion aus. Mit abnehmender Ähnlichkeit nimmt jedoch auch die Reaktionsintensität ab. Diese allmähliche Abschwächung der Reaktion wird durch den sogenannten **Generalisationsgradienten** beschrieben.

Reizgeneralisation spielt eine zentrale Rolle in der Fähigkeit von Organismen, flexibel auf verschiedene, aber ähnliche Situationen zu reagieren, und verdeutlicht die Anpassungsfähigkeit des Lernverhaltens.

Generalisationsgradient bei der Konditionierung auf einen Ton von 1000 Hz

Beim Originalton ist die Reaktionsbereitschaft sehr hoch, je weniger ähnlich die Töne sind, desto geringer ist die Reaktionsbereitschaft.



Klassische Konditionierung (6)

Ein konditionierter Reiz wird oft als Stellvertreter für den unkonditionierten Reiz betrachtet, da er eine ähnliche Reaktion hervorruft. Zahlreiche Experimente zeigen, dass Tiere lernen können, bestimmte Reize wie Hebel oder Scheiben mit Futter oder Wasser zu assoziieren. Ein Beispiel hierfür ist das **Sign-Tracking**, das in einem Experiment mit Tauben untersucht wurde.

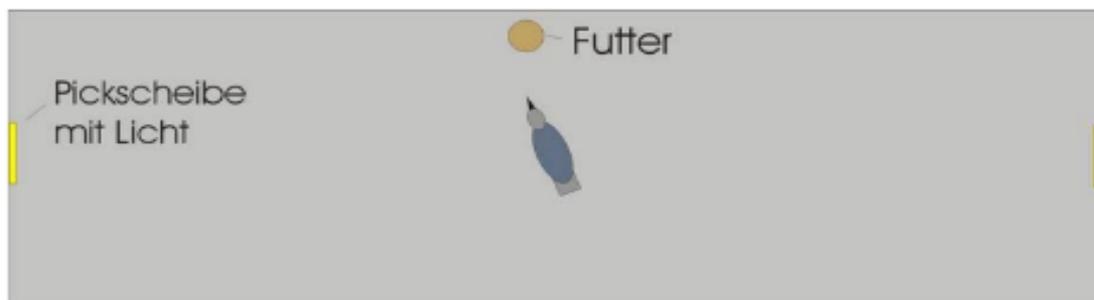
In diesem Experiment befanden sich die Tauben in einer Box mit einem Futtergeber. Es gab zwei beleuchtete Pickscheiben: Eine war ständig beleuchtet, während die andere nur dann aufleuchtete, wenn der Futtergeber aktiviert wurde. Die Tauben lernten, die beleuchtete Scheibe, die mit der Futtergabe assoziiert war, zu picken, obwohl dies nicht direkt mit der Futteraufnahme verbunden war. Diese Tendenz, einen Hinweisreiz aktiv zu verfolgen, wird als **Sign-Tracking** bezeichnet.

Interessanterweise zeigten die Tauben häufig das Verhalten, die beleuchtete Pickscheibe zu picken, anstatt direkt zum Futter zu gehen, selbst wenn Futter ohne weiteres verfügbar war.

Dies verdeutlicht, wie stark die Assoziation zwischen einem konditionierten Reiz (der beleuchteten Scheibe) und dem unkonditionierten Reiz (Futter) das Verhalten beeinflusst.

Die Menge an Futter oder die Entfernung zum Futtergeber spielte eine untergeordnete Rolle – die Tauben fokussierten sich primär auf den Hinweisreiz. Dieses Verhalten zeigt, wie ein konditionierter Reiz dazu führen kann, dass Tiere Anreizen folgen, selbst wenn dies keinen direkten Nutzen bietet.

Versuchsanordnung zu einem Experiment zum Sign-Tracking



Klassische Konditionierung (7)

Ein weiteres Experiment, das die Tendenz verdeutlicht, einen konditionierten Reiz ähnlich wie den unkonditionierten Reiz zu behandeln, wurde mit Tauben durchgeführt. Dabei wurden Tauben gefilmt, die eine beleuchtete Pickzscheibe pickten, während sie entweder hungrig oder durstig waren.

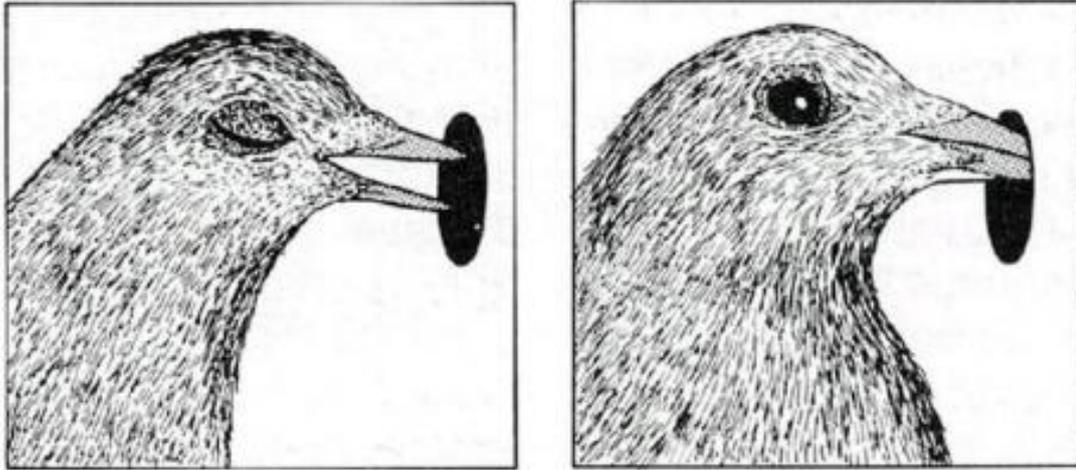
Wenn die Tauben Hunger hatten (wie links dargestellt), näherten sie sich der Scheibe mit leicht geöffnetem Schnabel, als ob sie die Scheibe für ein Korn hielten, das gefressen werden konnte. Ihre Augenlider blieben währenddessen weitgehend geschlossen, was als Schutzmechanismus gegen aufwirbelnde Partikel interpretiert wird. Dieses Verhalten deutet darauf hin, dass die Tauben den konditionierten Reiz (die Pickzscheibe) mit einer Nahrungsquelle assoziierten.

Wenn die Tauben hingegen Durst hatten (wie rechts dargestellt), zeigten sie ein anderes Verhalten: Sie näherten sich der Pickzscheibe mit einem fast vollständig geöffneten Schnabel und führten Schluckbewegungen aus, als ob sie Flüssigkeit von der Scheibe aufnehmen wollten.

Dieses Experiment verdeutlicht, wie stark konditionierte Reize das Verhalten beeinflussen und wie Tiere diese Reize basierend auf ihren aktuellen Bedürfnissen unterschiedlich interpretieren (Jenkins & Moore, 1973).

Pickscheibe

Taube an einer Pickscheibe unter Hunger- (links) oder Durstmotivation (rechts).



Klassische Konditionierung (8)

Extinktion

Nach dem erfolgreichen Lernen der Verbindung zwischen einem **unkonditionierten Reiz (US)** und einem **konditionierten Reiz (CS)** kann es zur **Extinktion** (Löschung) kommen, wenn der CS wiederholt ohne den US präsentiert wird. In diesem Fall nimmt die Reaktionsbereitschaft auf den CS allmählich ab, da der Organismus lernt, dass der CS nicht mehr zuverlässig den US ankündigt.

Wichtig ist, dass Extinktion nicht einfach einem Vergessen gleichkommt. Sie zeigt vielmehr, dass das ursprüngliche Lernen durch neue Erfahrungen überlagert wird. Interessanterweise führt eine erneute Paarung des CS mit dem US nach vollständiger Extinktion zu einem schnelleren Wiedererlernen der Verbindung als beim ersten Lernprozess. Dies bezeichnet man als **Spontanerholung**.

Manchmal kann es nach einer scheinbar vollständigen Extinktion dazu kommen, dass die Reaktion auf den CS erneut auftritt, selbst ohne eine erkennbare äußere Ursache. Dies verdeutlicht, dass der ursprüngliche Lernprozess nicht vollständig gelöscht wurde, sondern lediglich unterdrückt ist.

Operante Konditionierung (1)

Die **Operante Konditionierung** ist ein zentraler Lernprozess, der sich auf die Veränderung von Verhaltenshäufigkeiten konzentriert. Im Gegensatz zur klassischen Konditionierung basiert sie auf der Beziehung zwischen Verhalten und den daraus resultierenden Konsequenzen.

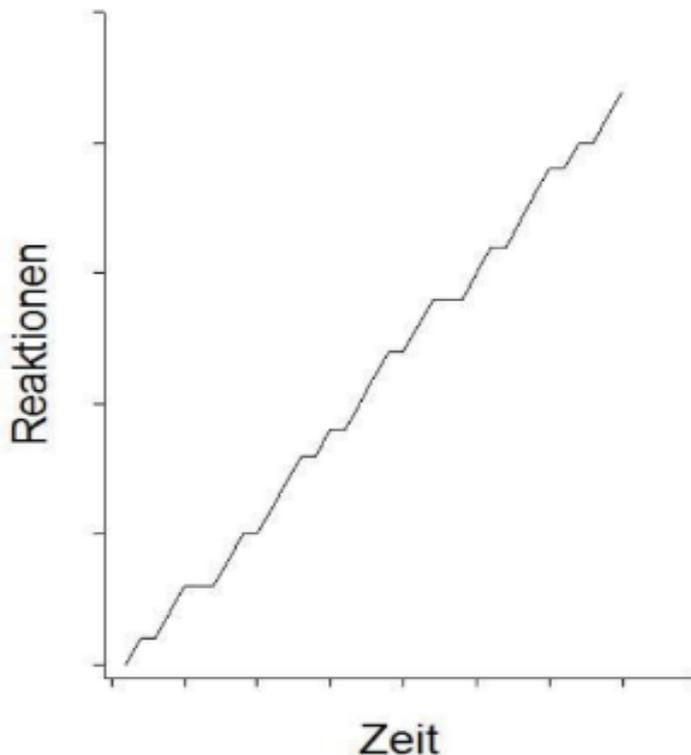
Das Lernen erfolgt nach folgendem Prinzip:

1. **Ein Verhalten** (z. B. das Drücken eines Hebels) wird spontan ausgeführt.
2. **Konsequenzen** folgen auf das Verhalten, die entweder positiv (belohnend) oder negativ (bestrafend) sein können.
3. **Verstärkung** tritt ein, wenn das Verhalten aufgrund der Konsequenzen häufiger auftritt.

Wenn ein Verhalten durch Belohnung häufiger gezeigt wird, spricht man von **Verstärkung** (Reinforcement). Dabei können sowohl positive Verstärkung (das Hinzufügen eines angenehmen Reizes) als auch negative Verstärkung (das Entfernen eines unangenehmen Reizes) zum Einsatz kommen.

Die Arbeiten von **B.F. Skinner** haben die Grundlagen der operanten Konditionierung maßgeblich geprägt. In seinen Experimenten analysierte er systematisch, wie Verstärkung die Verhaltenshäufigkeit beeinflusst. Die Ergebnisse wurden häufig in kumulativen Diagrammen dargestellt, um die Entwicklung der Reaktionshäufigkeit zu veranschaulichen.

Kumulative Darstellung des Reaktionsverlaufs in der Operanten Konditionierung



Konditionierungsschemata nach Skinner

Die Häufigkeit eines Verhaltens			
wird erhöht		wird verringert	
durch die Darbietung eines angenehmen Reizes	durch den Entzug eines unangenehmen Reizes	durch die Darbietung eines unangenehmen Reizes	durch den Entzug eines angenehmen Reizes
positive Verstärkung	negative Verstärkung	positive „Bestrafung“	negative „Bestrafung“
Emotion: Freude	Emotion: Erleichterung	Emotionen: Angst, Wut, Frustration	Emotion: Angst, Wut, Frustration, Enttäuschung

Operante Konditionierung (2)

Ein **Verstärker**, wie beispielsweise eine Futterbelohnung, kann auf verschiedene Weisen mit einem Verhalten verknüpft werden. Diese unterschiedlichen Zuordnungsmodi werden als **Verstärkungsschemata** bezeichnet. Bei der **Immerverschärkung (continuous reinforcement)** wird jedes Mal, wenn ein gewünschtes Verhalten gezeigt wird, eine Verstärkung ausgelöst.

Zusätzlich gibt es zwei wesentliche Arten von **Teilweiser Verstärkung**:

1. **Quotenverstärkung**: Die Verstärkung erfolgt nach einer festgelegten Anzahl von Reaktionen. Dabei unterscheidet man zwischen:

- **Fester Quotenverstärkung (fixed ratio):** Nach einer bestimmten, gleichbleibenden Anzahl an Reaktionen (z. B. jede fünfte Reaktion) wird eine Verstärkung gewährt. Dies führt häufig zu konstantem Verhalten.
 - **Variabler Quotenverstärkung (variable ratio):** Hier variiert die Anzahl der Reaktionen, die erforderlich sind, um eine Verstärkung zu erhalten. Im Durchschnitt bleibt die Verstärkung jedoch konsistent (z. B. etwa jede dritte bis siebte Reaktion). Diese Methode erzeugt oft ein sehr hohes und beständiges Reaktionsniveau.
2. **Intervallverstärkung:** Die Verstärkung erfolgt in regelmäßigen oder variablen Zeitabständen, unabhängig davon, wie oft das Verhalten gezeigt wurde:
- **Feste Intervallverstärkung (fixed interval):** Die Verstärkung tritt nach einem festgelegten Zeitintervall (z. B. alle 2 Minuten) ein. Das Verhalten nimmt gegen Ende des Intervalls häufig zu.
 - **Variable Intervallverstärkung (variable interval):** Hier wird das Zeitintervall zwischen den Verstärkungen zufällig variiert (z. B. zwischen 30 Sekunden und 3 Minuten). Dies führt zu einem gleichmäßigen, aber moderaten Verhalten.

Die Wahl des Verstärkungsschemas hat großen Einfluss auf die Stabilität und Häufigkeit des Verhaltens. Variabel gestaltete Verstärkungen erzeugen in der Regel eine beständigere Reaktion im Vergleich zu festen Schemata.

Übersicht über die wichtigsten Verstärkungsschemata

Continuous Reinforcement Immervestärkung
Fixed Ratio Regelmäßige Häufigkeitsverstärkung
Variable Ratio Variable Häufigkeitsverstärkung
Fixed Interval Regelmäßige Intervallverstärkung
Variable Interval Variable Intervallverstärkung

Operante Konditionierung (3)

Bei der operanten Konditionierung wird die Qualität der Verstärkung in drei Hauptkategorien unterteilt: **positive Verstärkung**, **negative Verstärkung** und **Bestrafung**.

1. **Positive Verstärkung (positive reinforcement)**
Hierbei folgt auf ein bestimmtes Verhalten eine Belohnung (z. B. Futtergabe nach dem

Drücken eines Hebels). Diese Konsequenz erhöht die Wahrscheinlichkeit, dass das Verhalten in Zukunft wiederholt wird.

2. **Negative Verstärkung (negative reinforcement)**

In diesem Fall führt das gezeigte Verhalten dazu, dass ein unangenehmer oder aversiver Reiz vermieden oder entfernt wird. Auch dies erhöht die Häufigkeit des Verhaltens, da der Organismus lernt, durch sein Handeln unangenehme Konsequenzen zu verhindern.

3. **Bestrafung (punishment)**

Bei der Bestrafung hat ein bestimmtes Verhalten negative Konsequenzen, indem ein aversiver Reiz hinzugefügt oder ein angenehmer Reiz entzogen wird. Dies reduziert die Wahrscheinlichkeit, dass das Verhalten in Zukunft erneut auftritt.

Durch die gezielte Anwendung dieser Mechanismen kann das Verhalten beeinflusst und gesteuert werden, je nachdem, ob es verstärkt oder unterdrückt werden soll.

Kommentar zu Verstärkung und Bestrafung

In der Diskussion über Verstärkung und Bestrafung wurden deren Unterschiede, Vor- und Nachteile sowie die langfristigen Auswirkungen auf das Tierverhalten beleuchtet.

Abschließend lässt sich festhalten, dass Verstärkungen die Wahrscheinlichkeit erhöhen, dass ein gewünschtes Verhalten gezeigt wird, während Bestrafungen diese Wahrscheinlichkeit verringern. Dabei können aversive Reize sowohl als Bestrafung als auch als negative Verstärkung eingesetzt werden, jedoch birgt dies einige Herausforderungen.

Es gibt zahlreiche Studien, die zeigen, dass positive Verstärkung in den meisten Fällen effektiver ist als Bestrafung oder negative Verstärkung. Dies liegt daran, dass positive Verstärkung nicht nur das gewünschte Verhalten fördert, sondern auch die Beziehung zwischen Tier und Trainer stärkt. Diese Methode ermöglicht ein schnelleres und nachhaltigeres Lernen, ohne die Kreativität oder das Vertrauen des Tieres zu beeinträchtigen.

Ein Problem bei der Bestrafung ist oft das Timing. Wenn das unerwünschte Verhalten nicht unmittelbar nach dem Auftreten bestraft wird, versteht das Tier nicht, warum es bestraft wird. Dies kann zu Verwirrung, Stress und sogar unerwünschtem Verhalten führen. Außerdem besteht das Risiko, dass die Kreativität des Tieres gehemmt wird, da es aus Angst vor Bestrafung zögert, neues Verhalten auszuprobieren.

Positive Verstärkung bietet hingegen die besten langfristigen Ergebnisse. Tiere, die durch Belohnung trainiert werden, arbeiten motivierter mit und zeigen ein stärkeres Vertrauen in ihren Trainer. Bestrafung sollte nur in extremen Ausnahmefällen eingesetzt werden, etwa wenn das Tier oder andere in Gefahr sind. Selbst dann ist es sinnvoller, alternative Methoden zu prüfen, um das gewünschte Verhalten zu fördern.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass der Einsatz von Verstärkungen – insbesondere positiver Verstärkung – nicht nur das Lernen beschleunigt, sondern auch das Wohlbefinden des Tieres verbessert. Ein durchdachter und konsequenter Umgang mit diesen Methoden ist entscheidend, um ein effektives und nachhaltiges Training zu gewährleisten.

Geschmacksvermeidelernern (1)

Das Geschmacksvermeidelernern weist Parallelen zur klassischen Konditionierung auf, unterscheidet sich jedoch durch einige bemerkenswerte Eigenschaften. Besonders auffällig sind der verzögerte zeitliche Verlauf und die außergewöhnliche Beständigkeit des Lernprozesses. Ein relevanter Reiz, wie etwa der Verzehr eines bestimmten Nahrungsmittels, wird mit einem unangenehmen Effekt wie Übelkeit verbunden, selbst wenn mehrere Stunden zwischen Reiz und Reaktion liegen. Häufig reicht schon eine einzige Erfahrung aus, um eine dauerhafte Abneigung gegen das betreffende Nahrungsmittel zu erzeugen.

Ein alltägliches Beispiel hierfür ist, wenn Sie nach dem Verzehr eines Gerichts, etwa bei einer Feier, Stunden später Übelkeit verspüren. Obwohl rational keine Verbindung zwischen der Speise und der Übelkeit erkennbar ist, entwickeln viele Menschen eine langfristige Abneigung gegenüber dieser Speise. Dieses Phänomen tritt auf, weil das Gehirn die Speise als Ursache des Unwohlseins identifiziert, selbst wenn in Wirklichkeit andere Faktoren, wie eine Infektion, verantwortlich sein könnten.

Das Geschmacksvermeidelernern zeigt deutliche Unterschiede zwischen verschiedenen Tierarten. Viele Tiere, darunter Nagetiere, verfügen über eine bemerkenswerte Fähigkeit, Nahrung, die ihnen geschadet hat, nachhaltig zu meiden. Dies wird als adaptive Anpassung verstanden, die das Überleben sichert, indem sie künftigen Verzehr potenziell schädlicher Nahrung verhindert. Beim Menschen tritt ein ähnliches Phänomen auf, das als **Hyponeophagie** bezeichnet wird – eine Abneigung gegenüber neuen oder unbekanntem Nahrungsmitteln.

Diese Mechanismen machen das Geschmacksvermeidelernern besonders effizient. Es ist zudem ein wichtiger Faktor bei der Bekämpfung von Schädlingen wie Ratten. Diese entwickeln oft eine Abneigung gegen Köder, wenn sie mit einer unangenehmen Erfahrung verknüpft sind, was herkömmliche Maßnahmen wie den Einsatz von Giftködern weniger erfolgreich macht.

Geschmacksvermeidelernern (2)

Bei Ratten gibt es einen faszinierenden Mechanismus, der das Lernen über neue Nahrung erleichtert. Im Atem von Ratten befindet sich ein spezifischer Stoff, der anderen Ratten signalisiert, dass die Nahrung, die mit diesem Atem in Verbindung steht, für die Artgenossen verträglich ist.

Wenn eine Ratte den Atem einer anderen Ratte wahrnimmt, der mit dem Geruch einer bestimmten Nahrung verbunden ist, interpretiert sie dies als Hinweis darauf, dass die Nahrung sicher ist. Diese Information führt dazu, dass die Ratte weniger zögerlich ist, wenn sie später selbst mit dieser Nahrung konfrontiert wird.

Dieser Mechanismus zeigt, wie soziale Signale in der Tierwelt genutzt werden, um das Risiko beim Verzehr unbekannter Nahrung zu minimieren.

Furchtkonditionierung

Furcht vor Objekten oder Situationen kann durch einen äußerst effizienten Lernprozess entstehen, der häufig auf nachhaltiger Konditionierung basiert. Dabei wird ein ursprünglich neutraler Reiz durch Assoziation mit einem **unkonditionierten Reiz (US)**, der Furcht auslöst, zu einem **konditionierten Reiz (CS)**. Dieser konditionierte Reiz führt dann eigenständig zu einer Furchtreaktion.

Besonders in Situationen, in denen Verhaltensreaktionen mit Furcht verstärkt werden, spielen sowohl die klassische als auch die operante Konditionierung eine wichtige Rolle. Diese Prozesse lassen sich durch das **Zwei-Faktoren-Modell** erklären:

1. **Klassische Konditionierung:** Ein zunächst neutraler Reiz wird durch wiederholte Kopplung mit einem furchtauslösenden Reiz zu einem Auslöser von Furcht, auch wenn keine tatsächliche Gefahr mehr besteht.
2. **Operante Konditionierung:** Die Vermeidung des Reizes wird verstärkt, da sie kurzfristig die Furcht reduziert, was die Furcht langfristig aufrechterhält.

Um solche Furchtreaktionen zu behandeln, werden therapeutische Ansätze wie **Flooding** oder **Expositionstherapie** angewendet. Beim Flooding wird der Patient direkt und intensiv mit dem furchtauslösenden Reiz konfrontiert, ohne Möglichkeit zur Vermeidung. Ziel ist es, dass der Organismus durch die wiederholte und ununterbrochene Exposition lernt, dass der Reiz keine tatsächliche Gefahr darstellt. Die Intensität und Dauer der Exposition werden hierbei sorgfältig angepasst, um eine Überforderung zu vermeiden.

Ein moderner Ansatz der Expositionstherapie bevorzugt jedoch abgestufte Verfahren, bei denen das Tier oder der Mensch schrittweise und unter kontrollierten Bedingungen an den furchtauslösenden Reiz gewöhnt wird. Dies reduziert die Belastung und sorgt für nachhaltige Ergebnisse. Wichtig ist, dass die Furchtreaktion nicht sofort verschwindet, sondern schrittweise abnimmt, oft erst nach mehreren Stunden oder Sitzungen.

Unterscheidungslernen (1)

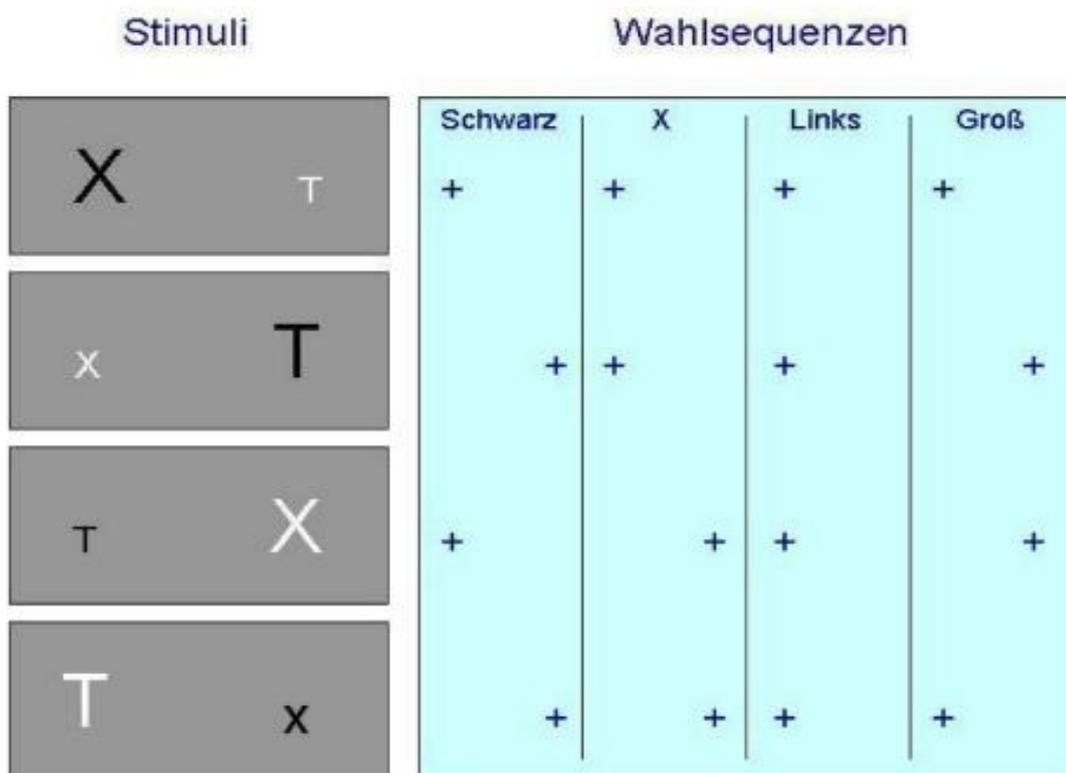
Obwohl wir täglich mit einer Vielzahl von Reizen konfrontiert sind, reagiert unser Verhalten in der Regel nur auf eine kleine, ausgewählte Anzahl dieser Reize. Dieser Prozess der **selektiven Aufmerksamkeit** ist entscheidend, um nicht von der sogenannten "Reizüberflutung" überfordert zu werden. Menschen und Tiere besitzen eine natürliche Fähigkeit, relevante Reize zu identifizieren und darauf zu reagieren. Dies wird häufig mit der Hypothese verglichen, dass Organismen kontinuierlich Muster und Regelmäßigkeiten in ihrer Umgebung testen.

Ein Beispiel für das **Unterscheidungslernen** wird durch ein Experiment illustriert, bei dem Versuchspersonen die Aufgabe hatten, aus einer Auswahl von Reizen einen auszuwählen. Die Wahl erfolgte dabei nicht zufällig, sondern wurde durch spezifische Erfolgsmeldungen gesteuert. Ein ähnliches Vorgehen wurde bei Tieren getestet. In einem klassischen Experiment mussten Ratten in einem Labyrinth zwischen verschiedenen Wegen wählen, die zu einer Belohnung führten.

Die Ratten lernten, die relevanten Reize zu identifizieren, die sie zu ihrem Ziel führten. Beispielsweise wurde ein Lichtsignal verwendet, um anzuzeigen, welcher Weg erfolgreich war. Nach mehreren Durchgängen entwickelten die Ratten eine Präferenz für den Weg, der zur Belohnung führte, und ignorierten irrelevante Alternativen. Dieses Verhalten zeigt, wie Tiere ihre natürliche Tendenz nutzen, Regelmäßigkeiten in ihrer Umgebung zu erkennen und darauf zu reagieren.

Testen von Hypothesen beim Menschen

Die Versuchspersonen suchten sich jeweils für eine bestimmte Anzahl von Wahlen eine Möglichkeit aus, welche sie konsequent anwandten. Das heißt, sie wählten immer den größeren Stimulus oder immer den weißen Stimulus, etc.



Unterscheidungslernen (2)

Umkehrlernen

Beim **Umkehrlernen** wird eine zuvor gelernte Unterscheidung, wie etwa „grün ist richtig, rot ist falsch“, durch eine neue Regel umgekehrt (z. B. „rot ist richtig, grün ist falsch“). Interessanterweise gelingt die Umstellung umso schneller, je länger die ursprüngliche Unterscheidung zuvor trainiert wurde.

Dieser scheinbar paradoxe Befund zeigt, dass das Lernen einer Unterscheidung nicht nur auf einer einfachen Assoziation zwischen Reizen und Reaktionen basiert, die linear durch Verstärkungen aufgebaut wird. Stattdessen spielen komplexere kognitive Prozesse eine Rolle,

die es ermöglichen, erlernte Muster flexibel anzupassen. Auf Grundlage dieser Erkenntnisse und ähnlicher Befunde wurde ein **Zwei-Stufen-Modell des Unterscheidungslernens** entwickelt, das erklärt, wie sich Tiere und Menschen an neue Regeln und veränderte Bedingungen anpassen können.

Unterscheidungslernen (3)

Die Fähigkeit, Reize zu unterscheiden, wird in zwei unabhängigen Lernprozessen aufgebaut. Diese Art des Lernens kann anhand der Eigenschaften eines Gegenstands verdeutlicht werden, wobei der gesamte Prozess in zwei Stufen unterteilt ist. Dabei zeigt sich, dass die Reaktion auf einen Stimulus nicht nur von einer Eigenschaft abhängt, sondern flexibel angepasst werden kann, wenn sich die Bedingungen ändern (z. B. beim Umkehrlernen).

In der ersten Lernphase – nennen wir sie **Schublade A** – wird eine Reaktion auf einen Stimulus gelernt, der durch allgemeine Eigenschaften wie Größe, Form, Farbe oder Struktur definiert ist.

In der zweiten Lernphase – hier als **Schublade B** bezeichnet – erfolgt eine weitere Differenzierung. Jetzt werden die Eigenschaften des Stimulus noch spezifischer kategorisiert (z. B. horizontal oder grün). Dadurch entsteht ein modulares „Baukastensystem“, das Informationen flexibel abspeichert und später abrufen kann.

Ein anschauliches Beispiel:

- **Genereller Reiz:** Größe eines Objekts
- **Versuch 1:**
 - **Eigenschaft A:** Klein = richtig (Belohnung)
 - **Eigenschaft B:** Groß = falsch (keine Belohnung)
 - Ergebnis: Wenn das Objekt klein ist, erfolgt eine Belohnung.
- **Versuch 2:**

Jetzt wird die Zuordnung umgekehrt:

 - **Eigenschaft A:** Klein = falsch
 - **Eigenschaft B:** Groß = richtig
 - Ergebnis: Das System lernt, die Größe neu zu interpretieren, um weiterhin eine Belohnung zu erhalten.

Dieses Baukastensystem erlaubt es, flexibel auf neue Kombinationen von Reizeigenschaften zu reagieren und das Gelernte an veränderte Kontexte anzupassen. Diese Lernweise ermöglicht es beispielsweise, komplexe Situationen wie die Unterscheidung zwischen unterschiedlichen Objekten (z. B. Bäume oder andere Gegenstände) effizient zu bewältigen.

Prägung und prägungsähnliche Lernvorgänge (1)

Der Prozess der **Prägung** zeichnet sich durch eine sensible Phase aus, in der Lernen besonders effizient ist und langfristige Effekte auf das Verhalten zeigt. Diese Phase tritt vor allem in der frühen Lebenszeit auf und ermöglicht es, dass das Gelernte stabil im Gedächtnis verankert wird. Ein klassisches Beispiel ist die Nachfolgeprägung bei Küken von Nestflüchtern, etwa bei Enten oder Hühnern.

Nachfolgeprägung

Die Nachfolgeprägung bewirkt, dass Jungtiere lernen, bestimmten Objekten zu folgen, die sie als Bezugsperson wahrnehmen. Meistens ist dies die Mutter, aber unter kontrollierten Bedingungen können auch andere Objekte, wie ein Ball oder ein Mensch, diese Rolle übernehmen. Entscheidend ist, dass diese Prägung in einer sensiblen Phase erfolgt, in der das Lernen besonders effektiv ist. Nach dieser Phase können neue Objekte nicht mehr als Bezugspersonen akzeptiert werden.

Weitere Formen der Prägung

Neben der Nachfolgeprägung gibt es auch die **sexuelle Prägung**, bei der Jungtiere Merkmale potenzieller Paarungspartner erlernen. Diese erfolgt oft über längere Zeiträume und ist weniger spezifisch auf eine kurze sensible Phase begrenzt. Bei Hunden, beispielsweise, ist die soziale Prägung besonders wichtig. Innerhalb der ersten drei bis zehn Wochen nach der Geburt ist sozialer Kontakt entscheidend, um langfristig gesunde soziale Interaktionen zu entwickeln.

Sensible Phasen und ihre Bedeutung

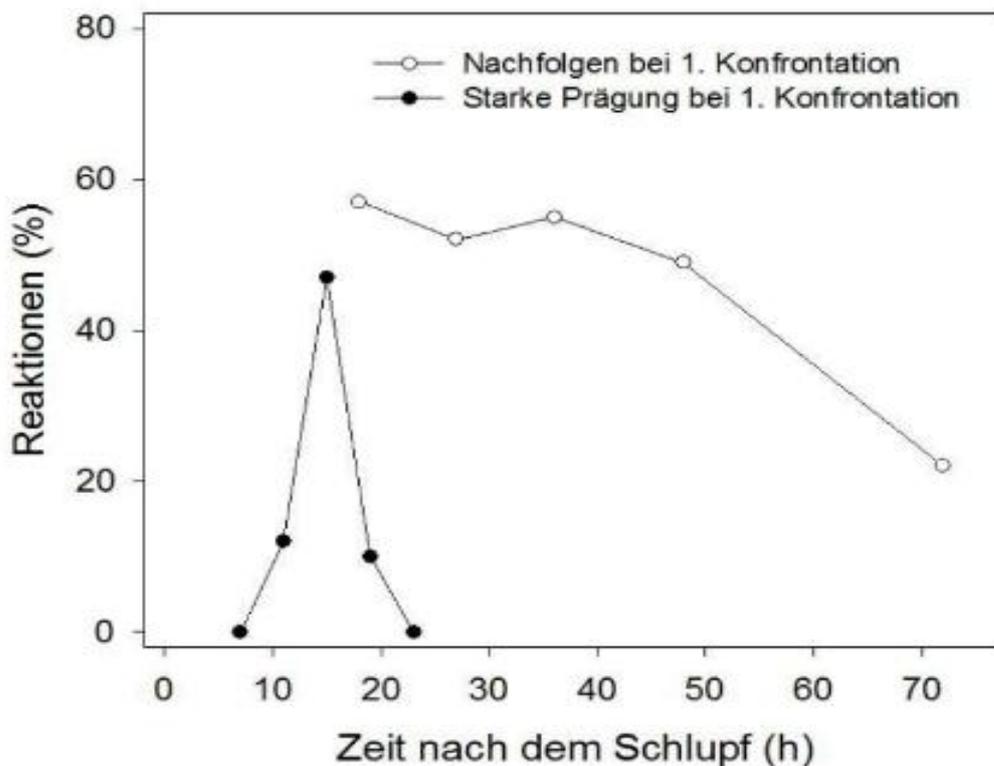
Die Prägung ist zeitlich stark begrenzt. Untersuchungen haben gezeigt, dass Jungtiere, die innerhalb dieser Phase isoliert werden, Schwierigkeiten haben, die Prägung nachzuholen. Die Distanz zum Objekt spielt ebenfalls eine Rolle: Je näher das Objekt während der sensiblen Phase ist, desto effektiver ist die Prägung. Wenn Tiere später neue Objekte kennenlernen, erfolgt keine Umprägung mehr.

Anpassung und Flexibilität

Das Konzept der Prägung zeigt die Anpassungsfähigkeit von Tieren an ihre Umgebung. Besonders bei Nestflüchtern wie Vögeln ist die Prägung auf die Mutter oder Ersatzobjekte überlebenswichtig. Fehlerprägungen, wie sie manchmal in Experimenten beobachtet werden, verdeutlichen jedoch die Grenzen und Spezialisierungen dieses Lernvorgangs.

Prägungslernen bei Stockenten

Während das Zeitfenster für eine starke Nachfolgeprägung bei einmaliger Konfrontation mit dem Modell sehr schmal ist, tritt Nachfolgeverhalten als Reaktion auf die erste Konfrontation mit einem Modell noch sehr viel länger auf. Auch dabei kann Folgeverhalten gelernt werden, auch wenn es nicht mehr so effizient ist wie in der frühen sensiblen Phase.



Prägung und prägungsähnliche Lernvorgänge (2)

Prägungsähnliche Lernvorgänge umfassen Lernprozesse, die mit der klassischen Prägung verwandt sind, jedoch weniger strikt zeitlich oder inhaltlich begrenzt sind. Ein Beispiel hierfür ist die **Habitatprägung**, bei der genetisch prädisponierte Präferenzen für bestimmte Lebensräume entwickelt werden. In der Jugend lernen Tiere, die grundlegenden Merkmale ihres Lebensraums zu erkennen und eine Vorliebe für diesen zu entwickeln, wodurch sie im Erwachsenenalter geeignete Habitate bevorzugen.

Diese prägungsähnlichen Prozesse zeigen, wie sich Tiere an ihre Umwelt anpassen, indem sie nicht nur soziale Bindungen, sondern auch ökologische und geografische Merkmale erlernen. Diese Lernvorgänge sind besonders wichtig, um das Überleben in spezifischen Lebensräumen zu sichern.

Raumlernen (1)

Das **Raumlernen** ist ein zentraler Prozess für Tiere und Menschen, um sich in ihrer Umgebung zurechtzufinden. Es umfasst komplexe Orientierungssysteme, die oft auf visuellen und motorischen Signalen basieren. Diese Systeme ermöglichen es, eine Karte der Umgebung zu erstellen, die zur Navigation genutzt wird. Dabei spielen Orientierungspunkte wie **Landmarken** und spezifische **Kompassmechanismen** eine entscheidende Rolle.

Orientierung bei höheren Tieren

Bei vielen Tieren, insbesondere höheren Säugetieren, zeigt sich eine kartenähnliche Repräsentation der Umwelt. Diese mentale Karte hilft ihnen, nicht nur eine Route zu finden, sondern auch alternative Wege zu identifizieren, falls Hindernisse auftreten. Studien an Ratten in Labyrinthen haben gezeigt, dass sie sich sowohl durch motorische Bewegungen als auch durch die Nutzung von Orientierungspunkten im Raum zurechtfinden. Wenn diese Landmarken entfernt werden, wird die Navigation erschwert.

Pfadintegration

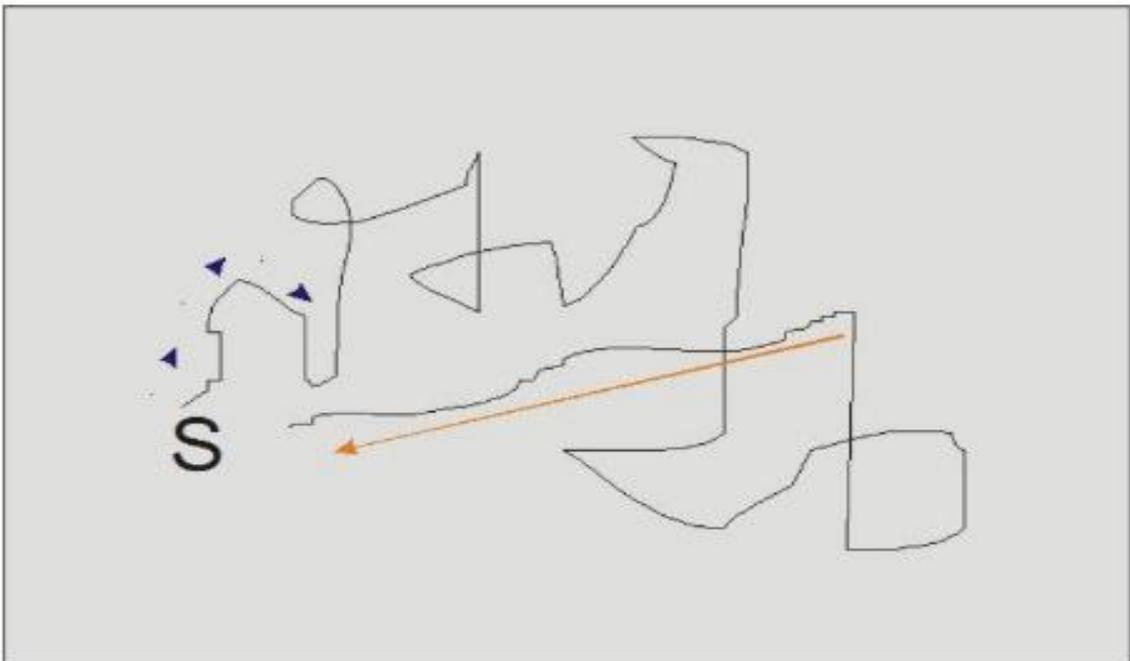
Die **Pfadintegration** ist ein anspruchsvoller Mechanismus, der es Tieren ermöglicht, von einem Ausgangspunkt aus eine Route zu verfolgen und nach Abschluss der Erkundung direkt dorthin zurückzukehren. Dies wird durch eine kontinuierliche Aktualisierung von Entfernungen und Richtungen erreicht. Dieser Mechanismus wird häufig bei Wüstenameisen beobachtet, die trotz komplexer Wege ihren Bau zuverlässig finden.

Lernen durch Landmarken

Landmarken dienen als visuelle Anhaltspunkte, um den Weg zu bestimmen. Sie können sowohl große Objekte wie Berge oder Gebäude als auch kleinere Orientierungshilfen wie Bäume oder Steine umfassen. Tiere wie Zugvögel oder Piloten nutzen diese Landmarken, um auch über große Distanzen hinweg den richtigen Kurs beizubehalten.

Pfadintegration

Ein Tier läuft z.B. bei der Nahrungssuche einen komplexen Weg von seinem Ausgangsort (S). Es wird nicht der komplette gelaufene Weg memoriert, sondern es wird regelmäßig ein Vektor aktualisiert, der angibt, in welcher Richtung und Entfernung der Ausgangsort, z. B. der Bau, liegt. Dieser kann bei Bedarf (plötzliche Gefahr) schnell und direkt angesteuert werden.



Raumlernen (2)

Kognitive Landkarten (cognitive maps) sind mentale Repräsentationen, die es ermöglichen, sich unabhängig von der eigenen Position im Raum zu orientieren. Diese kartenähnlichen Strukturen helfen, bekannte Wege und Landmarken in einem flexiblen System zu organisieren, wodurch das Finden neuer Routen oder Abkürzungen erleichtert wird.

In seinen klassischen Experimenten zur Theorie der kognitiven Landkarten untersuchte **Tolman (1948)** das Orientierungsverhalten von Ratten in Labyrinthen. Dabei blockierte er zuvor gelernte Wege, um zu beobachten, ob die Tiere in der Lage waren, alternative Routen zu finden. Die Ergebnisse zeigten, dass Ratten tatsächlich neue Wege nutzten, um ihr Ziel zu erreichen – ein deutlicher Hinweis auf das Vorhandensein kognitiver Karten.

Ein weiteres Beispiel stammt aus einem Experiment mit Hunden: Die Hunde wurden zunächst entlang einer Leine geführt, um zwei Futterplätze zu erreichen. Später mussten sie die Wege eigenständig zurücklegen. Dabei zeigte sich, dass die Hunde nicht nur den zuvor erlernten Weg wählten, sondern auch alternative Routen nutzten, wenn Hindernisse auftraten. Dies

verdeutlicht, dass kognitive Landkarten flexible Anpassungen an neue Bedingungen ermöglichen.

Die Fähigkeit, Wege und Orientierungspunkte in einer mentalen Karte zu integrieren, erlaubt es Tieren, effizient zu navigieren, selbst wenn der direkte Weg blockiert ist. Dadurch können sie flexibel agieren und eine optimale Route zum Ziel wählen.

Raumlernen (3)

Bei Menschen und vielen anderen Tieren mit ausgeprägtem **Sexualdimorphismus**, also deutlichen geschlechtsspezifischen Unterschieden, zeigen sich Differenzen in der Raumnutzung und Raumorientierung. Beim Menschen wird beispielsweise angenommen, dass Frauen häufiger Landmarken zur Orientierung nutzen, während Männer tendenziell stärker auf metrische Angaben wie Entfernungen und Richtungen achten.

Die kognitive Repräsentation von Karten wird zudem von emotionalen Faktoren beeinflusst. Orte, die positiv bewertet werden, erscheinen in der mentalen Karte oft näher, während negativ bewertete Orte subjektiv weiter entfernt wahrgenommen werden. Geschlechtsspezifische Unterschiede bei der Raumorientierung sind jedoch oft populationsabhängig, da kulturelle und soziale Faktoren eine wichtige Rolle spielen.

Es gibt eine erhebliche Überlappung in den Strategien von Männern und Frauen, sodass keine der beiden Herangehensweisen grundsätzlich „besser“ oder „schlechter“ ist. Stattdessen passen sich beide Geschlechter an die jeweiligen Anforderungen und Umstände ihrer Umgebung an.

Zeitlernen (1)

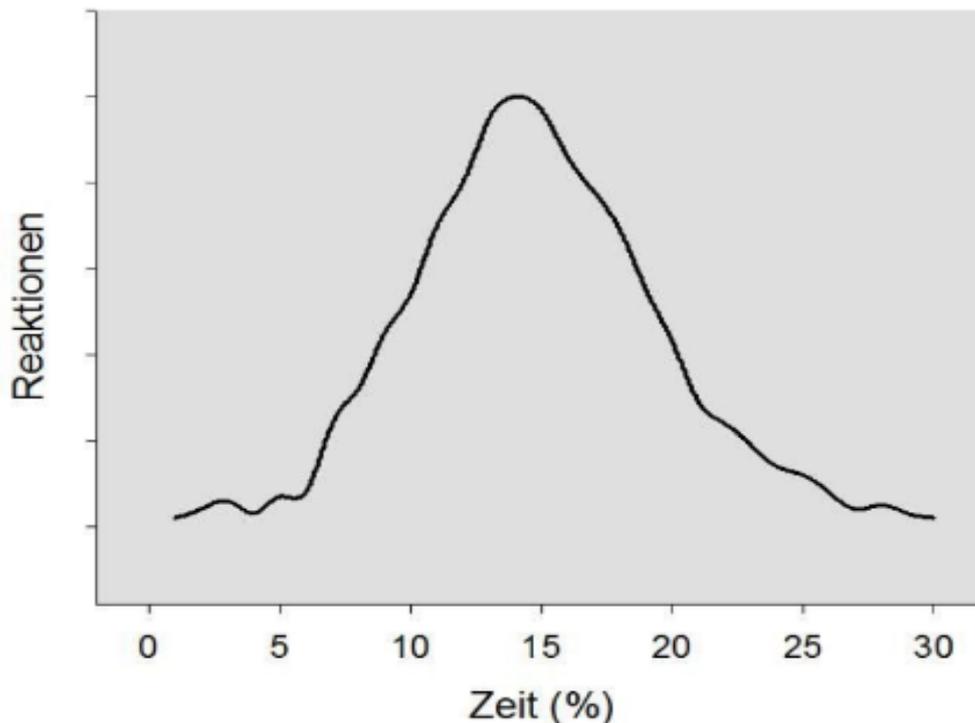
Neben ihrer ausgeprägten Fähigkeit zum Raumlernen verfügen höhere Tiere auch über Mechanismen des **Zeitlernens**. Beispielsweise zeigt sich, dass Tiere, die zu bestimmten Tageszeiten gefüttert werden, kurz vor der Fütterung am entsprechenden Ort unruhig werden. Dieses Verhalten wird jedoch nicht ausschließlich durch die innere Zeitmessung ausgelöst, sondern auch durch Faktoren wie Hunger und tageszeitliche Umweltreize.

Interessanterweise haben Experimente gezeigt, dass Tiere Zeit unabhängig von äußeren Einflüssen erlernen können. Diese Fähigkeit verdeutlicht, wie Tiere zeitliche Muster erkennen und in ihr Verhalten integrieren, um sich optimal an wiederkehrende Ereignisse anzupassen.

Reaktionshäufigkeit

Reaktionshäufigkeit einer Taube, die gelernt hat, dass eine Reaktion nach 15 Sekunden belohnt wird

Es gibt durchaus voreilige und verspätete Reaktionen, die mittlere Reaktionszeit liegt aber fast exakt bei der vorgegebenen Zeit. Dies zeigt eine hoch entwickelte Fähigkeit, Zeitdauern zu erlernen



Zeitlernen (2)

Ein Experiment mit Gartengrasmücken verdeutlicht die Fähigkeit zum **Zeitlernen**. Die Vögel wurden in einer Voliere mit mehreren Futterstationen an verschiedenen Orten gefüttert – jeweils zu unterschiedlichen Tageszeiten an bestimmten Standorten. Die Tiere erschienen zuverlässig zur richtigen Zeit an den entsprechenden Futterstellen. Dieses Verhalten lässt sich nicht durch Hunger oder Umweltreize erklären, sondern vielmehr durch das Lernen von Zeitintervallen und ortsbezogenen Zeitmustern.

Besonders interessant ist die Untersuchung kürzerer Zeitintervalle, wie sie bei Experimenten mit Ratten und Brieftauben durchgeführt wurden. Ein typisches Experiment beinhaltet die Präsentation eines Signals, das den Beginn eines festen Zeitintervalls (z. B. 15 oder 30 Sekunden) markiert. Nach Ablauf dieses Intervalls wurde Futter bereitgestellt. Anfangs lernen die Tiere, das Signal mit der Zeitdauer zu verknüpfen, später zeigen sie eine Reaktion, die den Zeitpunkt des Futtererhalts vorhersagt.

Wenn man diese Tests weiterentwickelt, zeigt sich, dass die Tiere nicht nur den Beginn eines Intervalls erkennen, sondern auch den Ablauf der Zeit präzise abschätzen können. Eine typische Reaktionskurve, wie sie in einem Experiment mit Brieftauben aufgezeichnet wurde, illustriert, wie die Aktivität der Tiere zum Ende des Intervalls deutlich zunimmt.

Soziales Lernen (1)

Soziales Lernen bezeichnet den Prozess, bei dem Individuen neue Informationen durch die Beobachtung oder Interaktion mit anderen erlernen. Dieser Lernmechanismus spielt eine entscheidende Rolle in der Weitergabe von Wissen und Verhaltensweisen, sowohl bei Tieren als auch beim Menschen. Beim Menschen wird soziales Lernen oft mit **Imitation** gleichgesetzt, also dem direkten Nachahmen von Handlungen. Doch soziales Lernen umfasst ein breiteres Spektrum, das von einfacher Ortsverstärkung bis hin zu komplexeren Formen wie Emulationslernen reicht.

Ortsverstärkung

Ein grundlegender Aspekt des sozialen Lernens ist die **Ortsverstärkung**. Hierbei wird die Aufmerksamkeit eines Individuums auf einen bestimmten Ort gelenkt, weil andere diesen Ort frequentieren. Dies kann dazu führen, dass neue Ressourcen oder Nahrungsquellen entdeckt werden. Ein klassisches Experiment demonstriert dies mit zwei Käfigen, in denen Ratten zwischen mehreren Wegen wählen konnten. Wenn eine Ratte beobachtete, dass Artgenossen einen bestimmten Weg bevorzugten, tendierte sie dazu, diesen ebenfalls zu nutzen.

Ein bekanntes Beispiel aus der Natur ist das Verhalten japanischer Makaken, die Süßkartoffeln vor dem Verzehr im Wasser waschen. Diese Verhaltensweise wurde erstmals bei einem jungen Weibchen namens **Imo** beobachtet und verbreitete sich später in ihrer Gruppe. Die Ortsverstärkung – etwa die Nähe zu Wasserstellen – spielte eine wesentliche Rolle bei der Verbreitung dieser neuen Kulturtechnik.

Reizverstärkung

Reizverstärkung erweitert das Konzept der Ortsverstärkung, indem nicht nur Orte, sondern auch spezifische Objekte die Aufmerksamkeit auf sich ziehen. Dabei kann ein Objekt, das von anderen genutzt wird, interessanter erscheinen, was die Wahrscheinlichkeit erhöht, dass es ebenfalls verwendet wird. Ein Beispiel hierfür ist das Spielen mit bestimmten Werkzeugen bei Affen, das sich durch Beobachtung innerhalb der Gruppe verbreitet.

Emulationslernen

Beim **Emulationslernen** wird nicht die genaue Handlung eines Modells imitiert, sondern das Ziel der Handlung verstanden und auf eigene Weise erreicht. Dies erfordert ein höheres Maß an kognitiver Verarbeitung. Beispielsweise können Kinder beobachten, wie Erwachsene eine Lampe einschalten, und das gleiche Ziel erreichen, indem sie eigene kreative Lösungswege finden. Dieses Lernverhalten zeigt die Fähigkeit, über das reine Nachahmen hinaus eigenständig zu denken.

Fazit

Soziales Lernen umfasst eine Vielzahl von Mechanismen, die von einfachen Beobachtungen bis hin zu komplexem Nachdenken reichen. Es ist ein entscheidender Faktor für die kulturelle Weitergabe von Wissen und Fähigkeiten in Tier- und Menschengemeinschaften. Tiere zeitliche Muster erlernen und darauf reagieren können.

Untersuchungen zum einsichtigen Lernen bei Menschenaffen

Wolfgang Köhler untersuchte u. a. die Frage, ob die Tiere in der Lage sind, bekannte Objekte so spontan neu zu kombinieren und zu benutzen, dass das Erreichen eines ansonsten nicht erreichbaren Ziels ermöglicht wird.



Lernen durch Einsicht – Neukombiniertes Verhalten

Das **Lernen durch Einsicht** beschreibt die Fähigkeit, Probleme ohne direkte Versuche oder Fehler zu lösen, sondern durch plötzliche Erkenntnis. Dieses Konzept wurde durch die klassischen Experimente von Wolfgang Köhler bekannt, der das Verhalten von Schimpansen untersuchte. In einem berühmten Experiment mussten Schimpansen eine Banane erreichen, die außerhalb ihrer Reichweite hing. Sie kombinierten spontan verschiedene Hilfsmittel wie Stöcke oder Kisten, um das Problem zu lösen.

Dieses Verhalten zeigt, dass Lernen durch Einsicht nicht auf Versuch und Irrtum basiert, sondern auf der Fähigkeit, bekannte Elemente flexibel zu kombinieren und auf eine neue

Situation anzuwenden. Es erfordert ein hohes Maß an **kognitiver Flexibilität**, die in der Tierwelt vor allem bei Primaten, aber auch bei einigen Vogelarten wie Krähen beobachtet wird.

Die Fähigkeit, durch Einsicht zu lernen, ist eng mit der Frage nach der **Theory of Mind** verknüpft, also der Fähigkeit, sich in die Gedanken anderer Wesen hineinzusetzen. Dies bleibt ein zentrales Thema in der Erforschung tierischer Intelligenz und ihrer Unterschiede zur menschlichen.

Die Fähigkeit, Blicke zu erkennen und richtig zu interpretieren, spielt eine zentrale Rolle in der Kommunikation zwischen Tieren und Menschen. Besonders bei Hunden ist diese Fähigkeit ausgeprägt, was vermutlich auf die enge gemeinsame Entwicklungsgeschichte mit Menschen zurückzuführen ist. Studien zeigen, dass Hunde nicht nur die Perspektive ihres menschlichen Gegenübers verstehen können, sondern auch in der Lage sind, Blickrichtungen zu deuten und daraus Schlussfolgerungen zu ziehen.

Ein Beispiel hierfür ist die Fähigkeit von Hunden, menschliche Hinweise wie das Zeigen oder die Blickrichtung zu nutzen, um versteckte Nahrung zu finden. Selbst wenn keine offensichtlichen Anweisungen gegeben werden, scheinen Hunde die Absicht ihres Besitzers zu erkennen. Dies wurde durch Experimente belegt, bei denen Hunde beispielsweise in der Dunkelheit warteten, bis ihr Besitzer den Raum betrat und durch seine Präsenz signalisierte, dass Futter erreichbar ist (Kaminski et al., 2012). Ebenso können Hunde den menschlichen Blickwinkel nachahmen und nutzen, um nicht sichtbares Futter zu finden (Catala et al., 2017).

Ein weiteres faszinierendes Merkmal ist die Fähigkeit von Hunden, emotionale Zustände von Menschen zu erkennen. Ob dies jedoch auf tatsächlichem Verständnis oder auf konditionierten Verhaltensmustern basiert, bleibt eine offene Frage.

Trotz beeindruckender Forschungsergebnisse gibt es methodische Herausforderungen. Kritiker argumentieren, dass Verhaltensweisen wie das Folgen von Blicken auch durch einfache Reiz-Reaktions-Schemata erklärt werden könnten, anstatt durch komplexe kognitive Prozesse. Es bleibt unklar, ob Hunde wirklich in der Lage sind, mentale Zustände zu verstehen, oder ob sie lediglich Informationen aus ihrer Umgebung effektiv nutzen.

5 Gedächtnis

5.1 Zeitliche Stufen der Gedächtnisbildung (1)

Das Gedächtnis ist eine grundlegende Voraussetzung für erfolgreiches Lernen, da es die Speicherung und Verarbeitung von Informationen ermöglicht. Dabei ist das bloße Speichern von Daten allein nicht ausreichend. Die gespeicherten Inhalte müssen strukturiert werden, um einen sinnvollen Zugriff und die Anwendung im Alltag zu ermöglichen. Das Gedächtnis dient somit als Basis für eine kohärente Organisation von Wissen und Fähigkeiten.

Prozesse der Gedächtnisbildung

Die Gedächtnisbildung umfasst mehrere Schritte, darunter:

- **Enkodierung:** Informationen werden verarbeitet und in eine repräsentative Form gebracht, die von der Umwelt abstrahiert ist. Beispielsweise kann ein Lichtstrahl oder ein Ton als spezifischer Reiz wahrgenommen und mit einer Bedeutung versehen werden.

- **Speicherung:** Informationen werden über einen bestimmten Zeitraum hinweg im Gedächtnis bewahrt.
- **Abruf:** Gespeicherte Informationen werden im Bedarfsfall abgerufen und ins Bewusstsein gerückt.

Diese Prozesse stellen sicher, dass Informationen nicht nur kurzzeitig aufgenommen, sondern auch langfristig nutzbar gemacht werden.

Zeitliche Einteilung des Gedächtnisses

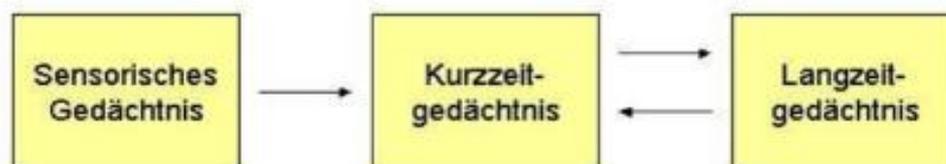
Das Gedächtnis wird in drei Hauptstufen unterteilt:

1. **Sensorisches Gedächtnis:** Speichert Reize nur für sehr kurze Zeit und ermöglicht eine unmittelbare Reaktion auf die Umwelt.
2. **Kurzzeitgedächtnis:** Hält Informationen für einige Sekunden bis Minuten bereit und ist eng mit der bewussten Aufmerksamkeit verbunden.
3. **Langzeitgedächtnis:** Ermöglicht die Speicherung von Informationen über Wochen, Jahre oder ein Leben lang und bildet die Grundlage für das nachhaltige Lernen.

Diese dreistufige Gliederung ist besonders hilfreich, um die Komplexität der Gedächtnisprozesse zu strukturieren und unterschiedliche Funktionen des Gedächtnisses zu erfassen.

Zeitliche Organisation des Gedächtnisses

Die reziproken Pfeile zwischen Kurzzeitgedächtnis und Langzeitgedächtnis deuten an, dass Information nicht nur aus dem sensorischen Gedächtnis in das Kurzzeitgedächtnis gelangen kann. Auch Langzeitgedächtnisinformation kann in das Kurzzeitgedächtnis transferiert, dort überarbeitet und anschließend wieder im Langzeitgedächtnis gespeichert werden.



Zeitliche Stufen der Gedächtnisbildung (2)

Versuchen Sie Folgendes: Betrachten Sie für einen kurzen Moment ein Bild mit verschiedenen Objekten. Schließen Sie anschließend die Augen und versuchen Sie, sich an die abgebildeten Gegenstände zu erinnern. Sie werden feststellen, dass Ihnen einige Objekte deutlich in Erinnerung bleiben, während andere schnell verblassen. Dieses Phänomen beschreibt die Funktion des **sensorischen Gedächtnisses**, das visuelle Informationen für

einen sehr kurzen Zeitraum speichert. Diese kurzfristige Speicherung wird bei Bildern als **ikonisches Gedächtnis** und bei Klängen als **echoisches Gedächtnis** bezeichnet. Beide Formen bilden die Grundlage für die Weiterverarbeitung der Informationen im Kurzzeitgedächtnis.

Ein klassisches Experiment zur Gedächtnisbildung zeigt, wie das Kurzzeitgedächtnis arbeitet: Lesen Sie die folgende Liste von Wörtern und versuchen Sie, sich möglichst viele davon zu merken:

„Apfel, Zucker, Spaten, Buche, Regen, Mantel, Birne, Wolke, Pfeffer, Linde, Rotkohl, Pfennig, Cello, Garten, Wetter, Säge, Ameise, Schuh, Boot, Wald, Stofftier.“

Nach kurzer Zeit werden Sie bemerken, dass Ihnen meist die ersten und die letzten Worte der Liste besonders gut in Erinnerung bleiben, während die mittleren Begriffe häufiger vergessen werden. Dieses Phänomen wird als **Primacy-Effekt** (gute Erinnerung an die ersten Worte) und **Recency-Effekt** (gute Erinnerung an die letzten Worte) bezeichnet. Zusammen bilden diese Effekte die Grundlage für den sogenannten **seriellen Positionseffekt**.

Verschiedene Objekte (Dali, Natura morte vivente)



Zeitliche Stufen der Gedächtnisbildung (3)

Die Kapazität des **Kurzzeitgedächtnisses** ist begrenzt. Sie können dies leicht feststellen, wenn Sie versuchen, eine Telefonnummer zu memorieren. Ist die Nummer in kleinere Abschnitte gegliedert, fällt Ihnen das Behalten leichter. Bei längeren Zahlenreihen, die keine erkennbare Struktur aufweisen, wird es jedoch deutlich schwieriger.

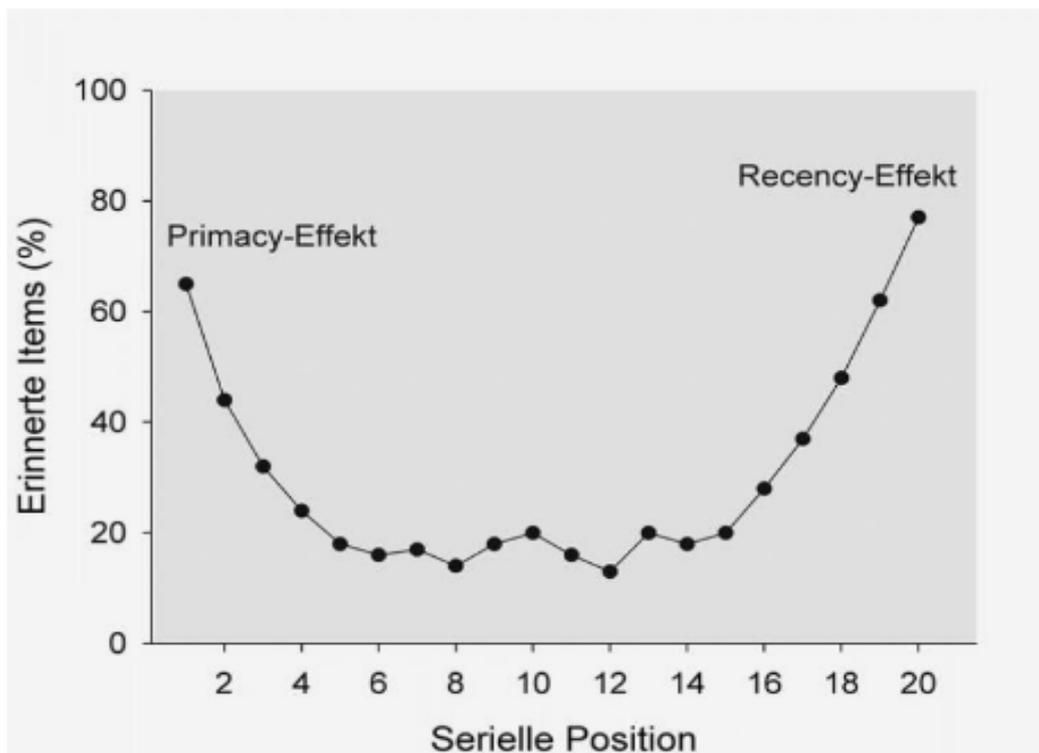
Eine Strategie zur Verbesserung der Behaltensleistung ist das **aktive Wiederholen**. Indem Sie die zu merkenden Begriffe laut oder innerlich aussprechen, steigern Sie die Wahrscheinlichkeit, dass diese Informationen ins Langzeitgedächtnis überführt werden. Eine

zu komplexe Nebenaufgabe, wie etwa Kopfrechnen, kann diesen Prozess allerdings erheblich stören.

Experimente haben gezeigt, dass die Kapazität des Kurzzeitgedächtnisses sowohl bei Menschen als auch bei Tieren erstaunlich ähnlich ist. Die Anzahl der gespeicherten Einheiten liegt typischerweise bei **sieben plus/minus zwei Items**. Dies wirft die Frage auf: Warum ist die Kapazität des Kurzzeitgedächtnisses so begrenzt, und wie beeinflusst dies unsere Fähigkeit, Informationen nachhaltig zu speichern?

Serieller Positionseffekt

Beim Erlernen einer Liste von Worten oder anderer Items werden die ersten (Primacy-Effekt) und die letzten Wörter gut behalten.



Zeitliche Stufen der Gedächtnisbildung (4)

Damit Informationen effektiv gespeichert werden können, müssen sie entsprechend aufbereitet werden. Die Kapazität des Kurzzeitgedächtnisses, die etwa bei **sieben Einheiten** liegt, bezieht sich auf einzelne, unabhängige Elemente oder **Chunks**. Ein bekanntes Beispiel ist das Merken einer Telefonnummer mit sieben Ziffern. Durch Gruppierung oder Chunking – wie etwa das Bilden von Wörtern aus Buchstaben – lässt sich die Gedächtnisleistung jedoch erheblich erweitern. So können anstelle von sieben Buchstaben bis zu 30 Buchstaben erinnert werden, wenn diese in sinnvoller Weise zu Wörtern zusammengefügt werden.

Das aktive Wiederholen der Inhalte hilft, diese länger im Kurzzeitgedächtnis zu halten oder in das Langzeitgedächtnis zu überführen. Die verschiedenen zeitlichen Stufen des Gedächtnisses basieren auf unterschiedlichen neuronalen Prozessen und ergänzen sich, um die Speicherung und den Abruf von Informationen zu ermöglichen.

Verschiedene Gedächtnissysteme (1)

Neben den zeitlichen Charakteristika des Gedächtnisses gibt es auch unterschiedliche **funktionale Gedächtnissysteme**. Besonders relevant ist die Unterscheidung zwischen dem **deklarativen** und dem **prozeduralen Gedächtnis**, sowie die Differenzierung zwischen **Arbeitsgedächtnis** und **Referenzgedächtnis**. Im Folgenden wird zunächst das Arbeitsgedächtnis behandelt, das eine enge Verbindung zum Kurzzeitgedächtnis aufweist.

Arbeitsgedächtnis

Das **Arbeitsgedächtnis** beschreibt die Fähigkeit, aktuell relevante Informationen bewusst zu verarbeiten. Es ist eng mit der Aufmerksamkeit und der bewussten Planung verbunden. Ein typisches Beispiel für die Untersuchung des Arbeitsgedächtnisses ist das **Radialarm-Labyrinth**. Diese Apparatur besteht aus mehreren Armen, die von einer zentralen Plattform ausgehen. Ein Tier, wie etwa eine Ratte, wird in die Mitte gesetzt und muss den richtigen Weg zu einem Futterstück finden.

Während des Experiments muss das Tier sich merken, welche Arme es bereits aufgesucht hat (retrospektives Gedächtnis) und welche es noch betreten sollte (prospektives Gedächtnis). Der Erfolg in solchen Aufgaben zeigt, wie effektiv das Arbeitsgedächtnis Informationen kurzfristig speichern und verarbeiten kann. Diese Fähigkeit ist nicht nur für Tiere, sondern auch für Menschen entscheidend, um in komplexen Umgebungen navigieren und Aufgaben erfolgreich bewältigen zu können.

Radial-Labyrinth zur Untersuchung des Arbeitsgedächtnisses



Verschiedene Gedächtnissysteme (2)

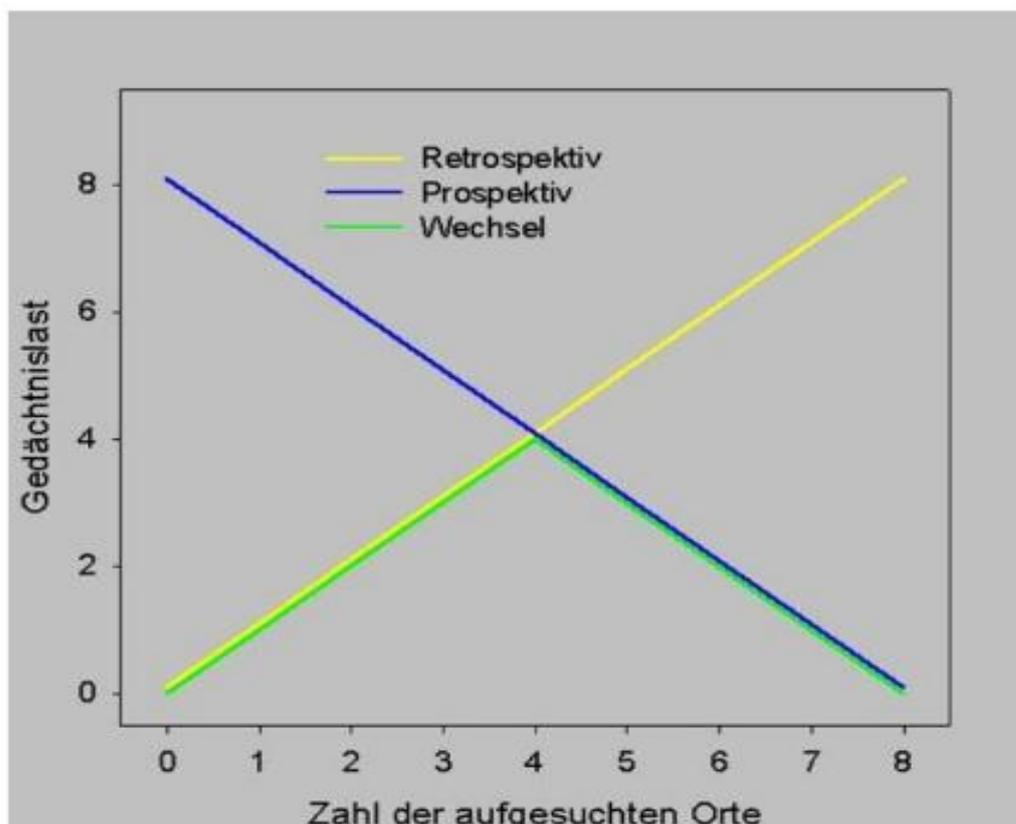
Sowohl Ratten als auch Mäuse zeigen in Aufgaben wie dem Radialarm-Labyrinth bemerkenswerte Leistungen, die mit denen des Menschen in vergleichbaren Tests vergleichbar sind. Dabei wenden sie, ebenso wie Menschen, kognitive Strategien an, um die Belastung des **Arbeitsgedächtnisses** zu minimieren und ihre Leistung zu optimieren.

Eine solche Strategie besteht darin, von einer retrospektiven (Erinnerung an bereits besuchte Arme) zu einer prospektiven Kodierung (Planung noch zu besuchender Arme) zu wechseln, sobald etwa die Hälfte der Aufgabe abgeschlossen ist. Ein Beispiel: In einem Radialabyrinth mit acht Armen würden bis zur vierten Wahl die zuvor besuchten Arme gemerkt werden (z. B. 2, 3, 1, 6). Danach beginnt das Arbeitsgedächtnis, sich auf die Arme zu konzentrieren, die noch besucht werden müssen (z. B. 4, 5, 7, 8).

Diese Fähigkeit, flexibel zwischen verschiedenen Gedächtniskodierungen zu wechseln, zeigt die Effizienz und Anpassungsfähigkeit des Arbeitsgedächtnisses. Sie ermöglicht es, komplexe Aufgaben mit begrenzten kognitiven Ressourcen zu bewältigen.

Gedächtnislast

Durch Wechsel von einer retrospektiven zu einer prospektiven Repräsentation der Gedächtnisinhalte etwa zur Hälfte der zu absolvierenden Aufgabe wird die Gedächtnislast gering gehalten und so die Speicherkapazität des Arbeitsgedächtnisses optimal genutzt. Diese Strategie findet sich bei Ratten und Menschen in vergleichbarer Weise.



Verschiedene Gedächtnissysteme (3)

Das Arbeitsgedächtnis kann durch gezielte Experimente untersucht werden. In einer typischen Aufgabe, wie dem Radialarm-Labyrinth, wird eine Ratte auf Futterjagd geschickt, während der Test zu einem bestimmten Zeitpunkt unterbrochen wird – beispielsweise nach 15 oder 60 Minuten. Diese Unterbrechung führt dazu, dass ein Teil der im Arbeitsgedächtnis gespeicherten Informationen aufgrund der verstrichenen Zeit verloren geht. Der Verlust ist besonders hoch, wenn das Gedächtnis stark beansprucht wird.

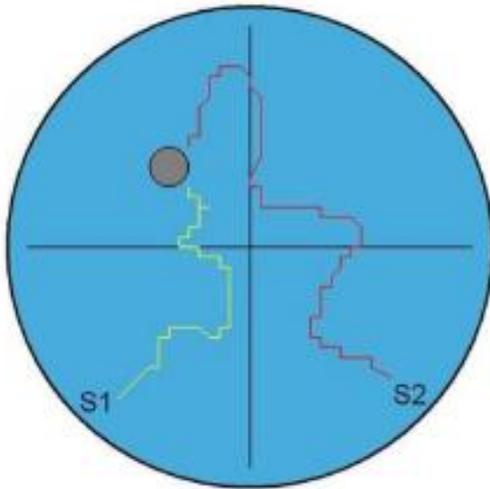
Wenn die Ratten eine rein **retrospektive Strategie** anwenden, erinnern sie sich an die bereits besuchten Arme und versuchen, diese zu vermeiden. Eine Unterbrechung führt in diesem Fall dazu, dass sie Schwierigkeiten haben, ihren Fortschritt fortzusetzen. Im Gegensatz dazu erlaubt eine **prospektive Strategie** den Ratten, sich ausschließlich auf die noch nicht besuchten Arme zu konzentrieren, was ihnen hilft, auch nach einer Unterbrechung effizient weiterzumachen. Die Fähigkeit, flexibel zwischen diesen Strategien zu wechseln, verdeutlicht die Kapazität und Anpassungsfähigkeit des Arbeitsgedächtnisses.

Referenzgedächtnis

Das **Referenzgedächtnis** speichert Informationen, die über einen längeren Zeitraum konstant bleiben. Ein Beispiel hierfür ist das **Morris-Wasserlabyrinth**, eines der am häufigsten verwendeten Tests zur Gedächtnisforschung. In diesem Experiment wird eine Plattform in einem Wasserbecken versteckt, und Ratten müssen ihre Position anhand von externen visuellen Hinweisreizen, sogenannten **Landmarken**, finden. Durch wiederholtes Training lernen die Tiere, die Plattform schnell zu lokalisieren, selbst wenn sie die Startposition ändern.

Das Referenzgedächtnis ist nicht nur für die Orientierung entscheidend, sondern auch ein wichtiges Werkzeug zur Untersuchung von Gedächtnisstörungen. So wird das Morris-Wasserlabyrinth häufig verwendet, um die Auswirkungen von neurologischen Erkrankungen wie der Alzheimer-Krankheit zu analysieren. Experimente mit Ratten haben gezeigt, dass die Verabreichung bestimmter Medikamente die Leistung im Test verbessern kann, was Rückschlüsse auf potenzielle Therapiemöglichkeiten beim Menschen erlaubt.

Das Wasser-Labyrinth nach Morris



Verschiedene Gedächtnissysteme (4)

Prozedurales Gedächtnis

Das **prozedurale Gedächtnis** gehört zum **impliziten (nicht bewussten) Gedächtnis** und ist für die Speicherung von **Fähigkeiten und Routinen** verantwortlich. Typische Beispiele sind motorische Fertigkeiten wie Fahrradfahren oder Schwimmen. Diese Art des Gedächtnisses entwickelt sich durch wiederholte Übung, wobei das Lernen zunächst bewusst erfolgt, aber mit der Zeit automatisiert wird. Einmal erworbene Fertigkeiten bleiben oft über lange Zeit erhalten und werden ohne bewusste Anstrengung abgerufen.

Deklaratives Gedächtnis

Das **deklarative Gedächtnis** umfasst bewusst abrufbare Inhalte, die in zwei Unterkategorien unterteilt werden:

- **Semantisches Gedächtnis:** Speichert allgemeines Wissen, wie Fakten und Konzepte (z. B. „Paris ist die Hauptstadt von Frankreich“).
- **Episodisches Gedächtnis:** Bezieht sich auf persönliche Erlebnisse und deren zeitliche sowie räumliche Verknüpfung.

Episodisches Gedächtnis

Das **episodische Gedächtnis** ermöglicht es, sich an **individuelle Ereignisse** und deren Kontext zu erinnern. Ein Beispiel wäre, sich an den eigenen letzten Geburtstag oder einen Urlaub in einer bestimmten Stadt zu erinnern. Es unterscheidet sich vom semantischen Gedächtnis, da die gespeicherten Informationen immer mit persönlichen Erlebnissen und Emotionen verknüpft sind.

Früher ging man davon aus, dass nur Menschen über episodisches Gedächtnis verfügen. Neuere Experimente zeigen jedoch, dass auch Tiere sich bestimmte Ereignisse merken

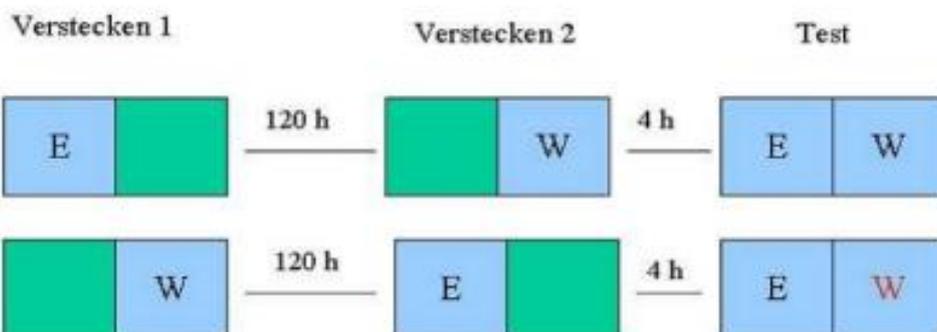
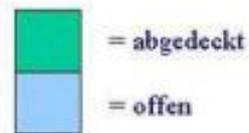
können, einschließlich wann und wo sie stattgefunden haben. Diese Erkenntnisse tragen dazu bei, das Verständnis für kognitive Prozesse in der Tierwelt weiter zu vertiefen.

Experiment zum episodischen Gedächtnis bei futterhortenden Rabenvögeln

Buschblauhäher hatten die Gelegenheit, zunächst eine (haltbare) Erdnuss oder einen (verderblichen) Mehlwurm zu verstecken. Nach 120 Stunden durften sie erneut verstecken an einem benachbarten Ort, und zwar einen Mehlwurm, wenn zuvor eine Erdnuss versteckt worden war, und eine Erdnuss, wenn zuvor ein Mehlwurm versteckt worden war. Vier Stunden später durften sie dann das Futter wieder suchen und essen. Wenn der Wurm nur kurz gelegen hatte, bevorzugten sie den Wurm, wenn er lange gelegen hatte, bevorzugten sie die Erdnuss.



Episodisches Gedächtnis



Verschiedene Gedächtnissysteme (5)

Ein Experiment mit futtersuchenden Rabenvögeln, wie Buschhäher, zeigt eindrucksvoll, dass auch Tiere über ein **episodisches Gedächtnis** verfügen können (Clayton & Dickinson, 1998). In der Studie wurde untersucht, ob Buschhäher sich nicht nur daran erinnern, **wo** sie Nahrung versteckt haben, sondern auch **was** und **wann**.

Die Vögel hatten die Möglichkeit, zwei verschiedene Arten von Nahrung zu verstecken: **Erdnüsse** und **Mehlwürmer**. Da Mehlwürmer von den Hähern bevorzugt werden, war es entscheidend zu beobachten, wie sie ihre Wahl abhängig von der Zeit trafen. Mehlwürmer verderben schneller als Erdnüsse, und die Hähner konnten sich daran erinnern, wie lange die Nahrung bereits versteckt war. Sie suchten gezielt nach Mehlwürmern, wenn diese noch frisch waren, und nach Erdnüssen, wenn die Mehlwürmer bereits ungenießbar geworden waren.

Dieses Verhalten zeigt, dass die Hähner nicht nur wissen, **wo** ihre Nahrung versteckt ist, sondern auch **was** sie dort platziert haben und **wie viel Zeit** seit dem Verstecken vergangen ist. Diese Fähigkeit entspricht der Definition eines episodischen Gedächtnisses und verdeutlicht, dass diese Art von Erinnerungsvermögen nicht nur Menschen vorbehalten ist.

Neurobiologische Grundlagen

Das Gehirn von Tieren ist ein hochkomplexes Netzwerk aus Milliarden von Neuronen, die miteinander verbunden sind und eine Vielzahl von Funktionen steuern. Bereits eine Honigbiene besitzt etwa eine Million Neuronen, während das menschliche Gehirn über mehrere Milliarden verfügt. Diese neuronalen Netzwerke sind nicht nur für grundlegende Körperfunktionen wie die Aufrechterhaltung der **Homöostase** verantwortlich, sondern spielen auch eine zentrale Rolle bei der Verarbeitung von Sinneseindrücken, der Steuerung von Bewegung und dem Speichern von Erinnerungen.

Mechanismen der Gedächtnisbildung

Die Speicherung und Verarbeitung von Informationen im Gehirn erfolgt durch elektrische und biochemische Prozesse. Veränderungen in der **elektrischen Aktivität** eines neuronalen Netzwerks können kurzfristige Informationen verarbeiten, während längerfristige Veränderungen, wie biochemische Anpassungen oder Zellstrukturanpassungen, zur **langfristigen Gedächtnisspeicherung** beitragen. Die Anpassung von Verbindungen zwischen Neuronen, auch **synaptische Plastizität** genannt, ist eine der wichtigsten Grundlagen für Lernprozesse.

Ein zentraler Mechanismus der Gedächtnisbildung ist die **Langzeitpotenzierung (LTP)**, die eine dauerhafte Verstärkung der Signalübertragung zwischen Neuronen bewirkt. Diese Verstärkung ist essenziell für das **deklarative Langzeitgedächtnis** und spielt eine Schlüsselrolle beim Übergang von Informationen aus dem Kurzzeit- ins Langzeitgedächtnis.

Strukturen des Gehirns und ihre Funktionen

Verschiedene Regionen des Gehirns sind für unterschiedliche Aspekte des Gedächtnisses zuständig:

- **Cortex:** Verarbeitet sensorische Informationen wie Sehen, Hören und Riechen.
- **Hippocampus:** Zentral für das **räumliche Gedächtnis** und das Abspeichern neuer Erinnerungen.
- **Amygdala:** Verarbeitet emotionale Erinnerungen, insbesondere solche, die mit Angst verknüpft sind.
- **Striatum:** Verantwortlich für das Erlernen von Gewohnheiten und Reiz-Reaktions-Muster.

- **Kleinhirn (Cerebellum):** Spielt eine wichtige Rolle im **prozeduralen Gedächtnis**, insbesondere bei der Speicherung motorischer Abläufe, wie sie etwa beim Fahrradfahren oder Schwimmen vorkommen.

Bedeutung der synaptischen Plastizität

Die Fähigkeit des Gehirns, sich durch die Veränderung der neuronalen Verbindungen anzupassen, ist essenziell für das Lernen und die Gedächtnisbildung. Kurzfristige Erinnerungen, die nicht in das Langzeitgedächtnis überführt werden, gehen häufig verloren, während stabil gespeicherte Informationen über Jahre hinweg abrufbar bleiben.

Insgesamt zeigt sich, dass das Gedächtnis ein dynamischer Prozess ist, der auf einer Kombination aus elektrischen Signalen, biochemischen Veränderungen und strukturellen Anpassungen in den neuronalen Netzwerken basiert. Diese Mechanismen ermöglichen es, sowohl neue Informationen zu speichern als auch bestehende Erinnerungen zu modifizieren oder abzurufen.

Gedächtnisfehler

Es ist bekannt, dass das Gedächtnis sowohl bei Menschen als auch bei Tieren nicht perfekt ist. Spannender ist jedoch die Frage, ob diese Unvollkommenheiten lediglich zufällige Ungenauigkeiten sind oder ob sie eine **adaptive Funktion** erfüllen. Das menschliche Gedächtnis, wie es von **Daniel Schacter (1999)** beschrieben wurde, zeigt verschiedene Formen von Gedächtnisfehlern, die in zwei Hauptkategorien unterteilt werden können.

Fehler durch Vergessen

Die erste Kategorie umfasst Gedächtnisfehler, die mit einer verringerten Abrufbarkeit von Informationen zusammenhängen. Ein bekanntes Phänomen ist das **vorübergehende Vergessen**, bei dem Erinnerungen zwar gespeichert wurden, aber vorübergehend nicht zugänglich sind. Typische Ursachen sind:

- Fehlende Aufmerksamkeit oder Geistesabwesenheit während der Enkodierung einer Information.
- Geringe Relevanz des gespeicherten Inhalts, was zu einer schwächeren Speicherung führt.
- Blockaden beim Abruf („es liegt mir auf der Zunge“), bei denen die Information zwar vorhanden ist, aber nicht sofort abgerufen werden kann.

Tiere sind ebenfalls von Gedächtnisfehlern betroffen. Ihre Erinnerungen können durch äußere Reize wie **Hab-Acht-Signale** beeinflusst werden, die den Zugang zu gespeicherten Informationen modifizieren.

Fehler durch fehlerhafte Erinnerungen

Eine zweite Gruppe von Gedächtnisfehlern entsteht nicht durch Vergessen, sondern durch **falsche oder verzerrte Erinnerungen**. In diesem Fall erinnert sich eine Person oder ein Tier an etwas, das so nicht passiert ist oder mit einer anderen Erfahrung vermischt wurde. Ein klassisches Beispiel ist der **Suggestibilitätseffekt**, bei dem eine falsche Information durch externe Hinweise in das Gedächtnis integriert wird. Dies spielt in der Kriminalistik eine große

Rolle, da Zeugenaussagen oft unzuverlässig sind. Ein Beispiel wäre ein Autounfall, bei dem Zeugen nachträglich beeinflusst werden, indem ihnen eine falsche Geschwindigkeit des Fahrzeugs suggeriert wird.

Ein weiterer Mechanismus, der zu Gedächtnisverzerrungen führen kann, ist die **Emotionalität von Erinnerungen**. Traumatische Erlebnisse können beispielsweise verdrängt oder verändert wiedergegeben werden, um psychische Belastungen zu minimieren.

Fazit

Gedächtnisfehler sind nicht nur Zeichen einer fehlerhaften Speicherung, sondern auch **adaptive Mechanismen**, die es ermöglichen, Informationen effizient zu priorisieren und zu verarbeiten. Während einige Fehler zu realen Problemen führen können (wie falsche Zeugenaussagen), helfen andere dabei, das Gedächtnis flexibel und anpassungsfähig zu halten. Die Forschung zeigt zunehmend, dass diese Mechanismen nicht nur beim Menschen, sondern auch in der Tierwelt eine Rolle spielen.

Adaptive Spezialisierungen

Vergleicht man die Gedächtnisleistungen verschiedener Tierarten, wird deutlich, dass diese oft an spezifische Umweltanforderungen angepasst sind. **Häher** oder **Eichhörnchen** beispielsweise sind in der Lage, sich im Herbst tausende von Versteckplätzen für ihre Nahrung zu merken, um diese im Winter und Frühjahr wiederzufinden. Dieses außergewöhnliche räumliche Gedächtnis sichert ihr Überleben in der kalten Jahreszeit.

Andere Arten zeigen ebenfalls spezialisierte Gedächtnisfähigkeiten. **Weibchen von Kuckucksvögeln**, die ihre Eier in fremde Nester legen, müssen sich genau merken, welche Wirtsnester sie bereits besucht haben. Auch **Hunde**, die regelmäßig Futter verstecken, verfügen über eine fortgeschrittene Fähigkeit zur Objekt-Permanenz. Im Vergleich dazu schneiden Katzen in solchen Aufgaben oft schlechter ab. **Objekt-Permanenz** beschreibt die Fähigkeit, zu verstehen, dass ein Objekt weiterhin existiert, auch wenn es aus dem Sichtfeld verschwindet.

Diese Beispiele zeigen, dass sich Gedächtnisleistungen zwischen verschiedenen Arten nicht nur in der **Quantität**, sondern vor allem in der **Qualität** unterscheiden. Tiere entwickeln spezialisierte Gedächtnisfähigkeiten, die perfekt auf die Herausforderungen ihres natürlichen Lebensraumes abgestimmt sind. In vielen Fällen übertreffen diese Leistungen sogar die Fähigkeiten des Menschen.