

**UNTERSUCHUNGEN
ZUM ORTSGEDÄCHTNIS
VON BRIEFTAUBEN (*Columba livia*)**

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Naturwissenschaften

vorgelegt beim Fachbereich Biologie
der Johann Wolfgang Goethe-Universität
in Frankfurt am Main

von
Katrin Hagmann
aus Solingen

Frankfurt am Main 2003

Vom Fachbereich Biologie der
Johann Wolfgang Goethe-Universität
als Dissertation angenommen.

Dekan: Prof. Dr. Bruno Streit

Gutachter: Prof. Dr. Wolfgang Wiltschko
Prof. Dr. Günther Fleissner

Datum der Disputation: 17.12.2003

Danksagung

Ich danke Herrn Prof. Dr. Wolfgang Wiltschko für die Überlassung des Themas und für die Betreuung der Arbeit. Ihm und Frau Dr. Roswitha Wiltschko danke ich für ihre stete Bereitschaft zu inhaltlichen Diskussionen.

Mein besonderer Dank gilt Dr. Peter Weindler für seine geduldige Unterstützung vor allem bei der Auswertung der Versuche.

Des Weiteren gilt mein besonderer Dank allen Mitgliedern der Arbeitsgruppe P.Ö.V. für ihre praktische und menschliche Unterstützung bei der Durchführung meiner Arbeit. Besonders erwähnen möchte ich hierbei Dr. Martin Becker und Dr. Elke Holtkamp-Rötzler, die mir durch zahlreiche anregende Diskussionen „am runden Tisch“, weitergeholfen haben. Allen namentlich nicht erwähnten danke ich für die stets angenehme Arbeitsatmosphäre.

Für die hervorragende Betreuung der Tauben und ihre geistreiche Mithilfe bei allen technischen Fragen und Problemen im „Versuch-Alltag“, danke ich Gisela Schmiedeskamp.

Nicht zuletzt möchte ich mich bei meinen Eltern bedanken, für deren vielfältige Unterstützung bei meiner Ausbildung und beim Zustandekommen dieser Arbeit.

Die Arbeit wurde durch ein Promotionsstipendium der Friedrich-Naumann-Stiftung mit Mitteln des Ministeriums für Bildung, Wissenschaft, Forschung und Technologie gefördert.

Inhaltsverzeichnis

Danksagung

Verzeichnis der Abbildungen und Tabellen

1. Einleitung	1
2. Material und Methode	7
2.1. Versuchstiere	7
2.2. Vorbereitendes Flugtraining	7
2.3. Versuchsvoliere	8
2.3.1. Abschirmung der Voliere	9
2.4. Umgebung der Versuchsvoliere	10
2.5. Gewöhnung der Tauben an die Versuchsvoliere	10
2.6. Erlernen der Futterverstecke und Einteilung der Versuchstiergruppen	11
2.7. Versuchsdurchführung und Datenerfassung	13
2.8. Versuchsbedingungen	14
2.9. Statistische Methoden	17
2.9.1. Allgemeine Verfahren	17
2.9.2. Kreisstatistische Verfahren	20
2.10. Verwendete Abkürzungen	22
3. Ergebnisse	23
3.1. Lernverhalten	23
3.1.1. Erlernen der Aufgabe	23
3.1.2. Lernerfolg und Genauigkeit	24
3.2. Wiederfindeverhalten	26
3.2.1. Versuchsdauer	26
3.2.2. Verteilung der Proben	26
3.2.3. Fehlerhäufigkeiten	28
3.2.4. Fehlerhäufigkeiten der Gruppen	29
3.2.5. Fehleranzahlen zwischen den drei Zielbechern	30
3.2.6. Korrelation der Gesamtfehler	31
3.2.7. Fehleranzahlen und Versuchspause	33
3.2.8. Versuchspausen über mehrere Jahre	34
3.2.9. Fehleranzahlen im Verlauf der Versuchsserie der Gruppe 123	37
3.2.10. Fehleranzahlen im Verlauf der Versuchsserie der Gruppe 356	38
3.2.11. Fehleranzahlen im Verlauf der Versuchsserie der Gruppe 136	39
3.2.12. Fehleranzahlen im Verlauf der Versuchsserie der Gruppe 256	40
3.2.13. Reihenfolge des Aufsuchens	41
3.2.14. Gesamtfehler und Reihenfolge des Aufsuchens	44
3.2.15. Lernversuche und Reihenfolge des Aufsuchens	45

3.3. Vergleich der unterschiedlichen Versuchsbedingungen	46
3.3.1. Versuche bei offener Voliere der Gruppe 123	46
3.3.2. Versuche bei offener Voliere der Gruppe 356	48
3.3.3. Versuche bei offener Voliere der Gruppe 136	51
3.3.4. Versuche bei offener Voliere der Gruppe 256	53
3.3.5. Versuche bei verhängter Voliere der Gruppe 123	54
3.3.6. Versuche bei verhängter Voliere der Gruppe 356	57
3.4. Vergleich der Gruppen	60
3.4.1. Vergleich der Gruppen bei offener Voliere und Bedingung Tsosi	60
3.4.2. Vergleich der Gruppen bei offener Voliere und Bedingung Tnisi	62
3.4.3. Vergleich der Gruppen bei offener Voliere und Bedingung KO	64
3.4.4. Vergleich der Gruppen bei offener Voliere und Bedingung CS	66
3.4.5. Vergleich der Gruppen bei offener Voliere und Bedingung KOnCS	68
3.4.6. Vergleich der Gruppen bei verhängter Voliere und Bedingung TVsosi	70
3.4.7. Vergleich der Gruppen bei verhängter Voliere und Bedingung TVnisi	71
3.4.8. Vergleich der Gruppen bei verhängter Voliere und Bedingung KOV	73
3.4.9. Vergleich der Gruppen bei verhängter Voliere und Bedingung CSV	74
3.4.10. Vergleich der Gruppen bei verhängter Voliere und Bedingung KOnCSV	76
3.4.11. Fehleranzahl zwischen den drei Zielbechern während des Clockshifts	78
3.5. Betrachtung verschiedener Probentypen	79
3.5.1. Verteilung der Probentypen auf die acht Sektoren	79
3.5.2. Fehlertypen während der Versuchsbedingungen	81
3.5.3. Vergleich der Fehlertypen zwischen den Gruppen	85
3.6. Richtungsbevorzugungen und Vektorlängen während unterschiedlicher Versuchsbedingungen	86
3.6.1. Richtungen und Vektorlängen bei offener Voliere	86
3.6.2. Richtungen und Vektorlängen bei verhängter Voliere	88
3.6.3. Vergleich der Richtungen während der Versuchsbedingungen bei offener Voliere	89
3.6.4. Vergleich der Richtungen während der Versuchsbedingungen bei verhängter Voliere	96
4. Diskussion	100
4.1. Ortsgedächtnis	100
4.2. Lernverhalten	102
4.3. Zeitliche Stabilität des Ortsgedächtnisses	109
4.4. Aufsuchen der drei einzelnen Zielbecher	120
4.5. Wird die Sonne als Orientierungsfaktor genutzt?	124
4.6. Werden Landmarken als Orientierungsfaktoren genutzt?	133
5. Zusammenfassung	140
6. Ausblick	142
7. Literaturverzeichnis	143
8. Tabellenanhang	152

Abbildungen

- Abbildung 1: Voliere in Gesamtansicht.
- Abbildung 2: Boden der Voliere.
- Abbildung 3: Bechernummerierung.
- Abbildung 4: Einteilung der Zielbecher für die vier Gruppen.
- Abbildung 5: Gesamtfehleranzahl zu Beginn der Trainingsphase.
- Abbildung 6: Korrelation der Lernversuche mit der Gesamtfehleranzahl.
- Abbildung 7: Verteilung der Versuchsdauer.
- Abbildung 8: Verteilung der Proben auf die Sektoren.
- Abbildung 9: Häufigkeitsverteilung der Gesamtfehleranzahl.
- Abbildung 10: Gesamtfehleranzahl im Vergleich zur Zufallsgenauigkeit.
- Abbildung 11: Fehleranzahlen der Gruppen während der Versuchsabschnitte.
- Abbildung 12: Korrelation der Gesamtfehler mit Fehlern bis zum 1. Zielbecher.
- Abbildung 13: Korrelation der Gesamtfehler mit Fehlern zwischen 1. und 2. Zielbecher.
- Abbildung 14: Korrelation der Gesamtfehler mit Fehlern zwischen 2. und 3. Zielbecher.
- Abbildung 15: Gesamtfehleranzahl in Abhängigkeit von der Versuchspause.
- Abbildung 16: Gesamtfehleranzahl im Verlauf der Versuchsserie der Gruppe 123.
- Abbildung 17: Gesamtfehleranzahl im Verlauf der Versuchsserie der Gruppe 356.
- Abbildung 18: Gesamtfehleranzahl im Verlauf der Versuchsserie der Gruppe 136.
- Abbildung 19: Gesamtfehleranzahl im Verlauf der Versuchsserie der Gruppe 256.
- Abbildung 20: Reihenfolge-Präferenz der Tauben.
- Abbildung 21: Korrelation der Reihenfolge-Präferenz mit der Gesamtfehleranzahl.
- Abbildung 22: Korrelation der Reihenfolge-Präferenz mit der Anzahl der Lernversuche.
- Abbildung 23: Gesamtfehler während der Versuchsbedingungen bei offener Voliere der Gruppe 123.
- Abbildung 24: Gesamtfehler während der Versuchsbedingungen bei offener Voliere der Gruppe 356.
- Abbildung 25: Gesamtfehler während der Versuchsbedingungen bei offener Voliere der Gruppe 136.
- Abbildung 26: Gesamtfehler während der Versuchsbedingungen bei offener Voliere der Gruppe 256.
- Abbildung 27: Gesamtfehler während der Versuchsbedingungen bei verhängter Voliere der Gruppe 123.
- Abbildung 28: Gesamtfehler während der Versuchsbedingungen bei verhängter Voliere der Gruppe 356.
- Abbildung 29: Gesamtfehler bei Bedingung Tsosi Vergleich der Gruppen untereinander.
- Abbildung 30: Gesamtfehler bei Bedingung Tnisi Vergleich der Gruppen untereinander.
- Abbildung 31: Gesamtfehler bei Bedingung KO Vergleich der Gruppen untereinander.
- Abbildung 32: Gesamtfehler bei Bedingung CS Vergleich der Gruppen untereinander.
- Abbildung 33: Gesamtfehler bei Bedingung KOnCS Vergleich der Gruppen untereinander.
- Abbildung 34: Gesamtfehler bei Bedingung TVsosi Vergleich der Gruppen untereinander.
- Abbildung 35: Gesamtfehler bei Bedingung TV nisi Vergleich der Gruppen untereinander.
- Abbildung 36: Gesamtfehler bei Bedingung KOV Vergleich der Gruppen untereinander.

- Abbildung 37: Gesamtfehler bei Bedingung CSV Vergleich der Gruppen untereinander.
- Abbildung 38: Gesamtfehler bei Bedingung KOnCSV Vergleich der Gruppen untereinander.
- Abbildung 39: Verteilung der Proben pro Sektor.
- Abbildung 40: Gruppe 123 Differenzen der mittleren Probenrichtungen während der Versuchsbedingungen untereinander.
- Abbildung 41: Gruppe 356 Differenzen der mittleren Probenrichtungen während der Versuchsbedingungen untereinander.
- Abbildung 42: Gruppe 136 Differenzen der mittleren Probenrichtungen während der Versuchsbedingungen untereinander.
- Abbildung 43: Gruppe 256 Differenzen der mittleren Probenrichtungen während der Versuchsbedingungen untereinander.
- Abbildung 44: Gruppe 123 Differenzen der mittleren Probenrichtungen während der Versuchsbedingungen untereinander bei verhängter Voliere.
- Abbildung 45: Gruppe 356 Differenzen der mittleren Probenrichtungen während der Versuchsbedingungen untereinander bei verhängter Voliere.

Tabellen

- Tabelle 1: Lerndurchgänge und Anzahl erfolgreich gelernter Tauben.
- Tabelle 2: Gesamtfehler bei Langzeitversuchen.
- Tabelle 3: Reihenfolge-Präferenz der Tauben.
- Tabelle 4: Fehler während der Versuchsbedingungen bei offener Voliere der Gruppe 123.
- Tabelle 5: Testergebnisse während der Versuchsbedingungen bei offener Voliere der Gruppe 123.
- Tabelle 6: Fehler während der Versuchsbedingungen bei offener Voliere der Gruppe 356.
- Tabelle 7: Testergebnisse während der Versuchsbedingungen bei offener Voliere der Gruppe 356.
- Tabelle 8: Fehler während der Versuchsbedingungen bei offener Voliere der Gruppe 136.
- Tabelle 9: Testergebnisse während der Versuchsbedingungen bei offener Voliere der Gruppe 136.
- Tabelle 10: Fehler während der Versuchsbedingungen bei offener Voliere der Gruppe 256.
- Tabelle 11: Fehler während der Versuchsbedingungen bei verhängter Voliere der Gruppe 123.
- Tabelle 12: Testergebnisse während der Versuchsbedingungen bei verhängter Voliere der Gruppe 123.
- Tabelle 13: Fehler während der Versuchsbedingungen bei verhängter Voliere der Gruppe 356.
- Tabelle 14: Testergebnisse während der Versuchsbedingungen bei verhängter Voliere der Gruppe 356.
- Tabelle 15: Fehler bei Bedingung Tsosi Vergleich der Gruppen untereinander.
- Tabelle 16: Testergebnisse bei Bedingung Tsosi Vergleich der Gruppen untereinander.
- Tabelle 17: Fehler bei Bedingung Tnisi Vergleich der Gruppen untereinander.
- Tabelle 18: Testergebnisse bei Bedingung Tnisi Vergleich der Gruppen untereinander.

Tabelle 19:	Fehler bei Bedingung KO Vergleich der Gruppen untereinander.
Tabelle 20:	Testergebnisse bei Bedingung KO Vergleich der Gruppen untereinander.
Tabelle 21:	Fehler bei Bedingung CS Vergleich der Gruppen untereinander.
Tabelle 22:	Testergebnisse bei Bedingung CS Vergleich der Gruppen untereinander.
Tabelle 23:	Fehler bei Bedingung KOnCS Vergleich der Gruppen untereinander.
Tabelle 24:	Testergebnisse bei Bedingung KOnCS Vergleich der Gruppen untereinander.
Tabelle 25:	Fehler bei Bedingung TVsosi Vergleich der Gruppen untereinander.
Tabelle 26:	Testergebnisse bei Bedingung TVsosi Vergleich der Gruppen untereinander.
Tabelle 27:	Fehler bei Bedingung TVnisi Vergleich der Gruppen untereinander.
Tabelle 28:	Testergebnisse bei Bedingung TVnisi Vergleich der Gruppen untereinander.
Tabelle 29:	Fehler bei Bedingung KOV Vergleich der Gruppen untereinander.
Tabelle 30:	Testergebnisse bei Bedingung KOV Vergleich der Gruppen untereinander.
Tabelle 31:	Fehler bei Bedingung CSV Vergleich der Gruppen untereinander.
Tabelle 32:	Testergebnisse bei Bedingung CSV Vergleich der Gruppen untereinander.
Tabelle 33:	Fehler bei Bedingung KOnCSV Vergleich der Gruppen untereinander.
Tabelle 34:	Testergebnisse bei Bedingung KOnCSV Vergleich der Gruppen untereinander.
Tabelle 35:	Fehleranzahl zwischen den drei Zielbechern während des Clockshifts.
Tabelle 36:	Gruppe 123 Vergleiche der Versuchsbedingungen in Bezug auf die Fehlertypen.
Tabelle 37:	Gruppe 356 Vergleiche der Versuchsbedingungen in Bezug auf die Fehlertypen.
Tabelle 38:	Gruppe 136 Vergleiche der Versuchsbedingungen in Bezug auf die Fehlertypen.
Tabelle 39:	Gruppe 256 Vergleiche der Versuchsbedingungen in Bezug auf die Fehlertypen.
Tabelle 40:	Versuchsbedingung Tsosi Vergleich der Gruppen in Bezug auf die Fehlertypen.
Tabelle 41:	Gruppe 123 Richtungen und Vektorlängen bei offener Voliere.
Tabelle 42:	Gruppe 356 Richtungen und Vektorlängen bei offener Voliere.
Tabelle 43:	Gruppe 136 Richtungen und Vektorlängen bei offener Voliere.
Tabelle 44:	Gruppe 256 Richtungen und Vektorlängen bei offener Voliere.
Tabelle 45:	Gruppe 123 Richtungen und Vektorlängen bei verhängter Voliere.
Tabelle 46:	Gruppe 356 Richtungen und Vektorlängen bei verhängter Voliere.
Tabelle 47:	Gruppe 123 Differenzen und statistische Auswertung.
Tabelle 48:	Gruppe 356 Differenzen und statistische Auswertung.
Tabelle 49:	Gruppe 136 Differenzen und statistische Auswertung.
Tabelle 50:	Gruppe 256 Differenzen und statistische Auswertung.
Tabelle 51:	Gruppe 123 Differenzen und statistische Auswertung bei verhängter Voliere.
Tabelle 52:	Gruppe 356 Differenzen und statistische Auswertung bei verhängter Voliere.
Tabelle 53:	Vergleich der Ergebnisse früherer Arbeiten in der selben Voliere und der hier vorliegenden Arbeit.

1. Einleitung

Aus dem gesamten Tierreich sind viele Arten bekannt, die Nahrungsvorräte anlegen um damit Zeiten von Futtermangel zu überbrücken. Von vielen Vogelfamilien ist das Anlegen von Futterverstecken besonders gut untersucht. Die Sumpfmeise (*Parus palustris*) wie die nordamerikanische Schwarzkopfmeise (*Parus atricapillus*) legen einige hundert Futterlager am Tag an, die sie weit über ihr Territorium verteilen (SHERRY 1984). Auch innerhalb der Familie der Rabenvögel (*Corvidae*) legen viele Arten Vorratslager an (HARDY 1961; TURCEK & KELSO 1968; BALDA & BATEMAN 1971; VANDER WALL & BALDA 1977; TOMBACK 1978; VANDER WALL & BALDA 1981; BALDA et al. 1987; FJELD & SONERUD 1988; BALDA & KAMIL 1989).

Die Fähigkeit der Rabenvögel, ihre eigenen Vorratslager auch nach Monaten wiederzufinden, wurde schon von vielen Autoren durch Freilandbeobachtungen bestätigt. So beobachtete GOODWIN (1951), wie freilebende Eichelhäher (*Garrulus glandarius*) zielstrebig auf ihre Futterverstecke zuflogen, um die dort versteckten Eicheln auszugraben. Dies konnte der Autor auch bei in Gefangenschaft gehaltenen Individuen beobachten.

Außerordentlich bemerkenswert ist die Gedächtnisleistung dieser Futter versteckenden Vögel in Bezug auf die Anzahl der gemerkten Futterorte, auch über einen längeren Zeitraum. So sind die amerikanischen Kiefernhäher (*Nucifraga columbiana*) in der Lage auch elf Monate nach dem Anlegen ihrer Verstecke, diese wieder zu finden (VANDER WALL & HUTCHINS 1983). In manchen Jahren verstecken diese Vögel bis zu 33.000 Samen an ungefähr 6.600 Orten (VANDER WALL & BALDA 1977). Übertroffen wird diese Leistung vom europäischen Tannenhäher (*Nucifraga caryocatactes*), der zwischen 80.000 und 100.000 Samen verstecken kann, wobei jedes einzelne Vorratslager durchschnittlich 3-4 Samen enthält (MATTESS 1978).

Dieses Verhalten zeigen viele Häherarten auch im Labor. So konnte beispielsweise bei verschiedenen amerikanischen Spezies beobachtet werden, dass sie Futterverstecke unter kontrollierten Bedingungen anlegen und diese Verstecke später auch wieder finden. BALDA und KAMIL (1998) konnten in einer vergleichenden Untersuchung an vier verschiedenen Häherarten Unterschiede im Ortsgedächtnis, je nach Lebensweise der Vögel, belegen.

Das Auffinden von Futterverstecken kann aber nicht nur bei Vorratslager anlegenden Arten beobachtet werden. So konnte eine Futter versteckende Art, die Tannenmeise (*Parus ater*) und eine nicht versteckende Art, die Kohlmeise (*Parus major*) darauf trainiert werden vom Experimentator angelegte Futterverstecke zu finden (KREBS et al. 1990). Dies setzt das Vorhandensein eines ausgeprägten räumlichen Gedächtnisses allgemein bei Vögeln voraus.

Zur speziellen Untersuchung des räumlichen Gedächtnisses von Tieren entwickelten OLTON und SAMUELSON (1976) die „radial-arm-maze“ Methode. Der von ihnen entwickelte Apparat stellt ein mehrarmiges Labyrinth dar. Am Ende der strahlenförmig nach aussen gerichteten Gänge wird für das Versuchstier Futter bereit gestellt. Für den Versuch wird das Tier in die Mitte der Versuchsanordnung gesetzt, von wo aus es in die einzelnen Gänge hinein laufen kann. Jeder Gang ist dabei nur ein mal zu wählen. Mit dieser Methode wurden vor allem Ratten untersucht. Ratten absolvierten die Tests nach einer kurzen Trainingsphase mit einer sehr hohen Genauigkeit, ohne dass ein bestimmtes Suchmuster nachgewiesen werden konnte (OLTON 1978, BOND et al. 1981).

In einem solchen „radial-arm-maze“ wurden auch Vögel wie der Savannah sparrow (*Passerculus sandwichensis*) getestet (MOORE & OSADCHUK 1982). Ebenso diese Tierart zeigte ein akkurates Ortsgedächtnis in dieser Versuchsanordnung. Im Gegensatz dazu zeigten Tauben (*Columba livia*) jedoch negative Ergebnisse im „radial-arm-maze“. Dies führte zu der weit verbreiteten Annahme, dass Tauben nicht in der Lage seien, eine solche Fragestellung zum Ortsgedächtnis zu lösen (BOND et al. 1981). Unter anderem wurde vermutet, dass der langsame Lerneffekt ein Artefakt einer unzulänglichen Lernsituation ist (BROWN & GASS 1993).

SPETCH und EDWARDS (1986) entwickelten die Methode weiter. Sie entwickelten eine dem „radial-arm-maze“ analoge Versuchsanordnung und konnten so bessere Ergebnisse mit Tauben in Aufgaben zum Ortsgedächtnis erzielen. Die ermittelten Ergebnisse waren allerdings noch recht widersprüchlich und sie verzeichneten ein signifikantes Vergessen nach nur fünf Minuten (SPETCH & EDWARDS 1986, SPETCH & HONIG 1988). Dagegen lagen die für Ratten ermittelten Ortsgedächtniskapazitäten bereits im achtarmigen „radial-maze“ bei vier Stunden ohne Abnahme der Genauigkeit, und selbst bei 24 Stunden Retention war immer noch eine „überzufällige“ Gedächtnisleistung zu verzeichnen (BEATTY & SHAVALIA 1980).

Die schlechten Ergebnisse früherer Untersuchungen zum Ortsgedächtnis von Brieftauben erscheinen erstaunlich. Betrachtet man neuere Untersuchungen der kognitiven Fähigkeiten von Tauben (zur Übersicht siehe: COOK 2001), so sind Tauben offensichtlich in der Lage, verschiedene Gemälde, beispielsweise von Monet und Picasso, aufgrund ihres Stils voneinander zu unterscheiden (WATANABE et al. 1995). Die Tauben haben die Fähigkeit, die vorgestellten Bilder aufgrund charakteristischer Details zu kategorisieren. Sie richten sich dabei offensichtlich nach einem „übergreifenden Prinzip“ und unterscheiden nach „familiären Ähnlichkeiten“ (HUBER 2001, URCUIOLI 2001).

Tauben können außerdem lernen, Dia-Bilder zu unterscheiden, auch wenn sie sich nur in ganz kleinen Details unterscheiden (VAUGHAN & GREENE 1983). Die Autoren konnten beispielsweise nachweisen, dass Tauben in der Lage sind, sich 160 Bildpaare einzuprägen und sogar nach zwei Jahren noch zwischen richtig und falsch zu unterscheiden (VAUGHAN & GREENE 1984).

Eine offensichtlich besser geeignete Methode zur Untersuchung des Ortsgedächtnisses von Vögeln, als die „radial-arm-maze“-Konstruktion, stellt die von KAMIL und BALDA (1985) entwickelte Versuchsanordnung dar. Es handelt sich hierbei um eine im Freien gelegene, achteckige Voliere. Mit dieser Voliere wurde bereits das Ortsgedächtnis von Buschhähern (*Aphelocoma coerulescens*) sowie von Tauben (*Columba livia*) untersucht (W.WILTSCHKO & BALDA 1989, BALDA & W.WILTSCHKO 1995).

BALDA und W.WILTSCHKO (1995) trainierten in dieser Voliere Tauben darauf, in mit Sand gefüllten Bechern nach Futter zu suchen. Pro Sektor befand sich jeweils ein Becher in einer mit Sand gefüllten Plastikwanne. Die Tauben hatten dabei also die Möglichkeit zwischen acht Bechern auszuwählen, dabei stellte ein mit Futter bestückter Becher die korrekte Wahl dar. Die Tauben brauchten bei dieser Aufgabe maximal acht Trainingsdurchgänge mit teilweise eingegrabenen Körnern, bis sie lernten, das vollständig vergrabene Futter in den korrekten Bechern zu finden.

Auch in früheren Versuchen, die in derselben Voliere des Frankfurter Instituts stattfanden, lernten Tauben die ihnen gestellte Aufgabe ausgesprochen schnell (BALDA & W.WILTSCHKO 1995).

Diese in der Voliere gefundenen Ergebnissen belegen, dass auch Tauben daraufhin trainiert werden können, für sie angelegte Futterverstecke aufzufinden (HAGMANN et al. 1994; CHAPPEL & GUILFORD 1995). Mit dieser Methode ist es nun möglich, genauer auf die zugrunde liegenden Orientierungsmechanismen von Brieftauben im Nahbereich einzugehen.

Viele Untersuchungen beschäftigen sich mit der Fernorientierung und dem Heimfindevermögen von Brieftauben. Viel ist darüber bekannt, mit welchen Orientierungsmechanismen die Vögel von unbekanntem Orten ihren Heimatschlag wieder finden. Im Gegensatz dazu ist wenig darüber bekannt, wie die Tauben sich in einem begrenzten Areal, wie in der näheren Umgebung ihres Heimatschlages, orientieren. Denkbar wären ähnliche Orientierungs- und Erinnerungsstrategien wie sie Futter versteckende Vögel beim Anlegen und Auffinden ihrer Futterverstecke anwenden.

So formulierte KRAMER (1953) das „Karte-Kompass-Prinzip“. Nach dieser theoretischen Überlegung beruht der Navigationsvorgang der Vögel auf einem „Zwei-Schritt-Mechanismus“. Der erste Schritt wird als „Karten-Schritt“ bezeichnet. Dabei bestimmen die Vögel ihre gegenwärtige Position mit Hilfe einer inneren Karte. Dabei nutzen beispielsweise Tauben verschiedene Referenzsysteme zur Positionsbestimmung. Diskutiert wird hierbei beispielsweise die Nutzung von Landmarken, Infraschallquellen sowie Komponenten des Erdmagnetfeldes wie die Totalintensität (W.WILTSCHKO & R.WILTSCHKO 1979, 1987).

Im Anschluss daran erfolgt der zweite Schritt, der als „Kompass-Schritt“ bezeichnet wird. Hierbei benutzen die Vögel einen Kompass, um die Heimrichtung im Raum aufzusuchen. Die Vögel verfügen also über ein kompassmäßig ausgerichtetes Bild ihrer Umgebung (W.WILTSCHKO & R.WILTSCHKO 1979).

Zahlreiche Versuche mit Brieftauben haben die Existenz verschiedener Kompasssysteme gezeigt. Diese können unabhängig voneinander arbeiten, sind aber durch Eichvorgänge miteinander verbunden (W.WILTSCHKO & R.WILTSCHKO 1979). Von Brieftauben ist die Nutzung des Erdmagnetfeldes zur Orientierung bekannt (KEETON 1971; WALCOTT & GREEN 1974). Der Sonnenkompass, der erstmals von KRAMER 1950 für Stare beschrieben wurde, scheint für alle tagaktiven Vögel eine große Rolle zu spielen. Spätere Untersuchungen zeigen, dass der Sonnenkompass in der Jugend erlernt werden muss (R.WILTSCHKO 1987; R.WILTSCHKO & W.WILTSCHKO 1990).

Um ihn zu benutzen, muss der Vogel die Veränderung des Sonnenstandes in einem bestimmten Zeitabschnitt verrechnen und diesen mit einer geographischen Richtung in Bezug setzen. Der jeweilige Sonnenstand wird durch die Tageszeit, Jahreszeit und den geographischen Ort bestimmt. Die genaue Position ist durch den Azimut (dem Winkel zwischen der Projektion der Sonne auf den Horizont und dem Ortsmeridian) sowie durch die Sonnenhöhe festgelegt (R.WILTSCHKO 1980, 1987).

Eine geeignete Methode, den zeitkompensierenden Sonnenkompass von Brieftauben nachzuweisen, wurde 1958 von SCHMIDT-KOENIG entwickelt. Sinn dieser Methode ist es, die innere Uhr der Tiere zu verstellen. Die Tiere werden mindestens fünf Tage lang in einem Raum mit einem künstlichen Hell-Dunkel-Wechsel gehalten. Die Kontrolltauben dagegen verbringen diese Zeit in der natürlichen Photoperiode. Anschließend werden beide Versuchsgruppen verfrachtet und in der gemeinsamen Hellzeit des natürlichen und des verschobenen Tages einzeln aufgelassen. Ein zeitumgestimmter Vogel kennt zwar die Heimrichtung, macht allerdings einen voraussagbaren Fehler bei der Festlegung dieser Richtung im Raum. Die Taube hat den Sonnenkompass in ihrer Jugend erlernt (W.WILTSCHKO et al. 1976; R.WILTSCHKO 1981, 1987), daher weiß sie, dass die Sonne beispielsweise um 12:00 Uhr im Süden steht. Wird sie mit einer um sechs Stunden vorverstellten inneren Uhr um 12:00 Uhr aufgelassen, ist es also nach ihrer subjektiven Zeit bereits 18:00 Uhr. Die Taube geht daher davon aus, dass in der Richtung der Sonne Westen sei. Legt sie nun die Abflugrichtung fest, weicht sie um ungefähr 90° von der richtigen Richtung ab. Diese Abweichung (etwa 15° pro Stunde Verstellung) entspricht der mittleren Sonnenwanderungsgeschwindigkeit (SCHMIDT-KOENIG 1969).

Die Abweichung von zirka 15° pro Stunde Verstellung der inneren Uhr stellt allerdings nur einen groben Richtwert dar. R.WILTSCHKO et al. (2000) konnten durch Verfrachtungsexperimente mit Brieftauben in Neuseeland zeigen, dass Tauben eine viel genauere Repräsentation der Sonnenkurve in Bezug auf Tages- und Jahreszeit verinnerlicht haben. So ändert sich die Sonnenbahn morgens und abends vorwiegend in ihrer Höhe und um die Mittagszeit dagegen überwiegt die Änderung des Azimut, also der Bewegung der Sonne von Ost nach West über den Horizont. Daraus resultiert, dass die erwartete Abweichung bei zeitumgestimmten Tauben, je nach Tages- und Jahreszeit zu der das jeweilige Experiment durchgeführt wird, erheblich differieren kann.

Zielsetzung

Auch Tauben verfügen wie Futter versteckende Vogelarten über ein räumliches Gedächtnis. In der vorliegenden Arbeit soll untersucht werden, ob sich Brieftauben (*Columba livia*) in ähnlicher Weise, wie dies von verschiedenen Hähnerarten bekannt ist, über einen längeren Zeitraum an Futterverstecke erinnern können. Zum Auffinden dieser Futterverstecke nutzen Tauben den Sonnenkompaß. Dies konnte in früheren Volierenexperimenten gezeigt werden.

Des Weiteren konnten in Volierenexperimenten erste Hinweise gefunden werden, dass von den Tauben verschiedene Orientierungsmechanismen in der achteckigen Voliere verwendet werden (LEDDA 1994). Die Autorin testete die Tauben mit zwei unterschiedlichen Anordnungen von Futterverstecken und mit nahen Landmarken, die sich innerhalb der Voliere befanden. Die Anordnung der Futterorte relativ zueinander und zu den nahen Landmarken, scheint dabei eine wichtige Rolle zu spielen (LEDDA 1994).

Ziel der hier vorliegenden Arbeit soll es sein, diesen Zusammenhang genauer zu untersuchen. Daher wurden vier Gruppen von Tauben mit unterschiedlicher Anordnung von Futterverstecken trainiert. Um zu überprüfen, ob ein Zusammenhang zwischen der Anordnung der Futterverstecke und dem Nutzen des Sonnenkompasses zum Auffinden der Verstecke besteht, wurden die Tauben der verschiedenen Gruppen mit verstellter innerer Uhr in der Voliere getestet.

Zur Einordnung des Stellenwertes von Landmarken der Umgebung der Voliere in das Orientierungssystem der Brieftauben im Nahbereich, wurde den Tauben die Sicht auf die Landmarken der Umgebung genommen. Um das Zusammenwirken der verschiedenen Orientierungsmechanismen zu testen, fanden Versuche in der abgeschirmten Voliere mit verstellter innerer Uhr der Tiere statt.

Dieser Versuchsansatz soll somit helfen, eine genauere Vorstellung darüber zu erlangen, welche Zusammenhänge zwischen dem Nutzen des Sonnenkompasses und dem der Landmarken beim Erinnerungsprozess an Futterorte von Brieftauben bestehen.

2. Material und Methode

2.1. Versuchstiere

Die Versuche der vorliegenden Arbeit wurden mit Brieftauben (*Columba livia*) durchgeführt. Alle 32 Versuchsvögel stammten aus der Aufzucht des Zoologischen Instituts der Johann Wolfgang Goethe-Universität in Frankfurt am Main (50° 08' N, 8° 40' E). Von den 32 Versuchstauben wurden 18 im Frühjahr 1994 und 14 im Frühjahr 1995 geboren. Die Versuchstauben nahmen während der gesamten Versuchszeit an keinerlei anderen Versuchen oder Verfrachtungsexperimenten teil. Die Tauben lebten während der Aufzucht und auch später während der gesamten Versuchszeit in Gruppenhaltung in einem Schlag mit frei zugänglichen Außenvoliere im Garten des Instituts. Von dieser Außenvoliere aus hatten sie für einen Großteil des Tages freie Sicht auf die Sonne.

2.2. Vorbereitendes Flugtraining

Sämtliche Tauben absolvierten mit Erreichen der Flugfähigkeit zunächst ein standardisiertes Trainingsprogramm. Dabei wurden die Tiere im Schwarm aus jeweils 5, 10, 20, 30 und 40 km Entfernung, aus den vier Haupthimmelsrichtungen aufgelassen. Dieses Trainingsprogramm sollte den Tauben ermöglichen ihr Orientierungssystem zu etablieren. Es ist für junge Tauben, ab der zirka zehnten Lebenswoche notwendig, durch Flugerfahrung rund um den Heimatschlag und durch Trainingsflüge aus verschiedenen Himmelsrichtungen, eine „Orientierungskarte“ aus verschiedenen Orientierungsparametern zu erstellen und auf diese Weise die Benutzung des Sonnenkompasses als Orientierungshilfe zu erlernen (R.WILTSCHKO 1983, 1987, 1997; W.WILTSCHKO & R.WILTSCHKO 1979; R.WILTSCHKO & W.WILTSCHKO 1980).

2.3. Versuchsvoliere

Die Verhaltensversuche wurden in einer achteckigen Voliere durchgeführt. Die Voliere ist eine Holzkonstruktion mit ebenem Boden aus Holzplatten und einem Durchmesser von 4,85 Metern und einer Höhe von 2 Metern. Die Seitenwände sowie das Dach, das in der Mitte durch einen Pfosten gestützt wird, bestehen aus Gittermaschendraht. Die Voliere ist so symmetrisch wie möglich gestaltet, aus diesem Grund ist die Eingangstür im gegenüberliegenden Sektor durch eine Attrappe dargestellt.

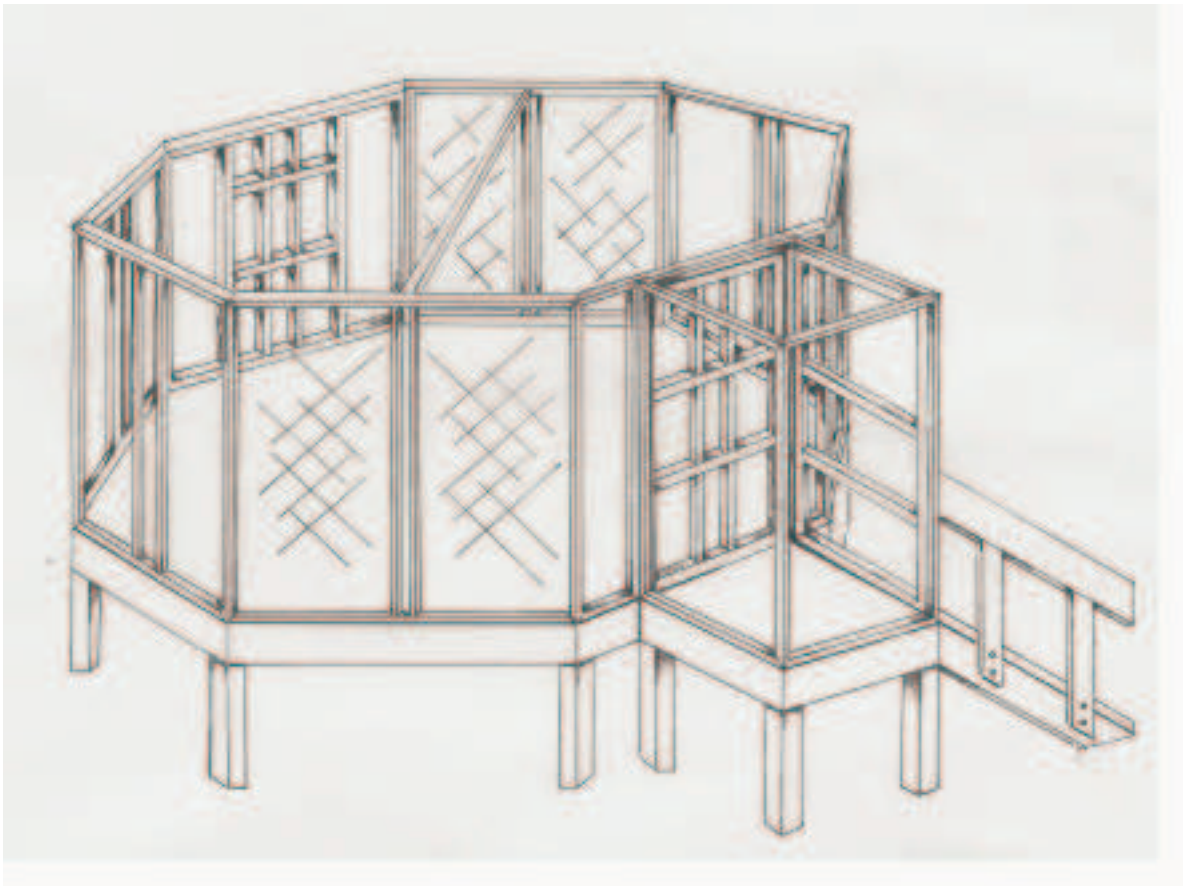


Abbildung 1: Voliere in Gesamtansicht

Holzkonstruktion mit Seitenwänden und Dach aus Gittermaschendraht; Durchmesser = 4,85 Meter; Höhe = 2 Meter; auf der Zeichnung nicht dargestellt ist die hoch ziehbare Startbox in der Mitte der Voliere und der Stützpfosten; Tür auf der gegenüberliegenden Seite als Attrappe dargestellt.

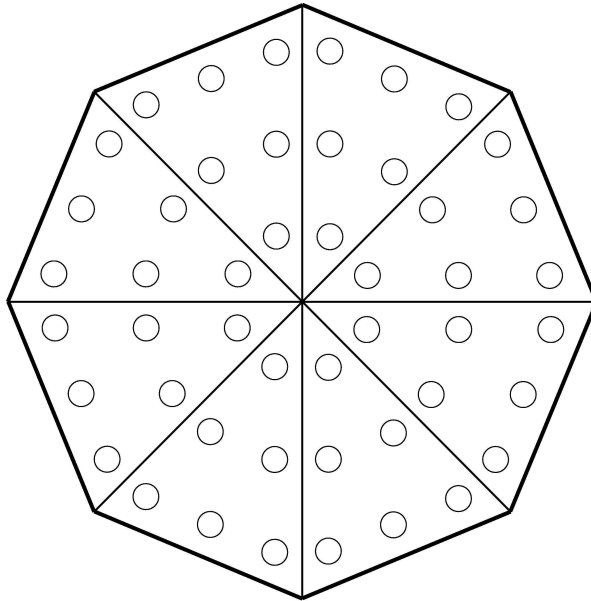


Abbildung 2: Boden der Voliere

Durchmesser des Volierenbodens = 4,85 Meter; Linien = Sektorenbegrenzungen; Kreissymbole = mit Sand gefüllten Becher, die in den Boden der Voliere eingelassen sind; Durchmesser Becher = 6,5 cm; Abstand der Becher zueinander = 55 cm.

Der Boden der Voliere ist der äußeren Form entsprechend in acht Sektoren eingeteilt. Im Boden jedes Sektors befinden sich sechs kreisrunde Löcher, im Abstand von 55 cm, in die mit Sand gefüllte Plastikbecher mit einem Durchmesser von 6,5 cm eingesetzt werden.

2.3.1. Abschirmung der Voliere

Um den Einfluss der äußeren Landmarken der Voliere auf die Orientierung der Tauben auszuschließen, wurde für zwei der Versuchstiergruppen die Versuchsvoliere, für eine Reihe von Versuchen, von den äußeren Landmarken abgeschirmt. Dazu wurde lichtdichte LKW-Plane jeweils am oberen Rand der Außenseiten der einzelnen Sektoren befestigt und nach unten gezogen. Die Tauben hatten so freie Sicht auf den Himmel, konnten aber die Landmarken der Umgebung der Voliere nicht mehr sehen. In dieser so abgeschirmten Voliere fanden Versuche aller Versuchsbedingungen statt. (Zur Beschreibung der Versuchsbedingungen, siehe Kapitel 2.8.)

2.4. Umgebung der Versuchsvoliere

Die Versuchsvoliere befindet sich unter freiem Himmel im Garten des Zoologischen Instituts (50° 08' N, 8° 40' E). Sie steht, mit einer Metallkonstruktion als Unterbau, etwa 4,85 Meter über dem Boden auf dem Flachdach eines Tierhaltungsgebäudes. Die Umgebung der Voliere ist unregelmäßig gestaltet und somit reich an visuellen Landmarken. So befindet sich im Westen, ungefähr 12 Meter von der Mittelachse der Voliere entfernt, das Institutsgebäude. Auf der gegenüberliegenden Seite liegen die Taubenschläge und des Weiteren stehen rund um die Voliere einige Bäume und Büsche.

2.5. Gewöhnung der Tauben an die Versuchsvoliere

Während die Tauben das Flugtraining absolvierten, wurden sie parallel dazu an den Aufenthalt in der Voliere gewöhnt. Dazu wurde die Gruppe von Tauben, aus denen sich die späteren Versuchstiere ergaben, im Schwarm gemeinsam für jeweils mehrere Stunden, in die Versuchsvoliere verbracht. Tauben (*Columba livia*) leben gewöhnlich im Schwarm (GOODWIN 1967) und es bedeutet für sie zunächst einmal eine ungewohnte und damit stressbesetzte Situation, allein in einem abgeschlossenen Gehege zu sein, ohne direkten Kontakt zu Artgenossen. Diese Habituerungs-Sitzungen im Schwarm dienten deshalb vor allem dazu, die Tiere möglichst stressfrei an die Versuchsvoliere zu gewöhnen.

Den Tauben wurde dazu Futter in der Voliere geboten. Das Futter wurde einerseits oben auf den Sand sämtlicher 48 Becher gelegt, und andererseits auch unter einer Sandschicht in alle Becher gefüllt. Die Tauben sollten auf diese Art eine positive Verknüpfung mit der Versuchsarena herstellen und gleichzeitig erlernen, mit dem Schnabel im Sand der Becher nach Futter zu suchen. Zur Eingewöhnung fanden insgesamt vier solcher Habituerungssitzungen an aufeinander folgenden Tagen statt. Sie dauerten jeweils 1,5 bis 3 Stunden.

2.6. Erlernen der Futterverstecke und Einteilung der Versuchstiergruppen

Nach dieser Eingewöhnungsphase im Schwarm begann das Training zum Erlernen bestimmter Orte, so genannter Zielbecher, die vom Experimentator verstecktes Futter enthielten. Dazu wurden die Tauben in vier verschiedene Gruppen eingeteilt. Die Tiere einer jeden Gruppe erlernten jeweils, eine bestimmte Anordnung von Zielbechern aufzusuchen.

Die im Frühjahr 1994 geborenen Tauben wurden zu Beginn des Trainings in zwei Gruppen, bestehend aus jeweils 14 Tieren, eingeteilt. Je nach Gruppenzugehörigkeit bekamen die Vögel, jeweils eine andere Anordnung von Bechern zugeteilt.

Für die 14 Vögel der Gruppe 123, mit denen das Training begonnen wurde, befand sich das versteckte Futter in den Bechern 1, 2 und 3. Jede Taube bekam dabei einen unterschiedlichen Sektor zugeteilt. Für die anfänglichen 14 Tauben der Gruppe 356 befand sich das versteckte Futter in den Bechern 3, 5 und 6. Auch hier wurde für jeden Vogel ein unterschiedlicher Zielsektor gewählt.

Die im Frühjahr 1995 geborenen Tiere wurden ebenfalls in zwei Gruppen eingeteilt. Pro Gruppe standen hier jeweils 12 Ausgangstiere zur Verfügung. Für die 12 Tiere der Gruppe 136 befand sich das Futter in den Zielbechern 1, 3, und 6. Für Gruppe 256 befand sich das versteckte Futter jeweils in den Zielbechern 2, 5, und 6. Die Einzeltiere bekamen auch bei diesen beiden Gruppen jeweils unterschiedliche Sektoren zugeteilt, in denen sich das versteckte Futter befand. Die Futterbelohnung bestand für alle Tauben aus den vier Gruppen aus drei Maiskörnern pro Zielbecher.

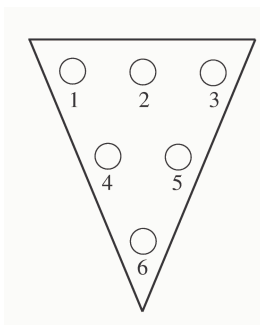


Abbildung 3: Bechernummerierung

Das Dreieck symbolisiert einen beliebigen Sektor der Voliere, da die Becherverteilung in jedem Sektor gleich ist. Kreissymbole = die sechs Becher eines Sektors; Ziffern unterhalb der Becher = Bechernummerierung.

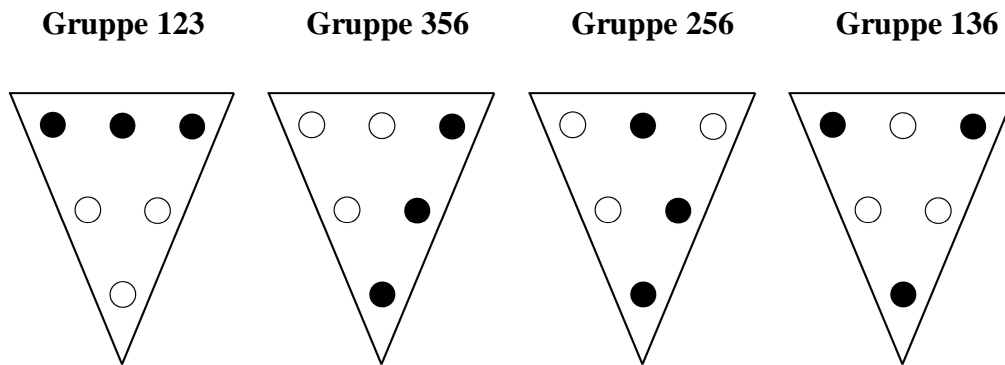


Abbildung 4: Einteilung der Zielbecher für die vier Gruppen

Dreiecke = die jeweiligen Zielsektoren der vier Taubengruppen; ungefüllte Kreissymbole = mit Sand gefüllter Becher ohne Futter; gefüllte Kreissymbole = mit Sand gefüllte Becher, die unter der Sandschicht jeweils drei Maiskörnern enthalten („Zielbecher“).

Erklärung:

Für Gruppe 123 befand sich das versteckte Futter im Becher Nr. 1, im Becher Nr. 2 und im Becher Nr. 3.

Für Gruppe 356 befand sich das versteckte Futter im Becher Nr. 3, im Becher Nr. 5 und im Becher Nr. 6.

Für Gruppe 256 befand sich das versteckte Futter im Becher Nr. 2, im Becher Nr. 5 und im Becher Nr. 6.

Für Gruppe 136 befand sich das versteckte Futter im Becher Nr. 1, im Becher Nr. 3 und im Becher Nr. 6.

Alle Versuchstauben, hatten nun zwei Lernaufgaben zu absolvieren:

1. Die Tätigkeit des Grabens nach unter dem Sand verborgenem Futter.
2. Die Lokalisation der Zielbecher in der Voliere.

Zum Erlernen der Zielbecher-Lokalität müssen die Tauben zunächst erlernen, unter der Sandoberfläche nach Futter zu graben. Dabei haben Erfahrungen vorhergehender Untersuchungen gezeigt, dass es den Tauben offensichtlich Probleme bereitet, das Graben im Sand der Becher zu erlernen. Obwohl Tauben schon im Freiland beobachtet wurden, die unter einer Sandschicht Körner ausgruben um diese zu fressen (W.WILTSCHE pers. Mitteilung). Vor jedem Lernversuch wurden alle Tauben einen Tag bei reduziertem Futter gehalten, zusätzlich wurde ca. 24 Stunden vor den Lernversuchen eventuell vorhandenes Restfutter entfernt. Auch wurden alle Tauben während dieser Zeit mit einem Mais Korn-freien Futter gefüttert, um den Anreiz auf die Maiskörner-Suche zu erhöhen.

Die Tauben wurden jeweils einzeln in die Voliere gelassen und bekamen zunächst oben auf der Sandschicht der drei Zielbecher eines bestimmten Sektors, im folgenden als „Zielsektor“ bezeichnet, Futter angeboten. Das Futter, drei Maiskörner, wurde in den folgenden Versuchen, von Sitzung zu Sitzung, immer tiefer in den Sand eingegraben.

So lernten die Tiere nach und nach die Maiskörner durch Grabbewegungen freizulegen und sich dabei durch das sukzessive Nicht-mehr-sichtbar-sein der Maiskörner, deren Lage in der Voliere und damit auch die Orte der Zielbecher einzuprägen. Dieses vorbereitende Training wurde solange durchgeführt, bis die einzelnen Tauben in der Lage waren, die korrekten Becher im Zielsektor aufzusuchen und das vollständig mit Sand bedeckte Futter auszugraben.

Um einen möglichen Einfluss von Vorerfahrung auszuschließen, behielt jede Taube den einmal zugeteilten Sektor und die zugeteilten Becher bei. Außerdem waren die Tauben vor Beginn dieser Versuchsserie noch nie in einer ähnlichen Versuchsarena und völlig unerfahren in Bezug auf diese oder ähnliche Verhaltensexperimente.

2.7. Versuchsdurchführung und Datenerfassung

Vor jedem Versuch wurde verstreuter Sand vom vorhergehenden Versuch und hereingefallenes Laub entfernt. Zusätzlich wurde auf den Boden der Voliere dünn Sand verstreut, um Unebenheiten, die eventuell als Orientierungsmarke hätte dienen können, zu überdecken (die Positionen der einzelnen Becher blieben dabei sichtbar).

Die Versuchstauben wurden einzeln in einer blickdichten Pappkiste zur Arena transportiert und in die Mitte der Arena unter eine hochziehbare Box (Startbox) gesetzt. In dieser völlig blickdichten Startbox verblieb die Taube für ungefähr eine Minute, bis die Box von außerhalb der Voliere, nach oben gezogen wurde und das Tier in die Arena entließ. Durch diese Prozedur hatten alle Versuchstauben die gleiche Startposition aus der Mitte der Arena. Eine Richtungsbeeinflussung durch den Einsatzvorgang wurde somit verhindert.

Da die Tauben gut an Menschen gewöhnt waren, konnte die Beobachtung vom Rand der Voliere aus erfolgen. Um die Beobachtungsposition als eventuelle Orientierungsmarke auszuschließen, wurde der Standpunkt des Beobachters von Versuch zu Versuch und auch teilweise während des Versuchs gewechselt.

Die Protokollierung erfolgte mit Hilfe eines Protokollbogens auf dem außer dem Versuchsgeschehen auch die Wetterparameter protokolliert wurden. Es wurde unter anderem notiert, in welchem Sektor sich das Tier aufhielt und welche Becher in welcher Reihenfolge von den Tieren aufgesucht wurden. Dabei wurde für die spätere Auswertung nur der jeweils erste Besuch eines Bechers gewertet, da der Becher sich nach dem Besuch durch verstreuten Sand von den anderen Bechern unterschied.

Die Taube wurde solange in der Arena beobachtet, bis sie entweder alle drei Zielbecher gefunden hatte oder nach längstens 10 Minuten Aufenthalt in der Voliere ohne Aktivität, da in solchen Fällen erfahrungsgemäß auch später keine Aktivität mehr gezeigt wurde. Nach dem Versuch wurde die Taube in die Türschleuse gelockt und konnte dann meist problemlos mit der Hand ergriffen werden um sie aus der Voliere zu entfernen. Anschließend wurde dann wie oben beschrieben der Volierenboden für die nächstfolgende Taube präpariert.

Die Versuche fanden jeweils zu unterschiedlichen Tageszeiten statt. Dabei wurden die Tiere in täglich wechselnder Reihenfolge in die Versuchsvoliere gesetzt, so dass jedes einzelne Tier die Möglichkeit hatte, zu unterschiedlichen Zeiten und Sonnenständen seine Zielbecher aufzusuchen und damit auch den Verlauf der Sonnenbahn über den Tag kennen lernen konnte.

2.8. Versuchsbedingungen

Trainingsversuche (T)

Als Trainingsversuch wurden alle Versuche gezählt, in denen eine Taube ohne jegliche Behandlung die drei vergrabenen Maiskörner in den Zielbechern des ihr zugeteilten Sektors finden sollte. Die Tauben befanden sich zwischen den einzelnen Versuchen, die meist an aufeinanderfolgenden Tagen (siehe: „Versuchspause“) stattfanden, in ihrem Wohnschlag.

Trainingsversuche mit vorhergehender Versuchspause

Um die zeitliche Stabilität des Ortsgedächtnisses zu testen, wurde zwischen den Tagen, an denen Trainingsversuche stattfanden, auch Tage, an denen keine Versuche stattfanden, eingeschoben. Die versuchsfreie Zeit variierte dabei und wird bei den entsprechenden Ergebnissen jeweils angegeben.

Clockshiftversuche (CS)

Unter dieser Versuchsbedingung versteht man Versuche, für welche die innere Uhr der Versuchstiere verstellt wird. Dies geschieht, indem die Tiere sechs Tage lang in einem von dem natürlichen Tageslicht abgeschotteten Raum, einer veränderten Photoperiode ausgesetzt werden. In der hier vorliegenden Untersuchung wurde das Licht sechs Stunden vor dem natürlichen Sonnenaufgang an und sechs Stunden vor dem natürlichen Sonnenuntergang ausgeschaltet. Die innere Uhr der Versuchstauben wurde auf diese Weise um sechs Stunden vorverstellt („fast-shift“). Führt man eine solche Vorverstellung der inneren Uhr mit Brieftauben durch, reagieren die Tauben in Verfrachtungsexperimenten mit einer entsprechend gegen den Uhrzeigersinn geänderten Abflugrichtung (SCHMIDT-KOENIG 1958, 1961).

Ein zeitumgestimmter Vogel kennt zwar die Heimrichtung, macht allerdings einen voraussagbaren Fehler, bei der Festlegung dieser Richtung im Raum. Die voraussagbare Abweichung der zeitumgestimmten Vögel entspricht ungefähr 15° pro Stunde Verstellung der inneren Uhr, sie kann allerdings, je nach Tages- und Jahreszeit zu der das jeweilige Experiment durchgeführt wird, erheblich differieren (R.WILTSCSKO et al. 2000).

Die Tauben der hier vorgestellten Untersuchung, blieben zu dieser Zeit in ihrem gewohnten Haltungsinnenraum, der vom Tageslicht abgeschirmt wurde. Nachdem die innere Uhr der Brieftauben in dieser Form manipuliert war, fanden die sogenannten Clockshiftversuche (Zeitumstimmungsversuche) statt. Die Tauben wurden dazu, während der überschneidenden Hellzeit des künstlichen und des natürlichen Tages, in der Voliere getestet. Die dazu versteckten Maiskörner befanden sich nicht nur im jeweiligen Zielsektor, sondern auch in dem um 90° gegen den Uhrzeigersinn versetzten Sektor in der Versuchsvoliere. Dieser Sektor wird im Folgenden als „Clockshiftsektor“ bezeichnet. Der Clockshiftsektor ist also der Sektor, in dem die Tauben das für sie versteckte Futter erwarten sollten, wenn sie bei der Richtungsfindung in der Voliere den Sonnenkompass nutzen und entsprechend der Vorverstellung ihrer inneren Uhr um sechs Stunden, eine Abweichung der mittleren Probenrichtung, von zirka 90° zeigen würden.

Kontrollversuche (KO)

Die Durchführung dieser Versuche sollte Aufschluss darüber geben, ob die Vorbereitung der Tauben auf die Clockshiftexperimente eventuell einen Einfluss auf die Versuchstiere hatte. Dazu verweilten die Tauben, wie beim Clockshift, sechs Tage lang in ihrem gewohnten Haltungsinnenraum und durften, ebenso nicht in die Aussenvoliere. Während dieser Zeit hatten die Tiere genau wie bei der Vorbereitung zum Clockshift demnach keine Sicht auf die Sonne. Das Licht im Haltungsraum wurde allerdings entsprechend der natürlichen Photoperiode geschaltet.

Kontrollversuche nach Clockshift (KOnCS)

Nach den Clockshiftversuchen nahmen die Vögel wiederum sechs Tage an keinen Versuchen teil. Sie befanden sich während dieser Zeit in ihrem Haltungsraum mit freiem Zugang zur Aussenvoliere und damit freier Sicht auf die Sonnenbahn. In diesen sechs Tagen sollte sich ihre innere Uhr wieder auf die natürliche Zeit einstellen. Anschließend wurden die Tauben wieder in der Voliere getestet. Hierzu befanden sich die versteckten Maiskörner ausschließlich im jeweiligen Zielsektor der Tiere.

Die Experimente unter den verschiedenen Versuchsbedingungen fanden für zwei der Taubengruppen sowohl bei offener, als auch bei mit LKW-Plane verhängter Voliere statt. (siehe auch Kapitel 2.3.1.)

2.9. Statistische Methoden

2.9.1. Allgemeine Verfahren

Binomialverteilung

$B(x, n, p)$

x = Anzahl der günstigen Ereignisse

n = Anzahl der unabhängigen Zufallsexperimente

P = Wahrscheinlichkeit für den günstigen Ausgang des Experiments

Die Binomialverteilung wird bei Problemstellungen verwendet, bei denen eine feste Anzahl an Tests oder Versuchen vorhanden ist und auf die folgende Bedingungen zutreffen: Jeder Versuch kann nur eines der Ergebnisse „Erfolg“ oder „Mißerfolg“ haben. Die Versuche sind voneinander unabhängig, und die Erfolgswahrscheinlichkeit ist während des gesamten Experimentes konstant.

Die Binomialverteilung entspricht in einem Urnenmodell dem Ziehen von x roten Kugeln bei n -maligem Ziehen, wobei die Kugeln nach dem Ziehen wieder in die Urne zurückgelegt werden. Das Verhältnis von roten zu weißen Kugeln gibt die Wahrscheinlichkeit (p) für den günstigen Ausgang des Experiments an.

Beispiel:

Beim Werfen einer Münze ist nur eines der beiden Ergebnisse „Kopf“ oder „Zahl“ möglich. Die Wahrscheinlichkeit, dass ein Wurf das Ergebnis „Kopf“ hat, ist 0,5. Die Wahrscheinlichkeit, dass genau sechs von zehn Würfeln das Ergebnis „Kopf“ haben, ist 0,21 (SACHS 1984).

Hypergeometrische Verteilung

$H(N, M, n)$

N = Umfang der Grundgesamtheit

M = Anzahl der in der Stichprobe zu erzielenden Erfolge

x = Anzahl der in der Stichprobe erzielten Erfolge

n = Umfang der Stichprobe

$$P(X = x) = h(x, n, M, N) = \frac{\binom{M}{x} \binom{N-M}{n-x}}{\binom{N}{n}}$$

Die Hypergeometrische Verteilung berechnet die Wahrscheinlichkeit, in einer Stichprobe mit gegebenem Umfang eine bestimmte Anzahl von Beobachtungen zu erhalten. Zur Berechnung dieser Wahrscheinlichkeit sind die folgenden Angaben erforderlich: Die Anzahl der in der Stichprobe zu erzielenden Erfolge, der Umfang der Stichprobe, die Anzahl der in der Grundgesamtheit zu erzielenden Erfolge sowie der Umfang der Grundgesamtheit. Die Hypergeometrische Verteilung wird für Problemstellungen eingesetzt, bei denen eine endliche (begrenzte) Grundgesamtheit vorliegt und jede Beobachtung entweder ein Erfolg oder ein Mißerfolg sein kann und bei denen jede Teilmenge eines bestimmten Umfangs mit gleicher Wahrscheinlichkeit gewählt wird.

Die Hypergeometrische Verteilung entspricht in einem Urnenmodell dem Ziehen von M roten von insgesamt N Kugeln bei n -maligem Ziehen, wobei die Kugeln nach dem Ziehen nicht wieder in die Urne zurückgelegt werden.

Beispiel:

Die Tauben haben die Möglichkeit, von insgesamt 48 Bechern genau drei Becher zu finden, in denen Futter versteckt ist. Sucht die Taube in fünf Bechern, von denen in nur drei Bechern Futter ist, so gibt die Hypergeometrische Verteilung an, wie hoch die Wahrscheinlichkeit ist, dass die Taube nun die drei mit Futter gefüllten Becher per Zufall gefunden hat (SACHS 1984).

Medianwert

Der Medianwert ersetzt bei schiefen Verteilungen und Ungleichverteilung der Werte das arithmetische Mittel. Bei ungerader Anzahl der Einzelwerte ist der Medianwert der mittlere der nach Größe geordneten Einzelwerte. Bei gerader Anzahl der Einzelwerte ist er das arithmetische Mittel der beiden in der Mitte stehenden Einzelwerte (SACHS 1982).

Chi²-Test

Mit dem Chi²-Test ist nachprüfbar, ob sich zwei Verteilungen voneinander unterscheiden oder ob Gleichverteilung der Stichproben vorliegt (SACHS 1984).

Vorzeichen-Test (VT)

Hiermit wird überprüft, ob die Differenzen, die sich für einen bestimmten Parameter ergeben, zufällig verteilt sind, oder einer signifikanten Regelmäßigkeit unterliegen (SACHS 1984).

Wilcoxon-Test (WIL)

Dieser Test ist ein Vorzeichen-Rang-Test und wird für den Vergleich zweier verbundener Stichproben eingesetzt. Hierfür werden Differenzen zwischen Beobachtungswerten gebildet und in eine Rangfolge gebracht. Wird die Nullhypothese abgelehnt, kann den beiden Stichproben eine unterschiedliche Verteilung zugrunde liegen. Er ist für normalverteilte wie auch für nicht-normalverteilte Differenzen verwendbar (SACHS 1984).

Mann-Whitney-U-Test (MW)

Dieser nicht-parametrische Test prüft, ob sich Verteilungen wie Aktivität oder Vektorlänge in ihrem Medianwert unterscheiden. Dabei geben die ersten und dritten Quartile die Grenzen, in denen sich die Hälfte aller Werte befindet, an. Sie sind somit ein Maß für die Streuung der Einzelwerte um den Medianwert (SIEGEL 1956).

Der Spearmansche Rangkorrelationskoeffizient

Testet auf Zusammenhänge zwischen nicht normal verteilten Reihen einer beliebigen stetigen Verteilung. Allgemein ist der Korrelationskoeffizient eine Maßzahl für Stärke und Richtung eines linearen Zusammenhangs. Er kann Werte zwischen -1 und $+1$ annehmen (SACHS 1984).

2.9.2. Kreisstatistische Verfahren

Mittlere Probenrichtung (α)

Der Mittelwinkel gibt an, in welcher Richtung die meisten Proben einer Taube gemacht wurden, und damit die mittlere Probenrichtung. Die mittlere Probenrichtung einer Stichprobe wird mit Hilfe von Vektoraddition ermittelt.

Vektorlänge (r)

Die Länge des Vektors ist ein Maß für die Genauigkeit der Proben eines Vogels. Dieser Wert kann zwischen 0 und 1 liegen. Je größer er ist, um so näher liegen die einzelnen Proben des Vogels beisammen. Ein Wert von 1 bedeutet, dass keine Streuung vorliegt. In diesem Fall wurden alle Proben in einem Sektor gemacht. Ein Wert nahe 0 bedeutet eine große Streuung und damit eine schlechtere Orientierung des Vogels.

Rayleigh-Test (RA)

Mit diesem Test wird überprüft, ob eine zufällige Verteilung der Proben über die Voliere oder eine bevorzugte mittlere Probenrichtung (Mittelwinkel) vorliegt (BATSCHELET 1965).

Watson-Williams-Test (WW)

Mit diesem parametrischen Test kann nachgeprüft werden, ob sich die mittleren Probenrichtungen zweier Stichproben signifikant voneinander unterscheiden. Voraussetzungen für die Anwendung dieses Tests sind Normalverteilung, Streuungsgleichheit und Vektorlängen von mindestens 0,65 (BATSCHELET 1981).

Irrtumswahrscheinlichkeit

Ergeben die statistischen Tests, dass eine Aussage mit hoher Wahrscheinlichkeit zutrifft, bezeichnet man sie als signifikant. Bei jedem Test wird eine Irrtumswahrscheinlichkeit mit einem Wert p angegeben. Ist p zum Beispiel $< 0,05$ bedeutet dies, dass eine getroffene Aussage statistisch gesehen in 95% der Fälle zutrifft. Ist beispielsweise $p < 0,001$, so bedeutet dies, dass die betreffende Aussage statistisch gesehen in 99,999% der Fälle zutrifft und die Nullhypothese verworfen werden muss (SACHS 1984).

Die Auswertung der Ergebnisse fand an Computern der Arbeitsgruppe von Prof. Dr. Wolfgang Wiltschko statt. Dabei wurden die PC-Programme SPSS und Microsoft Excel verwendet.

2.10. Verwendete Abkürzungen

α	Mittelwinkel (mittlere Probenrichtung)
$\Delta \alpha$	Differenz der Mittelwinkel
CS	Clockshiftversuche bei offener Voliere
CSV	Clockshiftversuche bei verhängter/abgeschirmter Voliere
Gr.	Gruppe
KO	Kontrollversuche bei offener Voliere
KOV	Kontrollversuche bei verhängter/abgeschirmter Voliere
KOnCS	Kontrollversuche nach Clockshift
KOnCSV	Kontrollversuche nach Clockshift bei verhängter/abgeschirmter Voliere
MW	Man-Withney-U-Test
N	Anzahl der Versuche (bzw. Anzahl der Individuen)
ns	nicht signifikant
p	Irrtumswahrscheinlichkeit
r	Vektorlänge
Δr	Differenz der Vektorlänge
RA	Rayleigh-Test
Sign.	Signifikanz Niveau
Tsosi	Trainingsversuche bei Sonne sichtbar bei offener Voliere
Tnisi	Trainingsversuche bei Sonne nicht sichtbar bei offener Voliere
TVsosi	Trainingsversuche bei Sonne sichtbar bei verhängter/ abgeschirmter Voliere
TVnisi	Trainingsversuche bei Sonne nicht sichtbar bei verhängter/ abgeschirmter Voliere
V	Vorzeichen-Test
WIL	Wilcoxon-Test
WW	Watson-Williams-Test

Signifikanzschränken:

*	= $p < 0,05$
**	= $p < 0,01$
***	= $p < 0,001$

3. Ergebnisse

3.1. Lernverhalten

3.1.1. Erlernen der Aufgabe

Vor Beginn der Versuchsreihe wurden die Tauben darauf trainiert, die drei Zielbecher mit dem für sie versteckten Futter in der Voliere aufzufinden. Die Tauben mussten dazu lernen, unter Sand verborgenes Futter auszugraben und sich die Lage der Zielbecher im Raum einprägen. Zum Erlernen des Aufsuchens der Zielbecher wurde den Tauben anfangs offen das Futter auf jeden Zielbecher gelegt. In diesen sogenannten Lerndurchgängen wurde nun das Futter sukzessive immer weiter eingegraben. Dabei wurde in unregelmäßigen Abständen getestet, ob die Tauben bereits in der Lage waren, das vollständig vom Sand bedeckte Futter zu finden. Einige Tauben, mit denen die Lerndurchgänge begonnen wurden, erreichten auch nach einer Anzahl von 30 Durchgängen das Lernziel nicht. Diese wurden für die weiteren Versuche nicht verwendet. Innerhalb der vier Versuchsgruppen erlernten unterschiedlich viele Tauben die gestellte Aufgabe.

Gruppe	Anzahl der Tauben zu Beginn der Lerndurchgänge	Anzahl der verbleibenden Tauben pro Gruppe	Prozentualer Anteil der Tauben die gelernt haben	Anzahl Lerndurchgänge (Medianwerte)
123	14	11	79%	19
356	14	7	50%	15
136	12	7	58%	20
256	12	7	58%	16

Tabelle 1:
Lerndurchgänge und Anzahl erfolgreich gelernter Tauben.

Von Gruppe 136 und 256 erlernten jeweils etwas mehr als die Hälfte der Tauben die gestellte Aufgabe und bei Gruppe 356 genau die Hälfte der ursprünglich trainierten Tiere. Gruppe 123 stellt hierbei offensichtlich eine Ausnahme dar, denn von dieser Gruppe erlernten fast alle Tauben die Aufgabe.

Die Tauben, die in der vorgegebenen Zeit die Aufgabe erlernten, brauchten dazu unterschiedlich viele Lerndurchgänge, bis sie in der Lage waren, das vollständig vergrabene Futter bzw. die drei Zielbecher aufzufinden. Die Tauben der Gruppen 356 und 256 benötigten die wenigsten Lerndurchgänge. Die Tauben der Gruppe 123 mussten 19 Lerndurchgänge, und die Tauben der Gruppe 136 insgesamt 20 Lerndurchgänge durchlaufen, um sich die Futterorte zu merken.

3.1.2. Lernerfolg und Genauigkeit

Nachdem die Tauben diese Aufgabe gelernt hatten, wird im Folgenden der Frage nachgegangen, ob sich im ersten Teilabschnitt der Trainingsversuche eine weitere Verbesserung des Probenverhaltens beobachten lässt.

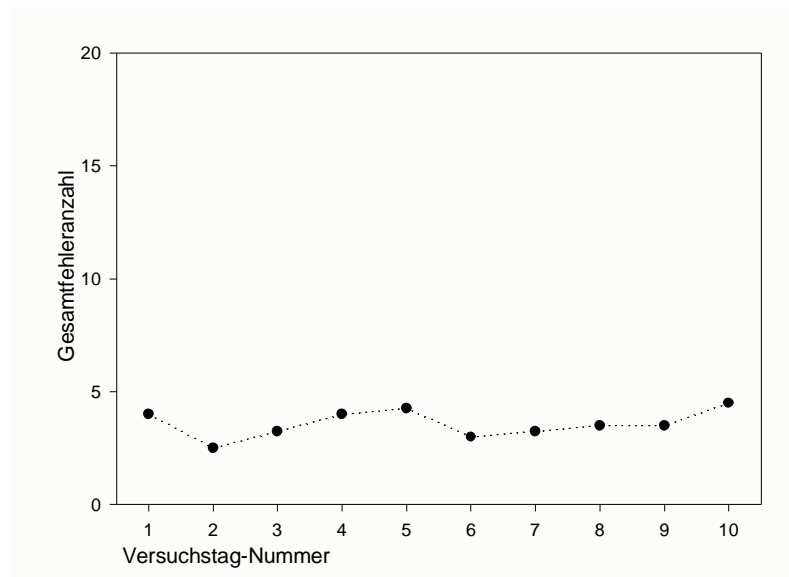


Abbildung 5:

Gesamtfehleranzahl zu Beginn der Trainingsphase.

Punkte = Mediane Gesamtfehleranzahl aller Tauben während der ersten 10 Versuchstage.
(Versuchstage = Einem Datum wurde entsprechend eine Versuchstag-Nummer zugeteilt).

Auch bei der Betrachtung der Fehleranzahlen, zeigt sich in der ersten Versuchsphase, durch wiederholte Trainingsversuche in der Voliere, keine weitere Verbesserung des Probenverhaltens. Zwischen den Gruppen zeigen sich keinerlei Unterschiede, so dass sich ebenso kein Zusammenhang zwischen dem Schwierigkeitsgrad der Aufgabe und einem zusätzlichen Training erkennen lässt.

Da offensichtlich keine Verbesserung der Orientierung zu Anfang der Versuchsserie stattfindet, werden im Folgenden alle Versuche, die nach der Lernphase unter gleichen Bedingungen durchgeführt wurden, zusammengefasst.

Um zu verdeutlichen, dass es keinen Zusammenhang zwischen der benötigten Anzahl der Lerndurchgänge und der, während der Versuche gezeigten Gesamtfehleranzahl gibt, werden diese miteinander korreliert. Es wird hierzu die mediane Gesamtfehleranzahl jeder Taube unabhängig von ihrer Gruppenzugehörigkeit während der Trainingversuche bei sichtbarer Sonne (Tsosi) herangezogen.

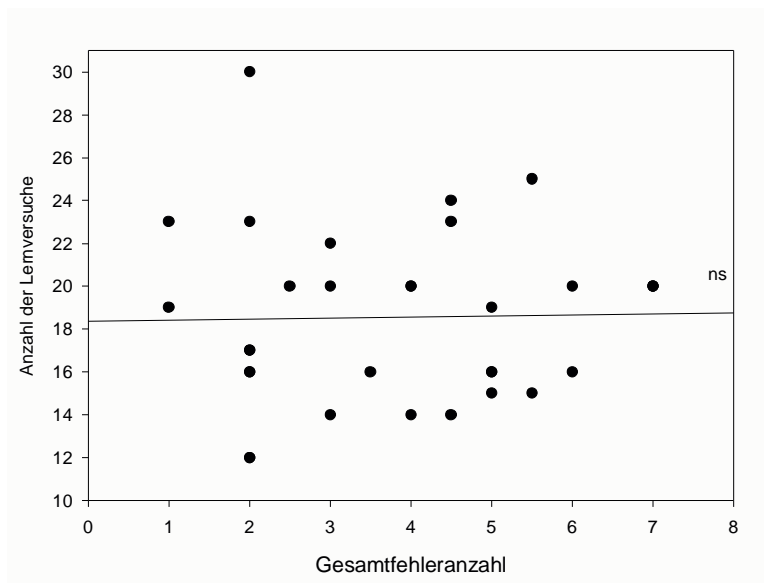


Abbildung 6:

Korrelation der Lernversuche mit der Gesamtfehleranzahl.

Punkte = Tauben der verschiedenen Gruppen; Linie = Regressionsgerade; ns = nicht signifikant ($r = 0,15$); Gesamtfehleranzahl = die mediane Fehleranzahl der Individuen von Versuchsbeginn an bis zum Auffinden des 3. Zielbechers während der Versuchsbedingung Training bei Sonne sichtbar; Lernversuche = Versuche bis die Tauben in der Lage waren, die drei Zielbecher mit vollständig vergrabenerm Futter zu finden.

Die Korrelation zeigt, dass es tatsächlich keinen Zusammenhang zwischen der Lerngeschwindigkeit, gemessen an der Anzahl der Lerndurchgänge und der späteren Anzahl der Gesamtfehler gibt. Auch Individuen, die eine relativ hohe Anzahl von Lerndurchgängen benötigen, sind später bei den Versuchen gut orientiert und damit in der Lage, die drei Zielbecher mit wenigen Fehlern aufzusuchen.

3.2. Wiederfindeverhalten

3.2.1. Versuchsdauer

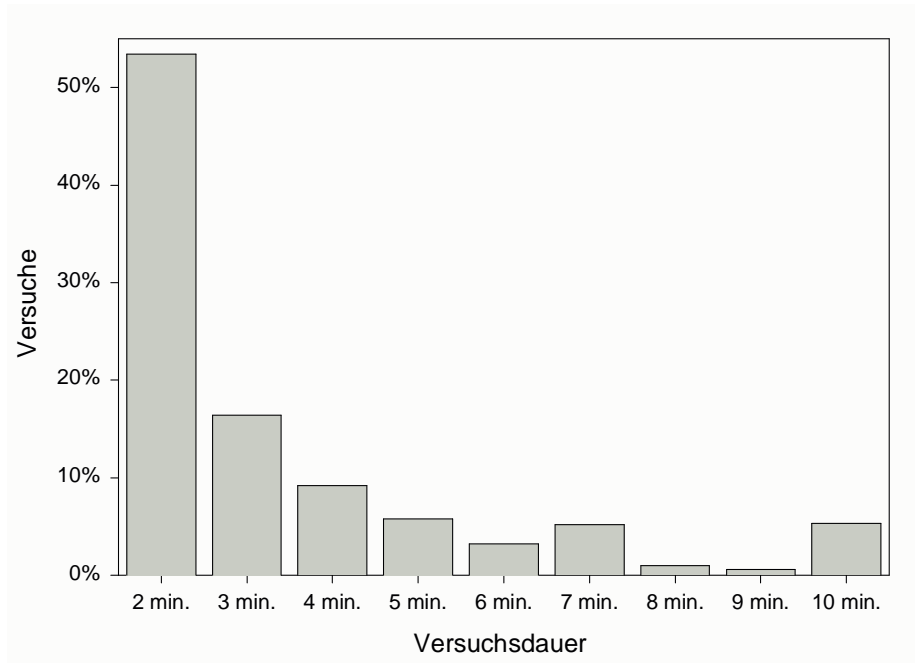


Abbildung 7:
Verteilung der Versuchsdauer.

x-Achse: Versuchsdauer in Minuten; y-Achse: Versuchsanzahlen in Prozent; min. = Minuten.

Nachdem die Tauben in der Lage waren, das vollständig von Sand bedeckte Futter aufzufinden, begannen die Versuche zum Ortsgedächtnis. Die maximale Versuchszeit betrug 10 Minuten. Fand die Taube in dieser vorgegebenen Zeit die drei Zielbecher nicht, wurden die noch fehlenden Becher protokolliert und der Versuch abgebrochen. In über 50% der Versuche werden die drei Zielbecher in weniger als zwei Minuten aufgefunden. In weiteren 16% benötigen die Tauben nur bis zu drei Minuten. Bei insgesamt nur 15% aller durchgeführten Versuche benötigen die Tauben über fünf Minuten um alle drei Zielbecher aufzufinden.

3.2.2. Verteilung der Proben

Die Tauben hatten während der Versuche die Möglichkeit, in allen acht Sektoren der Voliere zu proben. Die folgende Abbildung stellt dar, in welchen Bereichen der Voliere am häufigsten von den Tauben geprobt wurde.

Um die Ergebnisse der verschiedenen Vögel vergleichen zu können, erhalten alle Sektoren Winkelgradzahlen im Raum zugeteilt. Der Zielsektor einer jeden Taube erhält den Winkel 360° .

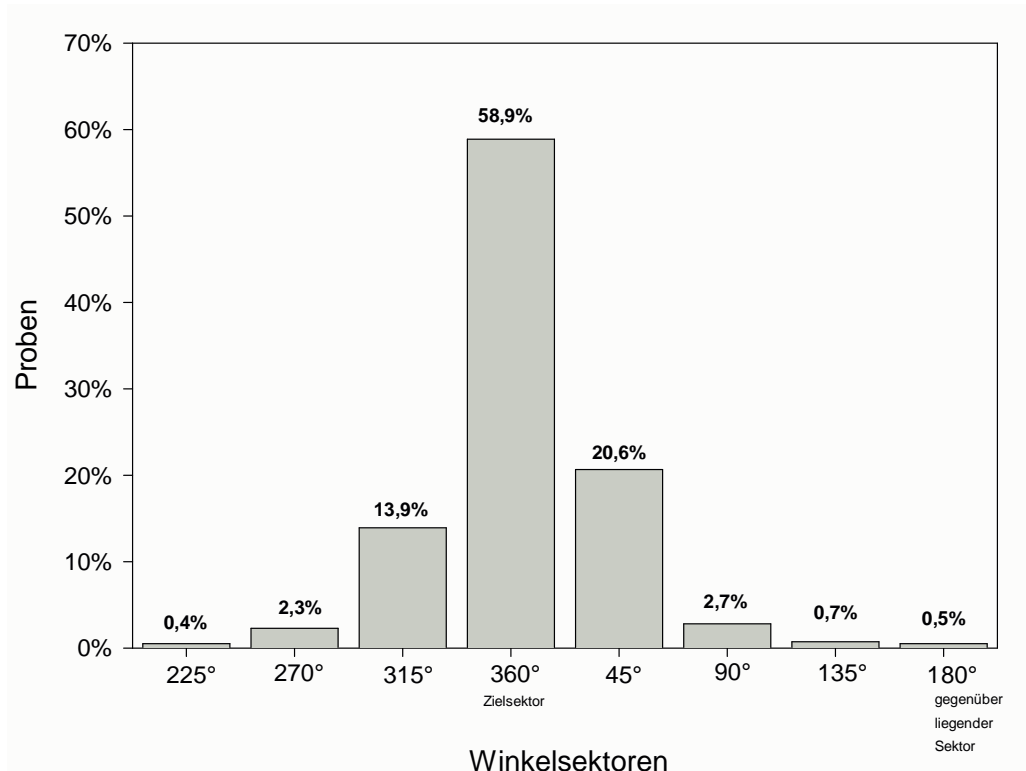


Abbildung 8:

Verteilung der Proben auf die Sektoren.

x-Achse = Winkelsektoren der Voliere; y-Achse = Probenanzahl in Prozent während aller Versuche.

Der größte Teil der Proben liegt in einem engen Bereich um den Zielsektor herum. Über die Hälfte aller Proben werden im Zielsektor, in dem sich die drei mit Futter gefüllten Becher befinden, gemacht. Auch in den beiden angrenzenden Sektoren proben die Tiere verhältnismäßig oft. Deutlich zu sehen ist dabei, dass die beiden angrenzenden Sektoren unterschiedlich bevorzugt werden. Im rechts neben dem Zielsektor angrenzenden Sektor werden zirka 20% der Proben gemacht, während auf den links angrenzenden Sektor nur 13,9% der Proben entfallen. Diese Asymmetrie lässt sich allerdings mit dem Versuchsdesign erklären, da sich der größere Anteil der Zielbecher am rechten Rand des Zielsektors befindet. Die restliche Probenanzahl verteilt sich relativ gleichmäßig auf die weiteren Sektoren. Am wenigsten geprobt wird in den drei dem Zielsektor gegenüberliegenden Sektoren.

3.2.3. Fehlerhäufigkeiten

Die Tauben haben in der Versuchsvoliere die Möglichkeit, bis maximal 45 Fehler zu machen um die drei Zielbecher aufzufinden. Die Gesamtfehleranzahl setzt sich demnach aus den Fehlern, die von Beginn des Versuchs an bis zum Auffinden des dritten Zielbechers von den Tauben gemacht werden, zusammen. Die folgende Grafik stellt die prozentuale Verteilung der verschiedenen vorgekommenen Gesamtfehleranzahlen während aller durchgeführten Versuche dar.

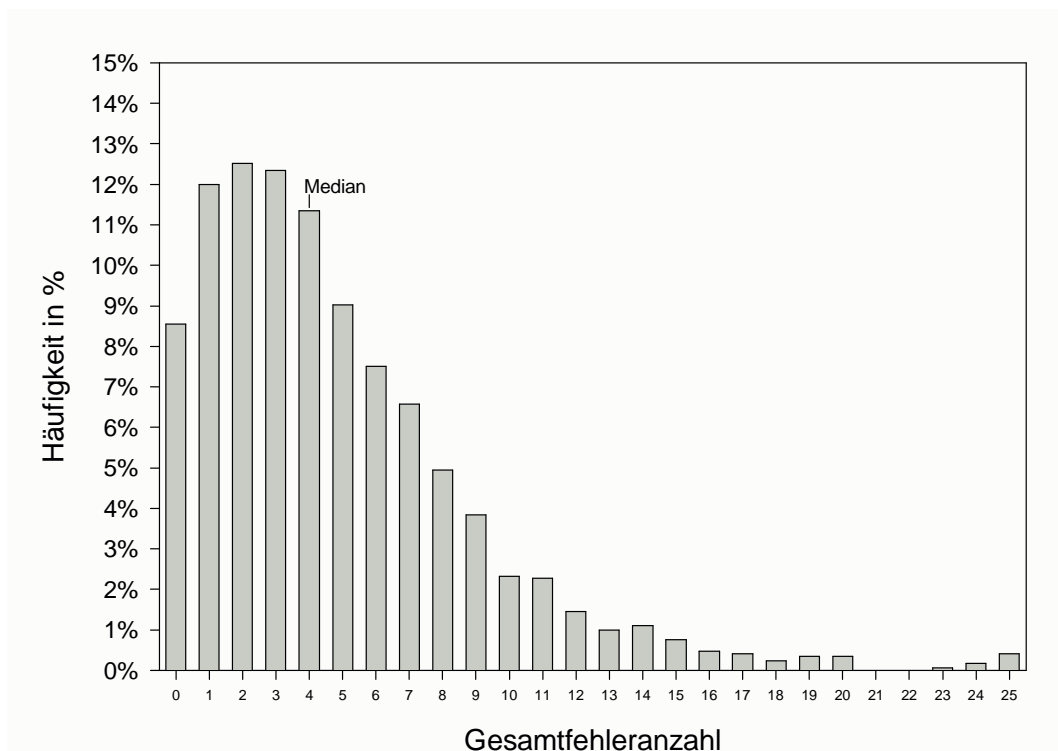


Abbildung 9:
Häufigkeitsverteilung der Gesamtfehleranzahl.

x-Achse: Gesamtfehleranzahl aller Tauben während aller durchgeführten Versuche; y-Achse: Häufigkeit in Prozent; Median = Median Wert.

Die Verteilung der Gesamtfehleranzahlen zeigt, dass die Tauben bei den meisten Versuchen sehr wenige Fehler machen, um die drei Zielbecher aufzusuchen. In 90% aller Versuche machen die Tauben weniger als 10 Fehler. In 41% der Fälle zeigen die Tauben zwischen fünf und 18 Fehlern und nur in 1,3% der Fälle mehr als 18 Fehler. Ausschließlich bei diesen 1,3% machen die Tauben so viele Fehler, dass nicht mehr mit Sicherheit gesagt werden kann, dass das Auffinden der Zielbecher nicht zufällig ist.

3.2.4. Fehlerhäufigkeiten der Gruppen

Um zu überprüfen, ob alle 32 Versuchstauben in der Lage sind, in einer Versuchsarena aus 48 Bechern drei Zielbecher mit Hilfe des Ortsgedächtnisses gezielt aufzufinden, wird die mediane Anzahl der Gesamtfehler, die von den einzelnen Tauben der vier verschiedenen Gruppen in der Voliere gemacht werden, betrachtet. Dazu soll insbesondere der Frage nachgegangen werden, ob ein zufälliges Auffinden der Verstecke ausgeschlossen werden kann. Die hierzu betrachteten Trainingsversuche fanden bei sichtbarer Sonne und offener Voliere statt. Die Tauben hatten demnach freie Sicht auf die Landmarken der Umgebung der Voliere. Nach ihrer Gruppenzugehörigkeit sortiert, werden hierzu die Daten aller 32 Versuchstauben dargestellt.

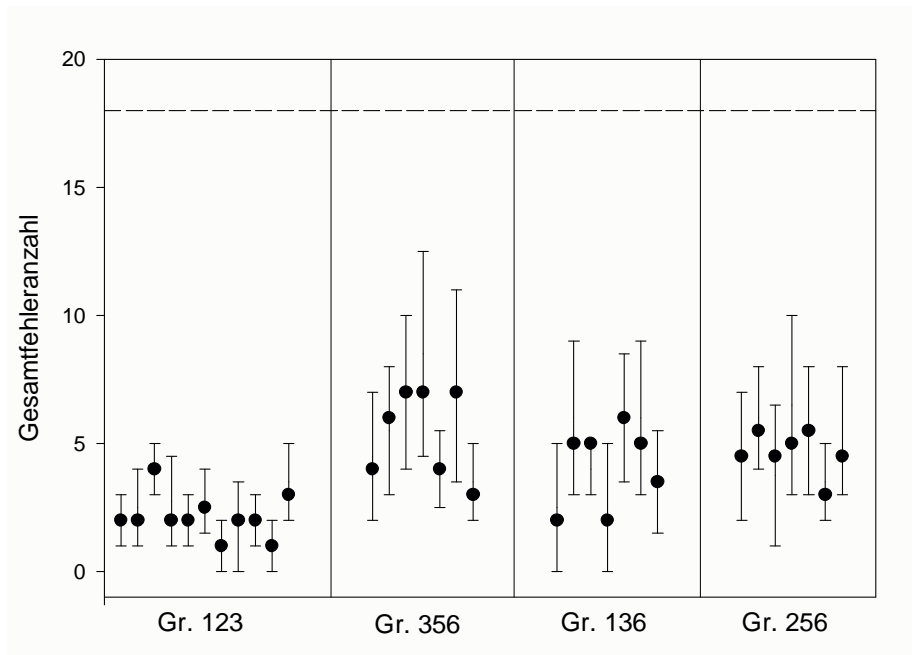


Abbildung 10:

Gesamtfehleranzahl im Vergleich zur Zufallsgenauigkeit.

Punkte = mediane Gesamtfehleranzahlen mit Quartilsabstand der einzelnen Tauben (Gr. 123 N=11, Gr. 356 N=7, Gr. 136 N=7, Gr. 256 N=7), während der Versuchsbedingung T sosi; gestrichelte Linie = die Grenze, oberhalb derer nicht mehr auszuschließen ist, dass die Tauben die Zielbecher zufällig finden (18).

Der aufgrund der hypergeometrischen Verteilung zu erwartende Wert für rein zufälliges Auffinden der drei Zielbecher liegt, im hier betrachteten Fall von 48 möglichen Bechern, bei über 18 Fehlern. Das heißt, wenn die Tiere beim Auffinden ihrer drei Zielbecher über 18 mal falsche Becher wählen, kann nicht mehr ausgeschlossen werden, dass die Tauben die Zielbecher per Zufall finden.

Alle Tauben sind offensichtlich in der Lage, die drei Zielbecher mit einer relativ geringen Anzahl von Fehlern aufzusuchen. Sämtliche Tiere liegen mit ihrer medianen Gesamtfehlerzahl deutlich unter 18 Fehlern und somit deutlich unter dem Wert, der bei zufälligem Auffinden der Zielbecher zu erwarten wäre.

3.2.5. Fehleranzahlen zwischen den drei Zielbechern

Um zu überprüfen, inwieweit sich das Probenverhalten der vier Taubengruppen während der Versuchsabschnitte voneinander unterscheidet, werden hier die Fehleranzahlen der einzelnen Gruppen beim Auffinden der drei einzelnen Becher gesondert betrachtet. Da das Probenverhalten bei allen Versuchsbedingungen sehr ähnlich war, sind hier exemplarisch nur die Ergebnisse für die Versuchsbedingung Training Sonne sichtbar dargestellt.

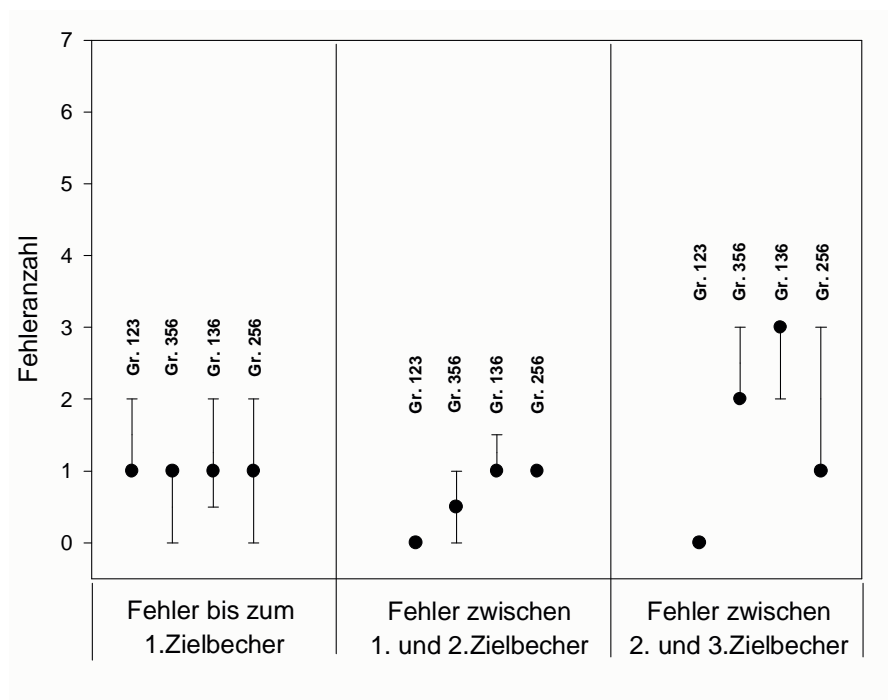


Abbildung 11:

Fehleranzahlen der Gruppen während der Versuchsabschnitte.

x-Achse: Versuchsabschnitte; y-Achse: jeweilige Fehleranzahl; Punkte = Medianwerte der Gruppen mit Quartilsabstand.

Bis zum Auffinden des ersten Zielbeckers zeigen alle vier Gruppen ein ausgesprochen einheitliches Probenverhalten, es wird lediglich ein Fehler im Median gemacht, um den ersten Zielbecher aufzufinden. Zwischen dem Auffinden des ersten und des zweiten Zielbeckers wird das Verhalten etwas unterschiedlicher.

Gruppe 356 macht weniger Fehler und Gruppe 123 macht keinen Fehler um den zweiten Zielbecher aufzufinden, während bei den beiden anderen Gruppen die mediane Fehleranzahl gleich bleibt. Bis zum Auffinden des dritten Zielbechers werden dann von Gruppe 136 und Gruppe 356 mehr Fehler gemacht, während bei Gruppe 123 und Gruppe 256 die Fehleranzahl gleich bleibt.

3.2.6. Korrelation der Gesamtfehler

Um der Frage nachzugehen, bei welchem der drei Zielbecher die meisten Fehler auftreten, wird die Gesamtfehleranzahl jeder Taube mit der Anzahl der Fehler bis zum jeweiligen Zielbecher korreliert. Dargestellt sind die Daten der einzelnen Versuchstauben für die Versuchsbedingung Training bei Sonne sichtbar.

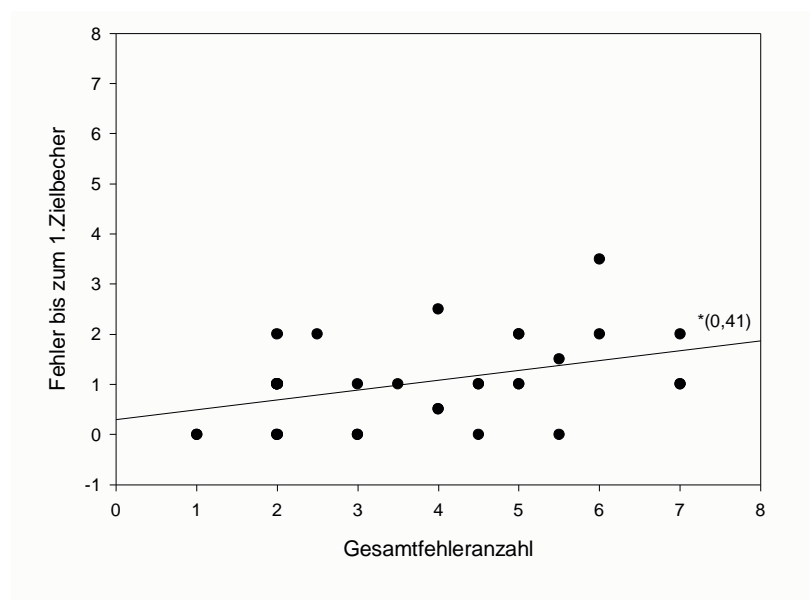


Abbildung 12:

Korrelation der Gesamtfehler mit Fehlern bis zum 1. Zielbecher.

Punkte = Mediane Gesamtfehleranzahl der einzelnen Tauben aller Gruppen;
Linie = Regressionsgerade; * = $p < 0,05$; ($r = 0,41$).

Zwischen der Gesamtfehleranzahl und den Fehlern, die bis zum ersten Zielbecher von den Tauben gemacht werden, besteht ein schwacher Zusammenhang.

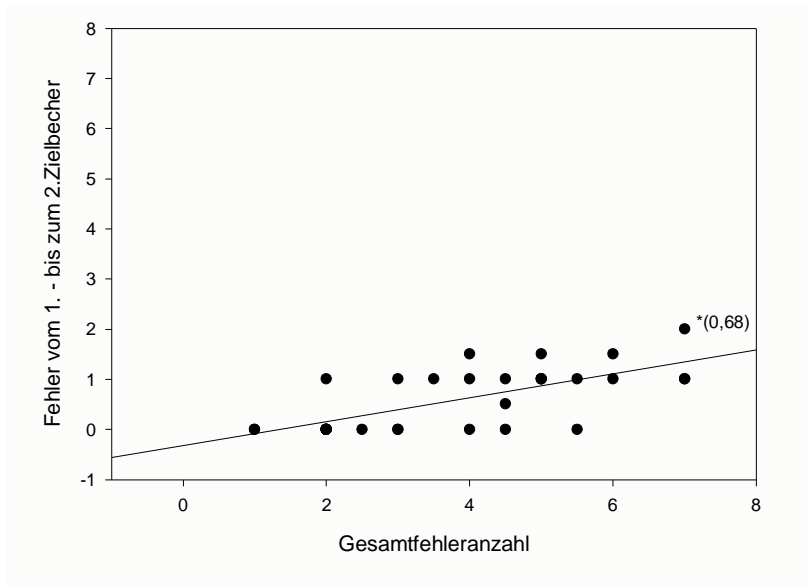


Abbildung 13:

Korrelation der Gesamtfehler mit Fehlern zwischen 1. und 2. Zielbecher.

Punkte = Mediane Gesamtfehleranzahl der einzelnen Tauben aller Gruppen;
Linie = Regressionsgerade; * = $p < 0,05$; ($r = 0,68$) = Korrelationskoeffizient.

Die Gesamtfehleranzahl korreliert etwas stärker mit den Fehlern zwischen dem ersten und dem zweiten Zielbecher.

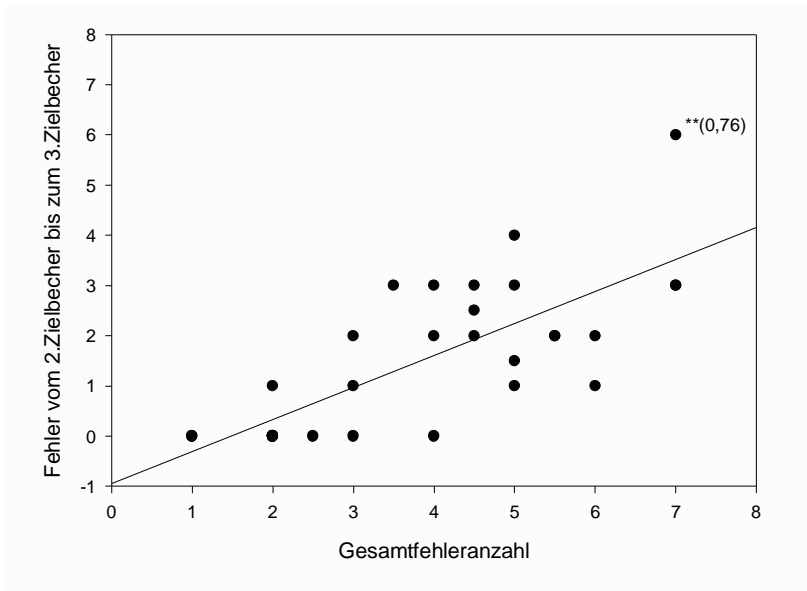


Abbildung 14:

Korrelation der Gesamtfehler mit Fehlern zwischen 2. und 3. Zielbecher.

Punkte = Mediane Gesamtfehleranzahl der einzelnen Tauben aller Tauben;
Linie = Regressionsgerade; ** = $p < 0,01$; ($r = 0,76$) = Korrelationskoeffizient.

Die Gesamtfehleranzahl korreliert sehr stark mit den Fehlern, die zwischen dem zweiten und dem dritten Zielbecher gemacht werden ($r = 0,76$ Spearman-Rank-Korrelation).

Die meisten Fehler beim Aufsuchen der Zielbecher werden zwischen dem zweiten und dem dritten Becher gemacht ($p < 0,01$). Somit haben die Fehler, die bis zum ersten und die Fehler, die zwischen dem ersten und dem zweiten Zielbecher gemacht werden, einen deutlich geringeren Einfluss auf die Höhe der Gesamtfehleranzahl jedes Individuums.

3.2.7. Fehleranzahlen und Versuchspause

Um die zeitliche Stabilität des Ortsgedächtnisses zu testen, wurden nach unterschiedlichen Zeiträumen in denen keine Versuche in der Voliere stattfanden, den sogenannten Versuchspausen, Trainingsversuche durchgeführt. Diese Versuche fanden immer unter sonnigen Bedingungen und bei freier Sicht auf die Landmarken der Umgebung der Voliere statt (T sosi).

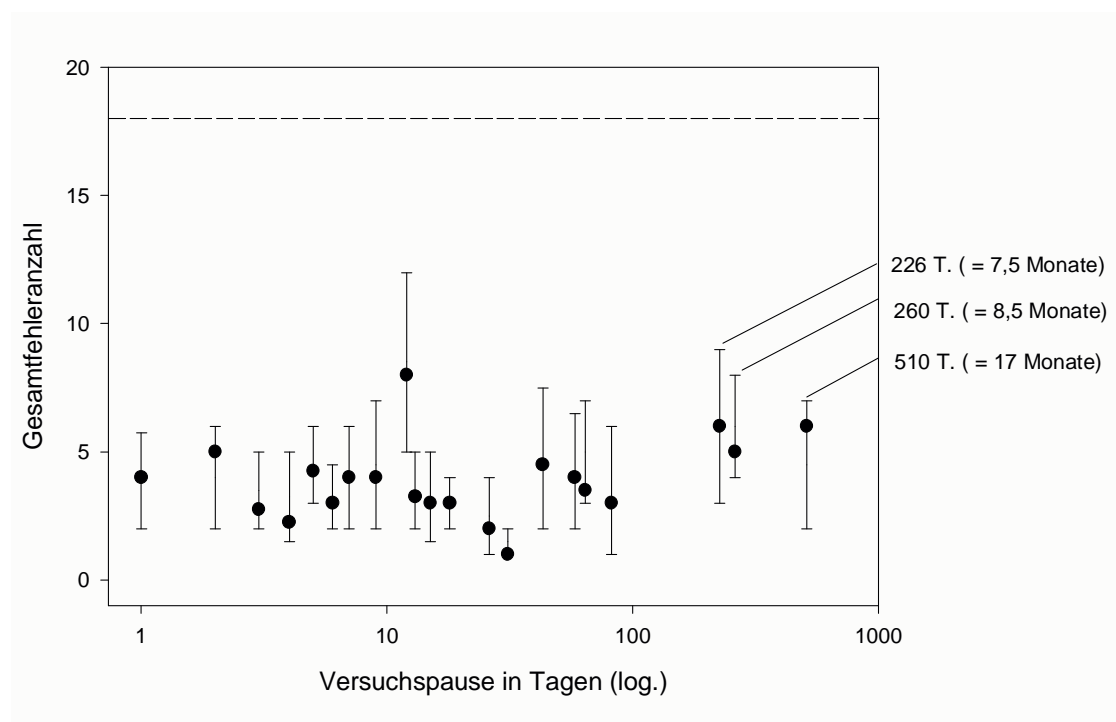


Abbildung 15:

Gesamtfehleranzahl in Abhängigkeit von der Versuchspause.

Punkte = mediane Gesamtfehleranzahl mit Quartilsabstand der jeweiligen Individuen, während der Versuchsbedingung T sosi; gestrichelte Linie = Zufallsgrenze, oberhalb derer nicht mehr auszuschließen ist, dass die Zielbecher zufällig von den Tieren gefunden werden; T = Tage; (log.) = logarithmisch.

Hierzu werden wieder die Daten aller 32 Versuchstauben zusammengefasst. Die Gesamtfehleranzahl der einzelnen Tauben ist hierbei die mediane Fehleranzahl, die während der Trainingsversuche (Tsosi) aber bei unterschiedlicher Pausenlänge

gemacht wurden. Auch bei zunehmender Länge der Versuchspausen steigen die Fehlerzahlen der Tiere nicht an. Unabhängig davon, ob die versuchsfreie Zeit zwischen einem und 14 Tagen beträgt oder die Tiere bis zu 17 Monaten an keinen Versuchen teil nehmen, können sich die Tauben immer noch gut an die Lage ihrer Zielbecher erinnern. Die medianen Gesamtfehleranzahlen der Tauben liegen deutlich unter 18 Fehlern und damit unter der Grenze, die für zufälliges Finden der Becher erwartet würde.

3.2.8. Versuchspausen über mehrere Jahre

Um die zeitliche Stabilität des Ortsgedächtnisses von Brieftauben über eine extrem lange Zeitspanne zu überprüfen, wurden vier Versuchstauben, die an Experimenten zu einer früheren Diplomarbeit (LEDDA 1994) in der Voliere teil genommen hatten, nach einer Versuchspause von 4 Jahren und 9 Monaten (1734 Tage), in der Voliere getestet. Die Versuche hierzu fanden bei sichtbarer Sonne und unter Verwendung der damaligen Versuchsanordnung (Zielbecheranordnung) statt. Die vier Tauben hatten nach Abschluss der damaligen Versuchsserie an verschiedenen Verfrachtungsexperimenten teil genommen und hatten in der experimentalfreien Zeit die Möglichkeit, um den Schlag zu fliegen. Sie hatten allerdings an keinerlei Volierenversuchen seitdem teil genommen und auch sonst keinerlei Zugang in die Versuchsvoliere.

Taube	Gr.	Versuchspause	Dauer [min]	RF ZB	Fehler 1. ZB	Fehler 2. ZB	Fehler 3. ZB	GF
1127	136	1 Tag	2	316	4	0	1	5
		4 Jahre, 9 Monate	2	136	1	1	8	10
1199	136	1 Tag	4	163	3	2	1	6
		4 Jahre, 9 Monate	2	316	4	2	4	10
461	256	1 Tag	3	256	0	3	2	5
		4 Jahre, 9 Monate	3	562	2	2	9	13
1135	256	1 Tag	2	625	0	1	3	4
		4 Jahre, 9 Monate	2	256	0	0	6	6

Tabelle 2:

Gesamtfehler bei Langzeitversuchen.

Gr. = Gruppe; Dauer = Zeitspanne, die nötig war um alle drei Zielbecher aufzufinden, in Minuten; RF ZB = Reihenfolge, in der die Zielbecher aufgesucht wurden; Fehler 1. ZB = Fehler, die bis zum Auffinden des 1. ZB gemacht wurden; Fehler 2. ZB = Fehler, die vom 1. bis zum 2. ZB gemacht wurden; Fehler 3. ZB = Fehler, die bis zum 3. ZB gemacht wurden; GF = Fehler, die von Beginn bis zum Auffinden des 3. ZB gemacht wurden.

Um einen Bezug der Ergebnisse des Langzeitversuchs zu den früheren Fähigkeiten der Tauben herzustellen, wird für jede Taube jeweils ein Vergleichsversuch dargestellt. Dieser Vergleichsversuch wurde zufällig aus den entsprechenden Versuchsdaten, die unter nahezu identischen Bedingungen durchgeführt wurden, aus der Diplomarbeit von LEDDA (1994) gewählt.

Beschreibung des Verhaltens:

Alle vier Tauben waren in der Lage, auch nach einer extrem langen Versuchspause von nahezu 5 Jahren, alle drei Zielbecher aufzufinden. Sie benötigten dazu nicht mehr Zeit als bei vorherigen Versuchen, die mit eintägiger oder keiner Versuchspause statt fanden. Es konnte bei keiner der Tauben, nach dem Einsetzen in die Voliere, Nervosität oder Unruhe beobachtet werden. Jede der vier Versuchstauben lief nach Versuchsbeginn los, ohne Desorientiertheit zu zeigen. Bis auf eine Taube (1199) liefen dabei alle Tauben zielstrebig auf den Zielsektor zu. Nur Taube 1199 lief zunächst nicht direkt auf den Zielsektor zu. Dieses Tier bemerkte aber offensichtlich schon nach der zweiten falschen Probe seinen Irrtum, kehrte um, und lief dann in Richtung des Zielsektors. Alle vier Versuchsvögel zeigen allerdings vermehrt Fehler nach dieser langen Versuchspause. Sie fanden die Zielbecher zwar innerhalb kürzester Zeit, waren dabei aber nicht mehr so genau. Allerdings wurden bis zum Auffinden des ersten Zielbechers maximal vier Fehler gemacht. Das heißt, die meisten Fehler, in Bezug auf die Gesamtfehleranzahl, wurden erst nach dem Auffinden des ersten Zielbechers von den Tauben gemacht.

Das Verhalten der einzelnen Tauben während des Langzeittests soll im Folgenden etwas genauer betrachtet werden. Taube 1135 lief einige Sekunden nach Einsetzen in die Voliere zielstrebig auf den ersten ihrer Zielbecher (B 2) zu und grub ohne zu zögern das Futter unter der Sandschicht aus. Auch bei ihrer zweiten Wahl traf diese Taube auf Anhieb, ohne Fehler, den zweiten Zielbecher (B 5). Alle sechs Fehler, die während des Versuchs von dieser Taube gemacht wurden, geschahen somit beim Auffinden des letzten Zielbechers (B 6).

Taube 1127 zeigte eine ebenso bemerkenswerte Gedächtnisleistung. Dieses Tier probte nur einmal falsch, beim Auffinden des ersten Zielbechers (B 1), und zwar im direkt benachbart liegenden Becher (A 3).

Auch bis zum zweiten Zielbecher (B 3) machte Taube 1127 nur einen Fehler, sie probte in einem Becher (B 2), der direkt auf der Verbindungslinie zwischen zwei der drei Zielbechern lag.

Die meisten Fehler wurden von dieser Taube, ebenso wie bei der vorhergehenden, beim Aufsuchen des dritten Zielbeckers gemacht. Allerdings geschah dies auch innerhalb kürzester Zeit. Das Tier benötigte insgesamt auch nur zwei Minuten um alle drei Zielbecher aufzufinden.

Taube 461 machte bis zum Auffinden des ersten Zielbeckers lediglich zwei Fehler. Nach dem ersten Zielbecher probte sie ebenfalls nur zweimal falsch. Erst nach dem zweiten Zielbecher probte die Taube neun mal falsch, bis sie den korrekten Becher fand (Gesamtfehleranzahl: 13). Trotz der relativ hohen Fehleranzahl fand Taube 461 alle drei Zielbecher innerhalb von 3 Minuten, diese Zeit benötigte sie auch bei dem Vergleichsversuch.

Taube 1199 machte die meisten Fehler zum Auffinden des ersten Zielbeckers mit vier Fehlern. Allerdings probte dieses Tier nur zweimal falsch um den zweiten Zielbecher aufzufinden. Vier weitere Fehler wurden gemacht, um den letzten Becher aufzufinden. Auch diese Taube fand alle drei Becher innerhalb von zwei Minuten und war damit schneller als beim Vergleichsversuch.

Die Betrachtung der Reihenfolge, in der die Zielbecher aufgesucht wurden, ergibt keine Ähnlichkeiten. Alle Tauben suchten die Zielbecher in unterschiedlicher Reihenfolge im Vergleich zum Vergleichsversuch auf.

3.2.9. Fehleranzahlen im Verlauf der Versuchsserie der Gruppe 123

Um der Frage nachzugehen, ob sich im Verlauf der gesamten Versuchsserie das Probenverhalten der Tauben verbessert oder verschlechtert, werden im Folgenden die Gesamtfehler für jede einzelne Gruppe im zeitlichen Verlauf der Versuchsserie betrachtet. Dabei werden alle Versuche unabhängig von der Versuchsbedingung oder eventueller vorheriger Versuchspause, nach ihrem zeitlichen Verlauf dar gestellt.

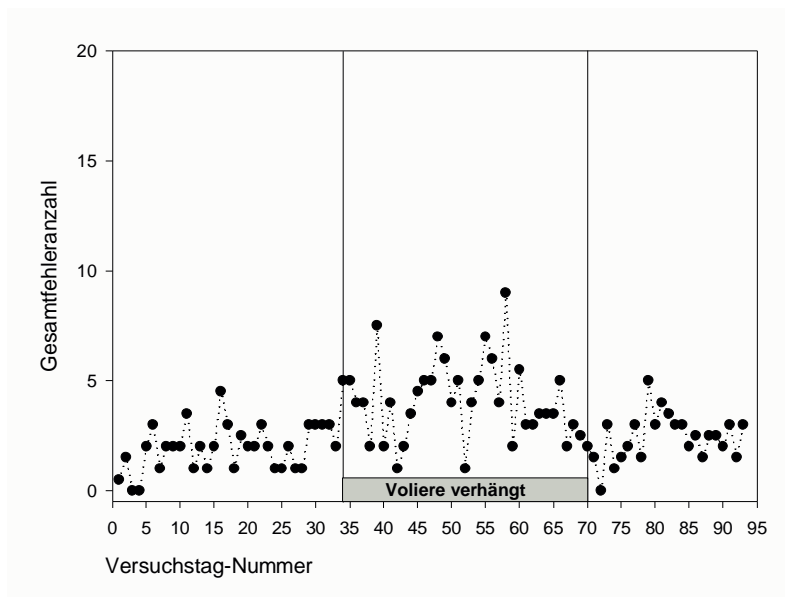


Abbildung 16:

Gesamtfehleranzahl im Verlauf der Versuchsserie der Gruppe 123.

Punkte = Mediane Gesamtfehleranzahl aller Tauben dieser Gruppe für den entsprechenden Versuchstag. Versuchstag-Nummer = Einem Datum wurde entsprechend eine Versuchstag-Nummer zugeteilt.

Die Gesamtfehleranzahl von Gruppe 123 steigt über den Verlauf der gesamten Versuchsserie weder an, noch nimmt sie deutlich ab. Wird jedoch die Versuchsvoliere verhängt, so dass die Landmarken der Umgebung für die Tauben nicht mehr vollständig sichtbar sind, nimmt die Gesamtfehleranzahl an einigen Tagen zu. Nachdem die Sicht auf die Landmarken für die Tauben wieder möglich war, zeigen die Tauben wieder eine größere Sicherheit beim Aufsuchen der Zielbecher.

3.2.10. Fehleranzahlen im Verlauf der Versuchsserie der Gruppe 356

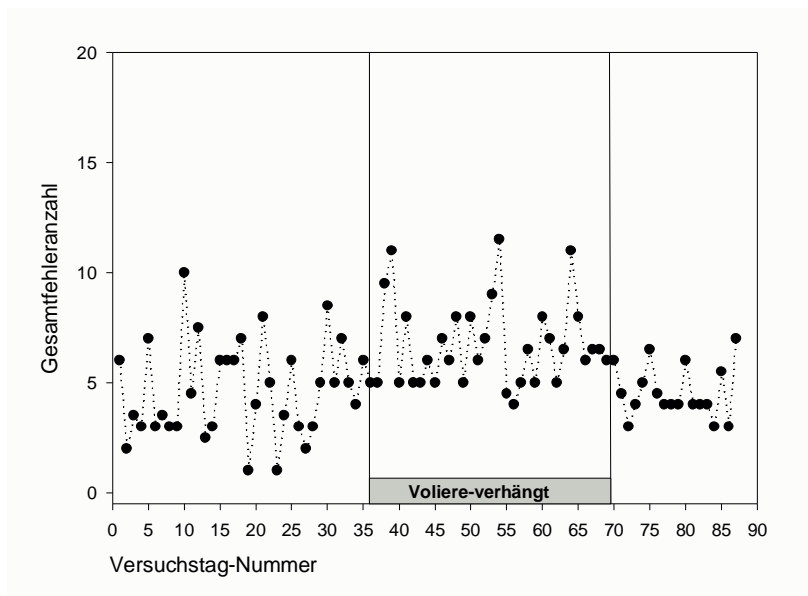


Abbildung 17:

Gesamtfehleranzahl im Verlauf der Versuchsserie der Gruppe 356.

Punkte = Mediane Gesamtfehleranzahl aller Tauben dieser Gruppe für den entsprechenden Versuchstag. Versuchstag-Nummer = Einem Datum wurde entsprechend eine Versuchstag-Nummer zugeteilt.

Bei der Taubengruppe 356 ist ebenso kein Anstieg oder Abfall der Gesamtfehleranzahl über den Verlauf der gesamten Versuchsserie feststellbar. Unabhängig davon, ob die Tauben gerade erst gelernt hatten, das vergrabene Futter in den Zielbechern zu finden oder ob sie es schon über mehrere Versuche hinweg getan hatten, bleibt die Gesamtfehleranzahl mit einigen Schwankungen relativ konstant. Jedoch ist auch bei dieser Gruppe bei verhängter Voliere ein leichter Anstieg der Fehler zu beobachten. Nachdem die Tauben wieder freie Sicht auf die Umgebung der Voliere hatten, sank die Fehleranzahl auf das frühere niedrige Niveau ab.

3.2.11. Fehleranzahlen im Verlauf der Versuchsserie der Gruppe 136

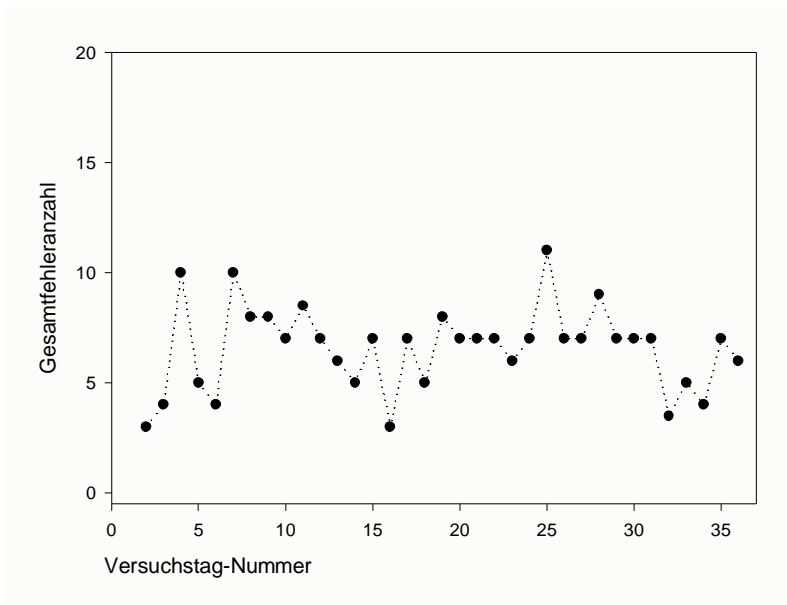


Abbildung 18:

Gesamtfehleranzahl im Verlauf der Versuchsserie der Gruppe 136.

Punkte = Mediane Gesamtfehleranzahl aller Tauben dieser Gruppe für den entsprechenden Versuchstag. Versuchstag-Nummer = Einem Datum wurde entsprechend eine Versuchstag-Nummer zugeteilt.

Die Gruppe 136 macht insgesamt mehr Fehler als die übrigen Gruppen, außerdem schwankt die Fehleranzahl hier stärker. Ebenfalls ist jedoch bei Gruppe 136 keine Zunahme oder Abnahme der Gesamtfehleranzahl über den Verlauf der Versuchsserie festzustellen.

3.2.12. Fehleranzahlen im Verlauf der Versuchsserie der Gruppe 256

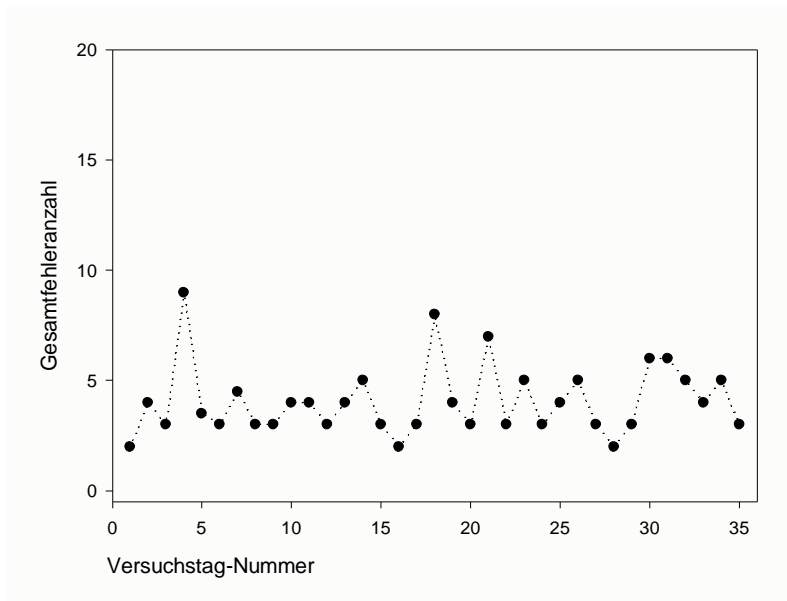


Abbildung 19:

Gesamtfehleranzahl im Verlauf der Versuchsserie der Gruppe 256.

Punkte = Mediane Gesamtfehleranzahl aller Tauben dieser Gruppe für den entsprechenden Versuchstag. Versuchstag-Nummer = Einem Datum wurde entsprechend eine Versuchstag-Nummer zugeteilt.

Die Gruppe 256 macht insgesamt weniger Fehler, als die vorhergehende Gruppe. Die Zahl der Gesamtfehler ist bei dieser Gruppe, wie auch bei allen anderen betrachteten Gruppen, über den Verlauf der Versuchsserie, relativ konstant.

Zusammenfassung:

Bei allen Gruppen ist kein prinzipieller Anstieg oder Abfall der Fehlerkurve zu verzeichnen. Das bedeutet, dass die Tiere mit zunehmender Versuchserfahrung, nicht besser in ihrer Probengenauigkeit werden. Die Fehleranzahl steigt allerdings im Verlaufe der Versuchsserie auch nicht merklich an. Leicht erhöhte Fehleranzahlen zeigen die Tauben allerdings, in der Zeit, in der die Voliere von den äußeren Landmarken abgeschirmt wurde. Auch während dieses Versuchsabschnitts ist keine Änderung der Fehleranzahl zu verzeichnen. Die Tauben gewöhnen sich also demnach nicht an die veränderten Versuchsbedingungen. Sobald die Sicht auf die Landmarken wieder möglich ist, sinken die Fehleranzahlen dann wieder auf ein niedrigeres Niveau ab.

3.2.13. Reihenfolge des Aufsuchens

Im folgenden Abschnitt soll die Frage geklärt werden, ob einzelne Tauben beim Aufsuchen der drei Zielbecher eine bestimmte Reihenfolge bevorzugen oder ob sie die Zielbecher wahllos in unterschiedlicher Reihenfolge aufsuchen. Es werden ausschließlich Versuche der Bedingung Training, bei Sonne sichtbar für diese Untersuchung betrachtet. Die drei Zielbecher können rechnerisch mit Hilfe von sechs möglichen Reihenfolgen aufgesucht werden. Halten die Tauben keine bevorzugte Reihenfolge ein, so entfällt auf jede der möglichen Reihenfolgen ein Anteil von $1/6$, also von 16%.

Die Binomialverteilung erlaubt nun die Klärung der Frage, ob eine beobachtete Anzahl von der am häufigsten bevorzugten Reihenfolge sich zufällig ergeben hat, oder ob eine signifikante Bevorzugung der Reihenfolge feststellbar ist.

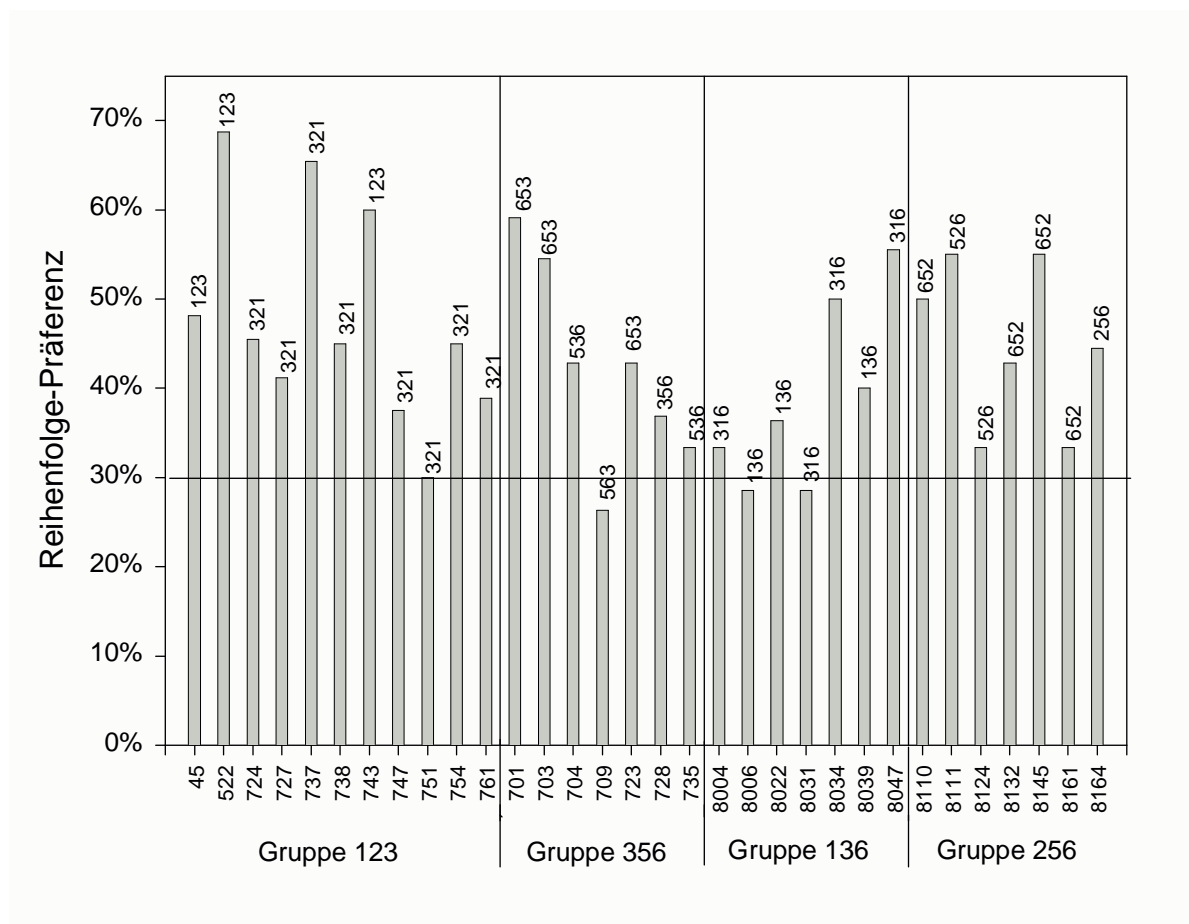


Abbildung 20:

Reihenfolge-Präferenz der Tauben.

Balken = Häufigkeiten des Auftretens einer bestimmten Reihenfolge der Zielbecher in Prozent, der Individuen; Zahlen oberhalb der Balken = die jeweils gewählte Reihenfolge; Linie bei 30% = oberhalb 30% bevorzugen die Tauben diese Reihenfolge signifikant; $p < 0,05$.

Gruppe	Taube Nr.	Bevorzugte Reihenfolge	Anzahl Versuche	Anzahl Reihenfolge	Prozent	Signifikanz
123	45	1 2 3	27	13	48,15	***
	522	1 2 3	16	11	68,75	***
	724	3 2 1	22	10	45,45	***
	727	3 2 1	17	7	41,18	**
	737	3 2 1	26	17	65,38	***
	738	3 2 1	20	9	45,00	***
	743	1 2 3	10	6	60,00	***
	747	3 2 1	16	6	37,50	*
	751	3 2 1	10	3	30,00	ns
	754	3 2 1	20	9	45,00	***
	761	3 2 1	18	7	38,89	**
	Gruppe				45%	
356	701	6 5 3	22	13	59,09	***
	703	6 5 3	22	12	54,55	***
	704	5 3 6	7	3	42,86	*
	709	5 6 3	19	5	26,32	ns
	723	6 5 3	14	6	42,86	**
	728	3 5 6	19	7	36,84	**
	735	5 3 6	9	3	33,33	*
	Gruppe				43%	
136	8004	3 1 6	9	3	33,33	*
	8006	1 3 6	14	4	28,57	ns
	8022	1 3 6	11	4	36,36	*
	8031	3 1 6	14	4	28,57	ns
	8034	3 1 6	6	3	50,00	**
	8039	1 3 6	13	6	40,00	**
	8047	3 1 6	9	5	55,56	**
	Gruppe				36%	
256	8110	6 5 2	10	5	50,00	**
	8111	5 2 6	12	8	55,00	***
	8124	5 2 6	12	4	33,33	*
	8132	6 5 2	7	3	42,86	*
	8145	6 5 2	11	7	55,00	***
	8161	6 5 2	12	4	33,33	*
	8164	2 5 6	9	4	44,44	**
	Gruppe				43%	

Tabelle 3:

Reihenfolge-Präferenz der Tauben.

Bevorzugte Reihenfolge = Bevorzugte Reihenfolge der Zielbecher; Anzahl der Versuche = Versuche der Bedingung: T sosi; Anzahl der Reihenfolge = Anzahl des Auftretens der bevorzugten Reihenfolge; Prozent = Anzahl der Reihenfolge in Prozent aller aufgetretenen Reihenfolgen; Signifikanz = Signifikanzniveau berechnet nach der Binomialverteilung;

* = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$.

Bis auf vier Individuen (709, 751, 8006, 8031), weisen alle Tauben eine signifikant bevorzugte Reihenfolge der Zielbecher auf. Diese Präferenz ist nicht bei allen Tauben gleichmäßig stark ausgeprägt. Insgesamt bevorzugen acht von 32 Tauben, in über 50% ihrer Versuche, eine bestimmte Reihenfolge.

Bei Betrachtung der einzelnen Gruppen fällt auf, dass bestimmte Zielbecher-Reihenfolgen besonders bevorzugt werden. So suchen acht Tauben der Gruppe 123 die Zielbecher in der Reihenfolge 3-2-1 auf, wobei die Bevorzugung dieser Reihenfolge für ein Tier statistisch nicht abgesichert ist. Die übrigen drei Tiere dieser Gruppe bevorzugen die Reihenfolge 1-2-3. Es wird also beim Aufsuchen der Becher niemals mit dem Becher Nr.2 bevorzugt begonnen. Von Gruppe 136 werden auch zwei bestimmte Reihenfolgen bevorzugt. Die Reihenfolge 3-1-6 bevorzugen vier Tauben (ein Wert ist statistisch nicht abgesichert) und die übrigen drei Tiere favorisieren die Folge 1-3-6 (ein Wert ist statistisch nicht abgesichert).

Bei den beiden anderen Gruppen verhalten sich die Tauben unterschiedlicher. So bevorzugen in der Gruppe 356 drei Tauben die Reihenfolge 6-5-3 signifikant, zwei Tiere favorisieren die Reihenfolge 5-3-6, eines bevorzugt die Folge 3-5-6 und ein weiteres Tier bevorzugt die Folge 5-6-3, wobei das Ergebnis für diese Taube statistisch nicht abgesichert werden kann. Die Betrachtung der Gruppe 256 zeigt drei begünstigte Zielbecherfolgen, dies sind die Folgen 6-5-2 von vier der Tauben und die Reihenfolge 5-2-6 von zwei Tauben und eine Taube favorisiert die Reihenfolge 2-5-6.

Die Lage der Zielbecher am Rand der Voliere beeinflusst die Tauben offensichtlich bei der Ausbildung von Reihenfolge-Präferenzen. Die beiden Gruppen (123 und 136), die mindestens zwei Zielbecher am Rand der Voliere haben, beginnen bei den gezeigten Präferenzen auch immer am Rand der Voliere. Beide Gruppen zeigen demnach auch nur zwei unterschiedliche Präferenzen. Gruppe 123 beginnt dabei nie mit dem in der Mitte gelegenen Becher Nr.2, sondern immer vom Rand des Zielsektors aus, entweder beim Becher Nr.1 oder Becher Nr.3. Gruppe 136 beginnt nie mit dem Becher Nr.6 in der Mitte der Voliere, sondern entweder mit Becher Nr.1 oder mit Becher Nr.3. Eine andere Reihenfolge-Präferenz wird bei dieser Gruppe nicht gezeigt. Demgegenüber verhalten sich die beiden Gruppen die nur jeweils einen Becher am Rand der Voliere besitzen anders. Die Tauben dieser beiden Gruppen zeigen jeweils drei verschiedene Reihenfolge-Präferenzen und beginnen dabei auch mal mit dem in der Mitte gelegenen Zielbecher Nr.5.

3.2.14. Gesamtfehler und Reihenfolge des Aufsuchens

Im Weiteren soll der Frage nachgegangen werden, ob ein Zusammenhang zwischen der Bevorzugung einer bestimmten Zielbecherreihenfolge und der Gesamtfehleranzahl der Individuen besteht.

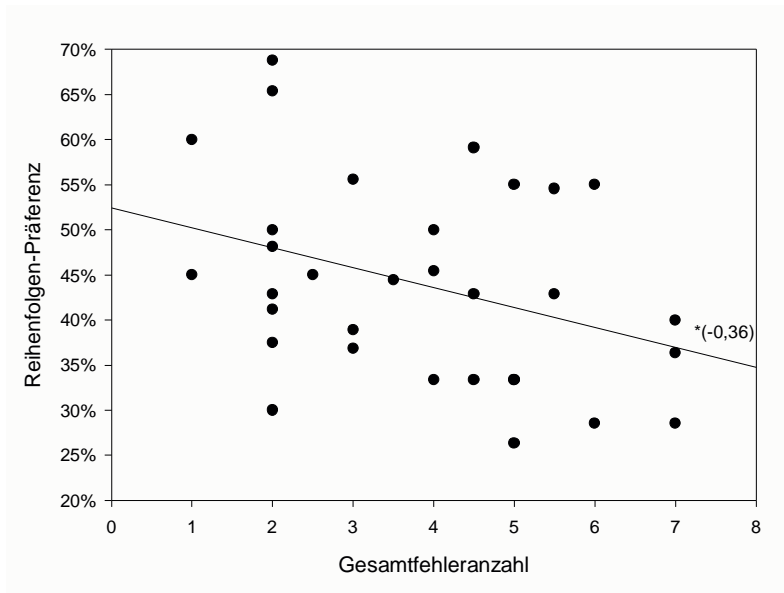


Abbildung 21:

Korrelation der Reihenfolge-Präferenz mit der Gesamtfehleranzahl.

Punkt = Einzelwerte der Individuen; Linie = Regressionsgerade; * = $p < 0,05$ ($r = 0,36$).

Ein schwacher negativer Zusammenhang zwischen der Bevorzugung einer bestimmten Zielbecher-Reihenfolge und der medianen Gesamtfehlerzahl ist zu erkennen. Das heißt, je stärker eine bestimmte, von den Tauben bevorzugte, Reihenfolge eingehalten wird, desto weniger Gesamtfehler werden von diesen Tauben gemacht.

3.2.15. Lernversuche und Reihenfolge des Aufsuchens

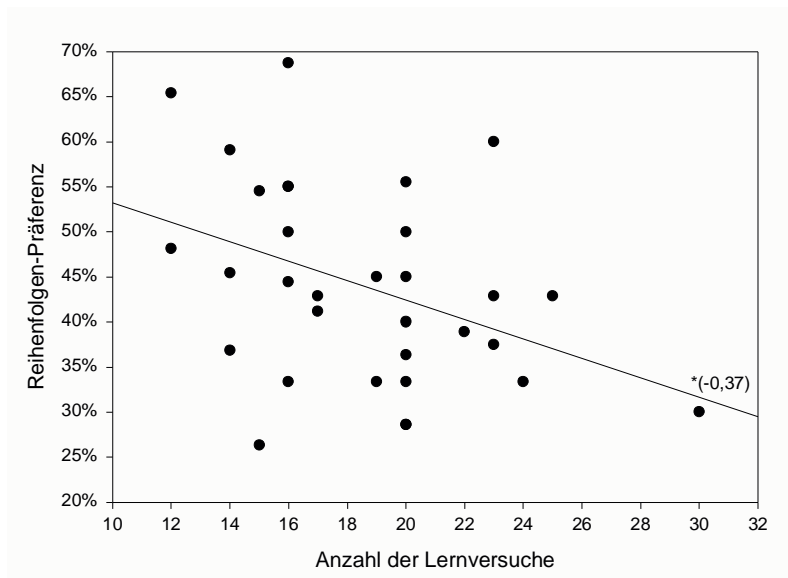


Abbildung 22:

Korrelation der Reihenfolgen-Präferenz mit der Anzahl der Lernversuche.

Punkt = Einzelwerte der Individuen; Linie = Regressionsgerade; * = $p < 0,05$;
 (-0,37) = Korrelationskoeffizient.

Ebenso korreliert die Reihenfolge-Präferenz auf dem 5%-Niveau mit der Anzahl der Lernversuche. Tauben, die in den Versuchen eine bestimmte Reihenfolge stärker bevorzugen, lernten die Aufgabe auch relativ schnell.

Zusammenfassung

Fast alle Tauben suchen ihre drei Zielbecher nicht in einer zufälligen Reihenfolge auf. Bei den Gruppen 123 und 136 treten jeweils zwei bestimmte bevorzugte Reihenfolgen auf, während bei den anderen beiden Gruppen, 356 und 256 jeweils drei unterschiedliche Reihenfolgen bevorzugt werden. Die Tauben, die eine starke Bevorzugung einer bestimmten Reihenfolge zeigen, machen weniger Gesamtfehler und benötigten weniger Lernversuche um die Aufgabe zu erlernen.

3.3. Vergleich der unterschiedlichen Versuchsbedingungen

3.3.1. Versuche bei offener Voliere der Gruppe 123

Um Aufschluss darüber zu gewinnen, welche Orientierungsmechanismen von den Tauben beim Aufsuchen der Futterverstecke genutzt werden, wurden die Tauben unter verschiedenen Versuchsbedingungen getestet. Im folgenden Kapitel soll dem Auftreten von Fehlern beim Auffinden der Futterverstecke unter den verschiedenen Versuchsbedingungen nachgegangen werden. Insbesondere soll hier die Frage geklärt werden, inwieweit die Sonne als Kompassmechanismus eine Rolle spielt. Dazu werden die Tauben unter Verstellung der inneren Uhr auf ihr Probenverhalten getestet. Dabei zeigen sich Abweichungen in die erwartete Richtung (siehe auch: Kapitel 3.3.5, Kapitel 3.4 sowie Kapitel 3.5). Trotzdem finden die Tauben in den meisten Fällen auch die im Originalsektor verborgenen Futterverstecke. So können auch unter der Bedingung Clockshift (CS) die Fehler bezogen auf die gleichen Zielbecher gemessen werden, wie dies unter allen anderen Bedingungen der Fall ist.

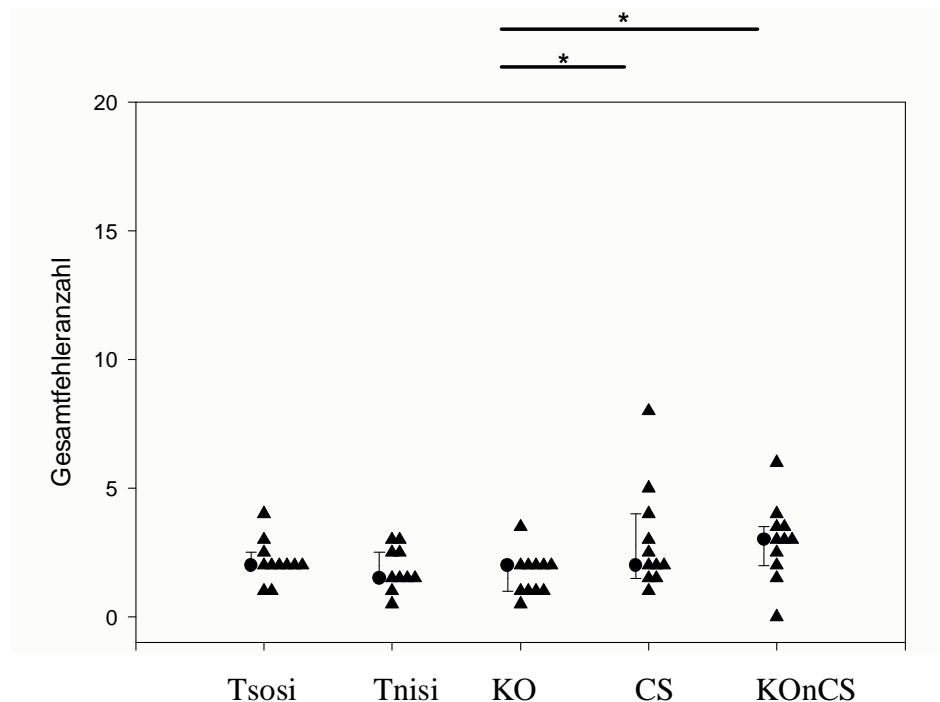


Abbildung 23:

Gesamtfehler während der Versuchsbedingungen bei offener Voliere der Gr. 123.

Tsosi = Training Sonne sichtbar; Tnisi = Training Sonne nicht sichtbar; KO = Kontrolle; CS = Clockshift; KOnCS = Kontrolle nach Clockshift; Dreiecke = Medianwerte der einzelnen Tauben für die jeweilige Versuchsbedingung. Punkte = Medianwerte der Gruppen mit Quartilsabstand; Linien oberhalb der Abb. mit * = Signifikanter Unterschied der Werte voneinander; * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$; ns = keine signifikanten Unterschiede der Werte (Wilcoxon-Test).

Die Einzelwerte der Tauben von Gruppe 123 für die verschiedenen Versuchsbedingungen liegen insgesamt relativ nah beieinander. Zwischen den Versuchsbedingungen lassen sich Medianwerte von 1,5 bis 3 Fehlern beobachten. Während der Bedingung Clockshift (CS) und Kontrolle nach Clockshift (KOnCS) steigt die Fehleranzahl an. Signifikante Unterschiede lassen sich zwischen Kontrolle (KO) und Clockshift, sowie Kontrolle und Kontrolle nach Clockshift bei den Gesamtfehlern nachweisen (Wilcoxon-Test: $p < 0,05$).

Bedingung	Gesamtfehler	Fehler 1. ZB	Fehler 2. ZB	Fehler 3. ZB
Tsosi	2 (2 ; 2,5)	1 (1 ; 2)	0 (0 ; 0)	0 (0 ; 0)
Tnisi	1,5 (1,5 ; 2,5)	1 (1 ; 1,5)	0 (0 ; 0)	0 (0 ; 0,5)
KO	2 (1 ; 2)	1 (0,5 ; 2)	0 (0 ; 0)	0 (0 ; 0,5)
CS	2 (1,5 ; 4)	1,5 (1 ; 3)	0 (0 ; 0)	0,5 (0 ; 0,5)
KOnCS	3 (2 ; 3,5)	2,5 (1,5 ; 2,5)	0 (0 ; 0,5)	0 (0 ; 1)

Tabelle 4:

Fehler während der Versuchsbedingungen bei offener Voliere der Gruppe 123.

Tsosi = Training Sonne sichtbar; Tnisi = Training Sonne nicht sichtbar; KO = Kontrolle; CS = Clockshift; KOnCS = Kontrolle nach Clockshift; Medianwert sowie in Klammern: 1. und 3. Quartile.

Bei Gruppe 123 lässt sich beobachten, dass die Fehler hauptsächlich beim Aufsuchen des ersten Zielbechers gemacht werden. Unter allen Versuchsbedingungen werden zwischen dem ersten Zielbecher und dem zweiten Zielbecher keine Fehler, zwischen dem zweiten Zielbecher und dem dritten Zielbecher sehr wenige Fehler gemacht.

Vergleich	Gesamtfehler	Fehler 1. ZB	Fehler 2. ZB	Fehler 3. ZB
Tsosi - Tnisi				
Tsosi - KO				
Tsosi - KOnCS				*
KO - KOnCS	* +	*		
CS - Tsosi				* +
CS - KO	*	*		
CS - KOnCS				

Tabelle 5:

Testergebnisse während der Versuchsbedingungen bei offener Voliere der Gr. 123.

Tsosi = Training Sonne sichtbar; Tnisi = Training Sonne nicht sichtbar; KO = Kontrolle; CS = Clockshift; KOnCS = Kontrolle nach Clockshift; * = Wilcoxon-Test; + = Vorzeichen-Test; * oder + = $p < 0,05$; ** oder ++ = $p < 0,01$; *** oder +++ = $p < 0,001$.

Die gefundenen Unterschiede lassen sich daher bei Gruppe 123 nicht nur für die Gesamtfehleranzahl, sondern auch für die Fehleranzahlen bis zum ersten Zielbecher nachweisen. Auch hier unterscheiden sich die Fehleranzahlen zwischen Kontrolle und Clockshift, sowie Kontrolle und Kontrolle nach Clockshift signifikant (Wilcoxon-Test: $p < 0,05$). Zudem unterscheidet sich das Verhalten der Tauben zwischen Kontrolle und Kontrolle nach Clockshift signifikant nach dem Vorzeichen-Test ($p < 0,05$) in Bezug auf die Gesamtfehleranzahl. Beim Aufsuchen des dritten Zielbeckers zeigen die meisten Tauben unter der Bedingung Clockshift gegenüber Training bei Sonne sichtbar eine erhöhte Fehleranzahl (Vorzeichen-Test: $p < 0,05$). Da sich zwischen Kontrolle und Clockshift weder bei der Gesamtfehleranzahl noch bei den Fehlern bis zum ersten Zielbecher signifikante Unterschiede mit Hilfe des Vorzeichen-Test nachweisen lassen, sehr wohl aber mit Hilfe des Wilcoxon-Tests, deutet dies darauf hin, dass hier nur bei wenigen Individuen ein starker Anstieg der Fehler während der Bedingung Clockshift beobachtet werden kann.

3.3.2. Versuche bei offener Voliere der Gruppe 356

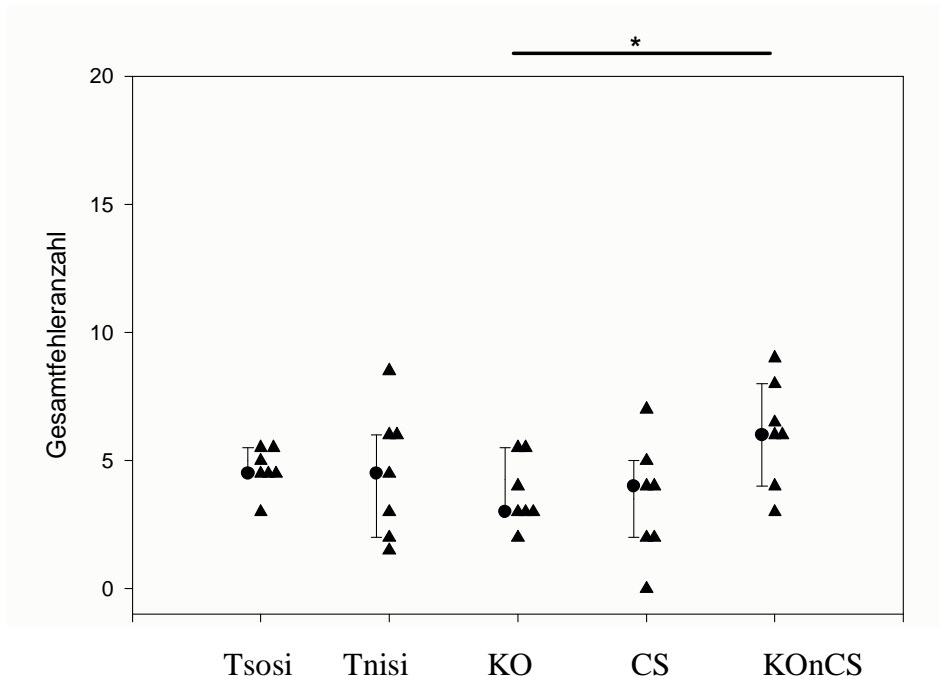


Abbildung 24:

Gesamtfehler während der Versuchsbedingungen bei offener Voliere der Gr. 356.

Tsosi = Training Sonne sichtbar; Tnisi = Training Sonne nicht sichtbar; KO = Kontrolle; CS = Clockshift; KOnCS = Kontrolle nach Clockshift; Dreiecke = Medianwerte der einzelnen Tauben für die jeweilige Versuchsbedingung. Punkte = Medianwerte der Gruppen mit Quartilsabstand; Linien oberhalb der Abb. mit * = Signifikanter Unterschied der Werte voneinander; * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$; ns = keine signifikanten Unterschiede der Werte (Wilcoxon-Test).

Eine etwas weniger große Einheitlichkeit des Verhaltens der Einzeltauben findet sich bei Gruppe 356. Einige Einzelwerte während der Bedingung Training Sonne nicht sichtbar (Tnisi) liegen weiter auseinander, als während der Bedingung Training Sonne sichtbar (Tsosi). Allerdings ist die mediane Gesamtfehleranzahl der Gruppe dabei nicht erhöht. Bei den Versuchen mit verstellter innerer Uhr sind die Tauben uneinheitlicher in ihrem Verhalten, verglichen mit den Versuchen der Bedingung Training bei Sonne sichtbar. Die mittlere Gesamtfehleranzahl steigt allerdings hier ebenso nicht an. Während der Kontrollversuche nach Clockshift (KOnCS) ist die Gesamtfehleranzahl der Gruppe gegenüber der Kontrolle vor dem Clockshift (KO) signifikant erhöht (Wilcoxon-Test: $p < 0,05$). Im Gegensatz zu Gruppe 123, bei der die Fehler fast ausschließlich beim Aufsuchen des ersten Zielbechers gemacht werden, lässt sich bei Gruppe 356 beobachten, dass die meisten Fehler beim Aufsuchen des dritten Zielbechers gemacht werden. Nur bei der Bedingung Clockshift sowie bei Kontrolle nach Clockshift werden bei allen drei Zielbechern ähnlich viele Fehler gemacht.

Bedingung	Gesamtfehler	Fehler 1. ZB	Fehler 2. ZB	Fehler 3. ZB
Tsosi	4,5 (4,5 ; 5,5)	1 (0 ; 1)	0,5 (0 ; 1)	2 (2 ; 3)
Tnisi	4,5 (2 ; 6)	0,5 (0,5 ; 2)	0 (0 ; 1)	1 (1 ; 3)
KO	3 (3 ; 5,5)	0,5 (0 ; 2,5)	1 (0 ; 1,5)	2 (1,5 ; 4)
CS	4 (2 ; 5)	1 (0 ; 1)	1 (0 ; 2)	1 (0 ; 2)
KOnCS	6 (4 ; 8)	2 (1 ; 3)	1,5 (0 ; 3)	2 (0 ; 3)

Tabelle 6:

Fehler während der Versuchsbedingungen bei offener Voliere der Gruppe 356.

Tsosi = Training Sonne sichtbar; Tnisi = Training Sonne nicht sichtbar; KO = Kontrolle; CS = Clockshift; KOnCS = Kontrolle nach Clockshift; Medianwert sowie in Klammern: 1. und 3. Quartile.

Die meisten Fehler macht Gruppe 356 unter der Bedingung Kontrolle nach Clockshift (KOnCS). Die Gesamtfehler unterscheiden sich dabei sowohl mit dem Wilcoxon-Test als auch mit dem Vorzeichen-Test signifikant ($p < 0,05$) von den Gesamtfehlern, unter Kontrollbedingungen. Die Fehler, die Gruppe 356 bis zum Auffinden des ersten Zielbechers bei Kontrolle nach Clockshift (KOnCS) macht, unterscheiden sich sowohl von denen bei Training bei Sonne sichtbar (Tsosi), als auch von denen bei Clockshift (Wilcoxon-Test: $p < 0,05$).

Zudem lässt sich beobachten, dass die meisten Individuen bei Kontrolle signifikant weniger Fehler bis zum ersten Zielbecher machen, als dies unter Training bei Sonne sichtbar der Fall ist (Vorzeichen-Test: $p < 0,05$).

Vergleich	Gesamtfehler	Fehler 1. ZB	Fehler 2. ZB	Fehler 3. ZB
Tsosi - Tnisi				
Tsosi - KO		+		
Tsosi - KOnCS		*		
KO - KOnCS	* +			
CS - Tsosi				
CS - KO				
CS - KOnCS		*		

Tabelle 7 :

Testergebnisse während der Versuchsbedingungen bei offener Voliere der Gr. 356.

Tsosi = Training Sonne sichtbar; Tnisi = Training Sonne nicht sichtbar; KO = Kontrolle;

CS = Clockshift; KOnCS = Kontrolle nach Clockshift; * = Wilcoxon-Test; + = Vorzeichen-Test;

* oder + = $p < 0,05$; ** oder ++ = $p < 0,01$; *** oder +++ = $p < 0,001$.

3.3.3. Versuche bei offener Voliere der Gruppe 136

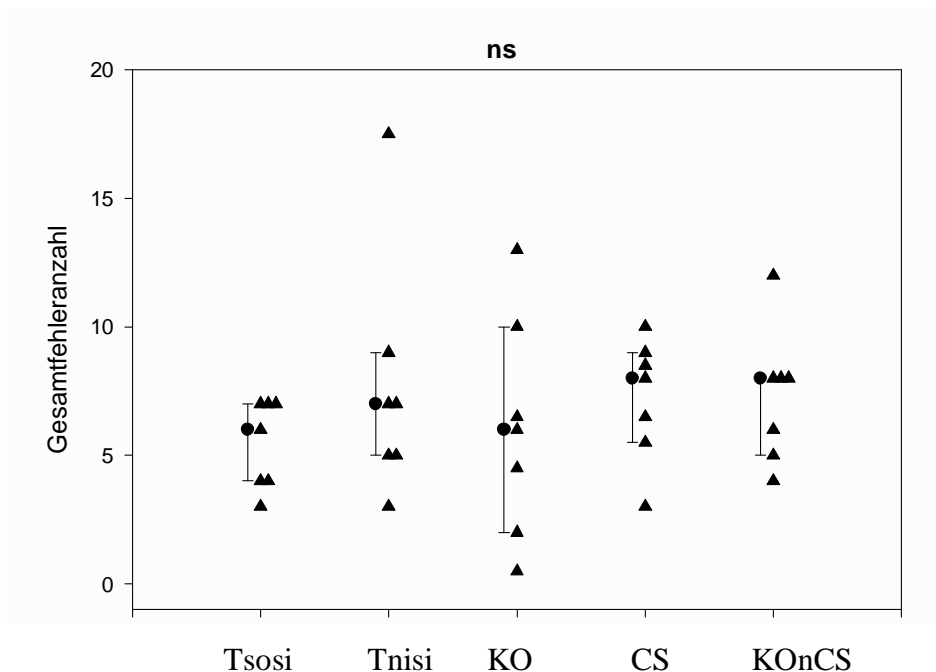


Abbildung 25:

Gesamtfehler während der Versuchsbedingungen bei offener Voliere der Gr. 136.

Tsosi = Training Sonne-sichtbar; Tnisi = Training Sonne-nicht sichtbar; KO = Kontrolle; CS = Clockshift; KOnCS = Kontrolle nach Clockshift; Dreiecke = Medianwerte der einzelnen Tauben für die jeweilige Versuchsbedingung. Punkte = Medianwerte der Gruppen mit Quartilsabstand; Linien oberhalb der Abb. mit * = Signifikanter Unterschied der Werte voneinander; * = $p < 0,05$;

** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$; ns = keine signifikanten Unterschiede der Werte (Wilcoxon-Test).

Auffällig ist das unterschiedliche Verhalten dieser Gruppe bei verschiedenen Versuchsbedingungen, wobei zudem mediane Gesamtfehleranzahlen einiger Tiere zwischen 10 und 17 vorkommen. Besonders bei den Versuchen der Bedingung Training bei Sonne nicht sichtbar (Tnisi) gegenüber der Bedingung Training bei Sonne sichtbar (Tsosi) ist die Gesamtfehleranzahl der Gruppe stark erhöht. Während der Versuchsbedingungen Training Sonne sichtbar ist die Gesamtfehleranzahl und die Streuung der Einzelwerte der Gruppe am niedrigsten.

Bedingung	Gesamtfehler	Fehler 1. ZB	Fehler 2. ZB	Fehler 3. ZB
Tsosi	6 (4 ; 7)	1 (0,5 ; 2)	1 (1 ; 1,5)	3 (2 ; 3)
Tnisi	7 (5 ; 9)	1 (0 ; 4)	2,5 (1 ; 2,5)	2,5 (1 ; 7)
KO	6 (2 ; 10)	1 (0 ; 3,5)	1,5 (1 ; 2)	1,5 (1 ; 4)
CS	8 (5,5 ; 9)	1,5 (0 ; 3)	1,5 (1 ; 2)	3,5 (2 ; 4,5)
KOnCS	8 (5 ; 8)	1 (1 ; 3)	1 (1 ; 3)	4 (1 ; 5)

Tabelle 8:

Fehler während der Versuchsbedingungen bei offener Voliere der Gruppe 136.

Tsosi = Training Sonne sichtbar; Tnisi = Training Sonne nicht sichtbar; KO = Kontrolle; CS = Clockshift; KOnCS = Kontrolle nach Clockshift; Medianwert sowie in Klammern: 1. und 3. Quartile.

Am häufigsten machen die Tauben dieser Gruppe Fehler beim Aufsuchen des dritten Zielbechers. Im Gegensatz zu den beiden bereits diskutierten Taubengruppen ist das Verhalten aber nicht so eindeutig. Auch zwischen dem ersten und dem zweiten Zielbecher treten vermehrt Fehler auf. Bei der Bedingung Clockshift werden beim Auffinden des ersten Zielbechers die meisten Fehler gemacht.

Vergleich	Gesamtfehler	Fehler 1. ZB	Fehler 2. ZB	Fehler 3. ZB
Tsosi - Tnisi			*	
Tsosi - KO				
Tsosi - KOnCS				
KO - KOnCS				
CS - Tsosi				
CS - KO				*
CS - KOnCS				

Tabelle 9 :

Testergebnisse während der Versuchsbedingungen bei offener Voliere der Gr. 136.

Tsosi = Training Sonne sichtbar; Tnisi = Training Sonne nicht sichtbar; KO = Kontrolle; CS = Clockshift; KOnCS = Kontrolle nach Clockshift; * = Wilcoxon-Test; + = Vorzeichen-Test; * oder + = $p < 0,05$; ** oder ++ = $p < 0,01$; *** oder +++ = $p < 0,001$.

Die Fehler, die bis zum Auffinden des dritten Zielbechers gemacht werden, unterscheiden sich signifikant zwischen Kontrolle und Clockshift (Wilcoxon-Test: $p < 0,05$).

Der Anstieg der Fehleranzahlen bei Training bei Sonne nicht sichtbar (Tnisi) gegenüber Training bei Sonne sichtbar (Tsosi) lässt sich auf einen signifikanten Unterschied der Fehler beim Aufsuchen des zweiten Bechers zurückführen (Wilcoxon-Test: $p < 0,05$). Insgesamt zeigt Gruppe 136 eine starke Variabilität, sowohl zwischen den Individuen als auch zwischen den Versuchsbedingungen, so dass sich keinerlei Unterschiede an Hand des Vorzeichen-Tests nachweisen lassen.

3.3.4. Versuche bei offener Voliere der Gruppe 256

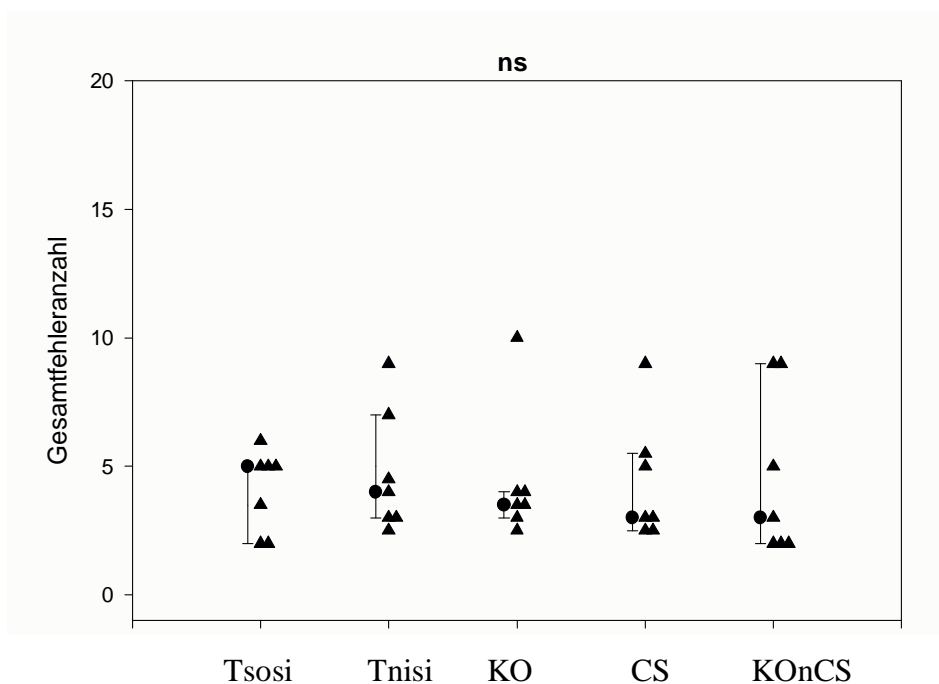


Abbildung 26:

Gesamtfehler während der Versuchsbedingungen bei offener Voliere der Gr. 256.

Tsosi = Training Sonne sichtbar; Tnisi = Training Sonne nicht sichtbar; KO = Kontrolle; CS = Clockshift; KOnCS = Kontrolle nach Clockshift; Dreiecke = Medianwerte der einzelnen Tauben für die jeweilige Versuchsbedingung. Punkte = Medianwerte der Gruppen mit Quartilsabstand; Linien oberhalb der Abb. mit * = Signifikanter Unterschied der Werte voneinander; * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$; ns = keine signifikanten Unterschiede der Werte (Wilcoxon-Test).

Wie bei der vorherigen Gruppe sind auch bei Gruppe 256 die Unterschiede der Gesamtfehler zwischen allen Versuchsbedingungen nicht signifikant. Die Gesamtfehleranzahl der Gruppe ist bei fast allen Bedingungen gleich. Einige Tauben zeigen bei dieser Gruppe bei fast allen Versuchsbedingungen erhöhte Fehleranzahlen. Dies sind bei den Bedingungen Clockshift und Kontrolle nach Clockshift (KOnCS) sogar die jeweils gleichen drei Individuen.

Bei der Bedingung Kontrolle handelt es sich jedoch um ein anderes Tier, welches eine besonders erhöhte Fehleranzahl gegenüber den anderen aufweist.

Bedingung	Gesamtfehler	Fehler 1. ZB	Fehler 2. ZB	Fehler 3. ZB
Tsosi	5 (2 ; 5)	1 (0 ; 2)	1 (1 ; 1)	1 (1 ; 3)
Tnisi	4 (3 ; 7)	0,5 (0 ; 2,5)	1,5 (1 ; 2)	1 (1 ; 2)
KO	3,5 (3 ; 4)	0,5 (0,5 ; 1,5)	1 (1 ; 2)	1 (0,5 ; 2)
CS	3 (2,5 ; 5,5)	1 (0,5 ; 1)	1 (0 ; 1,5)	2 (1 ; 4)
KOnCS	3 (2 ; 9)	0 (0 ; 1)	1 (1 ; 2)	2 (1 ; 3)

Tabelle 10:

Fehler während der Versuchsbedingungen bei offener Voliere der Gruppe 256.

Tsosi = Training Sonne sichtbar; Tnisi = Training Sonne nicht sichtbar; KO = Kontrolle; CS = Clockshift; KOnCS = Kontrolle nach Clockshift; Medianwert sowie in Klammern: 1. und 3. Quartile.

Die Betrachtung der Fehleranzahlen zwischen den einzelnen Zielbechern zeigt keine klare Präferenz. Zum Auffinden des ersten Zielbeckers werden unter Training Sonne nicht sichtbar (Tnisi) als auch unter Kontrollbedingungen die wenigsten Fehler gemacht. Bei Clockshift und Kontrolle nach Clockshift werden beim Auffinden des dritten Zielbeckers höhere Fehleranzahlen beobachtet. Weder mit dem Wilcoxon-Test noch mit dem Vorzeichen-Test lassen sich diese schwachen Unterschiede signifikant nachweisen.

3.3.5. Versuche bei verhängter Voliere der Gruppe 123

Im folgenden Abschnitt wird untersucht, ob Landmarken als Orientierungshilfe von den Tauben beim Auffinden der Futterverstecke genutzt werden. Dazu wurden die Tauben in der gleichen Arena getestet, deren senkrechte Außenwände aber nun durch undurchsichtige Planen verhängt wurden. Den Tauben war es somit nicht mehr möglich, die in unmittelbarer Umgebung der Voliere vorhandenen Landmarken zu sehen. Nach oben hin blieb die Voliere offen. Mit Gruppe 123 und Gruppe 356 wurden nun die gleichen Versuche wie bei offener Voliere durchgeführt.

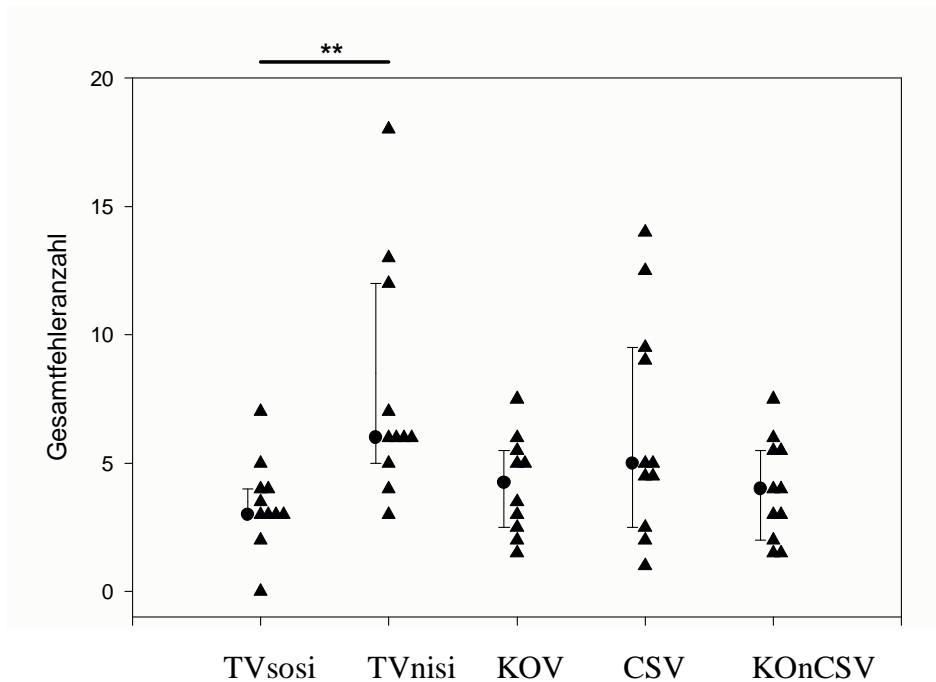


Abbildung: 27:

Gesamtfehler während der Versuchsbedingungen bei verhängter Voliere der Gr. 123.
 TVsosi = Training-verhängt bei Sonne sichtbar; TVnisi = Training-verhängt bei Sonne nicht sichtbar;
 KOV = Kontrolle-verhängt; CSV = Clockshift-verhängt; KOnCSV = Kontrolle nach Clockshift-
 verhängt; Dreiecke = Medianwerte der einzelnen Tauben für die jeweilige Versuchsbedingung. Punkte
 = Medianwerte der Gruppen mit Quartilsabstand; Linie oberhalb der Abb. mit * = $p < 0,05$;
 ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$; ns = keine signifikanten Unterschiede der Werte (Wilcoxon-Test).

Bei allen Versuchsbedingungen mit verhängter Voliere machen die Tauben der Gruppe 123 mehr Fehler als bei offener Voliere. Dazu streuen die Einzelwerte der Tauben dieser Gruppe stärker, als während der Bedingungen bei unverhängter Voliere. Der Unterschied zwischen dem Training bei sichtbarer Sonne und offener Voliere (Tsosi) sowie Trainingsversuchen bei sichtbarer Sonne, aber verhängter Voliere (TVsosi), ist signifikant (Wilcoxon-Test: $p < 0,05$; nicht in der Grafik dargestellt).

Ein signifikanter Unterschied findet sich bei verhängter Voliere zwischen Training bei sichtbarer Sonne und bei bewölktem Himmel (Wilcoxon-Test: $p < 0,01$); auch hier streuen zumindest einige Einzelwerte stark. Bei Verstellung der inneren Uhr der Tiere (CSV) steigt die mediane Fehlerzahl der Gruppe zwar ebenfalls an, jedoch ist dieser Unterschied nicht signifikant. Allerdings ist bei den Versuchen mit verstellter innerer Uhr (CSV) ein stärkeres Streuen der Einzelwerte, besonders gegenüber Training-verhängt bei Sonne sichtbar (TVsosi), zu beobachten.

Gruppe 123 zeigt, wie auch bei den Versuchen mit offener Voliere, die meisten Fehler bei der Wahl des ersten Zielbechers. Allerdings machen die Tauben bei verhängter Voliere unter jeder Versuchsbedingung deutlich mehr Fehler.

Bei nicht sichtbarer Sonne unter der Trainingsbedingung (TVnisi) werden die meisten Fehler gemacht. Aber auch mit verstellter innerer Uhr (CSV) der Tauben zeigt sich ein deutlicher Anstieg der Fehler, sowohl gegenüber der Kontrolle, als auch gegenüber den Trainingsversuchen mit sichtbarer Sonne (TVsosi).

Bedingung	Gesamtfehler	Fehler 1. ZB	Fehler 2. ZB	Fehler 3. ZB
TVsosi	3 (3 ; 4)	2 (2 ; 4)	0 (0 ; 0)	0 (0 ; 0)
TVnisi	6 (5 ; 12)	5 (4 ; 12)	0,25 (0 ; 1)	0 (0 ; 0)
KOV	4,25 (2,5 ; 5,5)	2,75 (2 ; 3,5)	0 (0 ; 1,5)	0,25 (0 ; 1,25)
CSV	5 (2,5 ; 9,5)	4 (2 ; 9,5)	0 (0 ; 1)	0 (0 ; 2)
KOnCSV	4 (2 ; 5,5)	2,5 (1,5 ; 4)	0 (0 ; 1)	0 (0 ; 0,5)

Tabelle 11:

Fehler während der Versuchsbedingungen bei verhängter Voliere der Gruppe 123.

TVsosi = Training-verhängt bei Sonne sichtbar; TVnisi = Training-verhängt bei Sonne nicht sichtbar; KOV = Kontrolle-verhängt; CSV = Clockshift-verhängt; KOnCSV = Kontrolle nach Clockshift-verhängt; Medianwert sowie in Klammern: 1. und 3. Quartile.

Gruppe 123 zeigt bei offener Voliere unter der Clockshiftbedingung eine signifikante Zunahme der Fehler gegenüber der Kontrolle, sowohl bei den Gesamtfehlern, als auch bei den Fehlern, welche die Tauben bis zum ersten Zielbecher gemacht haben.

Vergleich	Gesamtfehler	Fehler 1. ZB	Fehler 2. ZB	Fehler 3. ZB
TVsosi - Tsosi	* +	* +		
TVsosi – TVnisi	** +	* +	*	
TVsosi - KOV				
TVsosi - KOnCSV				
KOV - KOnCSV				
CSV - TV sosi		*	*	
CSV - KOV				
CSV - KOnCSV		*		

Tabelle 12:

Testergebnisse während der Versuchsbedingungen bei verhängter Voliere der Gruppe 123.

TVsosi = Training-verhängt bei Sonne sichtbar; TVnisi = Training-verhängt bei Sonne nicht sichtbar; KOV = Kontrolle-verhängt; CSV = Clockshift-verhängt; KOnCSV = Kontrolle nach Clockshift-verhängt; * = Wilcoxon-Test; + = Vorzeichen-Test; * oder + = $p < 0,05$; ** oder ++ = $p < 0,01$; *** oder +++ = $p < 0,001$.

Etwas anders stellt sich das Verhalten der Gruppe unter verhängter Voliere dar. Dabei zeigen die Tauben gegenüber Training-verhängt bei Sonne sichtbar (TVsosi) vermehrt Fehler sowohl bis zum ersten als auch bis zum zweiten Zielbecher (jeweils Wilcoxon-Test: $p < 0,05$).

3.3.6. Versuche bei verhängter Voliere der Gruppe 356

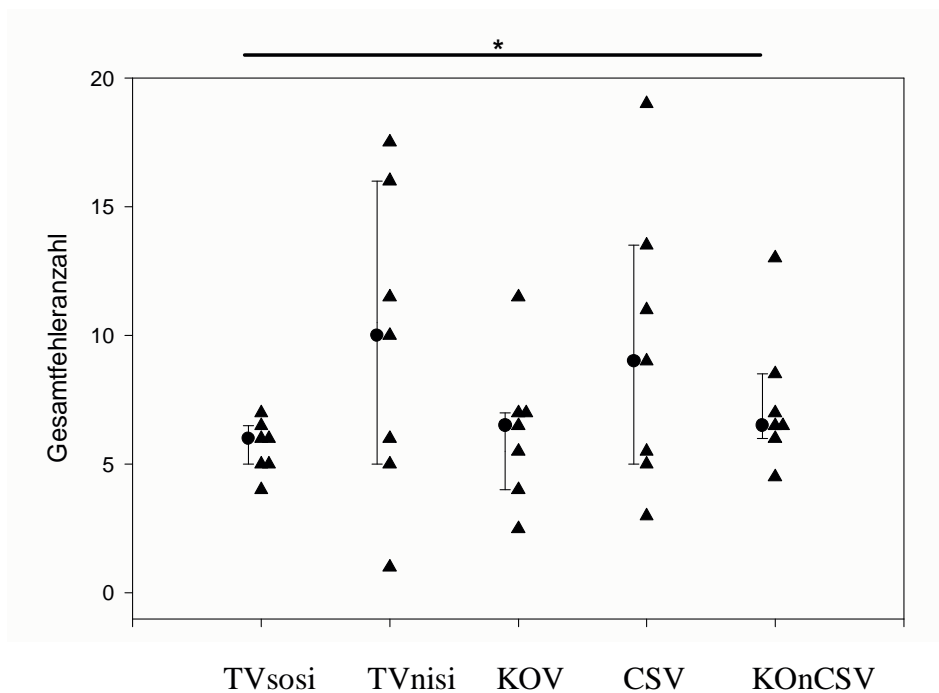


Abbildung 28:

Gesamtfehler während der Versuchsbedingungen bei verhängter Voliere der Gr. 356.

TVsosi = Training-verhängt bei Sonne sichtbar; TVnisi = Training-verhängt bei Sonne nicht sichtbar; KOV = Kontrolle-verhängt; CSV = Clockshift-verhängt; KOnCSV = Kontrolle nach Clockshift-verhängt; Dreiecke = Medianwerte der einzelnen Tauben für die jeweilige Versuchsbedingung.

Punkte = Medianwerte der Gruppen mit Quartilsabstand; Linie oberhalb der Abb. mit * = $p < 0,05$;

** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$; ns = keine signifikanten Unterschiede der Werte (Wilcoxon-Test).

Ebenso wie bei der vorhergehenden Gruppe streuen die Werte der Individuen bei verhängter Voliere während fast aller Versuchsbedingungen deutlich stärker (Ausnahme: Kontrolle nach Clockshift-verhängt). Zwischen den Versuchen bei Training bei Sonne sichtbar (Tsosi) und Training-verhängt bei Sonne sichtbar (TVsosi) besteht ein signifikanter Unterschied in der Anzahl an Fehlern, welche die Tauben bis zum ersten Zielbecher machen (Wilcoxon-Test und Vorzeichen-Test: $p < 0,05$). Deutlich ist auch bei dieser Gruppe eine starke Gesamtfehlererhöhung während des Trainings-verhängt bei Sonne nicht sichtbar (TVnisi), und bei den Versuchen mit verstellter innerer Uhr der Tiere (CSV).

Dagegen verhalten sich die Tauben, wenn ihre innere Uhr wieder dem natürlichen Tag angepaßt ist (KOnCSV), sehr viel einheitlicher. Ein signifikanter Unterschied zwischen den Versuchsbedingungen findet sich bei Training-verhängt bei Sonne sichtbar gegenüber den Kontrollversuchen nach Clockshift-verhängt.

Bedingung	Gesamtfehler	Fehler 1. ZB	Fehler 2. ZB	Fehler 3. ZB
TVsosi	6 (5 ; 6,5)	3 (2 ; 3)	0 (0 ; 0)	2 (1 ; 3)
TVnisi	10 (5 ; 16)	1 (0 ; 12)	1 (0 ; 1,5)	4 (1,5 ; 4,5)
KOV	6,5 (4 ; 7)	2,5 (1 ; 3,5)	1,75 (1,5 ; 2)	2,25 (2 ; 4,5)
CSV	9 (5 ; 13,5)	5,5 (3,5 ; 7,5)	0,5 (0 ; 5)	2 (1 ; 2,5)
KOnCSV	6,5 (6 ; 8,5)	3 (1 ; 4,5)	0,5 (0 ; 2)	2,5 (0 ; 4,5)

Tabelle 13:

Fehler während der Versuchsbedingungen bei verhängter Voliere der Gruppe 356.

TVsosi = Training-verhängt bei Sonne sichtbar; TVnisi = Training-verhängt bei Sonne nicht sichtbar; KOV = Kontrolle-verhängt; CSV = Clockshift-verhängt; KOnCSV = Kontrolle nach Clockshift-verhängt; Medianwert sowie in Klammern: 1. und 3. Quartile.

Gruppe 356 zeigt bei offener Voliere die meisten Fehler beim Aufsuchen des dritten Zielbechers, sowohl unter den beiden Trainingsbedingungen als auch bei den Kontrollversuchen. Bei verhängter Voliere zeigen die Tauben dabei aber auch vermehrt Fehler bis zum ersten Zielbecher.

Vergleich	Gesamtfehler	Fehler 1. ZB	Fehler 2. ZB	Fehler 3. ZB
TVsosi - Tsosi		* +		
TVsosi - TVnisi				
TVsosi - KOV			* +	
TVsosi - KOnCSV	* +			
KOV - KOnCSV				
CSV - TVsosi		*		
CSV - KOV		*		
CSV - KOnCSV				

Tabelle 14:
Testergebnisse während der Versuchsbedingungen bei
verhängter Voliere der Gruppe 356.

TVsosi = Training-verhängt bei Sonne-sichtbar; TVnisi = Training-verhängt bei Sonne-nicht sichtbar; KOV = Kontrolle-verhängt; CSV = Clockshift-verhängt; KOnCSV = Kontrolle nach Clockshift-verhängt; * = Wilcoxon-Test; + = Vorzeichen-Test; * oder + = $p < 0,05$; ** oder ++ = $p < 0,01$; *** oder +++ = $p < 0,001$.

Zudem findet sich ein signifikanter Unterschied zwischen Clockshift-verhängt (CSV) und Training bei sichtbarer Sonne (TVsosi) als auch zwischen Clockshift-verhängt und Kontrolle-verhängt (KOV), bei den Fehlern, die von den Tauben bis zum ersten Zielbecher gemacht werden (jeweils Wilcoxon-Test. $p < 0,05$). Bei den Kontrollversuchen nach Clockshift (KOnCSV) zeigen einige Tauben noch immer eine erhöhte Fehleranzahl, so dass zwar ein Absinken der medianen Fehleranzahl der Gruppe gegenüber Clockshift zu beobachtet ist, dieser Unterschied aber nicht signifikant abgesichert werden kann.

3.4. Vergleich der Gruppen

3.4.1. Vergleich der Gruppen bei offener Voliere und Bedingung Tsosi

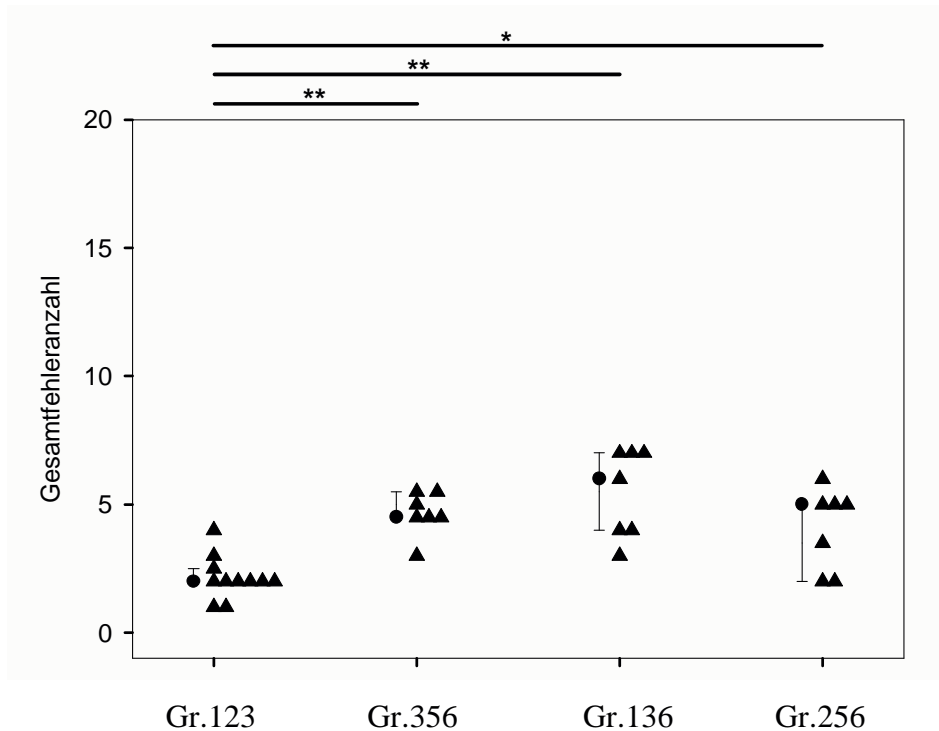


Abbildung 29:

Gesamtfehler bei Bedingung Tsosi Vergleich der Gruppen untereinander.

Dreiecke = Medianwerte der einzelnen Tauben für die jeweilige Versuchsbedingung.

Punkte = Medianwerte der Gruppen mit Quartilsabstand; Linie oberhalb der Abb. mit * = $p < 0,05$;

** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$; ns = keine signifikanten Unterschiede der Werte (Mann-Whitney-U-Test).

Gruppe 123 unterscheidet sich im Verhalten während der Versuchsbedingung Training bei Sonne sichtbar (Tsosi), signifikant von allen übrigen Gruppen. Diese Gruppe hat die niedrigste mediane Gesamtfehleranzahl und die Einzelwerte liegen am dichtesten beieinander. Die übrigen Gruppen unterscheiden sich in der medianen Fehleranzahl weniger stark voneinander. Auch die Streuung der Einzelwerte ist bei den übrigen drei Gruppen stärker, als dies bei Gruppe 123 der Fall ist.

GRUPPE	Gesamtfehler	Fehler 1. ZB	Fehler 2. ZB	Fehler 3. ZB
123	2 (2 ; 2,5)	1 (1 ; 2)	0 (0 ; 0)	0 (0 ; 0)
356	4,5 (4,5 ; 5,5)	1 (0 ; 1)	0,5 (0 ; 1)	2 (2 ; 3)
136	6 (4 ; 7)	1 (0,5 ; 2)	1 (1 ; 1,5)	3 (2 ; 3)
256	5 (2 ; 5)	1 (0 ; 2)	1 (1 ; 1)	1 (1 ; 3)

Tabelle 15:

Fehler bei Bedingung Tsosi Vergleich der Gruppen untereinander.

Medianwert sowie in Klammern: 1. und 3. Quartile.

Gruppe 356 und Gruppe 136 machen beim Aufsuchen des dritten Zielbechers mehr Fehler als dies bei den beiden ersten Bechern zu beobachten ist. Die Tauben der Gruppe 123 machen ausschließlich bis zum ersten Zielbecher Fehler und bei Gruppe 256 ist die Fehleranzahl bei allen drei Zielbechern konstant.

Vergleich	Gesamtfehler	Fehler 1. ZB	Fehler 2. ZB	Fehler 3. ZB
123 - 356	***		**	***
123 - 136	***		***	***
123 - 256	*		***	***
356 - 136				
356 - 256				
136 - 256				

Tabelle 16:

Testergebnisse bei Bedingung Tsosi Vergleich der Gruppen untereinander.

Mann-Whitney-U-Test: * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$.

Da alle vier Gruppen bis zum ersten Zielbecher gleich viele Fehler machen, lassen sich die Unterschiede in der Gesamtfehleranzahl zwischen Gruppe 123 und den übrigen drei Gruppen vor allem auf verschiedene Fehleranzahlen beim Aufsuchen des zweiten und dritten Zielbechers zurück führen. Sowohl die Fehleranzahl beim zweiten Zielbecher, als auch die Fehleranzahl beim letzten Zielbecher, unterscheidet sich signifikant zwischen Gruppe 123 und den anderen drei Gruppen.

3.4.2. Vergleich der Gruppen bei offener Voliere und Bedingung Tnisi

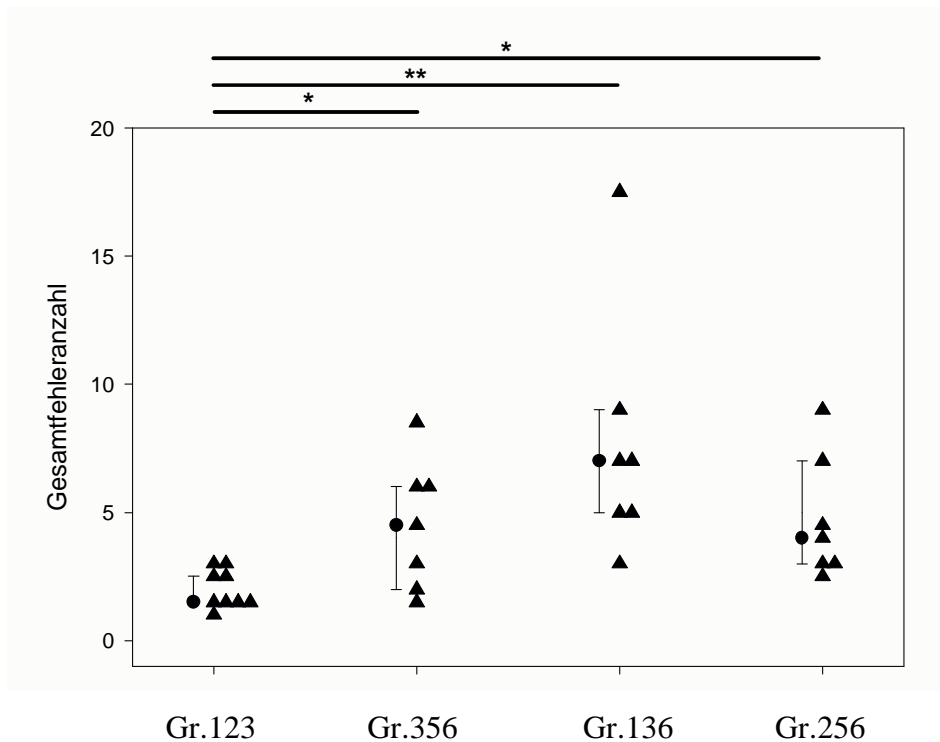


Abbildung 30:

Gesamtfehler bei Bedingung Tnisi Vergleich der Gruppen untereinander.

Dreiecke = Medianwerte der einzelnen Tauben für die jeweilige Versuchsbedingung.

Punkte = Medianwerte der Gruppen mit Quartilsabstand; Linie oberhalb der Abb. mit * = $p < 0,05$;

** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$; ns = keine signifikanten Unterschiede der Werte (Mann-Whitney-U-Test).

Auch bei Betrachtung der verschiedenen Gruppen unter der Bedingung Training Sonne nicht sichtbar fällt auf, dass sich Gruppe 123 signifikant von allen übrigen Gruppen unterscheidet.

GRUPPE	Gesamtfehler	Fehler 1. ZB	Fehler 2. ZB	Fehler 3. ZB
123	1,5 (1,5 ; 2,5)	1 (1 ; 1,5)	0 (0 ; 0)	0 (0 ; 0,5)
356	4,5 (2 ; 6)	0,5 (0,5 ; 2)	0 (0 ; 1)	1 (1 ; 3)
136	7 (5 ; 9)	1 (0 ; 4)	2,5 (1 ; 2,5)	2,5 (1 ; 7)
256	4 (3 ; 7)	0,5 (0 ; 2,5)	1,5 (1 ; 2)	1 (1 ; 2)

Tabelle 17:

Fehler bei Bedingung Tnisi Vergleich der Gruppen untereinander.

Medianwert sowie in Klammern: 1. und 3. Quartile

Auch bei bedecktem Himmel zeigt Gruppe 123 die niedrigste mediane Gesamtfehleranzahl. Die höchste mediane Gesamtfehleranzahl hat Gruppe 136, die auch gegenüber dem Training bei sichtbarer Sonne deutlich erhöht ist. Dabei steigt vorwiegend die Fehleranzahl beim Auffinden des zweiten Zielbechers an.

Vergleich	Gesamtfehler	Fehler 1. ZB	Fehler 2. ZB	Fehler 3. ZB
123 - 356	*			*
123 - 136	***		***	**
123 - 256	**		**	*
356 - 136			**	
356 - 256				
136 - 256				

Tabelle 18:

Testergebnisse bei Bedingung Tnisi Vergleich der Gruppen untereinander.

Mann-Whitney-U-Test: * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$.

Bei Training unter bedecktem Himmel (Tnisi) unterscheidet sich Gruppe 123 wiederum von allen übrigen Gruppen in der Gesamtfehleranzahl sowie bei den Fehlern, die zum Erreichen des letzten Zielbechers gemacht werden. Anders als unter sonnigem Himmel findet sich nun auch ein signifikanter Unterschied zwischen Gruppe 356 und Gruppe 136 bei der Fehleranzahl bis zum zweiten Zielbecher. Dies lässt sich dadurch erklären, dass Gruppe 136 unter bedecktem Himmel beim zweiten Zielbecher deutlich mehr Fehler macht.

3.4.3. Vergleich der Gruppen bei offener Voliere und Bedingung KO

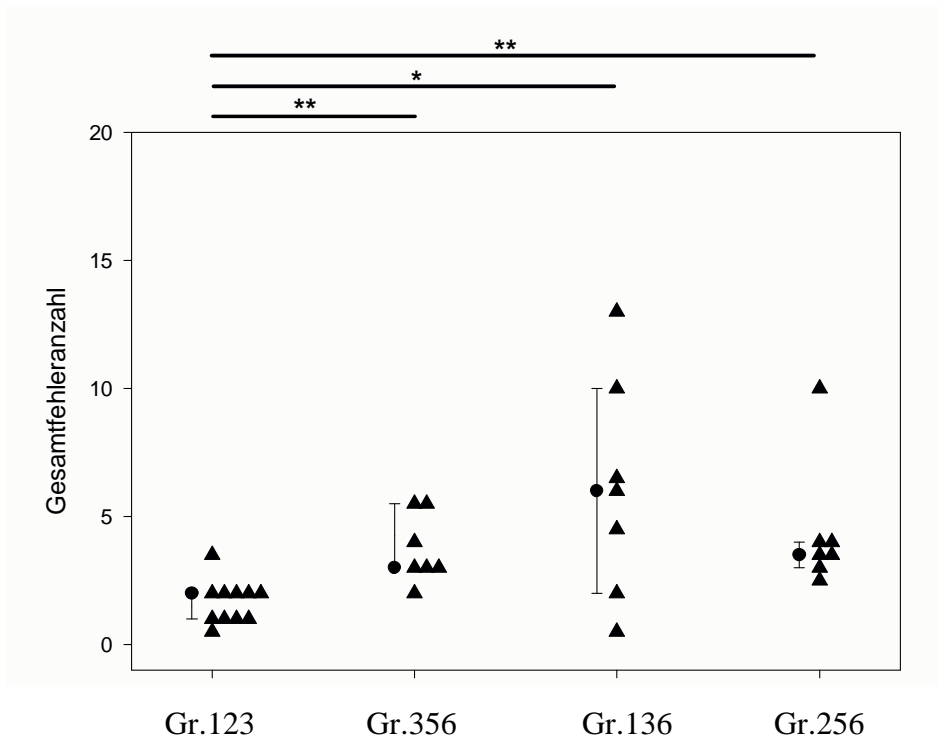


Abbildung 31:

Gesamtfehler bei Bedingung KO Vergleich der Gruppen untereinander.

Dreiecke = Medianwerte der einzelnen Tauben für die jeweilige Versuchsbedingung.

Punkte = Medianwerte der Gruppen mit Quartilsabstand; Linie oberhalb der Abb. mit * = $p < 0,05$;

** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$; ns = keine signifikanten Unterschiede der Werte (Mann-Whitney-U-Test).

Auch bei der Versuchsbedingung Kontrolle zeigt sich ein ganz ähnliches Bild. Wiederum sind signifikante Unterschiede von Gruppe 123 zu allen anderen Gruppen bei der Gesamtfehleranzahl feststellbar. Die übrigen Gruppen unterscheiden sich wie schon in den vorangegangenen Bedingungen nicht signifikant voneinander.

GRUPPE	Gesamtfehler	Fehler 1. ZB	Fehler 2. ZB	Fehler 3. ZB
123	2 (1 ; 2)	1 (0,5 ; 2)	0 (0 ; 0)	0 (0 ; 0,5)
356	3 (3 ; 5,5)	0,5 (0 ; 2,5)	1 (0 ; 1,5)	2 (1,5 ; 4)
136	6 (2 ; 10)	1 (0 ; 3,5)	1,5 (1 ; 2)	1,5 (1 ; 4)
256	3,5 (3 ; 4)	0,5 (0,5 ; 1,5)	1 (1 ; 2)	1 (0,5 ; 2)

Tabelle 19: Fehler bei Bedingung KO Vergleich der Gruppen untereinander.

Medianwert sowie in Klammern: 1. und 3. Quartile.

Auch bei den Kontrollversuchen ist Gruppe 136 die Gruppe mit der höchsten Streuung der Einzelwerte und der höchsten medianen Gesamtfehleranzahl. Die Gruppen 356 und 256 liegen in der Höhe der medianen Fehleranzahl und der Streuung der Einzelwerte wiederum zwischen den beiden anderen Gruppen.

Vergleich	Gesamtfehler	Fehler 1. ZB	Fehler 2. ZB	Fehler 3. ZB
123 - 356	**		*	***
123 - 136	*		***	**
123 - 256	**		***	*
356 - 136				
356 - 256				
136 - 256				

Tabelle 20: Testergebnisse bei Bedingung KO Vergleich der Gruppen untereinander.
Mann-Whitney-U-Test: * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$.

Die Unterschiede, die sich zwischen den Gruppen bei der Bedingung Kontrolle finden, stimmen völlig mit denen überein, wie sie sich auch bei Training und sichtbarer Sonne (Tsosi) feststellen lassen. Gruppe 123 unterscheidet sich signifikant sowohl in der Gesamtfehleranzahl, als auch in den Fehlern bis zum zweiten Zielbecher sowie in den Fehlern bis zum dritten Zielbecher von den anderen drei Gruppen. In den Fehlern bis zum ersten Zielbecher finden sich, wie bei Training und sichtbarer Sonne, als auch bei Training und bedecktem Himmel, keinerlei Unterschiede zwischen den vier Gruppen.

3.4.4. Vergleich der Gruppen bei offener Voliere und Bedingung CS

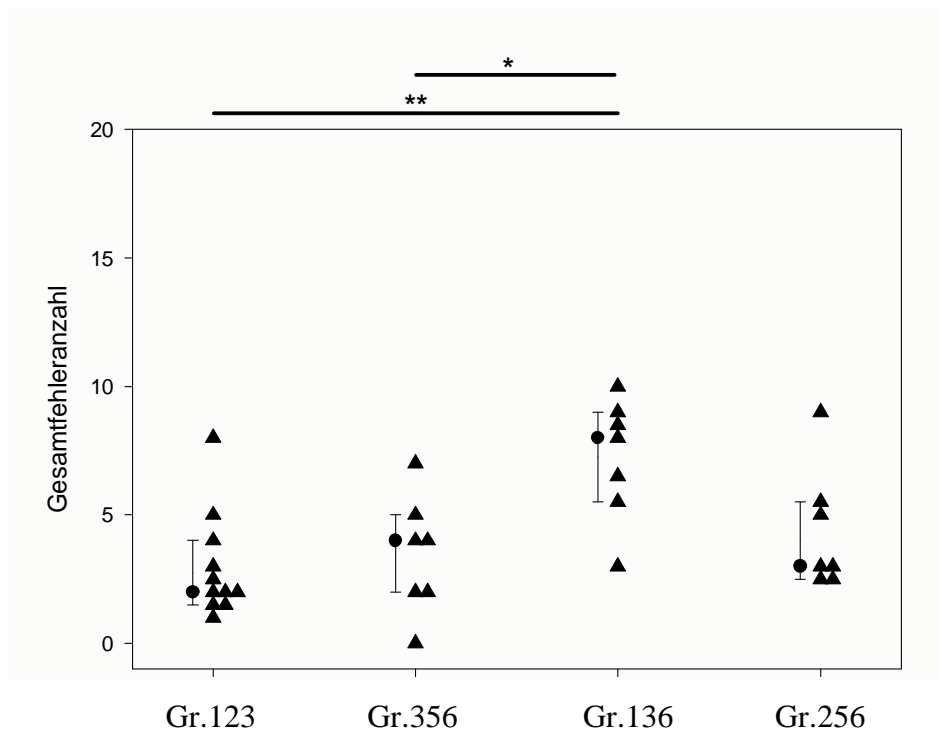


Abbildung 32:

Gesamtfehler bei Bedingung CS Vergleich der Gruppen untereinander.

Dreiecke = Medianwerte der einzelnen Tauben für die jeweilige Versuchsbedingung.

Punkte = Medianwerte der Gruppen mit Quartilsabstand; Linie oberhalb der Abb. mit * = $p < 0,05$;

** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$; ns = keine signifikanten Unterschiede der Werte (Mann-Whitney-U-Test).

Bei den Versuchen mit verstellter innerer Uhr wird das Verhalten der Gruppen zueinander unterschiedlicher. Hier unterscheidet sich jetzt signifikant die Gesamtfehleranzahl der Gruppe 123 nur noch von dem der Gruppe 136, zudem unterscheidet sich noch Gruppe 136 von Gruppe 356. Zwischen den übrigen Gruppen sind keinerlei signifikanten Unterschiede festzustellen.

GRUPPE	Gesamtfehler	Fehler 1. ZB	Fehler 2. ZB	Fehler 3. ZB
123	2 (1,5 ; 4)	1,5 (1 ; 3)	0 (0 ; 0)	0,5 (0 ; 0,5)
356	4 (2 ; 5)	1 (0 ; 1)	1 (0 ; 2)	1 (0 ; 2)
136	8 (5,5 ; 9)	1,5 (0 ; 3)	1,5 (1 ; 2)	3,5 (2 ; 4,5)
256	3 (2,5 ; 5,5)	1 (0,5 ; 1)	1 (0 ; 1,5)	2 (1 ; 4)

Tabelle 21:

Fehler bei Bedingung CS Vergleich der Gruppen untereinander.

Medianwert sowie in Klammern: 1. und 3. Quartile.

Gruppe 136 hat auch hier bei den Versuchen mit verstellter innerer Uhr die höchste Fehleranzahl. Die Streuung der Einzelwerte steigt bei den anderen Gruppen ebenfalls an.

Vergleich	Gesamtfehler	Fehler 1. ZB	Fehler 2. ZB	Fehler 3. ZB
123 - 356			**	
123 - 136	**		***	**
123 - 256			*	*
356 - 136	*			*
356 - 256				
136 - 256				

Tabelle 22:

Testergebnisse bei Bedingung CS Vergleich der Gruppen untereinander.Mann-Whitney-U-Test: * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$.

Auch bei der Bedingung Clockshift finden sich keinerlei Unterschiede in der Fehleranzahl, die bis zum Auffinden des ersten Zielbeckers von den vier Taubengruppen gemacht werden. Bei den Fehlern, die bis zum zweiten und zum dritten Zielbecher gemacht werden, unterscheidet sich das Verhalten der vier Gruppen nicht wesentlich von dem, das unter beiden Trainingsbedingungen sowie bei Kontrolle beobachtet werden kann.

3.4.5. Vergleich der Gruppen bei offener Voliere und Bedingung KOnCS

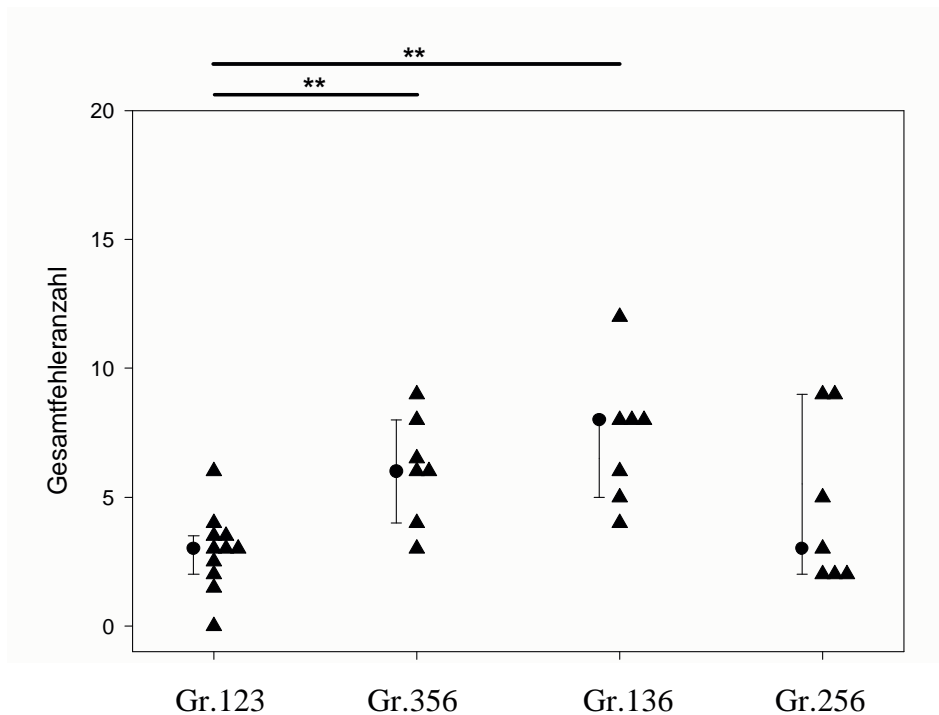


Abbildung 33:

Gesamtfehler bei Bedingung KOnCS Vergleich der Gruppen untereinander.

Dreiecke = Medianwerte der einzelnen Tauben für die jeweilige Versuchsbedingung.

Punkte = Medianwerte der Gruppen mit Quartilsabstand; Linie oberhalb der Abb. mit * = $p < 0,05$;

** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$; ns = keine signifikanten Unterschiede der Werte (Mann-Whitney-U-Test).

Gruppe 123 unterscheidet sich hier signifikant von Gruppe 356 und von Gruppe 136, jedoch nicht von Gruppe 256. Die übrigen Gruppen weisen in der Streuung der Einzelwerte keine größeren Unterschiede auf. Gruppe 136 hat hier wiederum die höchste mediane Fehleranzahl.

GRUPPE	Gesamtfehler	Fehler 1. ZB	Fehler 2. ZB	Fehler 3. ZB
123	3 (2 ; 3,5)	2,5 (1,5 ; 2,5)	0 (0 ; 0,5)	0 (0 ; 1)
356	6 (4 ; 8)	2 (1 ; 3)	1,5 (0 ; 3)	2 (0 ; 3)
136	8 (5 ; 8)	1 (1 ; 3)	1 (1 ; 3)	4 (1 ; 5)
256	3 (2 ; 9)	0 (0 ; 1)	1 (1 ; 2)	2 (1 ; 3)

Tabelle 23:

Fehler bei Bedingung KOnCS Vergleich der Gruppen untereinander.

Medianwert sowie in Klammern: 1. und 3. Quartile.

Bei der Bedingung Kontrolle nach Clockshift zeigt sich, im Gegensatz zu allen anderen bislang behandelten Versuchsbedingungen, eine deutliche Zunahme der Fehler, welche die Tauben bis zum Erreichen des ersten Zielbechers machen. Dies gilt vor allem für Gruppe 123 und Gruppe 356.

Vergleich	Gesamtfehler	Fehler 1. ZB	Fehler 2. ZB	Fehler 3. ZB
123 - 356	**		*	
123 - 136	**		**	**
123 - 256		*	***	*
356 - 136		*		
356 - 256				
136 - 256				

Tabelle 24:

Testergebnisse bei Bedingung KOnCS Vergleich der Gruppen untereinander.

Mann-Whitney-U-Test: * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$.

Die beobachtete Zunahme der Fehleranzahl bis zum ersten Zielbecher lässt sich signifikant absichern. So unterscheidet sich Gruppe 123 von Gruppe 256. Gleichfalls unterscheidet sich Gruppe 356 von Gruppe 136 bei der Fehleranzahl bis zum ersten Zielbecher. Bei den Fehlern bis zum zweiten und dritten Zielbecher lassen sich dagegen keine Auffälligkeiten erkennen.

Zusammenfassung:

Während aller Versuchsbedingungen zeigt Gruppe 123 die niedrigste mediane Gesamtfehleranzahl. Gruppe 123 unterscheidet sich bei drei Versuchsbedingungen (TsoSI, Tnisi, KO) signifikant von allen übrigen Gruppen. Während dieser Versuchsbedingungen unterscheiden sich jedoch die anderen Gruppen untereinander nicht signifikant voneinander. Wird die innere Uhr der Tiere verstellt (CS-Versuche), unterscheidet sich die Gruppe 123 lediglich von der Gruppe 136 und diese wiederum signifikant noch von Gruppe 356. Bei der Bedingung Training bei Sonne nicht sichtbar (Tnisi) und bei den Kontrollversuchen (KO) ist die besonders große Streuung der Einzelwerte von Gruppe 136 auffällig.

3.4.6. Vergleich der Gruppen bei verhängter Voliere und Bedingung TVsosi

Im folgenden Kapitel werden Gruppe 123 und Gruppe 356 miteinander verglichen, die bei verhängter bzw. der von Landmarken abgeschirmten Voliere getestet wurden.

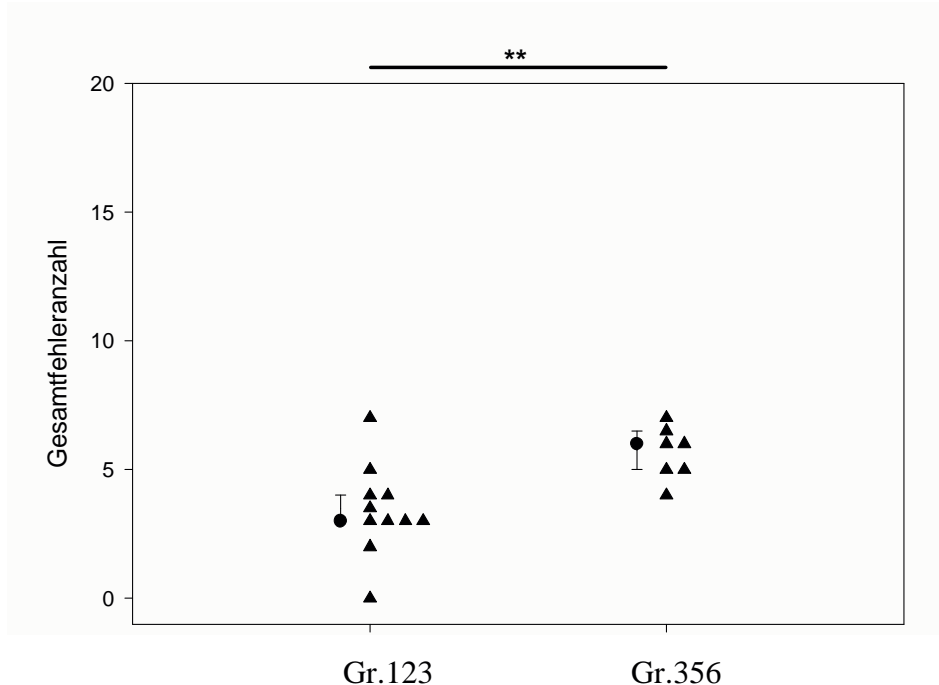


Abbildung 34:

Gesamtfehler bei Bedingung TVsosi Vergleich der Gruppen untereinander.

Dreiecke = Medianwerte der einzelnen Tauben für die jeweilige Versuchsbedingung.

Punkte = Medianwerte der Gruppen mit Quartilsabstand; Linie oberhalb der Abb. mit * = $p < 0,05$;

** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$; ns = keine signifikanten Unterschiede der Werte (Mann-Whitney-U-Test).

Die Gesamtfehler beider Gruppen unterscheiden sich bei der Versuchsbedingung Training-verhängt bei Sonne sichtbar (TVsosi) signifikant voneinander. Die Gesamtfehleranzahl der Gruppe 356 ist dabei höher als die der Gruppe 123.

GRUPPE	Gesamtfehler	Fehler 1. ZB	Fehler 2. ZB	Fehler 3. ZB
123	3 (3 ; 4)	2 (2 ; 4)	0 (0 ; 0)	0 (0 ; 0)
356	6 (5 ; 6,5)	3 (2 ; 3)	0 (0 ; 0)	2 (1 ; 3)

Tabelle 25: Fehler bei Bedingung TVsosi Vergleich der Gruppen untereinander.

Medianwert sowie in Klammern: 1. und 3. Quartile.

Auch die Fehler, die bis zum ersten und die Fehler, die bis zum dritten Zielbecher von Gruppe 356 gemacht werden sind höher als die Fehleranzahlen, welche die Tauben der Gruppe 123 beim Aufsuchen der beiden Zielbecher machen.

Vergleich	Gesamtfehler	Fehler 1. ZB	Fehler 2. ZB	Fehler 3. ZB
123 - 356	**			***

Tabelle 26:

Testergebnisse bei Bedingung TVsosi Vergleich der Gruppen untereinander.

Mann-Whitney-U-Test: * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$.

Signifikant absichern lässt sich der beobachtete Unterschied allerdings nur für die Fehler, die bis zum dritten Futterversteck gemacht werden. Hier unterscheidet sich das Verhalten von Gruppe 123 gegenüber Gruppe 356 mit $p < 0.001$.

3.4.7. Vergleich der Gruppen bei verhängter Voliere und Bedingung TVnisi

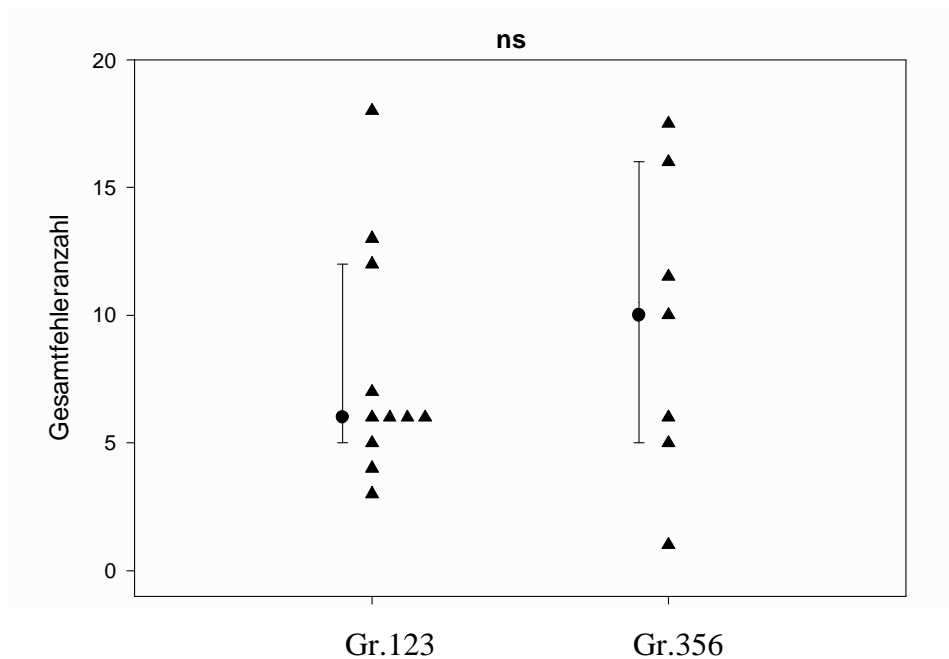


Abbildung 35:

Gesamtfehler bei Bedingung TVnisi Vergleich der Gruppen untereinander.

Dreiecke = Medianwerte der einzelnen Tauben für die jeweilige Versuchsbedingung.

Punkte = Medianwerte der Gruppen mit Quartilsabstand; Linie oberhalb der Abb. mit * = $p < 0,05$;

** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$; ns = keine signifikanten Unterschiede der Werte (Mann-Whitney-U-

Test).

Das Verhalten beider Gruppen in Bezug auf die Gesamtfehleranzahl lässt sich hier statistisch nicht unterscheiden. Die Einzelwerte der Gruppen liegen gegenüber der Bedingung Training-verhängt bei Sonne sichtbar (TVsosi) sehr weit auseinander. Gruppe 356 hat dabei eine deutlich höhere Gesamtfehleranzahl und eine größere Streuung aufzuweisen.

GRUPPE	Gesamt- fehler	Fehler 1. ZB	Fehler 2. ZB	Fehler 3. ZB
123	6 (5 ; 12)	5 (4 ; 12)	0,25 (0 ; 1)	0 (0 ; 0)
356	10 (5 ; 16)	1 (0 ; 12)	1 (0 ; 1,5)	4 (1,5 ; 4,5)

Tabelle 27:

Fehler bei Bedingung TVnisi Vergleich der Gruppen untereinander.

Medianwert sowie in Klammern: 1. und 3. Quartile.

Gruppe 356 zeigt eine deutlich erhöhte Fehleranzahl bei den Fehlern, die bis zum letzten Zielbecher gemacht werden. Die Fehleranzahl bis zum dritten Zielbecher unterscheidet sich signifikant zwischen beiden Gruppen, wie dies auch bei Training-verhängt und sichtbarer Sonne (TVsosi) der Fall war.

Vergleich	Gesamt- fehler	Fehler 1. ZB	Fehler 2. ZB	Fehler 3. ZB
123 - 356				***

Tabelle 28:

Testergebnisse bei Bedingung TVnisi Vergleich der Gruppen untereinander.

Mann-Whitney-U-Test: * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$.

3.4.8. Vergleich der Gruppen bei verhängter Voliere und Bedingung KOV

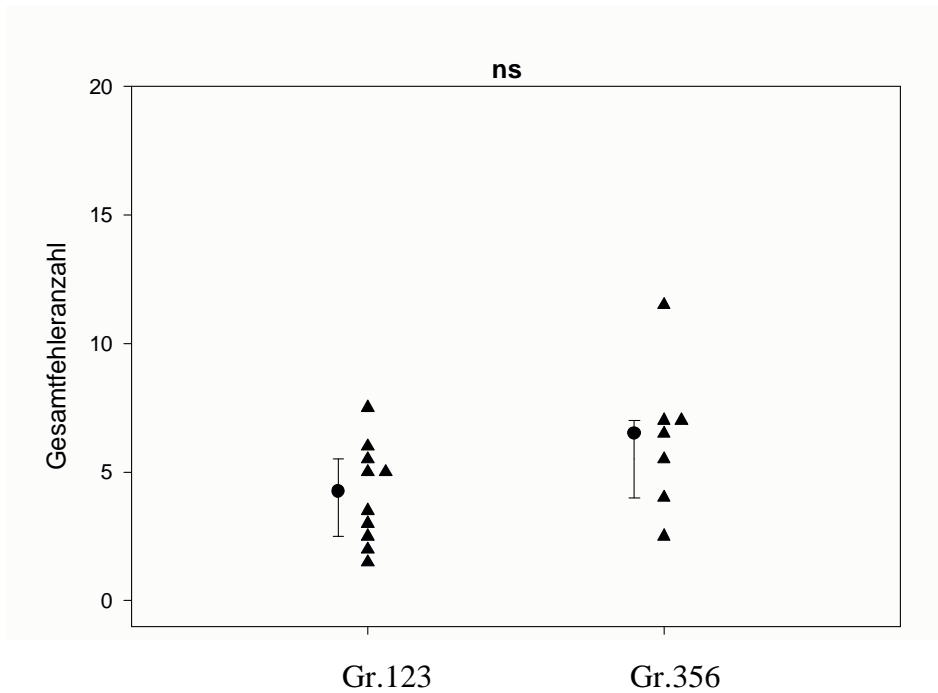


Abbildung 36:

Gesamtfehler bei Bedingung KOV Vergleich der Gruppen untereinander.

Dreiecke = Medianwerte der einzelnen Tauben für die jeweilige Versuchsbedingung.

Punkte = Medianwerte der Gruppen mit Quartilsabstand; Linie oberhalb der Abb. mit * = $p < 0,05$;

** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$; ns = keine signifikanten Unterschiede der Werte (Mann-Whitney-U-Test).

Auch bei den Kontrollversuchen bei verhängter Voliere ist kein statistischer Unterschied zwischen den Gruppen bei den Gesamtfehlern nachweisbar.

GRUPPE	Gesamtfehler	Fehler 1. ZB	Fehler 2. ZB	Fehler 3. ZB
123	4,25 (2,5 ; 5,5)	2,75 (2 ; 3,5)	0 (0 ; 1,5)	0,25 (0 ; 1,25)
356	6,5 (4 ; 7)	2,5 (1 ; 3,5)	1,75 (1,5 ; 2)	2,25 (2 ; 4,5)

Tabelle 29:

Fehler bei Bedingung KOV Vergleich der Gruppen untereinander.

Medianwert sowie in Klammern: 1. und 3. Quartile.

Bei den Fehlern, die bis zum zweiten Zielbecher gemacht werden, unterscheidet sich hier das Verhalten der beiden Gruppen signifikant. Während die Fehleranzahl bei Gruppe 123 gleich bleibt, erhöht sie sich bei Gruppe 356.

Vergleich	Gesamtfehler	Fehler 1. ZB	Fehler 2. ZB	Fehler 3. ZB
123 - 356			*	

Tabelle 30:

Testergebnisse bei Bedingung KOV Vergleich der Gruppen untereinander.

Mann-Whitney-U-Test: * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$.

3.4.9. Vergleich der Gruppen bei verhängter Voliere und Bedingung CSV

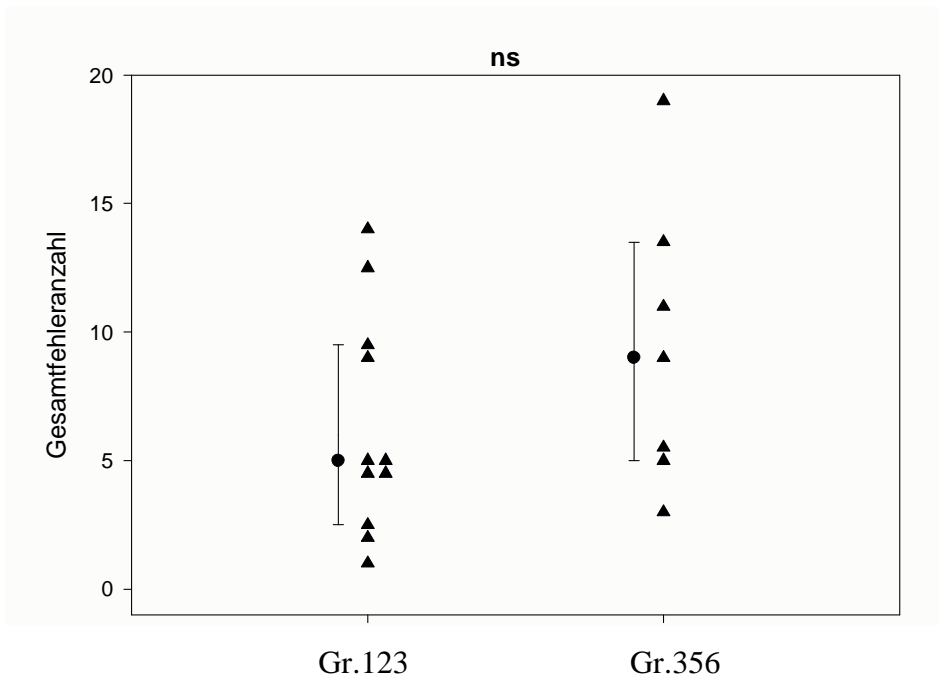


Abbildung 37:

Gesamtfehler bei Bedingung CSV Vergleich der Gruppen untereinander.

Dreiecke = Medianwerte der einzelnen Tauben für die jeweilige Versuchsbedingung.

Punkte = Medianwerte der Gruppen mit Quartilsabstand; Linie oberhalb der Abb. mit * = $p < 0,05$;

** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$; ns = keine signifikanten Unterschiede der Werte (Mann-Whitney-U-Test).

Ebenso wie bei den Kontrollversuchen ist hier zwar kein statistisch nachweisbarer Unterschied zwischen den Gruppen feststellbar, allerdings zeigt Gruppe 356 die höhere mediane Fehleranzahl, verglichen mit Gruppe 123.

GRUPPE	Gesamtfehler	Fehler 1. ZB	Fehler 2. ZB	Fehler 3. ZB
123	5 (2,5 ; 9,5)	4 (2 ; 9,5)	0 (0 ; 1)	0 (0 ; 2)
356	9 (5 ; 13,5)	5,5 (3,5 ; 7,5)	0,5 (0 ; 5)	2 (1 ; 2,5)

Tabelle 31:

Fehler bei Bedingung CSV Vergleich der Gruppen untereinander.

Medianwert sowie in Klammern: 1. und 3. Quartile.

Im Gegensatz zu den Kontrollversuchen sowie den beiden Trainingsbedingungen, bei denen sich die beiden Gruppen in der Fehleranzahl bis zum zweiten oder dritten Zielbecher signifikant unterscheiden, lässt sich bei den Versuchen unter Clockshiftbedingung keinerlei Unterschied nachweisen. Gruppe 123 zeigt bei den Fehlern bis zum dritten Zielbecher eine größere Streuung der Einzelwerte.

Vergleich	Gesamtfehler	Fehler 1. ZB	Fehler 2. ZB	Fehler 3. ZB
123 - 356				

Tabelle 32:

Testergebnisse bei Bedingung CSV Vergleich der Gruppen untereinander.

Mann-Whitney-U-Test: * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$.

3.4.10. Vergleich der Gruppen bei verhängter Voliere und Bedingung KOnCSV

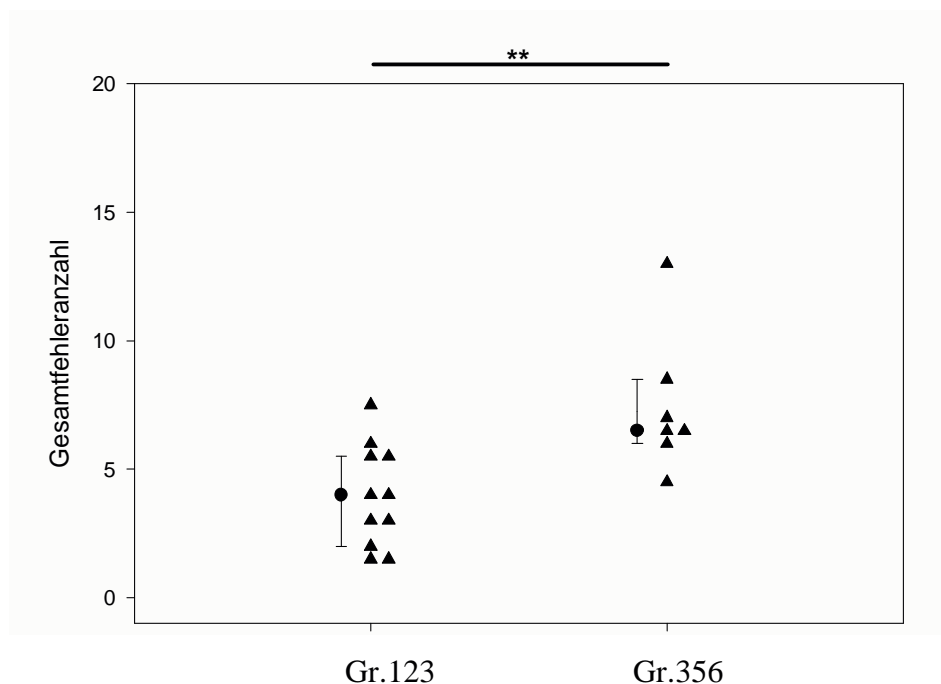


Abbildung 38:

Gesamtfehler bei Bedingung KOnCSV Vergleich der Gruppen untereinander.

Dreiecke = Medianwerte der einzelnen Tauben für die jeweilige Versuchsbedingung.

Punkte = Medianwerte der Gruppen mit Quartilsabstand; Linie oberhalb der Abb. mit * = $p < 0,05$;

** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$; ns = keine signifikanten Unterschiede der Werte (Mann-Whitney-U-Test).

Nachdem die innere Uhr der Tiere wieder auf den natürlichen Hell-Dunkel-Rhythmus eingestellt ist (KOnCSV), ist ein signifikanter Unterschied zwischen den beiden Gruppen vorhanden. Die mediane Gesamtfehleranzahl der Gruppe 356 liegt auch hier höher als bei Gruppe 123.

GRUPPE	Gesamtfehler	Fehler 1. ZB	Fehler 2. ZB	Fehler 3. ZB
123	4 (2 ; 5,5)	2,5 (1,5 ; 4)	0 (0 ; 1)	0 (0 ; 0,5)
356	6,5 (6 ; 8,5)	3 (1 ; 4,5)	0,5 (0 ; 2)	2,5 (0 ; 4,5)

Tabelle 33:

Fehler bei Bedingung KOnCSV Vergleich der Gruppen untereinander.

Medianwert sowie in Klammern: 1. und 3. Quartile.

Das beobachtete Fehlermuster zwischen den einzelnen Zielbechern entspricht hier wieder dem, das unter den beiden Trainingsbedingungen festgestellt werden konnte.

Beide Gruppen unterscheiden sich signifikant bei der Gesamtfehleranzahl als auch bei den Fehlern, die bis zum dritten Zielbecher gemacht werden.

Vergleich	Gesamtfehler	Fehler 1. ZB	Fehler 2. ZB	Fehler 3. ZB
123 - 356	**			*

Tabelle 34:

Testergebnisse bei Bedingung KOnCSV Vergleich der Gruppen untereinander.

Mann-Whitney-U-Test: * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$.

Zusammenfassung

Signifikante Unterschiede zwischen den beiden Gruppen lassen sich bei den Versuchen mit verhängter Voliere, bei den Versuchen Training-verhängt (TVsosi) und bei den Kontrollversuchen nach Clockshift-verhängt (KOnCSV) beobachten. Zudem sind tendenzielle Unterschiede zwischen beiden Gruppen erkennbar. So lässt sich bei Betrachtung aller Versuchsbedingungen feststellen, dass die mediane Gesamtfehleranzahl von Gruppe 123 immer niedriger als die der Gruppe 356 ist.

3.4.11. Fehleranzahl zwischen den drei Zielbechern während des Clockshifts

Die folgende Tabelle soll Aufschluss darüber geben, ob sich die Zeitumstimmung der Versuchstauben verstärkt auf die Anfangsorientierung in der Voliere auswirkt. Hierzu werden gesondert die Fehler, die bis zum ersten Zielbecher, die Fehler die bis zum zweiten Zielbecher und die Fehler die bis zum dritten Zielbecher gemacht werden, für die Bedingungen Kontrolle (KO), Clockshift (CS) und Kontrolle nach Clockshift (KOnCS) gegenübergestellt.

Gruppe	Versuch	N	Gesamtfehler	Fehler 1.ZB	Fehler 2. ZB	Fehler 3.ZB
123	Kontrolle	10	2	1	0	0
	Clockshift	11	2	1,5	0	0,5
	KOnCS	11	3	2,5	0	0
356	Kontrolle	7	3	0,5	1	2
	Clockshift	7	4	1	1	1
	KOnCS	7	6	2	1,5	2
136	Kontrolle	7	6	1	1,5	1,5
	Clockshift	7	8	1,5	1,5	3,5
	KOnCS	7	8	1	2	4
256	Kontrolle	7	3,5	0,5	1	1
	Clockshift	7	3	0	1	2
	KOnCS	7	4	0	1	3

Tabelle 35:

Fehleranzahl zwischen den drei Zielbechern während des Clockshifts.

N = Anzahl der Tauben; 1. ZB = erster Zielbecher; 2. ZB = zweiter Zielbecher;
3. ZB = dritter Zielbecher.

Von Gruppe 356 und Gruppe 136 werden während der Bedingung Clockshift insgesamt mehr Fehler gemacht. Gruppe 123 und Gruppe 356 machen bei der Bedingung Clockshift vermehrt Fehler bis zum ersten Zielbecher, während bei Gruppe 136 und Gruppe 256 eine Zunahme der Fehler bis zum dritten Zielbecher zu beobachten ist. Erhöhte Fehleranzahlen treten bei Clockshift also vorwiegend bei dem Zielbecher auf, bei dem auch unter Trainings-, oder Kontrollbedingungen bereits die meisten Fehler von den Tauben gemacht werden. Die Schwierigkeiten, welche die Tauben beim Aufsuchen dieses Zielbeckers haben, nehmen also unter der Bedingung Clockshift zu.

3.5. Betrachtung verschiedener Probentypen

3.5.1. Verteilung der Probentypen auf die acht Sektoren

Um ein genaueres Bild davon zu erhalten, ob sich während verschiedener Versuchsbedingungen die Art des Fehlers ändert, werden im Folgenden die unterschiedlichen Möglichkeiten des Probens in der Voliere in verschiedene Kategorien eingeteilt. Je nachdem also, in welchem der insgesamt 48 Becher der Voliere von den Tauben geprobt, das heißt mit dem Schnabel im Sand gewühlt wurde, können sämtliche Proben in insgesamt vier verschiedene Kategorien, im Folgenden als Probenarten, eingeteilt werden.

Die folgende Abbildung zeigt die Verteilung der verschiedenen Probenarten auf die acht Sektoren der Voliere.

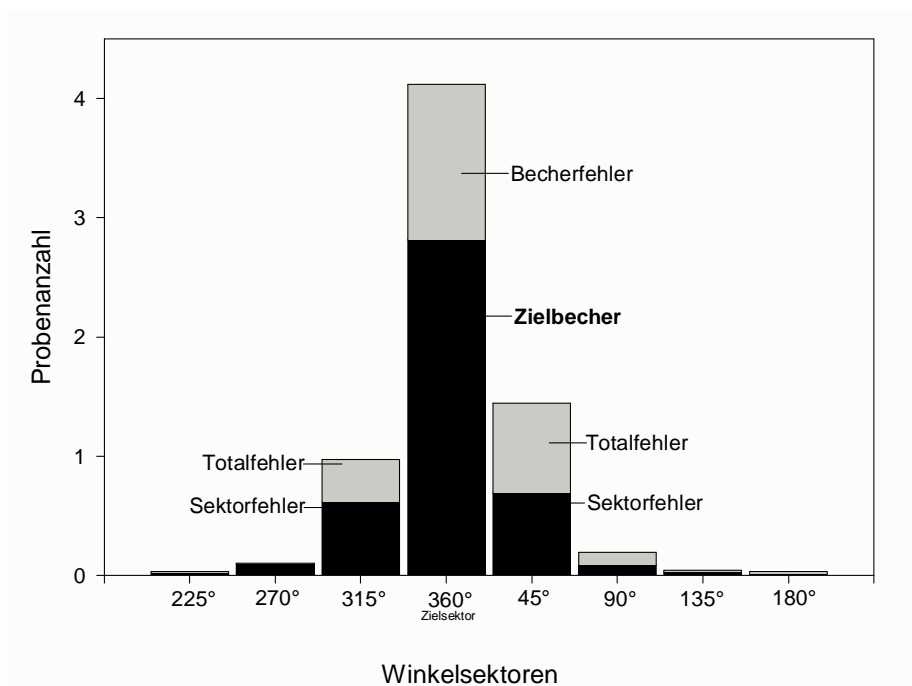


Abbildung 39:

Verteilung der Proben pro Sektor.

x = Winkelsektoren; y = Proben (Zielbecherproben und Fehler) Anzahl; Zielbecher = alle Proben im Zielbecher (korrekte Proben); Sektorfehler = falscher Sektor, richtiger Becher; Becherfehler = richtiger Sektor, falscher Becher; Totalfehler = falscher Sektor, falscher Becher.

Definition der Probentypen:

1. Zielbecherprobe:

Die Taube probt im richtigen Becher und im richtigen Sektor, trifft also eine korrekte Wahl.

2. Becherfehler:

Die Taube probt im richtigen Sektor aber im falschen Becher. (Fehler)

3. Sektorfehler:

Die Taube probt im falschen Sektor aber in dem Becher, der im richtigen Sektor dem Zielbecher entsprechen würde. (Fehler)

4. Totalfehler:

Die Taube probt im falschen Sektor und im falschen Becher. (Fehler)

Von den sieben Proben welche die Tauben in einem Versuch benötigen um die drei Zielbecher aufzufinden, sind durchschnittlich vier Fehler zu beobachten. Davon entfällt ein Fehler auf den gleichen Sektor, in dem sich auch die drei Zielbecher (Zielsektor) befinden. Gut die Hälfte aller Proben finden also ausschließlich im Zielsektor statt. Von den übrigen drei Fehlern verteilen sich zwei auf die beiden Sektoren, die direkt dem Zielsektor angrenzen. Der vierte Fehler wird in einem der fünf anderen Sektoren gemacht. (Siehe auch hierzu die Verteilung der Proben auf die Sektoren der Voliere in Prozent.)

3.5.2. Fehlertypen während der Versuchsbedingungen

In den folgenden Tabellen wird zunächst das Verhalten der Tauben während der verschiedenen Versuchsbedingungen in Bezug auf das Vorkommen bestimmter Fehlertypen betrachtet. Anschließend wird das Verhalten der vier Taubengruppen untereinander, während der verschiedenen Versuchsbedingungen in Bezug auf das Vorkommen bestimmter Fehlertypen, verglichen.

Gruppe	Vergleiche	Sektorfehler	Becherfehler	Totalfehler
123	Tsosi - Tnisi	-0,20	* -0,16	-0,25
	Tsosi - CS	0,42	-0,14	0,03
	KO - CS	0,56	0,21	-0,11
	KOnCS - CS	0,16	0,00	0,39
	Tsosi - KO	-0,14	* -0,35	0,14
	Tsosi - KOnCS	0,26	* -0,14	* -0,36
	KO - KOnCS	0,40	0,21	-0,50
verhängt	Tsosi – TVsosi	* 1,53	-0,13	* 0,74
	TVsosi - TVnisi	1,98	* 0,07	0,81
	TVsosi - CSV	0,82	0,38	0,01
	KOV - CSV	1,44	0,25	0,72
	KOnCSV - CSV	1,82	0,19	0,28
	TVsosi - KOV	-0,62	* 0,13	* -0,71
	TVsosi - KOnCSV	-1,00	0,19	-0,27
	KOV - KOnCSV	-0,38	0,06	0,44

Tabelle 36:

Gruppe 123 Vergleiche der Versuchsbedingungen in Bezug auf die Fehlertypen.

Werte = Differenzen zwischen den Bedingungen; fettgedruckt = Differenz in die erwartete Richtung; Tsosi = Trainingsversuche bei Sonne sichtbar; Tnisi = Trainingsversuche bei Sonne nicht sichtbar; KO = Kontrollversuche; CS = Clockshiftversuche; KOnCS = Kontrollversuche nach Clockshift; Sektorfehler = falscher Sektor, richtiger Becher; Becherfehler = richtiger Sektor, falscher Becher; Totalfehler = falscher Sektor, falscher Becher; * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$; ns = nicht signifikant (Wilcoxon-Test).

Unter Clockshiftbedingung zeigt Gruppe 123 im Vergleich zur Kontrollbedingung verstärkt Sektorfehler. Das heißt, die Tauben haben mit verstellter innerer Uhr vermehrt die den Zielbechern entsprechenden Becher in angrenzenden Sektoren aufgesucht. Diese Tendenz verstärkt sich noch unter verhängter Voliere. Die Tauben machen hier im Mittel dreimal so viele Sektorfehler, wie beim Vergleich der Bedingungen bei offener Voliere.

Beim Vergleich der Versuchsbedingung Training bei Sonne sichtbar (Tsosi) mit der Versuchsbedingung Training bei Sonne nicht sichtbar (Tnisi), werden signifikante Unterschiede in Bezug auf die Becherfehler gefunden.

Auch bei den Vergleichen Training bei Sonne sichtbar (Tsosi) mit Kontrolle und mit Kontrolle nach Clockshift (KOnCS) sind signifikante Unterschiede in Bezug auf die Becherfehler zu verzeichnen. Dabei machen die Tauben jeweils bei allen Vergleichsbedingungen weniger Becherfehler als während der Bedingung Training bei Sonne sichtbar (Tsosi).

Zusätzlich unterscheidet sich noch die Bedingung Kontrolle nach Clockshift (KOnCS) in Bezug auf die Totalfehler von Training bei Sonne sichtbar (Tsosi), ebenso werden hier weniger Fehler beim Vergleichsversuch gemacht.

Beim Vergleich der Versuchsbedingung Training mit abgeschirmter Voliere bei sichtbarer Sonne (TVsosi) mit Training bei sichtbarer Sonne, aber unverhängter Voliere (Tsosi) fallen signifikante Unterschiede in Bezug auf Sektorfehler und Totalfehler auf. Beide Fehlertypen werden von den Tauben häufiger während der Trainingsversuche mit verhängter Voliere gemacht. Die Abschirmung der Voliere bewirkt hier einen Anstieg an Sektor- sowie an Totalfehlern.

Auch beim Vergleich von Training bei verhängter Voliere und sichtbarer Sonne mit (TVsosi) mit den Trainingsversuchen bei ebenso von Landmarken abgeschirmter Voliere aber nicht sichtbarer Sonne (TVnisi), sind signifikante Unterschiede nur in Bezug auf Sektorfehler festzustellen.

Gruppe	Vergleiche	Sektorfehler	Becherfehler	Totalfehler
356	Tsosi - Tnisi	0,12	* 0,12	0,38
	Tsosi - CS	* -0,75	-0,04	-0,11
	KO - CS	-0,16	-0,10	0,40
	KOnCS - CS	-1,50	-0,50	-0,02
	Tsosi - KO	-0,59	0,06	* -0,51
	Tsosi - KOnCS	0,75	0,46	-0,09
	KO - KOnCS	1,34	0,40	0,42
verhängt	Tsosi - TVsosi	* 0,85	-0,22	* 0,74
	TVsosi - TVnisi	0,73	0,12	1,33
	TVsosi - CSV	1,59	0,37	1,36
	KOV - CSV	1,71	-0,16	1,28
	KOnCSV - CSV	1,64	0,09	* 2
	TVsosi - KOV	-0,12	0,53	0,08
	TVsosi - KOnCSV	-0,05	0,28	-0,64
	KOV - KOnCSV	0,07	-0,25	-0,72

Tabelle 37:

Gruppe 356 Vergleiche der Versuchsbedingungen in Bezug auf die Fehlertypen.

Werte = Differenzen zwischen den Bedingungen; fettgedruckt = Differenz in die erwartete Richtung; Tsosi = Trainingsversuche bei Sonne sichtbar; Tnisi = Trainingsversuche bei Sonne nicht sichtbar; KO = Kontrollversuche; CS = Clockshiftversuche; KOnCS = Kontrollversuche nach Clockshift; Sektorfehler = falscher Sektor, richtiger Becher; Becherfehler = richtiger Sektor, falscher Becher; Totalfehler = falscher Sektor, falscher Becher; * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$; ns = nicht signifikant (Wilcoxon-Test).

Gruppe 356 zeigt im Gegensatz zu Gruppe 123 beim Vergleich von Clockshift und Kontrolle lediglich vermehrt Totalfehler. Das heißt, die Tauben proben wie Gruppe 123 während Clockshift vermehrt in angrenzenden Sektoren. Dabei suchen sie allerdings nicht die den Zielbechern entsprechenden Becher auf. Unter verhängter Voliere zeigt der Unterschied zwischen Kontrolle und Clockshift, dass nun ebenso vermehrt Sektorfehler als auch Totalfehler von den Vögeln gemacht werden.

Ähnlich wie bei der vorhergehenden Gruppe finden sich hier ebenso Unterschiede in Bezug auf Becherfehler beim Vergleich zwischen den Trainingsversuchen bei sichtbarer Sonne (Tsosi) und bei nicht sichtbarer Sonne (Tnisi). Auch hier werden bei den Trainingsversuchen bei nicht sichtbarer Sonne (Tnisi) weniger Becherfehler gemacht als während der entsprechenden Bedingung bei Sonne sichtbar (Tsosi). Das Auftreten signifikanter Unterschiede in Bezug auf Sektorfehler zwischen Training bei Sonne sichtbar (Tsosi) und Clockshift ist auf eine erhöhte Sektorfehleranzahl während der Bedingung Training bei Sonne sichtbar gegenüber der Clockshiftbedingung zurückzuführen.

Beim Vergleich von Training-verhängt bei sichtbarer Sonne (TVsosi) mit Training bei sichtbarer Sonne aber unverhängter Voliere (Tsosi) ergeben sich signifikante Unterschiede in Bezug auf Sektorfehler und Totalfehler. Wie bei der vorhergehenden Gruppe werden auch hier vermehrt Fehler bei der Trainingsbedingung mit verhängter Voliere im Gegensatz zur Trainingsbedingung bei unverhängter Voliere gemacht.

Gruppe	Vergleiche	Sektorfehler	Becherfehler	Totalfehler
136	Tsosi - Tnisi	0,02	0,44	0,40
	Tsosi - CS	* 1,08	0,14	0,40
	KO - CS	0,65	-0,02	-0,23
	KOnCS - CS	0,41	0,10	0,21
	Tsosi - KO	0,23	0,16	0,63
	Tsosi - KOnCS	0,47	0,04	0,19
	KO - KOnCS	0,65	-0,12	-0,44

Tabelle 38:

Gruppe 136 Vergleiche der Versuchsbedingungen in Bezug auf die Fehlertypen.

Werte = Differenzen zwischen den Bedingungen; fettgedruckt = Differenz in die erwartete Richtung; Tsosi = Trainingsversuche bei Sonne sichtbar; Tnisi = Trainingsversuche bei Sonne nicht sichtbar; KO = Kontrollversuche; CS = Clockshiftversuche; KOnCS = Kontrollversuche nach Clockshift; Sektorfehler = falscher Sektor, richtiger Becher; Becherfehler = richtiger Sektor, falscher Becher; Totalfehler = falscher Sektor, falscher Becher; * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$; ns = nicht signifikant (Wilcoxon-Test).

Für Gruppe 136 ergeben sich signifikante Unterschiede beim Vergleich der Versuchsbedingung Training bei Sonne sichtbar (Tsosi) mit Clockshift (CS). Bemerkenswert ist hier, dass während der Versuche mit verstellter innerer Uhr vermehrt Sektorfehler gemacht werden. Die Tauben wählen die richtigen Becher an, irren sich aber im Sektor. Dieses vermehrte Auftreten von Sektorfehlern findet sich, wie in den beiden vorangegangenen Gruppen, auch beim Vergleich von Kontrolle und Clockshift. Ansonsten finden sich keine signifikanten Unterschiede in Bezug auf das Auftreten bestimmter Fehlertypen bei den verschiedenen Versuchsbedingungen.

Gruppe	Vergleiche	Sektorfehler	Becherfehler	Totalfehler
256	Tsosi - Tnisi	0,10	-0,38	-0,22
	Tsosi - CS	-0,17	-0,33	-0,42
	KO - CS	0,19	0,12	-0,13
	KOnCS - CS	-0,75	-0,18	-0,02
	Tsosi - KO	-0,36	-0,45	-0,29
	Tsosi - KOnCS	0,58	-0,15	-0,40
	KO - KOnCS	0,94	0,30	-0,11

Tabelle 39:

Gruppe 256 Vergleiche der Versuchsbedingungen in Bezug auf die Fehlertypen.

Werte = Differenzen zwischen den Bedingungen; fettgedruckt = Differenz in die erwartete Richtung; Tsosi = Trainingsversuche bei Sonne sichtbar; Tnisi = Trainingsversuche bei Sonne nicht sichtbar; KO = Kontrollversuche; CS = Clockshiftversuche; KOnCS = Kontrollversuche nach Clockshift; Sektorfehler = falscher Sektor, richtiger Becher; Becherfehler = richtiger Sektor, falscher Becher; Totalfehler = falscher Sektor, falscher Becher; * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$; ns = nicht signifikant; (Wilcoxon-Test); fettgedruckt=Differenz in die erwartete Richtung.

Für Gruppe 256 zeigt der Vergleich von Kontrolle und Clockshift auch hier einen leichten Anstieg von Sektorfehlern während der Clockshiftbedingung. Im Gegensatz zu Gruppe 356, die ebenfalls nur eine geringe Änderung der Sektorfehleranzahl gezeigt hat, findet sich in Gruppe 256 aber auch kein wesentlicher Anstieg der Totalfehler unter Clockshiftbedingung. Insgesamt zeigt diese Gruppe keinerlei signifikanten Unterschiede beim Auftreten verschiedener Fehlertypen.

3.5.3. Vergleich der Fehlertypen zwischen den Gruppen

Tsosi			
Gruppen-Vergleiche	Sektorfehler	Becherfehler	Totalfehler
123 - 136	ns	** 1,5 – 2,2	* 1,75 – 2,79
123 - 256	* 1,79 – 2,5	** 1,5 – 2,08	ns
123 - 356	** 1,79 – 2,63	** 1,5 – 2,02	ns
136 - 256	ns	ns	ns
136 - 356	ns	ns	ns
256 - 356	ns	ns	ns

Tabelle 40:

Versuchsbedingung T sosi Vergleich der Gruppen in Bezug auf die Fehlertypen.

Tsosi = Training Sonne sichtbar; * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$; ns = nicht signifikant (Mann-Whitney-U-Test); Zahlenwerte geben die jeweiligen Fehleranzahlen der zu vergleichenden Gruppen an; linker Tabellenwert = in der ersten Spalte links aufgeführte Gruppe; rechter Tabellenwert = in der ersten Spalte rechts aufgeführte Gruppe.

Alle anderen Taubengruppen machen unter Trainingsbedingung mit sichtbarer Sonne (Tsosi) signifikant mehr Becherfehler als Gruppe 123. Das heißt, dass die Tiere im richtigen Sektor proben, dabei aber nicht die Zielbecher treffen. Bei Gruppe 136 treten zudem mehr Totalfehler als bei Gruppe 123 auf. Gruppe 256 und Gruppe 356 weisen zudem mehr Sektorfehler als Gruppe 123 auf.

3.6. Richtungsbevorzungen und Vektorlängen während unterschiedlicher Versuchsbedingungen

3.6.1. Richtungen und Vektorlängen bei offener Voliere

Um zu überprüfen, welche Orientierungsmechanismen beim Aufsuchen der drei Zielbecher von den Tauben genutzt werden, insbesondere welche Rolle der Sonnenkompass dabei spielt, werden im folgenden Kapitel die Richtungsbevorzungen während der verschiedenen Versuchsbedingungen untersucht.

Gruppe 123	Versuchsbedingung	N	Mittelwinkel	Vektorlänge
11 Tauben	Tsosi	217	2	0,993***
	Tnisi	38	1	0,986***
	KO	39	5	0,981***
	CS	43	353	0,953***
	KOnCS	21	1	0,955***

Tabelle 41:

Gruppe 123 Richtungen und Vektorlängen bei offener Voliere.

N = Anzahl der Versuche; (***) = $p < 0,001$ (Rayleigh-Test); Tsosi = Training Sonne sichtbar; Tnisi = Training Sonne nicht sichtbar; KO = Kontrollversuche; CS = Clockshiftversuche; KOnCS = Kontrollversuche nach Clockshift.

Während aller Versuchsbedingungen zeigt Taubengruppe 123 eine signifikante Richtungsbevorzugung. Dabei werden relativ hohe Vektorlängen von maximal 0,993 erreicht (beispielsweise für die Versuchsbedingung Training bei Sonne sichtbar). Hier liegt die mittlere Probenrichtung um 2° rechts von der Zielrichtung. Während der Bedingung Clockshift (CS), mit verstellter innerer Uhr der Tiere, proben diese erwartungsgemäß links von der Zielrichtung. Bei dieser Bedingung wird auch die kürzeste Vektorlänge dieser Gruppe von 0,953 gezeigt. Während der Versuchsbedingung Kontrolle (KO) proben die Tauben mit 5° etwas weiter rechts von der Zielrichtung.

Gruppe 356	Versuchsbedingung	N	Mittelwinkel	Vektorlänge
7 Tauben	Tsosi	118	9	0,998***
	Tnisi	27	19	0,984**
	KO	25	9	0,995***
	CS	30	2	0,995***
	KOnCS	18	11	0,993***

Tabelle 42:

Gruppe 356 Richtungen und Vektorlängen bei offener Voliere.

N = Anzahl der Versuche; (***) = $p < 0,001$; (**) = $p < 0,01$ (Rayleigh-Test);

Tsosi = Training Sonne sichtbar; Tnisi = Training Sonne nicht sichtbar; KO = Kontrollversuche;

CS = Clockshiftversuche; KOnCS = Kontrollversuche nach Clockshift.

Gruppe 356 zeigt ebenso wie Gruppe 123 während aller Versuchsbedingungen eine signifikante Richtungsbevorzugung. Die Vektorlängenunterschiede sind dabei allerdings nicht so groß wie bei der vorhergehenden Gruppe. So wird hier die geringste Vektorlänge während der Versuchsbedingung Training bei Sonne nicht sichtbar (Tnisi) mit 0,984 gezeigt.

Bemerkenswert bei Gruppe 356 ist, dass während aller Versuchsbedingungen im Mittel jeweils rechts von der Zielrichtung geprobt wird. Dabei ist die geringste Rechtsabweichung von 2° bei der Versuchsbedingung Clockshift zu beobachten, also derjenigen Bedingung, in der die innere Uhr der Tiere verstellt war.

Gruppe 136	Versuchsbedingung	N	Mittelwinkel	Vektorlänge
7 Tauben	Tsosi	99	358	0,992**
	Tnisi	16	360	0,984**
	KO	28	353	0,988**
	CS	30	350	0,989**
	KOnCS	21	360	0,995***

Tabelle 43:

Gruppe 136 Richtungen und Vektorlängen bei offener Voliere.

N = Anzahl der Versuche; (***) = $p < 0,001$; (**) = $p < 0,01$ (Rayleigh-Test);

Tsosi = Training Sonne sichtbar; Tnisi = Training Sonne nicht sichtbar; KO = Kontrollversuche;

CS = Clockshiftversuche; KOnCS = Kontrollversuche nach Clockshift.

Auch Gruppe 136 zeigt während aller Versuchsbedingungen eine signifikante Richtungsbevorzugung. Während der Bedingung Clockshift proben die Tauben bei 350° und damit am weitesten links, verglichen mit den übrigen Versuchsbedingungen. Bemerkenswert ist hier, dass auch während der Bedingung Kontrolle mit 353° relativ weit links in Bezug auf die Zielrichtung von 360° geprobt wird. Während der übrigen Bedingungen proben die Tauben nahe der Zielrichtung.

Gruppe 256	Versuchsbedingung	N	Mittelwinkel	Vektorlänge
7 Tauben	Tsosi	101	2	0,993***
	Tnisi	16	2	0,972**
	KO	28	1	0,985**
	CS	29	360	0,989**
	KOnCS	21	6	0,995***

Tabelle 44:

Gruppe 256 Richtungen und Vektorlängen bei offener Voliere.

N = Anzahl der Versuche; (***) = $p < 0,001$; (**) = $p < 0,01$ (Rayleigh-Test);

Tsosi = Training Sonne sichtbar; Tnisi = Training Sonne nicht sichtbar; KO = Kontrollversuche;

CS = Clockshiftversuche; KOnCS = Kontrollversuche nach Clockshift.

Während aller Versuchsbedingungen zeigt auch Gruppe 256 signifikante Richtungsbevorzugen. Die Tauben probten leicht rechts von der Zielrichtung - außer während der Versuchsbedingung Clockshift, denn hier liegt die mittlere Probenrichtung bei genau 360° . Die maximale Rechtsabweichung errechnet sich mit 6° für die Bedingung Kontrolle nach Clockshift (KOnCS).

3.6.2. Richtungen und Vektorlängen bei verhängter Voliere

Gruppe 123	Versuchsbedingung	N	Mittelwinkel	Vektorlänge
11 Tauben	TVsosi	183	5	0,974***
	TVnisi	25	39	0,699***
	KOV	20	360	0,941***
	CSV	22	354	0,814***
	KOnCSV	22	360	0,917***

Tabelle 45:

Gruppe 123 Richtungen und Vektorlängen bei verhängter Voliere.

N = Anzahl der Versuche; (***) = $p < 0,001$; (**) = $p < 0,01$ (Rayleigh-Test); TVsosi = Training bei

Sonne sichtbar; TVnisi = Training bei Sonne nicht sichtbar; KOV = Kontrollversuche;

CSV = Clockshiftversuche; KOnCSV = Kontrollversuche nach Clockshift.

Die Streuungswerte, die für die Versuche mit der abgeschirmten Voliere ermittelt werden, sind bei allen Versuchsbedingungen größer als bei den Vergleichsversuchen derselben Gruppen mit unverhängter Voliere. Jedoch ist die Richtungsbevorzugung während aller Versuchsbedingungen signifikant. Die größte Streuung ergibt sich für die Trainingsversuche bei Sonne nicht sichtbar (TVnisi). Während dieser Versuchsbedingung liegt die mittlere Probenrichtung bei 39° und damit erstaunlich weit rechts von der Zielrichtung.

Gruppe 356	Versuchsbedingung	N	Mittelwinkel	Vektorlänge
7 Tauben	TVsosi	130	15	0,974**
	TVnisi	12	13	0,875**
	KOV	13	17	0,960**
	CSV	13	6	0,906**
	KOnCSV	13	8	0,940**

Tabelle 46:

Gruppe 356 Richtungen und Vektorlängen bei verhängter Voliere.

N = Anzahl der Versuche; (***) = $p < 0,001$; (**) = $p < 0,01$ (Rayleigh-Test); TVsosi = Training bei Sonne sichtbar; TVnisi = Training bei Sonne nicht sichtbar; KOV = Kontrollversuche; CSV = Clockshiftversuche; KOnCSV = Kontrollversuche nach Clockshift.

Wie schon bei den Versuchen mit der unverhängten Voliere liegen bei Gruppe 356 hier alle mittleren Probenrichtungen rechts von der Zielrichtung (360°). Die größte Rechtsabweichung findet sich für die Versuchsbedingung Kontrolle-verhängt (KOV) mit 17° . Auch während der Versuchsbedingung Clockshift-verhängt (CSV) proben die Tauben hier rechts von der Zielrichtung.

Die bei den Versuchen mit verhängter Voliere gezeigte Streuung ist auch bei dieser Gruppe deutlich höher als bei den Versuchen mit der unverhängten Voliere. Obwohl alle Richtungen signifikant sind, ist eine leicht erhöhte Streuung während aller Versuchsbedingungen dieser Gruppe, im Vergleich zu den Versuchsbedingungen derselben Gruppe bei unverhängter Voliere, zu beobachten.

3.6.3. Vergleich der Richtungen während der Versuchsbedingungen bei offener Voliere

Um das Verhalten der Tauben in Bezug auf ihre Richtungswahl zu untersuchen, werden die mittleren Probenrichtungen, die von den Tauben während der verschiedenen Versuchsbedingungen in der Voliere gemacht wurden, miteinander verglichen. Dazu wird zunächst die Versuchsbedingung mit verstellter innerer Uhr (CS) den übrigen Versuchsbedingungen gegenübergestellt, und anschließend die Versuchsbedingungen mit unverstellter innerer Uhr der Tiere miteinander verglichen.

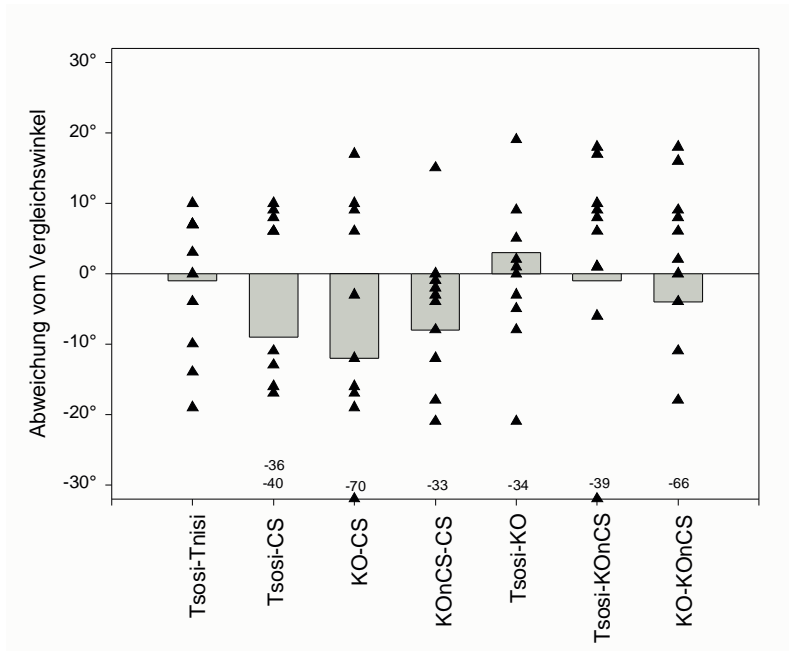


Abbildung 40:
Gruppe 123 Differenzen der mittleren Probenrichtungen während der Versuchsbedingungen untereinander.

Balken = Differenzen der Mittelwinkel der Gruppe voneinander; Dreiecke = Differenzen der Mittelwinkel der Individuen voneinander; negative Werte = Abweichung der Probenverteilung nach links (im Gegenuhrzeigersinn) vom jeweiligen Vergleichswinkel; positive Werte = Abweichung der Probenverteilung nach rechts (im Uhrzeigersinn) vom jeweiligen Vergleichswinkel; Zahlenwerte im unteren bzw. oberen Bereich der Abbildung = besonders hohe Differenzen einzelner Individuen, die nicht in die Achse miteingeschlossen werden konnten; Tsosi = Training bei Sonne sichtbar; Tnisi = Training bei Sonne nicht sichtbar; KO = Kontrollversuche; CS = Clockshiftversuche; KOnCS = Kontrollversuche nach Clockshift.

Gruppe 123	Differenzen				Vorzeichen-Test				
	$\Delta \alpha$	Δr	WW-Test	Chi ² -Test	(+)	(-)	(0)	sign.	N
Tsosi - Tnisi	-1	-0,007	ns	*	7	4	0	ns	11
Tsosi - CS	-9	-0,040	ns	***	5	6	0	ns	11
KO - CS	-12	-0,028	ns	*	4	7	0	ns	11
KOnCS - CS	-8	-0,002	ns	ns	1	9	1	*	11
Tsosi - KO	3	-0,012	ns	ns	7	4	0	ns	11
Tsosi - KOnCS	-1	-0,038	ns	ns	8	3	0	ns	11
KO - KOnCS	-4	-0,026	ns	ns	7	3	1	ns	11

Tabelle 47:
Gruppe 123 Differenzen und statistische Auswertung.

$\Delta \alpha$ = Differenz der Mittelwinkel; Δr = Differenz der Vektorlängen; WW-Test = Watson-Williams-Test; (+) = Anzahl der positiven Differenzen der Individuen; (-) = Anzahl der negativen Differenzen der Individuen; (0) = Anzahl der Mittelwinkel, die keine Differenz ergeben; sign. = Signifikanz-Niveau; N = Anzahl der Individuen.

Die größte Differenz zweier Winkel ergibt sich für diese Gruppe bei dem Vergleich zwischen den Versuchsbedingungen Kontrolle (KO) und Clockshift (CS). Die Tiere weichen während des Clockshifts dabei in ihrer mittleren Probenrichtung um 12° nach links gegenüber dem Kontrollwinkel ab. Die Probenverteilungen unter den Bedingungen Training bei Sonne sichtbar (Tsosi) und Kontrolle unterscheiden sich beide jeweils signifikant von der Probenverteilung während des Clockshifts (χ^2 -Test). Beim Vergleich der Versuchsbedingung Kontrolle nach Clockshift (KOnCS) mit der Clockshiftbedingung ist das einheitliche Verhalten der Versuchstauben auffällig 9 von 11 Tauben proben hierbei während des Clockshifts weiter links als während der Kontrollversuche nach Clockshift.

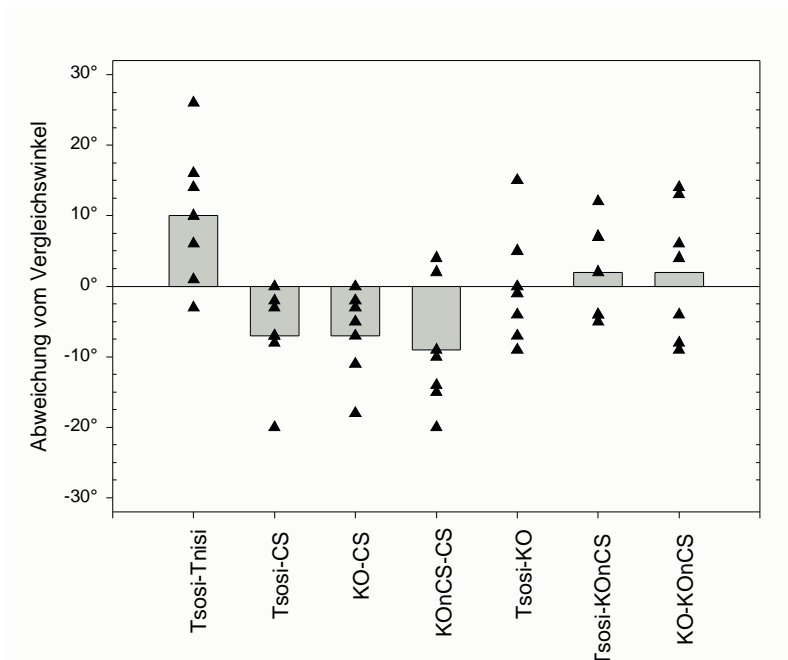


Abbildung 41:
Gruppe 356 Differenzen der mittleren Probenrichtungen
während der Versuchsbedingungen untereinander.

Balken = Differenzen der Mittelwinkel der Gruppe voneinander; Dreiecke = Differenzen der Mittelwinkel der Individuen voneinander; negative Werte = Abweichung der Probenverteilung nach links (im Gegenuhrzeigersinn) vom jeweiligen Vergleichswinkel; positive Werte = Abweichung der Probenverteilung nach rechts (im Uhrzeigersinn) vom jeweiligen Vergleichswinkel; Zahlenwerte im unteren bzw. oberen Bereich der Abbildung = besonders hohe Differenzen einzelner Individuen, die nicht in die Achse mit eingeschlossen werden konnten; Tsosi = Training bei Sonne sichtbar; Tnisi = Training bei Sonne nicht sichtbar; KO = Kontrollversuche; CS = Clockshiftversuche; KOnCS = Kontrollversuche nach Clockshift.

Gruppe 356	Differenzen				Vorzeichen-Test				
	$\Delta \alpha$	Δr	WW-Test	Chi ² -Test	(+)	(-)	(0)	sign.	N
Tsosi - Tnisi	10	-0,014	*	***	6	1	0	ns	7
Tsosi - CS	-7	-0,003	*	*	0	6	1	*	7
KO - CS	-7	0,000	ns	ns	0	6	1	*	7
KOnCS - CS	-9	0,002	*	ns	2	5	0	ns	7
Tsosi - KO	0	-0,003	ns	ns	3	4	0	ns	7
Tsosi - KOnCS	2	-0,005	ns	ns	4	3	0	ns	7
KO - KOnCS	2	-0,002	ns	ns	4	3	0	ns	7

Tabelle 48:

Gruppe 356 Differenzen und statistische Auswertung.

$\Delta \alpha$ = Differenz der Mittelwinkel; Δr = Differenz der Vektorlängen; WW-Test = Watson-Williams-Test; (+) = Anzahl der positiven Differenzen der Individuen; (-) = Anzahl der negativen Differenzen der Individuen; (0) = Anzahl der Mittelwinkel, die keine Differenz ergeben; sign. = Signifikanz-Niveau; N = Anzahl der Individuen.

Wie bei der vorhergehenden Gruppe ergeben sich die größten Abweichungen nach links jeweils beim Vergleich der Versuchsbedingung Clockshift mit den Versuchsbedingungen, während derer die innere Uhr der Tiere nicht verstellt war. Signifikant sind diese Richtungsunterschiede jedoch nur bei den Vergleichen Training bei Sonne sichtbar (Tsosi) mit dem Clockshift (CS) und bei Kontrolle nach Clockshift (KOnCS) mit Clockshift ($p < 0,05$ Watson-Williams-Test). Zusätzlich lässt sich beim Vergleich der Bedingung Training bei Sonne sichtbar (Tsosi) mit Clockshift (CS) noch ein Verteilungsunterschied nachweisen ($p < 0,05$). Während der beiden Versuchsvergleiche, Training bei Sonne sichtbar (Tsosi) mit Clockshift (CS) und den Vergleichen Kontrolle mit Clockshift zeigen jeweils sechs der Tauben eine Abweichung nach links während des Clockshifts gegenüber der jeweiligen Vergleichsbedingung ($p < 0,05$ Vorzeichen-Test).

Während aller übrigen Versuchsbedingungen liegt die mittlere Probenrichtung rechts vom jeweiligen Vergleichswinkel. Ebenso wie bei der vorhergehenden Gruppe unterscheidet sich das Verhalten der Tauben auch während der Versuchsbedingung Training bei Sonne sichtbar (Tsosi) gegenüber Training bei Sonne nicht sichtbar (Tnisi) signifikant voneinander.

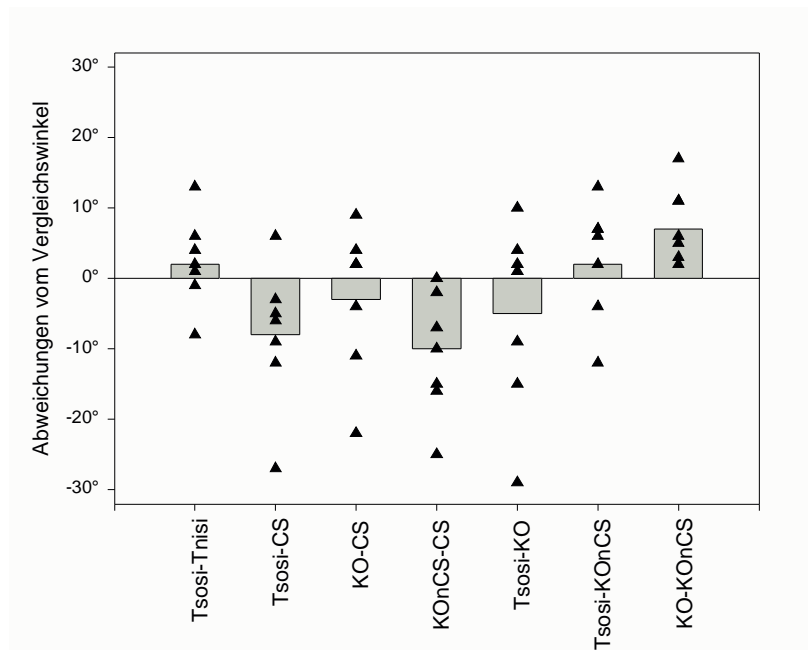


Abbildung 42:
Gruppe 136 Differenzen der mittleren Probenrichtungen während der Versuchsbedingungen untereinander.

Balken = Differenzen der Mittelwinkel der Gruppe voneinander; Dreiecke = Differenzen der Mittelwinkel der Individuen voneinander; negative Werte = Abweichung der Probenverteilung nach links (im Gegenuhrzeigersinn) vom jeweiligen Vergleichswinkel; positive Werte = Abweichung der Probenverteilung nach rechts (im Uhrzeigersinn) vom jeweiligen Vergleichswinkel; Zahlenwerte im unteren bzw. oberen Bereich der Abbildung = besonders hohe Differenzen einzelner Individuen, die nicht in die Achse mit eingeschlossen werden konnten; Tsosi = Training bei Sonne sichtbar; Tnisi = Training bei Sonne nicht sichtbar; KO = Kontrollversuche; CS = Clockshiftversuche; KOnCS = Kontrollversuche nach Clockshift.

Gruppe 136 Vergleiche	Differenzen				Vorzeichen-Test				
	$\Delta \alpha$	Δr	WW-Test	Chi ² -Test	(+)	(-)	(0)	sign.	N
Tsosi - Tnisi	2	-0,008	ns	ns	5	2	0	ns	7
Tsosi - CS	-8	-0,003	ns	***	1	6	0	ns	7
KO - CS	-3	0,001	ns	ns	4	3	0	ns	7
KOnCS - CS	-10	-0,006	*	***	0	6	1	*	7
Tsosi - KO	-5	-0,004	ns	***	4	3	0	ns	7
Tsosi - KOnCS	2	0,003	ns	ns	5	2	0	ns	7
KO - KOnCS	7	0,007	ns	***	7	0	0	*	7

Tabelle 49:
Gruppe 136 Differenzen und statistische Auswertung.

$\Delta \alpha$ = Differenz der Mittelwinkel; Δr = Differenz der Vektorlängen; WW-Test = Watson-Williams-Test; (+) = Anzahl der positiven Differenzen der Individuen; (-) = Anzahl der negativen Differenzen der Individuen; (0) = Anzahl der Mittelwinkel, die keine Differenz ergeben; sign. = Signifikanz-Niveau; N = Anzahl der Individuen.

Auch bei dieser Gruppe ist auffällig, dass die Mittelrichtung während der Bedingung Clockshift in allen Fällen links vom jeweiligen Vergleichswinkel liegt.

Dabei ist ein signifikanter Richtungsunterschied nur bei dem Vergleich Kontrolle nach Clockshift (KOnCS) mit Clockshift feststellbar ($p < 0,05$). Außerdem unterscheiden sich die Probenverteilungen in zwei Fällen signifikant voneinander: erstens bei Training Sonne sichtbar (Tsosi) verglichen mit Clockshift ($p < 0,001$) und zweitens bei den Versuchen Kontrolle nach Clockshift (KOnCS) verglichen mit den Clockshiftversuchen ($p < 0,001$).

Signifikante Verteilungsunterschiede finden sich zusätzlich noch zwischen den Bedingungen Training bei Sonne sichtbar (Tsosi) mit Kontrolle und Kontrolle nach Clockshift (KOnCS) mit Kontrolle. Während der beiden Vergleiche Training Sonne sichtbar mit Clockshift und Kontrolle nach Clockshift mit Clockshift ist das Verhalten der einzelnen Tauben relativ einheitlich. Fast alle Tieren zeigen eine Abweichung nach links vom jeweiligen Vergleichswinkel während der Bedingung Clockshift. Dieses Verhalten ist jedoch nur bei dem Vergleich von Kontrollversuchen nach Clockshift mit der Clockshiftbedingung signifikant ($p < 0,05$ Vorzeichen-Test).

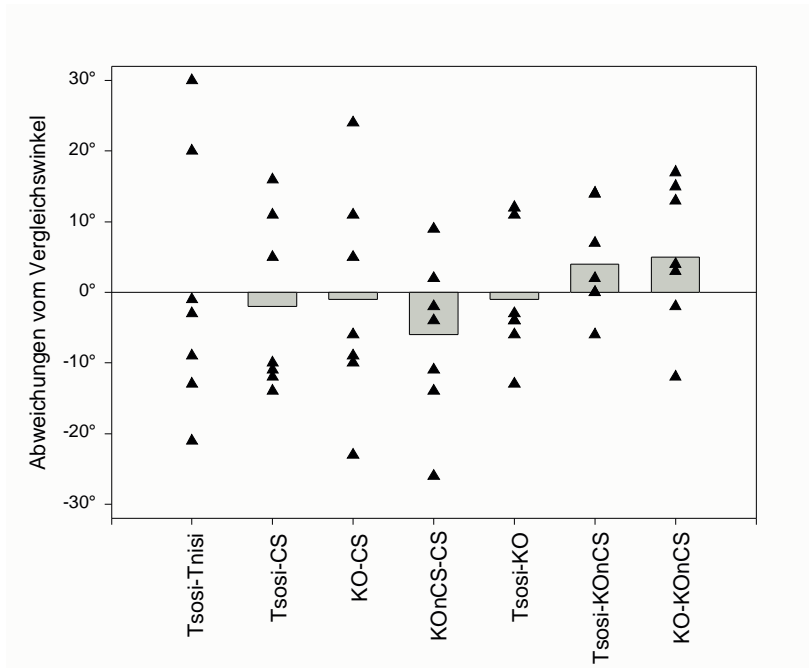


Abbildung 43:
Gruppe 256 Differenzen der mittleren Probenrichtungen
während der Versuchsbedingungen untereinander.

Balken = Differenzen der Mittelwinkel der Gruppe voneinander; Dreiecke = Differenzen der Mittelwinkel der Individuen voneinander; negative Werte = Abweichung der Probenverteilung nach links (im Gegenuhrzeigersinn) vom jeweiligen Vergleichswinkel; positive Werte = Abweichung der Probenverteilung nach rechts (im Uhrzeigersinn) vom jeweiligen Vergleichswinkel; Zahlenwerte im unteren bzw. oberen Bereich der Abbildung = besonders hohe Differenzen einzelner Individuen, die nicht in die Achse mit eingeschlossen werden konnten; Tsosi = Training bei Sonne sichtbar; Tnisi = Training bei Sonne nicht sichtbar; KO = Kontrollversuchs; CS = Clockshiftversuche; KOnCS = Kontrollversuche nach Clockshift.

Gruppe 256	Differenzen				Vorzeichen-Test				
	$\Delta \alpha$	Δr	WW-Test	Chi ² -Test	(+)	(-)	(0)	sign.	N
Tsosi - Tnisi	0	-0,021	ns	ns	2	5	0	ns	7
Tsosi - CS	-2	-0,004	ns	ns	3	4	0	ns	7
KO - CS	-1	0,004	ns	ns	3	4	0	ns	7
KOnCS - CS	-6	-0,006	ns	ns	2	5	0	ns	7
Tsosi - KO	-1	-0,008	ns	ns	2	5	0	ns	7
Tsosi - KOnCS	4	0,002	ns	ns	4	1	2	ns	7
KO - KOnCS	5	0,010	ns	ns	5	2	0	ns	7

Tabelle 50:
Gruppe 256 Differenzen und statistische Auswertung.

$\Delta \alpha$ = Differenz der Mittelwinkel; Δr = Differenz der Vektorlängen; WW-Test = Watson-Williams-Test; (+) = Anzahl der positiven Differenzen der Individuen; (-) = Anzahl der negativen Differenzen der Individuen; (0) = Anzahl der Mittelwinkel, die keine Differenz ergeben; sign. = Signifikanz-Niveau; N = Anzahl der Individuen.

Bei dieser Gruppe sind keine deutlichen Richtungsänderungen während einzelner Versuchsbedingungen zu beobachten.

Lediglich eine deutliche Abweichung gegen den Uhrzeigersinn während der Clockshiftversuche gegenüber den Versuchen der Bedingung Kontrolle nach Clockshift (KOnCS) ist zu beobachten. Allerdings verhalten sich die Individuen dabei recht unterschiedlich. Es sind keine signifikanten Unterschiede zwischen den unterschiedlichen Bedingungen zu beobachten.

3.6.4. Vergleich der Richtungen während der Versuchsbedingungen bei verhängter Voliere

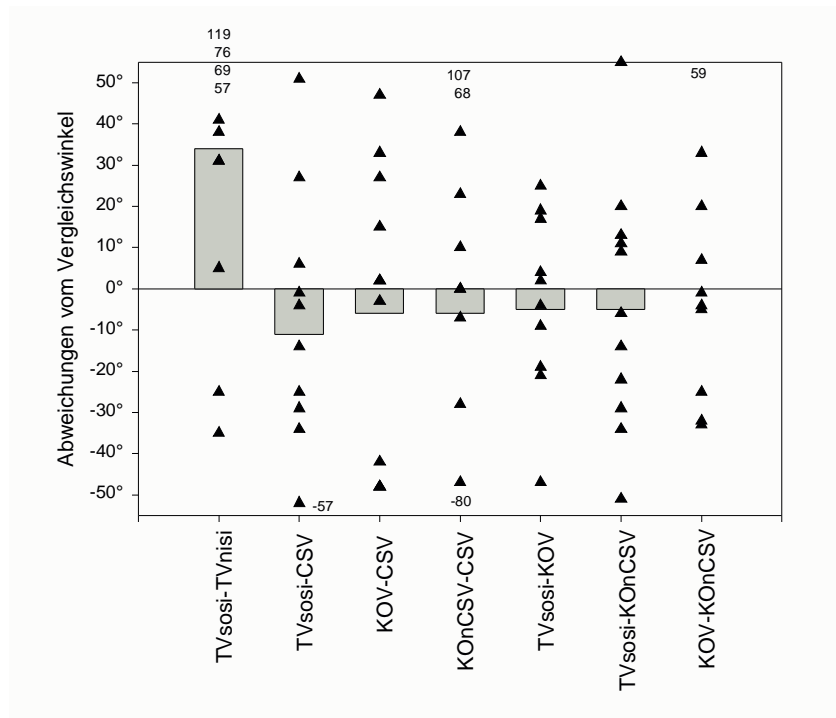


Abbildung 44:
Gruppe 123 Differenzen der mittleren Probenrichtungen während der Versuchsbedingungen untereinander bei verhängter Voliere.

Balken = Differenzen der Mittelwinkel der Gruppe voneinander; Dreiecke = Differenzen der Mittelwinkel der Individuen voneinander; negative Werte = Abweichung der Probenverteilung nach links (im Gegenuhrzeigersinn) vom jeweiligen Vergleichswinkel; positive Werte = Abweichung der Probenverteilung nach rechts (im Uhrzeigersinn) vom jeweiligen Vergleichswinkel; Zahlenwerte im unteren bzw. oberen Bereich der Abbildung = besonders hohe Differenzen einzelner Individuen, die nicht in die Achse mit eingeschlossen werden konnten; TVsosi = Training verhängte Voliere, bei Sonne sichtbar; TVnisi = Training verhängte Voliere, bei Sonne nicht sichtbar; KOV = Kontrollversuche verhängte Voliere; CS = Clockshiftversuche verhängte Voliere; KOnCSV = Kontrollversuche nach Clockshift verhängte Voliere.

Gruppe 123 verhängte Voliere	Differenzen				Vorzeichen-Test				
	$\Delta \alpha$	Δr	WW-Test	Chi ² -Test	(+)	(-)	(0)	sign.	N
TVsosi - TVnisi	34	-0,275	ns	***	9	2	0	ns	11
TVsosi - CSV	-11	-0,160	ns	***	3	8	0	ns	11
KOV - CSV	-6	-0,127	ns	*	6	5	0	ns	11
KOnCSV - CSV	-6	-0,103	ns	**	5	4	2	ns	11
TVsosi - KOV	-5	-0,033	ns	*	5	6	0	ns	11
TVsosi - KOnCSV	-5	-0,057	ns	**	5	6	0	ns	11
KOV - KOnCSV	0	-0,024	ns	ns	5	6	0	ns	11

Tabelle 51:

Gruppe 123 Differenzen und statistische Auswertung bei verhängter Voliere.

$\Delta \alpha$ = Differenz der Mittelwinkel; Δr = Differenz der Vektorlängen; WW-Test = Watson-Williams-Test; (+) = Anzahl der positiven Differenzen der Individuen; (-) = Anzahl der negativen Differenzen der Individuen; (0) = Anzahl der Mittelwinkel, die keine Differenz ergeben; sign. = Signifikanz-Niveau; N = Anzahl der Individuen.

Während der Versuche mit verhängter Voliere probt Gruppe 123 unter Clockshiftbedingung links vom Kontrollwinkel. Die Probenverteilungen unterscheiden sich hierbei signifikant voneinander. Vergleicht man die Trainingsbedingungen bei Sonne sichtbar und Sonne nicht sichtbar (TVnisi) miteinander, findet sich eine starke Abweichung der Werte bei Sonne nicht sichtbar nach rechts.

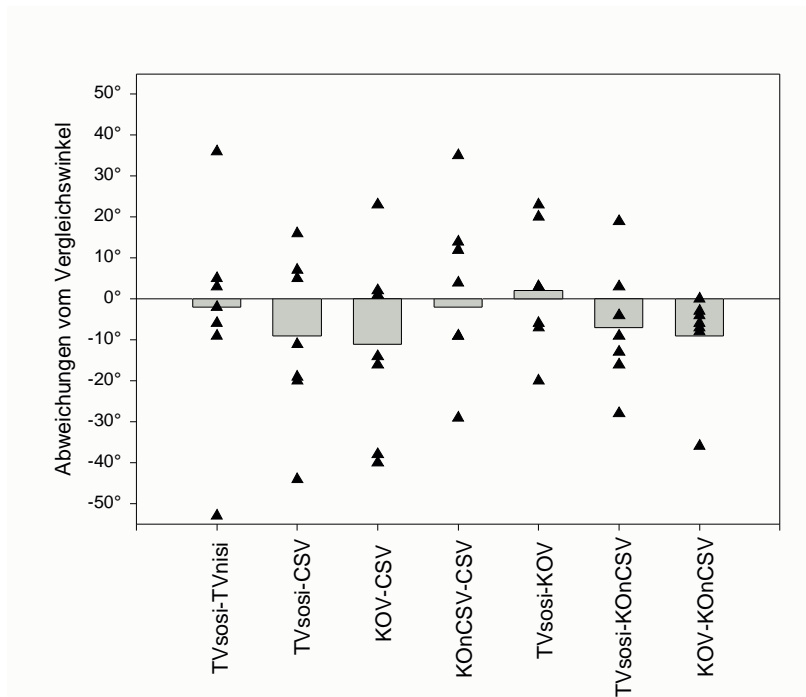


Abbildung 45:
Gruppe 356 Differenzen der mittleren Probenrichtungen
während der Versuchsbedingungen untereinander bei verhängter Voliere.
 Beschreibung siehe Abbildung 44

Gruppe 356 verhängte Voliere	Differenzen				Vorzeichen-Test				
	$\Delta \alpha$	Δr	WW-Test	Chi ² -Test	(+)	(-)	(0)	sign.	N
TVsosi - TVnisi	-2	-0,099	ns	***	3	4	0	ns	7
TVsosi - CSV	-9	-0,068	ns	***	3	4	0	ns	7
KOV - CSV	-11	-0,054	ns	***	3	4	0	ns	7
KOnCSV - CSV	-2	-0,034	ns	***	4	3	0	ns	7
TVsosi - KOV	2	-0,014	ns	ns	4	3	0	ns	7
TVsosi - KOnCSV	-7	-0,034	ns	ns	2	5	0	ns	7
KOV - KOnCSV	-9	-0,020	ns	ns	0	6	1	*	7

Tabelle 52:
Gruppe 356 Differenzen und statistische Auswertung bei verhängter Voliere.

$\Delta \alpha$ = Differenz der Mittelwinkel; Δr = Differenz der Vektorlängen; WW-Test = Watson-Williams-Test; (+) = Anzahl der positiven Differenzen der Individuen; (-) = Anzahl der negativen Differenzen der Individuen; (0) = Anzahl der Mittelwinkel, die keine Differenz ergeben; sign. = Signifikanz-Niveau; N = Anzahl der Individuen.

Bei Gruppe 356 zeigen sich die größten Abweichungen beim Vergleich der Clockshiftbedingung mit den Trainings- und den Kontrollbedingungen.

In beiden Fällen geht die Abweichung während des Clockshifts in die erwartete Richtung. Bei beiden Vergleichen unterscheiden sich die Probenverteilungen signifikant voneinander.

Zusammenfassung:

Während sämtlicher Versuchsbedingungen zeigen alle Gruppen eine signifikante Richtungsbevorzugung ($p < 0,001$ bis $p < 0,01$ Rayleigh-Test). Die Vektorlängen sind bei allen Gruppen und allen Versuchsbedingungen relativ groß, sie liegen zwischen 0,953 (Gr.123 bei CS) und 0,998 (Gr.356 Tsosi) für die Versuchsbedingungen bei unverhängter Voliere und zwischen 0,699 (Gr.123 bei TV nisi) und 0,974 (beide Gruppen bei TVsosi) für die Versuchsbedingungen bei verhängter Voliere.

Die mittleren Probenrichtungen liegen während der Versuchsbedingungen, in denen die innere Uhr der Tiere dem natürlichen Tag entsprach, nahe der Zielrichtung von 360° (Ausnahme Gr.136 während KO 353°). Gruppe 356 probt während aller Versuchsbedingungen leicht rechts von 360° .

Vergleicht man die Clockshiftversuche mit den Kontrollversuchen, findet sich bei allen Gruppen eine Abweichung der mittleren Probenrichtung während des Clockshifts nach links gegenüber der Kontrollrichtung. Bei Gruppe 256 ist diese Abweichung in die erwartete Richtung mit 1° gegenüber der Kontrollrichtung am geringsten, verglichen mit den anderen Gruppen. Auch bei Gruppe 136 findet sich eine Differenz von nur 3° Linksabweichung gegenüber der Kontrollrichtung. Die anderen beiden Gruppen zeigen Abweichungen in die erwartete Richtung von 7° und 12° . Wird die Voliere von den äußeren Landmarken abgeschirmt, verstärkt sich dieser Effekt nicht. Es sind jedoch deutliche Streuungsunterschiede, verglichen mit den Versuchsbedingungen bei offener Voliere, zu verzeichnen. Beim Vergleich Training verhängt mit sichtbarer Sonne und Training verhängt nicht sichtbare Sonne fällt unterschiedliches Verhalten zwischen den Gruppen auf. Während bei Gruppe 123 die Streuung der Einzelwerte bei bedecktem Himmel und verhängter Voliere stark zunimmt, ist dies bei Gruppe 356 nicht der Fall.

4. Diskussion

4.1. Ortsgedächtnis

Die Ergebnisse der hier vorliegenden Arbeit belegen die Fähigkeit von Brieftauben, ausgesprochen komplexe Aufgaben mit Hilfe ihres Ortsgedächtnisses zu bewältigen. Noch bis Anfang der 80er-Jahre wurde Brieftauben ein sehr schlechtes oder keinerlei Ortsgedächtnis zugestanden (BOND et al. 1981).

Weitere Untersuchungen konnten aber ein Ortsgedächtnis für Tauben nachweisen (OLSON & MAKI 1983, ROBERTS & VAN VELDHUIZEN 1985, SPETCH & HONIG 1988). Allerdings zeigten viele dieser Untersuchungen nur eine äußerst geringe zeitliche Stabilität des Gedächtnisses für Brieftauben. Bei einigen dieser Versuche konnte beispielsweise schon nach sechs Minuten ein signifikanter Anstieg der Fehleranzahl beobachtet werden (ROBERTS & VAN VELDHUIZEN 1985).

Die früheren Versuche zum Ortsgedächtnis waren in der Mehrzahl so genannte „radial-arm-maze“-Experimente. Hierbei bestand die Versuchsarena aus einem mehrarmigen Labyrinth. Von einer zentralen Box gingen meist acht Gänge ab, an deren Ende eine Futterbelohnung vorhanden war. Gerade mit dieser Versuchsanordnung wurden für Tauben, im Vergleich zu Ratten, nur relativ schlechte Ergebnisse in Bezug auf ein räumliches Gedächtnis erzielt. So fand 1981 BOND et al., dass sich Tauben in einem solchen achtarmigen Labyrinth maximal drei Gänge merken können, während sich Ratten in derselben Versuchsanordnung die doppelte Anzahl von Gängen im Gedächtnis behalten können. Er spricht den Tauben dabei sogar das Vorhandensein jeglichen räumlichen Gedächtnisses ab.

Bessere Gedächtnisleistungen zeigten Ergebnisse von Laboruntersuchungen zum räumlichen Gedächtnis der Tauben, die von OLSON und MAKI (1983) durchgeführt wurden. Sie benutzten als Testarena ein so genanntes „T-maze“ also ein T-förmiges Labyrinth. Allerdings lernten die Tauben die gestellte Aufgabe erst nach einer ausgedehnten Vortrainingsphase. Beim kritischen Test musste zunächst ein vorgegebener Gang aufgesucht werden.

Nach einer bestimmten Wartezeit sollten die Tauben dann zwischen beiden Gängen wählen, wobei die korrekte Wahl in dem zuvor nicht besuchten Gang bestand. Die von den Tauben maximal erreichte Pausenzeit, zwischen dem Aufsuchen des vorgegebenen Ganges und dem Aufsuchen des selbstgewählten Ganges, betrug maximal 16 Minuten. Die Tauben erreichten dabei eine Genauigkeit von 90% korrekter Wahlen.

Die Tauben in der hier vorliegenden Arbeit hatten eine wesentlich komplexere Aufgabe zu lösen, als es das Aufsuchen von zwei bis acht möglichen Gängen darstellt. Die Tiere sollten in einer symmetrisch gebauten Versuchsvoliere drei Zielbecher aus 48 möglichen Bechern auswählen. Trotz der Komplexität der Aufgabe waren sie in der Lage, bei 98,7% aller durchgeführten Versuche, mit Hilfe ihres Gedächtnisses die drei Zielbecher aufzufinden. Dabei wurden bei der Mehrzahl der Versuche deutlich unter zehn Fehler gemacht um alle drei Zielbecher aufzusuchen. Die Betrachtung der Häufigkeitsverteilung der Fehler zeigt, dass nur in 1,3% der Versuche die Tauben über 18 Fehler machten. Somit wurden in nur 1,3% der Versuche so viele Fehler gemacht, dass ein zufälliges Auffinden der drei Zielbecher nicht mehr auszuschließen ist. Bei diesen Versuchen handelt es sich aber eher um Ausreißer. Die betreffenden Tauben waren in vorangegangenen Versuchen durchaus in der Lage, die drei Zielbecher mit deutlich weniger Fehlern aufzusuchen. Ursache für diese zeitweise höhere Fehleranzahlen können Störungen in der Umgebung der Voliere (beispielsweise überfliegende Hubschrauber, Geräusche vom naheliegenden Gebäude oder ähnliches) gewesen sein. Eine weitere denkbare Ursache können auch Motivationsprobleme gewesen sein.

Trotz vorkommender falscher Proben hatten alle Individuen offensichtlich eine genaue Vorstellung über die Lage der Zielbecher. Dies zeigt deutlich die Betrachtung der Verteilung der Proben über die Sektoren. So wurde die Mehrzahl der Fehler im Zielsektor und in den beiden angrenzenden Sektoren gemacht. In den übrigen Sektoren wurde dagegen kaum geprobt.

Dieses zielstrebige Aufsuchen der korrekten Becher ist ebenso durch die kurze Zeit belegt, welche bei der Mehrzahl der Versuche gebraucht wurde. Die Tauben benötigten meist nicht mehr als zwei Minuten um alle drei Zielbecher aufzusuchen. Ein Umhersuchen oder Orientierungslauf innerhalb der Voliere fand nicht statt.

Die Tauben liefen, nachdem sie aus der Startbox entlassen wurden, zielstrebig auf ihren Sektor zu.

Die Betrachtung der medianen Gesamtfehleranzahl einzelner Versuchstiere der vier unterschiedlichen Gruppen bestätigt die Genauigkeit, mit der die Tiere ihre Aufgabe lösen konnten. Die Anzahl der Fehler jeder einzelnen Taube, der vier verschiedenen Gruppen liegt deutlich unter 18. Bei dieser Betrachtung fallen die besonders niedrigen Fehleranzahlen der Gruppe 123 auf. Die medianen Fehleranzahlen der Tiere der übrigen Gruppen liegen fast alle über denen dieser Gruppe. Auf dieses Ergebnis wird zu einem späteren Zeitpunkt genauer eingegangen.

Die bisher diskutierten Ergebnisse belegen die Fähigkeit der in dieser Arbeit untersuchter Tauben, sich drei verschiedene Orte in der Voliere zu merken. Sie mussten dazu das vollkommen von Sand bedeckte Futter in den Zielbechern auffinden. Es bestand somit keine Möglichkeit für die Tauben, das Futter beispielsweise mit Hilfe des Gesichtssinnes ausfindig zu machen. Auch die Möglichkeit des Auffindens von verstecktem Futter mit dem Geruchssinn wurde schon von mehreren Autoren für viele Arten der Familien *Columbidae*, *Paridae* und *Corvidae* ausgeschlossen (BOSSEMA 1979, KAMIL & BALDA 1985, SHERRY 1985, SPETCH & EDWARDS 1986, KREBS et al. 1990). Alle bisher in der hier verwendeten Voliere durchgeführten Versuche, einschließlich der vorliegenden Arbeit, ergaben keinerlei Hinweis darauf, dass der Geruchssinn beim Auffinden der Zielbecher eine Rolle spielt. Die Tauben hatten in der Versuchsarena demnach keine andere Möglichkeit als das Futter, und damit die drei Zielbecher, mit Hilfe des Ortsgedächtnisses aufzufinden.

4.2. Lernverhalten

Bei der hier vorliegenden Arbeit mussten die Tauben, wie bei OLSON und MAKI (1983), zunächst eine Vortrainingsphase absolvieren. Während dieser Phase gewöhnten sie sich an die Versuchsarena und erlernten das für sie versteckte Futter aufzusuchen. Zur ersten Gewöhnung durften die Tauben die Versuchsarena einige Male im Schwarm erkunden.

Es wurde hierbei versucht, den Tauben eine möglichst natürliche Futteraufnahme-Situation zu schaffen. Tauben fressen meist gemeinsam im Schwarm an bestimmten Futterstellen (GOODWIN 1967, 1983). Bei diesen Habituiierungsdurchgängen befand sich Futter unter einer dünnen Sandschicht in sämtlichen Bechern der Voliere. Das weitere Ziel dieser gemeinsamen Gewöhnung bestand darin, dass sich die Tauben gegenseitig zum Graben in den Bechern animieren und voneinander lernen sollten. Wie erwartet, begannen einzelne Tauben früher als andere in den Bechern nach dem bis dahin leicht verborgenen Futter zu graben. Neuartige Techniken des Nahrungserwerbs oder neuartige Futterquellen können sich in einer Population ausbreiten, indem das Interesse unerfahrener Tiere an neuen Nahrungsobjekten durch Stimmungsübertragung geweckt und auf sie gerichtet wird. Dieses Lernen von Artgenossen wurde durch eine Reihe von Versuchen, unter anderem mit Staren, belegt. Unerfahrene Stare lernten durch Beobachten eines erfahrenen Artgenossen einen Futterautomaten in bestimmter Art und Weise zu bedienen (FRANK 1997). Den Tauben bot sich, in der hier vorgestellten Arbeit, ebenfalls die Möglichkeit voneinander zu lernen, in den von Sand bedeckten Bechern nach Futter zu suchen und anschließend mit dem Schnabel das gefundene Futter aus den Bechern aufzunehmen. Die Erwartung, dass die Tauben die Aufgabe in kurzer Zeit voneinander erlernen, hat sich hier nicht bestätigt. Trotz mehrerer solcher gemeinschaftlicher Habituiierungsdurchgänge waren noch weitere Lerndurchgänge nötig, während derer die Tauben die Orte mit dem für sie versteckten Futter kennen lernten.

Nach den Habituiierungsdurchgängen in der Gruppe fand das individuelle Training zum Auffinden der drei Zielorte statt. In dieser Phase erlernten die Tiere zum einen die Zielbecher zu lokalisieren und zum anderen das vollständig von Sand bedeckte Futter auszugraben. Die Gruppen benötigten dabei im Durchschnitt, je nach Gruppenzugehörigkeit, 15 bis 20 Lerndurchgänge, bis sie in der Lage waren, das vollständig vergrabene Futter zu finden. Einzelne Tauben (aus Gr.123) benötigten sogar nur zwölf Lerndurchgänge, bis sie in der Lage waren, ihre insgesamt drei Becher mit dem vergrabenen Futter aufzusuchen. Ein einzelnes Tier (aus Gr. 123) benötigte mit 30 Durchgängen die höchste Anzahl.

Die hier gefundenen Ergebnisse unterscheiden sich damit deutlich von denen, die in den „radial-arm-maze“-Versuchen gefunden wurden. Im Gegensatz zu der von mir verwendeten achteckigen Arena, war dort ein ausgedehntes Training der Tiere notwendig, bis sie in der Lage waren, die gestellte Aufgabe zu lösen (OLSON & MAKI 1983, ROBERTS & VAN VELDHUIZEN 1985). So brauchten beispielsweise die Tauben bei den Versuchen von ROBERTS und VAN VELDHUIZEN etwa 190 Trainingsdurchgänge, bis sie jeden der acht Gänge des Labyrinths besuchten.

Eine Begründung für die unterschiedliche Anzahl der Trainingsdurchgänge zu den Versuchen im „radial-arm-maze“, liegt meiner Meinung nach im unterschiedlichen Aufbau der Apparaturen im Zusammenhang mit den biologischen Unterschieden der beiden Arten. So wurde das „mehrarmige Labyrinth“ speziell für Ratten entwickelt (OLTON & SAMUELSON 1976). Ratten sind Höhlen bewohnende Tiere, die eine evolutive Anpassungen zeigen, lange unterirdische Gänge entlang zu laufen (FREYE 1993). Für diese Tiere stellt es eine natürliche Verhaltensweise dar, sich in Labyrinthen mit bis zu 17 Gängen zu bewegen (FREYE 1993, OLTON et al. 1977). Sogar ein Labyrinth, in dem die Gänge auf verschiedenen Ebenen angeordnet sind stellt für Ratten kein besonderes Problem dar, es entspricht ihrer zum großen Teil unterirdischen Lebensweise (HOFMANN 1988).

Im Gegensatz zu solchen Labyrinthversuchen konnten sich die Tauben bei den hier vorgestellten, im Freien stattfindenden Volierenexperimenten, über einen freien Platz bewegen. Das Fressen auf dem Boden, in einer freien unstrukturierten Landschaft, entspricht eher der Lebensweise der Tauben (GOODWIN 1967, 1983). Dies ist meiner Meinung nach ein wesentlicher Grund für die, im Gegensatz zu den Tauben der „radial-arm-maze“-Experimente, höhere Lerngeschwindigkeit.

Auch in früheren Versuchen, die in derselben Voliere des Frankfurter Instituts stattfanden, lernten Tauben die ihnen gestellte Aufgabe ausgesprochen schnell (BALDA & W.WILTSCHKO 1995). Ebenfalls trainierten die Autoren Tauben darauf, in mit Sand gefüllten Bechern nach Futter zu suchen. Allerdings war die Aufgabe, welche die Tauben lösen sollten, einfacher. So konnten die Tauben lediglich zwischen acht möglichen Bechern wählen und nur einer der Becher stellte die korrekte Wahl dar.

Pro Sektor befand sich jeweils ein Becher in einer mit Sand gefüllten Plastikwanne. Die Tauben brauchten bei dieser Aufgabe maximal acht Trainingsdurchgänge mit teilweise eingegrabenen Körnern, bis sie lernten, das vollständig vergrabene Futter in den korrekten Bechern zu finden.

Es zeigte sich in der vorliegenden Arbeit eine unterschiedliche Lernerfolgsquote, gemessen an der Anzahl der Individuen, die pro Gruppe die Aufgabe erlernten. Außerdem ergaben sich Unterschiede in der Lerngeschwindigkeit einzelner Gruppen. So lernten in Gruppe 123 mit rund 79% der Anfangstiere, die größte Anzahl Tauben die Aufgabe. Bei Gruppe 356 waren es 50% der Anfangstiere, die in der Lage waren, die Aufgabe zu erlernen. Von den anderen beiden Gruppen erlernten jeweils 58% der Anfangstiere die Aufgabe. Damit liegen sie zwischen den anderen beiden Gruppen. Offensichtlich spielte hier die Anordnung der Zielbecher eine größere Rolle, denn Gruppe 123 hebt sich mit 79% Erfolgsquote deutlich von den übrigen drei Gruppen ab. Welche Art von Vorteil diese Tauben beim Lernen nutzten ist jedoch nicht ganz klar. Wenn man davon ausgeht, dass die Anordnung der Zielbecher dieser Gruppe am Rand der Voliere einen Einfluss auf die Erfolgsquote haben könnte, wirkt sich dieser Umstand offensichtlich nicht auf die Anzahl der benötigten Trainingsdurchgänge aus. Die Tiere der Gruppe 123 lernten demnach nicht schneller als die anderen Gruppen. Selbst wenn man die Taube 751 mit ihrer ungewöhnlich hohen Anzahl von Durchgängen (30) aus der Betrachtung heraus nimmt, benötigte diese Gruppe immer noch durchschnittlich 17,8 Lerndurchgänge und liegt damit noch über der Gruppe 256 mit durchschnittlich 16 Lerndurchgängen.

Interessant ist der Vergleich der hier gefundenen Ergebnisse zur Lernerfolgsquote und zur Lerngeschwindigkeit mit früheren, in derselben Versuchsanordnung durchgeführten, Versuchen. So benötigte WEBER bei den Versuchen 1993 insgesamt 24 bis 90 Lerndurchgänge, also durchschnittlich 45 Lerndurchgänge, bis die Tauben in der Lage waren, das vollständig mit Sand bedeckte Futter auszugraben. Bei den Versuchen von WEBER (1993) wurde nur eine Taubengruppe mit einer bestimmten Anordnung von Zielbechern getestet; dies waren die Zielbecher 1, 3, und 6. Von den anfangs verwendeten neun Tauben erlernten dabei sechs Tauben die Aufgabe (66,7%). Diese Werte sind also direkt mit der Gr. 136 in den von mir durchgeführten Versuchen vergleichbar.

Gr. 136 benötigte bei meinen Versuchen durchschnittlich 20 Lerndurchgänge und es erlernten 58% der Anfangstauben die Aufgabe. Im Vergleich zu WEBER erlernten sie also wesentlich schneller die Aufgabe, aber die Lernerfolgsquote gemessen an der Anzahl der Tiere war nicht höher. LEDDA (1994) benötigte im Durchschnitt 27 Lernversuche und 60,5% der Anfangstiere lernten in der vorgegebenen Zeit die Aufgabe.

Die Tauben, in den hier durchgeführten Volierenversuchen, mussten theoretisch zwei Lernschritte absolvieren. Erstens mussten sie die Technik des Grabens in den Sand gefüllten Bechern erlernen und zweitens mussten sich die Tauben die Orte der Zielbecher einprägen. Diese zwei Lernschritte fanden offensichtlich gleichzeitig statt. Dafür spricht die interessante Tatsache, dass ab dem Zeitpunkt, an dem die Tauben die Technik des Futterausgrabens erlernt hatten, die Fehlerquote sofort auf einem relativ niedrigen Niveau liegt. Es fand keine deutliche Anfangsverbesserung der Orientierungsfähigkeit gemessen an der Gesamtfehlerquote statt. Offensichtlich prägten sich die Tauben, während sie die Ausgrabe-Technik erlernten, gleichzeitig die genauen Orte der Zielbecher ein.

Dies wird unterstützt durch die Betrachtung der Fehleranzahlen im Verlauf der Versuchsserie. Von Beginn an liegen die medianen Fehleranzahlen, die von den Tauben während der Versuche gemacht werden, auf einem relativ einheitlichen Niveau, welches sich im Verlauf der Versuchsserie (zumindest bei unverhängter Voliere) nicht ändert.

Einige der Tiere erlernten dabei die Aufgabe des Grabens in der vorgegebenen Zeit nicht. Sie gingen zwar nach Versuchsbeginn in die Nähe ihrer jeweiligen Zielbecher, sobald aber die Maiskörner in den Zielbechern vollständig mit Sand bedeckt, und damit für die Tauben nicht mehr sichtbar waren, stellten die Tiere meist jede Aktivität ein. Der Schritt zu abstrahieren, dass Futter vorhanden ist, auch wenn es nicht sichtbar ist, war zumindest in der vorgegebenen Zeit für einige Tauben offensichtlich unüberwindbar. Die Schwierigkeit beim Lernen der Aufgabe bestand für die Tauben also offensichtlich nicht nur im Erlernen der Lage der Orte der Zielbecher sondern auch im Lösen der Aufgabe, unter der Sandschicht nach Futter zu suchen.

Würden die Schwierigkeiten beim Erlernen der Aufgabe darin bestehen, die Zielbecher zu lokalisieren, müsste die mediane Fehleranzahl am Beginn der Versuchsserie relativ hoch sein und dann, mit Verbesserung der Orientierungsleistung der Tauben, kontinuierlich abnehmen. Dies ist offensichtlich nicht der Fall. Hatten die Tauben die Aufgabe des Futterausgrabens einmal erlernt, fanden sie bei den nachfolgenden Versuchen sofort die drei Zielbecher. Während die Tauben also lernten, in den Bechern zu graben, prägten sie sich gleichzeitig auch deren Lage in der Voliere ein. Beide Lernprozesse müssen demnach gleichzeitig vonstatten gegangen sein.

Die Anzahl der von den Tauben benötigter Lernversuche steht in keinem Zusammenhang mit der medianen Gesamtfehleranzahl während der späteren Versuche. Auch Tauben, die viele Lernversuche benötigten um die Aufgabe zu lösen, waren bei den späteren Versuchen in der Lage, die Zielbecher mit der gleichen Genauigkeit aufzufinden, wie dies Tauben mit wenigen Lernversuchen zeigten.

Dies kann als weiterer Hinweis gewertet werden, dass die Probleme der Tauben in der Lernphase nicht auf mangelnde Orientierungsfähigkeit beim Auffinden der Orte der Zielbecher beruhen. Würde es den Tauben mehr Schwierigkeiten bereiten, sich die Orte der drei Zielbecher einzuprägen, als das Ausgraben an sich zu erlernen, könnte erwartet werden, dass diejenigen Tauben, die eine relativ große Anzahl von Lernversuchen benötigten, auch eine schlechtere allgemeine Orientierung in den späteren Versuchen zeigen. Dies ist aber offensichtlich nicht der Fall.

Das Problem der Tauben beim Erlernen des Ausgrabens des Futters, ist relativ unerwartet, wurden doch verwilderte Haustauben beobachtet, wie sie unter einer Schicht von Sand verborgenes Futter ausgruben (W.WILTSCHKO mündl. Mitteilung). Auch bei den Brieftauben des zoologischen Instituts (einschließlich den Versuchstauben) konnte schon häufiger beobachtet werden, wie die Tiere in ihrer Futterraufe mit dem Schnabel, durch seitliche grabende Bewegungen, offensichtlich nicht so begehrtes Futter beiseite schafften, um an die weiter unten liegenden, bevorzugten Körner zu gelangen (eigene Beobachtung).

Eine Begründung für die Probleme, die der Grabvorgang in den Bechern bereitet, könnte im anfänglichen Fehlen einer gewissen körperlichen Geschicklichkeit der Tauben liegen. Nach den Beobachtungen während der Lernphase ist zu vermuten, dass Tauben das Graben unter einer Schicht von Sand oder Erde auf einer freien Fläche wesentlich leichter fallen müsste, als in einzelnen hier verwendeten Bechern mit einem Durchmesser von nur 6,5 cm. Das Graben mit dem Schnabel in den kleinen Bechern erfordert eine gewisse Präzision. Anfangs, während und kurz nach der Lernphase konnte oft beobachtet werden, wie die Versuchstauben zwar offensichtlich beabsichtigten, im entsprechenden Becher zu wühlen, dann aber in der Bewegung zu unpräzise waren und den Becher oder wenigstens die Futterkörner im Becher gänzlich verfehlten. Teilweise ging die Grabbewegung mit dem Schnabel auch völlig ins Leere, da die Tauben die Entfernung zum Becher nicht richtig einschätzten. Da die Motivation der Tauben durch solche Misserfolge relativ schnell nachließ und sie jegliche Aktivität einstellten, wurde ein solcher Versuch dann abgebrochen. Die Tauben mussten also auch eine gewisse körperliche Geschicklichkeit entwickeln, um das Futter erfolgreich aus den Zielbechern ausgraben zu können.

Die bisher besprochenen zwei Lernschritte: erstens, das Erlernen der Technik des Ausgrabens und zweitens, das Einprägen der Lage der Zielbecher in das Ortsgedächtnis der Tauben, wurde möglicherweise noch von dem Entwickeln einer Routine in der Aufsuchreihenfolge begleitet.

Das Einprägen dieser Reihenfolgepräferenzen könnte mit den beiden Lernprozessen gleichzeitig vonstatten gegangen sein. Zum einen zeigen Individuen, die eine hohe Reihenfolgepräferenz während der Versuche aufweisen, eine niedrigere mediane Gesamtfehleranzahl als die Individuen, die eine gering ausgeprägte Reihenfolgepräferenz zeigen. Zum anderen ist die Gesamtfehleranzahl vom Einhalten einer Reihenfolgepräferenz abhängig und ändert sich nicht über die Versuchsserie hinweg. Daraus kann geschlossen werden, dass die Ausprägung der Reihenfolgepräferenz schon vor dem Beginn der eigentlichen Versuche stattgefunden hat. Um dies jedoch abschließend zu klären, müsste ein weiterführender Versuchsansatz durchgeführt werden.

4.3. Zeitliche Stabilität des Ortsgedächtnisses

Sobald die Tauben in der Lage waren, die drei Zielbecher in der Voliere aufzusuchen, zeigten sie eine ausgesprochen hohe zeitliche Stabilität ihres Ortsgedächtnisses. Dabei stehen die Ergebnisse der hier vorliegenden Arbeit in starkem Widerspruch zu den zur Nahorientierung von Brieftauben bisher durchgeführten Laborversuchen mit der „radial-arm-maze“-Methode (BOND et al. 1981, WILKIE et al. 1981, OLSON & MAKI 1983, ROBERTS & VAN VELDHUIZEN 1985, SPETCH & EDWARDS 1988). Bei den meisten dieser Versuche wurde ein Anstieg der Fehleranzahlen schon nach wenigen Minuten festgestellt. SPETCH und HONIG (1988) testeten das räumliche Gedächtnis von Tauben in einem freien Raum, wobei die Tauben keine langen Gänge entlang laufen mussten, sondern direkt von einer Futterstelle zur nächsten laufen konnten. Dabei wurden wesentlich längere Erinnerungszeiten gemessen. Aber selbst hier betrug die maximale Gedächtnisdauer 32 Minuten.

Deutlich unterschiedlich dazu sind die hier vorliegenden Ergebnisse. Bei den Versuchen in der achteckigen Voliere können sich die Tauben über wesentlich längere Zeiträume die Futterorte merken. Die Tauben können sich von Beginn der Versuchsserie an mit gleich bleibender Genauigkeit an die drei Zielorte erinnern. Es stellt somit keinen Unterschied dar, ob die Tiere täglich in der Voliere getestet werden, d.h. zwischen den einzelnen Versuchen 16 bis 24 Stunden versuchsfreie Zeit liegt oder ob zwischen den einzelnen Versuchen die Tiere bis zu 14 Tage nicht in der Voliere sind. Auch nach den extrem langen Versuchspausen, von 7,5 und 8,5 Monaten die hier überprüft werden konnten, sind alle Tauben in der Lage, die Zielbecher wieder aufzufinden. Sogar nach einer Zeit von eineinhalb Jahren (17 Monaten) finden die Tauben in der Voliere alle drei Zielbecher auf. Die mediane Anzahl der Fehler, die dabei gemacht werden, liegen dabei deutlich unter dem Wert, der bei zufälligem Auffinden der Zielbecher zu erwarten wäre. Bemerkenswert dabei ist, dass die mediane Fehleranzahl bei länger werdender Versuchspause nicht ansteigt, sie bleibt auf dem gleichen Niveau wie die Versuche mit wesentlich kürzeren Versuchspausen.

Die Genauigkeit, mit der die Tauben die Zielbecher aufsuchen, ist ein Beleg für die außerordentlich hohe zeitliche Stabilität des Ortsgedächtnisses für Tauben in einer solchen Arena unter freiem Himmel.

Besonders bemerkenswert in diesem Zusammenhang ist die Leistung der vier Brieftauben, die nach Abschluss der Diplomarbeit von LEDDA (1994) für vier Jahre und neun Monate an keinerlei Versuchen in der Voliere teilgenommen hatten. Seit ihrem letzten Versuch waren diese vier Tiere nicht mehr in der Voliere. Trotz dieser extrem langen Versuchspause erinnerten sich alle vier Vögel an ihre drei Zielbecher. Sie gingen unverzüglich in die entsprechenden Zielsektoren und suchten innerhalb kürzester Zeit, von zwei bis vier Minuten, die drei Zielbecher auf. Die Tauben zeigten dabei keinerlei Nervosität in der Voliere, sie liefen fast alle zielstrebig auf ihren Zielsektor zu. Obwohl ein Anstieg der Gesamtfehleranzahl aller vier Tauben zu beobachten war, ist trotzdem die hohe Präzision, mit der die Tauben die Becher auffinden, bemerkenswert. So traf Taube 1135 mit der ersten Probe nach fünf Jahren in der Voliere direkt den ersten ihrer drei Zielbecher. Eine weitere Taube, 1127, machte lediglich einen Fehler, bis sie den ersten Zielbecher traf. Auch das Aufsuchen des zweiten Bechers bereitete allen Tauben offensichtlich keine größeren Schwierigkeiten. Hierbei wurden zwischen null und (abermals Taube 1135) zwei Fehler gemacht. Die meisten Fehler (zwischen vier und neun) wurden von allen Tieren bis zum Auffinden des dritten Bechers gemacht. Taube 1135 war die am bestorientierteste Taube mit nur sechs Fehlern insgesamt. Die „schlechteste“ Taube, 461, machte 13 Fehler um die drei Zielbecher zu finden. Diese Fehleranzahl liegt aber noch unter dem Wert von 18, der bei zufälligem Auffinden zu erwarten wäre. Die Genauigkeit, mit der diese Tauben auch nach einer so langen versuchsfreien Zeit die Aufgabe in der Voliere noch lösen können, ist ein Beleg für die extrem hohe zeitliche Stabilität und Präzision des Ortsgedächtnisses von Brieftauben.

Die Ergebnisse der hier vorliegenden Arbeit zeigen zum ersten Mal, dass Brieftauben in der Lage sind, sich Futtermalstecke über einen Zeitraum von fast fünf Jahren zu merken.

Die großen Unterschiede, in Bezug auf die Kapazität und die zeitliche Stabilität des Gedächtnisses von Tauben in den früheren Laborexperimenten zu den Ergebnissen der hier vorliegenden Arbeit, sind meiner Meinung nach auf gravierende methodische

Unterschiede zurückzuführen. So wurde jahrelang räumliches Gedächtnis in den „radial-arm-maze“-Versuchsarrangements getestet. Die prinzipielle Vorgehensweise bestand in solchen Apparaten darin, die entfernten Enden von jedem der Arme der Apparatur mit Futter zu versehen. Das Tier wurde dann im Zentrum der Apparatur platziert und anschließend wurde ihm erlaubt, alle Gänge zu besuchen, bis es sämtliches Futter gefunden hatte. Dabei sollte jeder Arm nur einmal aufgesucht werden.

Aber auch Abwandlungen der Labyrinthstruktur wurden verwendet. So benutzten beispielsweise OLSON und MAKI (1983) als Testarena ein sogenanntes „T-maze“ also ein T-förmiges Labyrinth. Nach einer ausgedehnten Vortrainingsphase mit insgesamt bis zu 160 Durchgängen erlernten die getesteten Brieftauben die gestellte Aufgabe. Bei den kritischen Tests wurde die jeweilige Taube, nach dem sie einen vom Experimentator vorgegebenen Gang entlang laufen sollte, aus der Versuchsarena genommen und nach einer bestimmten Wartezeit, der sogenannten „delay“-Zeit, die von Versuch zu Versuch gesteigert wurde, wieder in die Startbox gesetzt. Nun konnte die Taube frei zwischen beiden möglichen Gängen wählen und traf dabei eine korrekte Wahl, wenn sie den zuvor nicht besuchten Gang wählte (sogenannte: „win-shift“-Anordnung). Die Pausenzeit („delay“-Zeit) zwischen dem Aufsuchen des vorgegebenen Ganges und dem Aufsuchen des selbstgewählten Ganges betrug einige Sekunden und konnte dann sukzessive auf maximal 16 Minuten gesteigert werden.

Ein großer methodischer Unterschied zu den hier vorliegenden Versuchen, liegt darin, dass die Tauben in dem beschriebenen Experiment von OLSON und MAKI (1983) und entsprechend bei anderen „radial-arm-maze“-Versuchen (OLTON 1977) nicht dort nach Futter suchen sollten, wo sie schon einmal fündig geworden sind und dadurch ein positives Erlebnis verknüpft hatten, sondern genau an den Orten nach Futter suchten, an denen sie zuvor noch keine positiven Erfahrungen machen konnten. Im Gegensatz dazu sollten die Tauben in den von mir durchgeführten Volierenexperimenten immer wieder die gleichen drei entsprechend für sie positiv mit Futter verknüpften Orte aufsuchen.

Bei OLSON und MAKI wurde es als Fehler gewertet, wenn die Tauben einen Ort aufsuchten, den sie mit einem positiven Erlebnis verknüpft hatten.

Bei den Versuchen in der hier vorgestellten Arbeit machen die Tauben einen Fehler, wenn sie genau dies nicht tun. Die Tauben müssen bei den hier diskutierten Experimenten demnach zu einem großen Grad abstrahieren, das heißt, sie müssen sich zunächst erst an die Orte erinnern, an denen es schon Futter und demnach ein positives Erlebnis gab und daraufhin einen anderen zunächst unbekanntem, Ort wählen.

Meiner Meinung nach handelt es sich hierbei prinzipiell um einen komplizierteren Vorgang und entspricht nicht der natürlichen Nahrungsstrategie von Tauben. Es ist für Tauben eine artgemäße Verhaltensweise, sich einen Ort gut einzuprägen, an dem ein positives Erlebnis, in diesem Fall Futter zu finden, stattgefunden hat, denn die Wahrscheinlichkeit, dass sie dort am nächsten Tag weiteres Futter finden, ist groß. Somit entspricht das Aufsuchen von jeweils neuen Futterorten nicht der natürlichen Fress- und Futtersuchgewohnheit von Tauben. Tauben suchen auf gemähten Wiesen oder auf abgeernteten Feldern nach Getreidekörnern (GOODWIN 1967). Bei diesem Fressverhalten lohnt es sich, wiederholt die gleichen Futterplätze aufzusuchen, da diese Futterstellen nicht schnell geleert werden können und die Wahrscheinlichkeit demnach groß ist, dort weiteres Futter zu finden. Dieses wiederholte Aufsuchen bestimmter Futterorte stellt also eine ökologische Anpassung an die Futterressourcen dar und gerade dieses Verhalten bedingt, meiner Meinung nach, ein ausgeprägtes räumliches Gedächtnis, allerdings in Bezug auf wiederholtes Aufsuchen von gleichen Orten.

In unterschiedlichen Lebensräumen sind Futterstellen in der Regel nicht gleichmäßig verteilt. Aus diesem Grund ist es für ein Tier sinnvoll, sich gut zu merken, an welchen Orten profitable Futterstellen vorkommen. Tatsächlich konnte für Tauben experimentell nachgewiesen werden, dass profitablere Futterstellen als erstes aufgesucht werden (ROBERTS 1988). Der Autor ließ Tauben zwischen vier, in der Futtermenge variierenden, künstlichen Futterstellen wählen. Die relative Ergiebigkeit der einzelnen Futterorte blieb dabei von Tag zu Tag konstant.

Seine Versuchstauben lernten schnell, die reichhaltigste Futterstelle als erstes aufzusuchen und die übrigen Futterstellen in der Reihenfolge ihrer Ergiebigkeit.

Auch für andere Arten konnte in Experimenten dieser Trend, nach der Reichhaltigkeit von Futterstellen zu unterscheiden und entsprechend die reichhaltigsten Futterstellen als erstes aufzusuchen, nachgewiesen werden (GASS & SUTHERLAND 1985, ZACH & FALLS 1976 a,b,c).

Ratten dagegen haben eine unglaubliche Anpassungsfähigkeit an außergewöhnliche Lebensbedingungen. Sie sind Generalisten und können im Gegensatz zum Spezialisten, der sich nur in einem begrenzten Lebensraum durchsetzt, viele Lebensbedingungen meistern. Sie sind geradezu auf „unspezialisiert sein“ spezialisiert. Als echte „Neugierwesen“ erkunden sie von sich aus aktiv jede neue Situation, um Erfahrungen zu sammeln (FREYE 1993). Demnach ist zu vermuten, dass eine Versuchsanordnung, wie sie Labyrinthversuche allgemein und die „radial-arm-maze“-Versuche mit sogenannter „win-shift“-Anordnung im Speziellen darstellen, für Ratten wesentlich leichter zu bewältigen sind, als für Tauben.

Es verwundert also nicht, wenn die Ergebnisse, die in „radial-arm-maze“-Versuchen für die Erinnerungsfähigkeit von Tauben gefunden werden, in Bezug auf die Erinnerungszeit wesentlich schlechter ausfallen. In diesen Versuchen können sich die Tauben die Aufgabenstellung einige Minuten merken, in den hier vorgestellten Versuchen können sich die Tauben im Gegensatz dazu sogar über Jahre die Orte mit dem Futter merken.

Aufgrund der unterschiedlichen Fressstrategien ist den Tauben also nicht jegliches räumliches Gedächtnis abzuspochen, sondern zu erwarten, dass Tauben sich in solchen Versuchen nur entsprechend anders verhalten, als Tiere, die immer neue Futterplätze finden müssen, wie beispielsweise Nagetiere. Für Tauben hat es, wie schon erwähnt, eine besondere Bedeutung, an einen Platz zurückzukehren, an dem sie schon einmal gefressen haben. Dieses Verhalten entspricht den natürlichen Fressgewohnheiten der Tiere (GOODWIN 1967) und stellt eine ökologische Anpassung an das Futterangebot, abgemähte Felder und Wiesen in Kulturlandschaften, in ihrem Lebensraum dar. Gerade dieses Zurückkehren an bestimmte Orte wird aber in den „radial-arm-maze“-Versuchen als Fehler gewertet. Es ist durchaus denkbar, dass darin der wesentliche Grund für die schlechten Ergebnisse mit Tauben liegt.

Andere Arten, die in dieser Versuchsanordnung getestet werden und deren Fressstrategie eine andere als die der Tauben ist, zeigen dementsprechend auch bessere Ergebnisse in den „radial-arm-maze“-Versuchen. So können beispielsweise für Amakihi (*Loxops virens*), einer Blüten besuchenden Vogelart, sehr gute Ergebnisse in einer den „radial-arm-maze“-Versuchen entsprechenden Apparatur gefunden werden (KAMIL 1978). Ökologisch ist es für diese Vogelart sinnvoll, zuvor besuchte Blüten zu meiden, da diese einige Zeit benötigen, bis wieder neuer Nektar nach produziert wird. Anscheinend ist bei dieser Vogelart ein entsprechend gutes Gedächtnis entwickelt, welches es ermöglicht, zuvor besuchte Plätze zu meiden.

Brieftauben haben demnach nicht ein prinzipiell schlechteres Gedächtnis, was das Merken von Futterorten betrifft, sondern nur ein entsprechend anders strukturiertes. Ein Gedächtnis, welches es den Vögeln erlaubt, beispielsweise an einem Tag einen bestimmten Ort aufzusuchen, mit Beginn der Dämmerung zurück zum Übernachtungsplatz oder heimatlichen Schlag zu fliegen und dann am nächsten Tag erneut den Platz, an dem es Futter gab, aufzusuchen.

Auch BOND et al. (1981) führen die schlechten Ergebnisse ihrer Arbeit zum räumlichen Gedächtnis von Tauben, im Gegensatz zu den vergleichsweise getesteten Ratten, auf die ökologischen Unterschiede in der Fressstrategie beider Arten zurück.

Einen weiteren Hinweis darauf, dass die Art der Aufgabe einen wesentlichen Grund für die gefundenen Ergebnisse darstellt und nicht ein prinzipiell schlechteres Gedächtnis von Tauben gegenüber anderen Arten, liefert die, in der hier verwendeten Versuchsvoliere ebenfalls mit Brieftauben, durchgeführte Arbeit von BALDA und W.WILTSCHKO (1995). Auch hier sollten die Tauben wiederholt die gleichen Orte aufzusuchen. Dort wurden entsprechend gute Gedächtnisleistungen wie in der hier vorliegenden Arbeit gefunden. Die Versuchsbedingungen der Brieftauben waren dabei relativ ähnlich. Allerdings war die Aufgabe, welche die Tauben lösen sollten, prinzipiell einfacher. Die Tauben konnten lediglich zwischen acht möglichen Zielbechern wählen, und nur einer der Becher stellte die korrekte Wahl dar. Die im Gegensatz zu den Labyrinthversuchen viel kürzere Lernzeit - die Tauben benötigten maximal acht Trainingsdurchgänge mit teilweise eingegrabenen Körnern, bis sie

lernten die korrekten Becher aufzusuchen - spricht dafür, dass es sich hierbei um eine für Tauben natürlichere Versuchsanordnung handelte. Die Anzahl der Fehler, die während der Versuche gemacht wurden, stieg auch nicht bei Versuchspausen von zwei bis vier Tagen an. Auch hier wurden die Tauben nach einer langen Zeit erneut getestet. Die Tauben waren dabei in der Lage, auch nach einer 10-monatigen Versuchspause die Becher erfolgreich, mit wenigen Fehlern, zu finden (zwei der Tauben fanden die Zielbecher beim ersten Versuch und die übrigen Tauben machten nur je einen Fehler, bevor sie das Futter fanden). Ein über Monate extrem stabiles Ortsgedächtnis für Brieftauben konnte also auch hier gefunden werden.

Auch in weiteren Forschungsarbeiten, die in der hier verwendeten Arena durchgeführt wurden, konnte ein mindestens über sieben Tage zeitlich stabiles Ortsgedächtnis für Brieftauben eindeutig belegt werden (LEDDA 1994). Ebenso stellte WEBER (1993) in ihrer Arbeit in der hier verwendeten Versuchsvoliere fest, dass Brieftauben ein weitaus besseres Ortsgedächtnis besitzen, als bisher belegt werden konnte. Selbst nach mehr als sechs Tagen Versuchspause wurde keine verschlechterte Orientierung nachgewiesen. Die Tauben bewältigten die gestellte Aufgabe nach ca. einer Woche mit der gleichen Genauigkeit wie an unmittelbar aufeinander folgenden Versuchstagen. In beiden Arbeiten war die Komplexität der Aufgabe ähnlich hoch, wie in den von mir durchgeführten Versuchen. Die Tauben mussten sich auch hier insgesamt drei Orte mit verstecktem Futter merken.

Die Konstruktion der hier verwendeten Apparatur scheint demnach ein geeignetes Instrument zu sein, um die Gedächtniskapazität speziell von Brieftauben zu testen. In der verwendeten Voliere können sich die Tauben ihren artgemäßen Bedürfnissen entsprechend über einen freien Platz bewegen um direkt von einer Futterstelle zur nächsten zu gelangen. Damit ist die Situation für sie ähnlich wie beim Fressen auf freiem Feld.

BOND et al. (1983) vermutet, dass die erzwungene Umkehr der Tauben in den „radial-arm-maze“-Versuchen zum Zentrum der Arena und damit Verhinderung der Möglichkeit, direkt von der einen Futterstelle zur nächsten zu gelangen, die Erinnerung an den zuletzt besuchten Arm zerstört.

Die Tiere können in der offenen Voliere nach allen Seiten hin auf vermeintliche Feinde achten. Die Voliere unter freiem Himmel entspricht auch unter diesem Gesichtspunkt eher der natürlichen Lebensweise der Tauben. Das Entlanglaufen langer Gänge, wie es in vielen Laborexperimenten verlangt wird und der Aufenthalt in geschlossenen Räumen, entspricht demnach eher der Lebensweise von Ratten. Für die zum großen Teil in unterirdischen Gängen lebende Tiere wurde diese Apparatur auch ursprünglich entwickelt.

Zudem steht die Voliere in der Nähe des heimatlichen Schlages der Tauben. Die Tiere haben direkten Sichtkontakt zu den anderen Tauben und befinden sich in einer sehr vertrauten Umgebung. Diese Faktoren zusammen können stressmindernd wirken. Dies wirkt sich entsprechend positiv auf die Versuchsergebnisse aus.

Ein zusätzlicher Stressor, der bei vielen Laborexperimenten mit Brieftauben eine Rolle spielen könnte, ist die Haltung der Versuchstauben. Im Gegensatz zu den hier in Gruppenhaltung mit Freiflug gehaltenen Tieren, sind die Tauben der meisten übrigen Versuche oft in Einzelkäfigen untergebracht. Einzelhaltung ruft bei Tauben Stress hervor, da es für sie eine ungewohnte Lebenssituation darstellt. Die Tiere leben unter natürlichen Lebensbedingungen im Schwarm (GOODWIN 1967, 1983). Bei Wirbeltieren ist Stress eng mit dem Hormonsystem assoziiert. Sowohl exogene als auch endogene Faktoren können Stress auslösen. Solche Reize werden im Allgemeinen Stressoren genannt. Treten Stressoren auf, wird durch Sekretion von Corticosteroiden der Körper auf eine mögliche Flucht oder einen Angriff vorbereitet. Befindet sich ein Tier in dieser Alarmbereitschaft, ist das Lernvermögen deutlich reduziert. Das Gehirn sowie einige innere Organe werden nicht mehr bevorzugt mit Sauerstoff versorgt, denn die Ausschüttung von Stresshormonen reduziert unter anderem die Blutzufuhr zum Gehirn, um genügend Energieträger bzw. Sauerstoff für die Muskulatur zur Verfügung zu stellen (McFARLAND 1999, BISCHOF 1989). Der Anstieg von Corticosteroiden im Blut von Wirbeltieren kann schon dann auftreten, wenn sich das Tier in einer für es ungewohnten Situation befindet (TOATES 1995). Es ist anzunehmen, dass die Einzelhaltung eines Schwarmvogels, eine solche, stressauslösende Situation darstellt und sich damit negativ auf jegliches Lernverhalten auswirkt.

Meiner Meinung nach sollte dieser Aspekt bei Verhaltensexperimenten mit Wirbeltieren berücksichtigt werden und kann einen der Gründe für eine relativ schlechte Gedächtnisleistung von Tauben darstellen, die während der Verhaltensversuche in Einzelkäfigen gehalten werden.

Außerdem haben Tauben in vielen Laborexperimenten nicht die Möglichkeit, frei zu fliegen und die Umgebung zu erkunden. Dieser Umstand könnte ebenso zu Stress führen und auch noch ein weiteres Problem hervorrufen, denn Tauben erlernen bei den ersten Übungsflügen rund um ihren Heimatschlag die nähere Umgebung ihres Schlages kennen. Dabei erstellen sie sich eine „Mosaik-Karte“ der Umgebung ihres Heimatschlages (WALLRAFF 1974, W.WILTSCHKO & R.WILTSCHKO 1979, 1987). In dieser „Karte“ können beispielsweise visuelle Auffälligkeiten Orientierungspunkte darstellen (W.WILTSCHKO & R.WILTSCHKO 1982). Die Tiere lernen beim Erstellen dieser Karte beispielsweise die Kompasskurse von einer Landmarke zur nächsten oder von verschiedenen Landmarken zum Schlag oder umgekehrt (W.WILTSCHKO & R.WILTSCHKO 1979). Dieser Lernprozess erfordert ein gutes räumliches Gedächtnis, das heißt, ein Gedächtnis, in dem bestimmte Orte und ihre Richtungsbeziehung zueinander genauestens gespeichert sind. Um Energie zu sparen, können sich die Tiere dabei keine Ungenauigkeiten leisten, sie müssen in der Lage sein, den schnellsten und somit energetisch günstigsten Weg, beispielsweise zu einer guten Futterstelle und zurück zum Schlag, zu finden.

Dieser Lernprozess wiederum könnte die Erinnerungsfähigkeit an bestimmte Orte im Allgemeinen und somit auch in verschiedenen Versuchsanordnungen zum Ortsgedächtnis verbessern. Werden die Tauben jedoch einzeln in Käfigen, ohne Möglichkeit, sich eine „Karte“ zu erstellen, gehalten, ist davon auszugehen, dass dieser Umstand einen Einfluss auf spätere Lernleistungen, gerade zum räumlichen Gedächtnis, ausübt. Ist durch nicht artgemäße Einzelhaltung von Brieftauben die gesamte Haltungssituation sehr stressbehaftet, könnte dies ein weiterer Grund für schlechte Lernleistung darstellen.

Die erstaunlich hohe zeitliche Stabilität des Ortsgedächtnisses, die in der hier vorliegenden Arbeit gefunden wurde, ist damit mit der Stabilität von Futter versteckenden Hähnerarten vergleichbar.

BALDA und KAMIL (1992) konnten für den amerikanischen Kiefernhäher, dem Clark's Nutcracker (*Nucifraga columbiana*), nachweisen, dass sich die Vögel auch noch nach 285 Tagen an ihre Futterverstecke erinnern können. BALDA und KAMIL (1998) testeten in einer vergleichenden Untersuchung, in einem geschlossenen Raum mit 62 Versteckmöglichkeiten, verschiedene Häherarten untereinander. Die Autoren konnten nachweisen, dass die Begabung sich Futterverstecke auch über längere Zeiträume hinweg zu merken, von der ökologischen Bedeutung dieser Verstecke für die jeweiligen Arten abhängig ist. Nach dieser Untersuchung besitzen die, aufgrund ihres Lebensraumes besonders von verstecktem Futter abhängigen, Kiefernhäher (*Nucifraga columbiana*) und Nacktschnabelhäher (*Gymnorhinus cyanocephalus*) im Vergleich zu anderen Arten ein besonders gutes Langzeitgedächtnis. Sie machten weniger Fehler um ihre Verstecke aufzusuchen als zwei Arten, die nicht in dem Maße von den im Sommer und Herbst angelegten Verstecken abhängig sind; allerdings nimmt diese hohe Genauigkeit im Laufe der Zeit ab. Nach zehn bis 60 Tagen, nach dem Anlegen, war die Genauigkeit relativ hoch, während sie nach 150 bis 250 Tagen absank. Anders verhielt es sich bei zwei untersuchten amerikanischen Häherarten, dem Buschhäher (*Aphelocoma coerulescens*) und dem Graubrusthäher (*Aphelocoma ultramarina*). Diese beiden Arten machten schon kurz nach dem Anlegen der Verstecke mehr Fehler als die beiden zuvor besprochenen Arten. Die Genauigkeit mit der sich die Tiere auch nach längerer Zeit noch an ihre Verstecke erinnerten, nahm allerdings mit der Zeit nicht ab (BALDA & KAMIL 1998).

W.WILTSCHKO et al. (1999) konnten allerdings zeigen, dass es offensichtlich Unterschiede in Bezug auf die Erinnerungskapazität der verschiedenen besprochenen Häherarten gibt, führt man solche Versuche im Freien oder im geschlossenen Raum durch. In ihren im Freien, in einer baugleichen Voliere, durchgeführten Tests konnten die Autoren bessere Leistungen in Bezug auf das räumliche Gedächtnis des Buschhähers gegenüber dem Kiefernhäher und dem Nacktschnabelhäher finden. Die Unterschiede zwischen den Versuchen im geschlossenen Raum und draußen waren jedoch aufgrund des geringen Probenumfangs und der großen Variabilität nicht signifikant. Die Kiefern- und die Nacktschnabelhäher zeigten eine geringere Erinnerungskapazität beim Wiederfinden der selbstangelegten Verstecke als in den Untersuchungen im geschlossenen Raum von BALDA und KAMIL (1989).

Die extrem lange Erinnerungszeit der Tauben in den hier durchgeführten Volieren-Versuchen von bis zu fünf Jahren lässt vermuten, dass ähnliche Gedächtnis-Prozesse wie bei den besprochenen Hähern stattfinden. Betrachtet man vergleichend die Langzeituntersuchungen zum räumlichen Gedächtnis bis zu 250 Tage von BALDA und KAMIL (1998), so sind auf Grund der gleichbleibenden Genauigkeit des Erinnerungsvermögens die Brieftauben am ehesten mit dem Buschhähler (*Aphelocoma coerulescens*) und dem Graubruthähler (*Aphelocoma ultramarina*) vergleichbar. Auch die Tauben machen nach längerer Zeit keine vermehrten Fehler.

Für nicht Futter versteckende Vogelarten, ist ein gutes räumliches Gedächtnis fast ebenso lebenswichtig und von großem Vorteil, wie für Vögel die Nahrungsvorräte anlegen. Eine gute Nahrungsstrategie ermöglicht es dem Vogel, sich qualitativ gute und ergiebige Futterstellen örtlich einzuprägen. Fallen diese Futterstellen aus, muss der Vogel in der Lage sein, auf Ersatzfutterstellen auszuweichen. Dies setzt ein stabiles räumliches Gedächtnis, wie es in der vorliegenden Arbeit nachgewiesen werden konnte, für Tauben voraus. Offensichtlich haben die Tauben sogar eine besonders gute Fähigkeit in Bezug auf die Stabilität dieser Gedächtnisleistung.

Bei den besprochenen Hähern muss von Unterschieden im Erinnerungsprozess im Vergleich zu den Tauben ausgegangen werden, denn die Hähern suchen unter natürlichen Bedingungen und zumindest in den meisten Verhaltensexperimenten ihre selbst angelegten Verstecke auf, während Tauben die vom Experimentator angelegten Verstecke aufsuchen sollen. In Labortests müssen sich die Hähern in ähnlichen Situationen an andere oder zum Teil auch gleiche Verstecke erinnern. Das heißt, Fehler könnten von den Tieren auch gemacht werden, weil sie sich eventuell an ein altes, beim vorhergehenden Versuch angelegtes, Versteck erinnern haben oder das alte mit dem neuen verwechselten (KAMIL & BALDA 1985). Diese Fehlermöglichkeit besteht bei den Taubenversuchen nicht, jede Taube lernt nur drei Verstecke, die sie über die gesamte Versuchsserie beibehält. Sie muss nicht Umlernen und auch keine neuen Verstecke dazulernen, die sie selbst in der Zeit dazwischen angelegt hätte.

Auch W.WILTSCHKO et al. (1999) nehmen an, dass die unterschiedlichen Versuchssituationen zwischen dem Aufsuchen von selbst angelegten Verstecken und

vom Experimentator angelegten Verstecken zu unterschiedlichen Erinnerungsstrategien führen können.

Die bemerkenswert hohe Kapazität und Stabilität des räumlichen Gedächtnisses bei Tauben in den hier vorliegenden Volierenexperimenten führt zu der Frage, ob die Tiere bestimmte Strategien oder Schemata anwenden, die ihnen das Erinnern an die Futterorte erleichtern.

4.4. Aufsuchen der drei einzelnen Zielbecher

Die unterschiedliche Anordnung der Zielbecher der vier verschiedenen Taubengruppen einerseits und die unterschiedlichen Untersuchungsaspekte der Ergebnisse andererseits, ermöglichen es, Hinweise darauf zu finden, ob von den Tieren bestimmte Auffinde- bzw. Erinnerungsschemata angewendet werden.

Um eine solch komplexe Aufgabe zu bewältigen, wie das Erinnern an drei Zielbecher von 48 Bechern über einen langen Zeitraum, wäre es durchaus denkbar, dass Schemata genutzt werden, die ein leichteres Erinnern ermöglichen. So wäre vorstellbar, dass bestimmte, von den Tieren besser erinnerte, Zielbecher zum Auffinden der übrigen Becher dienen. Die Tiere müssten sich demnach nur den ersten Becher merken und dann nach einem immer gleichen Schema die anderen Becher aufsuchen. Die genaue Lage der anderen Becher würde demnach in Bezug zum ersten Becher abgespeichert werden. Das Auffinden des ersten Bechers erleichtert offenbar bei zwei Gruppen, deren Becheranordnung in einer Linie liegen, Gruppe 123 und 356, das Auffinden des zweiten Bechers. Beide Gruppen machen beim Auffinden des zweiten Bechers weniger Fehler als beim Auffinden des ersten. Diese Ergebnisse geben Hinweise, die ein solches Schema vermuten lassen. Zum einen werden von allen Gruppen beim Aufsuchen des ersten Bechers wenig Fehler gemacht, zum anderen machen Individuen mit einer hohen Reihenfolgepräferenz insgesamt am wenigsten Fehler. Gruppe 136, die eine stark flächige Anordnung der Zielbecher hat, zeigt die höchste Fehleranzahl sowie die geringste Reihenfolgepräferenz.

Die Fähigkeit der Tauben, eine bestimmte Reihenfolgepräferenz einzuhalten, ist abhängig von dem Schwierigkeitsgrad der ihnen gestellten Aufgabe.

Die Zielbecher der Gruppe 123 sind in Linie angeordnet und liegen zusätzlich noch am Rand der Voliere. Dieser stellt eventuell eine Hilfslinie zur Orientierung dar.

Aus diesem Grund könnte es für diese Tauben leichter sein, die Zielbecher am Rand der Voliere zu lokalisieren. Gruppe 356 hat auch eine lineare Anordnung. Ihre Zielbecher liegen auf einer Linie von der Mitte der Voliere aus betrachtet. Die Tauben könnten von der Mitte der Voliere aus in gerader Linie nach außen laufen. Bei Gruppe 256 verhält es sich ähnlich, nur der Becher Nr. 2 ist hier leicht versetzt zu den anderen. Gruppe 136 hat eine flächige Anordnung der Becher; für diese Tauben ist es am schwierigsten, alle drei Becher mit wenigen Fehlern zu finden. Zwischen jedem einzelnen Zielbecher liegen falsche Becher und sie müssen während des Aufsuchens der Becher mehrmals die Laufrichtung in der Voliere wechseln. Deshalb macht Gruppe 136 wahrscheinlich die meisten Fehler insgesamt und zeigt die schwächsten Reihenfolgenpräferenzen.

Bei Versuchen zum Ortsgedächtnis von amerikanischen Kiefernähern konnte eine Zunahme der Fehleranzahl im Verlauf eines Versuchs festgestellt werden (KAMIL & BALDA 1985, 1990a, 1990b und BALDA et al. 1986). Einige Unterschiede im Versuchsaufbau zu den hier durchgeführten Versuchen mit Tauben bestehen jedoch. So haben die Kiefernähler die zu merkenden Verstecke selbst angelegt und sollten diese selbst angelegten Verstecke später erneut aufsuchen. Die Autoren sehen den Grund für den Anstieg der Fehlerzahl während des Versuchs darin, dass die Vögel die besser gemerkten Verstecke zuerst geleert haben. Einen weiteren Grund sehen sie darin, dass die Vögel sich an früher angelegte, schon geleerte Verstecke erinnern und diese mit den aktuellen verwechseln.

Auch bei den hier untersuchten Tauben kann ein Anstieg der Fehler vor allem beim letzten Becher beobachtet werden. Nur Gruppe 123, deren Aufgabe wie bereits geschildert deutlich leichter war, zeigt dies nicht. Die Tauben haben anscheinend entsprechend den Hähern die beiden am besten gemerkten Zielbecher als erstes aufgesucht und den am schlechtesten gemerkten Becher dann am Ende. Zudem zeigt sich, dass die Reihenfolge-Präferenz negativ mit der Gesamtfehleranzahl und mit der Anzahl der Lernversuche korreliert.

Das bedeutet, dass Tauben, die eine starke Reihenfolge-Präferenz zeigen, insgesamt wenig Fehler machen um alle drei Zielbecher aufzusuchen und zudem wenige Lernversuche benötigten um die Aufgabe zu lernen.

Offensichtlich war es für die Tauben, die später eine bevorzugte Reihenfolge einhalten, besonders leicht, die Aufgabe zu erlernen. Auch erleichtert das Einhalten einer bestimmten Reihenfolge offensichtlich das Auffinden der Zielbecher.

Die im Zentrum der Versuchsvoliere gelegene Startbox scheint dabei keinen Einfluss auf die Reihenfolgepräferenz zu haben. So wäre zu vermuten, dass die Tauben sich schnell von der dunklen und engen Startbox zu entfernen versuchen. Ein fluchartiges Verlassen der Startbox oder des Volierenzentrums konnte nicht beobachtet werden. Bei Gruppe 136 fällt auf, dass die Tauben nie mit dem von der Startbox aus in der Mitte liegenden Becher Nr. 6 beginnen, obwohl dieser Becher räumlich sehr nahe der Startbox liegt. Andererseits beginnen drei der sieben Tauben von Gruppe 356, und vier Tauben der Gruppe 256 mit Becher Nr. 6. Das Verhalten der Gruppe 136 scheint demnach eher durch die Attraktivität des Volierenrandes zustande gekommen zu sein. Für die beiden Gruppen bei denen sich mindestens zwei der drei Zielbecher am Volierenrand befinden, Gruppen 123 und 136, könnte der Rand eine Art Hilfslinie beim Auffinden der Becher darstellen. Die Tiere beider Gruppen suchen bevorzugt zunächst die am Rand der Voliere gelegenen Zielbecher auf, obwohl bei Gruppe 136 der Becher Nr. 6 viel näher an der Startbox liegt, und damit viel schneller für die Tauben erreichbar wäre. Trotzdem scheinen es die Tiere zu bevorzugen, sich zunächst an den Rand der Voliere zu begeben um die dort vorhandenen Zielbecher als erstes zu leeren. Der Becher Nr.6 wird bei dieser Gruppe in jedem Fall als letztes geleert.

Ein Blick zurück auf die Gesamtfehleranzahl der Taubengruppen zeigt, dass Gruppe 123 deutlich am wenigsten Gesamtfehler und Gruppe 136 am meisten Fehler macht. Stellt der Volierenrand tatsächlich eine Hilfslinie dar, so ist es nicht verwunderlich, dass Gruppe 123 am leichtesten, mit der geringsten Fehleranzahl, ihre Zielbecher auffindet. Die Tiere werden nicht dazu verleitet viele Fehler zu machen, liegen doch alle drei Zielbecher auf einer Geraden. Bei Gruppe 136 liegen zwar auch zwei Becher am Volierenrand, sind entsprechend leicht aufzusuchen und werden auch bevorzugt

als erstes aufgesucht (alle Vögel beginnen entweder mit Becher 1 oder 3). Aber schon hier könnten die Tauben verleitet werden einen Fehler zu machen, indem sie auch noch in dem in der Mitte liegenden Becher Nr. 2 proben, der sozusagen auf dem Weg zwischen den Bechern 1 und 3 liegt. Der dritte Becher dieser Gruppe liegt dann noch am weitesten entfernt von den anderen beiden Bechern und in der Nähe des Zentrums der Voliere. Um den dritten Becher aufzusuchen, müssen die Tauben den Rand der Voliere wieder verlassen und sich zur Mitte der Voliere begeben. Dabei passieren sie wieder mindestens einen Becher, in dem sie falsch proben könnten. Das Proben in benachbarten Bechern oder Bechern, die auf dem Weg von einem Zielbecher zum nächsten liegen, stellt natürlich für die Tauben keinen großen Energieaufwand dar. Es könnte sozusagen im Vorbeigehen der eine oder andere Becher „mitgenommen“ werden. Außerdem gehört es zum artgemäßen Verhalten von Brieftauben, wenn sie sich auf dem Boden befinden, sofort und permanent nach Futter zu suchen (GOODWIN 1967,1983).

Die beiden Gruppen, deren Mehrzahl der Zielbecher in der Mitte der Voliere platziert sind, liegen betreffend der Höhe ihrer mittleren Fehleranzahl zwischen den beiden anderen Gruppen. Die Tauben dieser Gruppen haben keine Hilfslinie in der Volierenbegrenzung und sind in ihrer Genauigkeit beim Aufsuchen der Zielbecher ungefähr gleich gut.

Bei Gruppe 123 ist die Volierenbegrenzung als Hilfsmarke um die drei Zielbecher aufzufinden hilfreich; die Tauben zeigen die höchste Probengenauigkeit, während die Volierenbegrenzung als Hilfslinie für die Gruppe 136 als nicht so vorteilhaft erscheint. Sie hilft wohl die ersten beiden Becher am Rand der Voliere aufzufinden, erschwert jedoch das Auffinden des dritten Zielbeckers. Dafür spricht auch, dass die Gruppe beim Auffinden vor allem des ersten und des zweiten Zielbeckers nicht mehr Fehler als die anderen drei Gruppen macht, jedoch beim Auffinden des dritten Bechers, einen deutlichen Fehleranstieg zeigt.

4.5. Wird die Sonne als Orientierungsfaktor genutzt?

Im Folgenden wird der Frage nachgegangen, welche Orientierungsfaktoren von den Tauben beim Auffinden der Zielbecher in der Voliere genutzt werden.

Dabei wird zunächst überprüft, ob und in welcher Form die Sonne als Orientierungsfaktor einen Einfluss auf das räumliche Gedächtnis bzw. die Orientierungsfähigkeit der Tiere in der Voliere hat.

Eine große Anzahl von so genannten Verfrachtungsexperimenten belegen die Bedeutung des Sonnenkompasses zur Richtungsfindung beim Heimkehrprozess (SCHMIDT-KOENIG 1958, 1961, 1990, 1991, MATTHEWS 1984, R.WILTSCHKO 1980, 1981, R.WILTSCHKO & W.WILTSCHKO 1990, R.WILTSCHKO et al. 1994).

Die dominierende Rolle des Sonnenkompasses, nicht nur bei der Fernorientierung von Brieftauben sondern auch bei der Orientierung in der näheren Umgebung des Heimatschlages, belegen Versuche, in denen Tauben mit verstellter innerer Uhr nur wenige Kilometer vom Heimatschlag entfernt oder in sehr gut bekanntem Gebiet aufgelassen wurden (GRAUE 1963, FÜLLER et al. 1983, LUSCHI & DALL`ANTONIA 1993). Obwohl die Tauben in bekanntem Gebiet, teilweise sogar mit Sicht auf den Heimatschlag, aufgelassen wurden, reagierten sie, wie von der Fernorientierung bekannt, mit der charakteristischen Abweichung von der Heimrichtung, die ein Benutzen des Sonnenkompasses zur Richtungsfindung anzeigt. Schon früh konnte auch in einer Dressursituation, unter Ausschluss von Landmarken, ein Benutzen des Sonnenkompasses von Brieftauben nachgewiesen werden (SCHMIDT-KOENIG 1958, 1961).

Zum Nachweis des Sonnenkompasses wird die innere Uhr von Brieftauben verstellt. Die Tiere erleben dabei einen verschobenen Hell-Dunkel-Wechsel. So beginnt für die Tauben die Hellzeit sechs Stunden vor („fast-shift“) dem natürlichen Tag. Dies führt bei anschließenden Orientierungsprozessen zu einer Fehleinschätzung des Sonnenstandes. Während Auflassungsversuchen weichen die so behandelten Tauben in ihrer Abflugrichtung in vorhersagbarer Weise von ihrer Heimrichtung ab (SCHMIDT-KOENIG 1958, 1961).

Mit dieser Methode konnte in neueren Experimenten das Nutzen des Sonnenkompasses zur Richtungsfindung von Brieftauben in einer Voliere belegt werden (WEBER 1993, CHAPPELL & GUILFORD 1995). Auch bei diesen Versuchen wichen die Tauben in der vorhergesagten Weise von ihrer ursprünglichen Richtung beim Aufsuchen von Futterverstecken ab.

In einer baugleichen Voliere, wie der hier verwendeten, konnte das Nutzen des Sonnenkompasses auch für andere Arten nachgewiesen werden. So setzen beispielsweise amerikanische Buschhäher (*Aphelocoma coerulescens*) den Sonnenkompass ein, um ihre selbstangelegten Verstecke aufzufinden (W.WILTSCHKO & BALDA 1989, BALDA & W.WILTSCHKO 1991). In einer weiter führenden Untersuchung (W.WILTSCHKO et al. 1999) konnte für Nacktschnabelhäher (*Gymnorhinus cyanocephalus*) und Kiefernhäher (*Nucifraga columbiana*) ebenfalls der Nachweis der Nutzung des Sonnenkompasses in einer baugleichen Voliere nachgewiesen werden. Außerdem konnte auch bei einheimischen Eichelhähern (*Garrulus glandarius*) in der hier verwendeten Versuchsarena das Auffinden von erlernten Verstecken mit Hilfe des Sonnenkompasses nachgewiesen werden (HAGMANN et al. 1994). Bei den genannten Arten führte die Verstellung der inneren Uhr jeweils zu einer Änderung der mittleren Probenrichtung in die erwartete Richtung.

Auch in der hier vorliegenden Arbeit soll der Frage nachgegangen werden, ob und in welchem Maße der Sonnenkompass von Brieftauben genutzt wird, um in der achteckigen Voliere bestimmte Zielorte aufzufinden. Von besonderem Interesse ist hierbei unter anderem der mögliche Einfluss der hier verwendeten unterschiedlichen Anordnung von Zielbechern der vier Gruppen.

Nutzen Brieftauben auch in der Voliere den Sonnenkompass zur Richtungsfindung, so führt dies unter der Versuchsbedingung Clockshift zu einer Fehleinschätzung der Richtungen im Raum. Die Tauben ändern bei den Versuchen mit verstellter innerer Uhr ihre Probenrichtung in vorhersehbarer Weise. Wird die innere Uhr der Tauben um sechs Stunden vorverstellt, wie dies bei der hier diskutierten Untersuchung der Fall war, so sollten die Brieftauben beim Aufsuchen ihrer Zielbecher unter der Bedingung Clockshift nach links von ihrem ursprünglichen Zielbecher abweichen.

Für Gruppe 123 ergibt sich bei allen drei Vergleichen, in denen die mittlere Probenrichtung der Clockshiftversuche mit anderen Probenrichtungen verglichen werden, eine Abweichung der Clockshiftrichtung vom jeweiligen Vergleichswinkel nach links und damit in die erwartete Richtung. Diese Abweichungen nach links liegen bei Gruppe 123 zwischen 8° und 12° . Beim Vergleich anderer Versuchsbedingungen, während derer die innere Uhr der Tiere nicht verstellt war, finden sich lediglich Differenzen zwischen 3° nach rechts und 4° nach links. Das heißt, die Tiere der Gruppe 123 proben während der Versuche unter Clockshiftbedingung weiter links in der Voliere als während der übrigen Bedingungen. Die Tiere nutzen offensichtlich den Sonnenkompass um die Richtungen in der Voliere aufzufinden. Sämtliche Richtungsunterschiede sind allerdings nicht signifikant. Signifikant unterscheiden sich jedoch die Probenverteilungen zwischen Training bei Sonne sichtbar und Clockshift sowie zwischen Kontrolle und Clockshift. Sieben der elf Vögel ändern also offensichtlich ihr Probenverhalten und machen während der Bedingung Clockshift vermehrt Fehler. Obwohl bei dieser Gruppe keine signifikanten Richtungsunterschiede beobachtbar sind, zeigen einige Tiere eine deutliche Abweichung nach links während der Clockshiftversuche. Interessant ist auch in diesem Zusammenhang die Betrachtung der mittleren Probenrichtung der Versuchsbedingung Kontrolle nach Clockshift. Bei dieser Versuchsbedingung proben neun von elf Tauben rechts von der jeweiligen Vergleichsrichtung. Da während dieser Versuchsbedingung die innere Uhr der Tiere wieder der natürlichen Fotoperiode angepasst ist, scheint es zunächst erstaunlich, eine Abweichung nach dem Clockshift in die entgegengesetzte Richtung zu erhalten. Dieses hier beobachtete Abweichen in Gegenrichtung könnte als eine Art Überkompensation gewertet werden. Die Tiere hatten in dem vorhergehenden Versuch unter Clockshiftbedingung die Erfahrung gemacht, dass sie mit ihrem Probenverhalten zu weit links lagen. Im erwarteten Clockshiftsektor befanden sich zwar auch Körner als Futterbelohnung, allerdings wurden diese meist nicht gefunden, denn die Tauben machten hier auch vermehrt Fehler.

Gruppe 356 zeigt ähnliche Ergebnisse wie die vorhergehende. Auch hier sind Abweichungen der mittleren Probenrichtung während des Clockshifts nach links vom jeweiligen Vergleichswinkel zu beobachten.

Die Abweichungen liegen zwischen -7° und -9° . Zwei dieser Richtungsabweichungen, diejenigen zwischen Training bei Sonne sichtbar und Clockshift, und zwischen Kontrolle nach Clockshift und Clockshift sind allerdings bei dieser Gruppe signifikant. Bei den Vergleichen der übrigen Versuchsbedingungen sind ausschließlich Abweichungen nach rechts oder, wie zwischen Training bei Sonne sichtbar und Kontrolle, keine Abweichung beobachtbar. Außerdem ist hier das Verhalten der Tauben relativ einheitlich, so zeigen sechs von sieben Individuen eine Abweichung nach links während der Versuche mit verstellter innerer Uhr, verglichen mit dem Probenwinkel von Training bei Sonne sichtbar. Auch beim Vergleich von Clockshift mit Kontrolle ist das einheitliche Verhalten der Vögel zu beobachten. Auch hier zeigen sechs von sieben Vögeln die Abweichung nach links während des Clockshifts. Je eine der sieben Tauben zeigte keinerlei Richtungsunterschiede zwischen beiden Bedingungen. Auch das Verhalten der Tiere während der Kontrollversuche nach Clockshift ähnelt dem der Gruppe 123.

Gruppe 136 zeigt, wie auch schon die vorangegangenen Gruppen, eine Abweichung während des Clockshifts nach links und damit in die erwartete Richtung. Eine Linksabweichung besteht zu allen drei Vergleichswinkeln. Die Richtungsunterschiede sind bis auf den Unterschied zwischen der Versuchsbedingung Clockshift und Kontrolle nach Clockshift ($p \leq 0,05$) nicht signifikant. Die Betrachtung der Einzelvögel dieser Gruppe zeigt ein relativ einheitliches Verhalten der Tiere beim Vergleich von Training Sonne sichtbar mit Clockshift, sechs von sieben Tauben proben während des Clockshifts weiter links als während des Trainings. Beim Vergleich Clockshift gegen Kontrolle nach Clockshift ergibt sich ebenfalls ein einheitliches Verhalten der Tiere: sechs Tauben proben während des Clockshifts weiter links, nur ein Tier zeigt keinerlei Abweichung zwischen den beiden Winkeln. Verteilungsunterschiede der Proben finden sich bei den Vergleichen von Training bei Sonne sichtbar mit Clockshift sowie bei Kontrolle nach Clockshift mit Clockshift. Allerdings finden sich hier auch signifikante Verteilungsunterschiede beim Vergleich von Training bei Sonne sichtbar mit Kontrolle sowie Kontrolle und Kontrolle nach Clockshift. Bei Betrachtung der Differenzen der mittleren Probenrichtungen von Gruppe 256 sind weder deutliche Richtungsänderungen, noch sind signifikante Verteilungsunterschiede zwischen

einzelnen Versuchsbedingungen zu beobachten. Dieses Ergebnis belegt jedoch nicht, dass die Tiere zwischen den Versuchsbedingungen etwa keine Abweichungen zeigen, vielmehr ist dieses Ergebnis auf die starke Unterschiedlichkeit des Verhaltens der einzelnen Individuen zurückzuführen. Beispielsweise beim Vergleich von Training bei Sonne sichtbar und Training bei Sonne nicht sichtbar werden von den Einzeltieren größere Abweichungen der Winkel voneinander registriert. Auch bei den Vergleichen der mittleren Probenrichtung von Kontrolle, Training mit Sonne sichtbar und nicht sichtbar, jeweils mit der Clockshiftbedingung, zeigen die Tiere dieses uneinheitliche Verhalten. Es gibt Individuen, die während des Clockshifts wie erwartet links vom Vergleichswinkel proben. Genauso gibt es Tauben, die auch während des Clockshifts rechts vom Vergleichswinkel proben. Die mittleren Probenrichtungen der Gruppe liegen, entsprechend des unterschiedlichen Verhaltens der Einzeltiere, alle nahe bei 360°. Nur die Richtung während der Bedingung Kontrolle nach Clockshift liegt mit 6° relativ weit rechts und deutet damit, wie schon bei anderen Gruppen beobachtet, auf eine leichte Überkompensation hin.

Es lässt sich also festhalten, dass sich bei allen vier Taubengruppen eine in die erwartete Richtung weisende Abweichung zeigt, die ein Nutzen des Sonnenkompasses erkennen lässt. Diese einheitliche Abweichung wäre nicht zu beobachten, wenn die Tauben den Sonnenkompass in der Voliere nicht nutzen würden. Selbst bei Gruppe 256, deren mittlere Gruppenrichtung während der Versuchsbedingung Clockshift kaum Linksabweichung zeigt, proben einzelne Individuen während des Clockshifts deutlich links von ihrem Zielsektor.

Die für die Gruppen gefundenen Abweichungen, während des Clockshifts in die erwartete Richtung, gingen auch in der vorhergesagten Weise zurück, nachdem die innere Uhr der Tauben sich wieder normalisiert hatte. Diese Beobachtung ist ein zusätzliches Argument, dass der Sonnenkompass von den Tauben zur Richtungsfindung in der Voliere eingesetzt wird. Die Richtungen, die bei der Versuchsbedingung Kontrolle nach Clockshift gezeigt werden, liegen wieder deutlich rechts von der Clockshift-Richtung.

In früheren Arbeiten in der achteckigen Voliere konnten für Tauben, bezüglich der Größe der Abweichungen der mittleren Probenrichtung während des Clockshifts von der Kontrollrichtung, ähnliche Ergebnisse gefunden werden.

WEBER (1993) testete nur eine Taubengruppe mit den Bechern 1, 3 und 6 als Zielbecher im Zielsektor. Die Ergebnisse die LEDDA (1994) in derselben achteckigen Voliere mit Brieftauben fand, sind allerdings zu den hier dargestellten Ergebnissen nur bedingt vergleichbar. In der Arbeit von LEDDA (1994) wurden gleichzeitig mit der Verstellung der inneren Uhr künstliche Landmarken innerhalb der Voliere um 90° nach links verschoben. Dort wurden zwei unterschiedliche Anordnungen von Zielbechern getestet.

Zur Übersicht, der in früheren Arbeiten gefundenen Ergebnisse mit ähnlicher Aufgabenstellung, sind die mittleren Probenrichtungen der entsprechenden Gruppen in Tabellenform dargestellt.

Anordnung der Zielbecher	HAGMANN 1993 Eichelhäher	WEBER 1993 Brieftauben	LEDDA 1994 Brieftauben Kombinierter Clockshift- Landmarkenshift	vorliegende Arbeit	
	Sicht auf äußere Landmarken möglich	Sicht auf äußere Landmarken möglich	Sicht auf äußere Landmarken möglich	Sicht auf äußere Landmarken möglich	Voliere von äußeren Landmarken abgeschirmt
123	/	/	/	-12°	-6°
356	/	/	/	-7°	-11°
136	-7°	-9°	-3°	-3°	/
136 (*)	/	/	-6°	/	/
256	/	/	-16°	-1°	/

Tabelle 53:

Vergleich der Ergebnisse früherer Arbeiten in derselben Voliere und der hier vorliegenden Arbeit

Die negativen Zahlen bedeuten eine entsprechende Abweichung nach links der Clockshiftrichtung bzw. der kombinierten Clockshift-Landmarkenverschiebung (Clockshift-Landmarkenshift) von der Kontrollrichtung; / = es liegen keine Werte vor.

In der hier vorliegenden Arbeit zeigen Gruppe 123 und Gruppe 356 die größten Abweichungen während des Clockshifts im Vergleich zu den hier getesteten anderen Gruppen. Beide Gruppen haben eine lineare Anordnung ihrer Zielbecher, wogegen Gruppe 136 und 256 mit einer eher flächigen Anordnung der Zielbecher eine kleinere Abweichung in die erwartete Richtung zeigen.

Es stellt sich die Frage, ob die unterschiedliche Anordnung der Zielbecher auch einen unterschiedlichen Stellenwert der Sonne als Orientierungsreferenz in der Voliere bedingt. Denkbar wäre, dass Gruppen mit einer linearen Anordnung der Zielbecher ein anderes Erinnerungsschema anwenden, als die Gruppen, deren Anordnung der Zielbecher eher flächig ist. Dieses Schema könnte so aussehen, dass sich die Gruppen mit linearer Anordnung eher eine Richtung merken, in der die Reihe ihrer Zielbecher liegt und die Gruppen mit flächiger Anordnung im Gegensatz dazu sich eher eine Art erinnertes „Gesamtbild der Lage“ ihrer Zielbecher einprägen.

Die Tauben, deren Zielbecher in einer Linie angeordnet sind, könnten diese mit einer Kompassrichtung im Raum verknüpft haben. Dabei könnten auch Landmarken eine Rolle spielen, denen aber in diesem Fall eine Kompassrichtung zugeordnet wird. Diese Tauben verhalten sich demnach ähnlich, wie die Tauben, die aus näherer Umgebung ihres Heimatschlages aufgelassen werden und dann die charakteristischen Abweichungen ihrer Abflugrichtung auch in bekanntem Gebiet, also einer Umgebung, in dem die Landmarken vertraut sind, zeigen (GRAUE 1963, FÜLLER et al. 1983, R. WILTSCHKO et al. 1994). Die Tauben der Gruppen 123 und 356 haben demnach die Richtung ihrer Zielbecher mit Kompassrichtungen im Raum verknüpft. Während ihre innere Uhr um sechs Stunden vorverstellt ist, schätzen sie die Richtungen im Raum falsch ein und zeigen dementsprechend die charakteristischen Abweichungen nach links während der Clockshiftbedingung. Auch die Abweichung in die Gegenrichtung, nach dem die innere Uhr wieder der natürlichen Fotoperiode angepasst ist, belegt das Nutzen des Sonnenkompasses zur Richtungsfindung.

Beim Erinnern an ein „Gesamtbild der Lage“ der Zielbecher könnten beispielsweise die Landmarken der Umgebung als Richtungsreferenz herangezogen werden. Eventuell erklären sich damit die bei diesen beiden Gruppen der hier vorliegenden Arbeit entsprechend nicht so großen Abweichungen während des Clockshifts. Dieser These widersprechen allerdings die von HAGMANN (1993) und WEBER (1993) gefundenen Ergebnisse mit Eichelhähern (*Garrulus glandarius*) und Tauben (*Columba livia*). Dort wurden ebenfalls in einer eher flächigen Anordnung vergleichbar große Abweichungen gefunden, wie hier bei den Tauben mit linearer Anordnung. Die Ergebnisse von LEDDA (1994) sind allerdings diesbezüglich nicht vergleichbar, weil hier eine Kombination von Landmarkenverschiebung und Clockshift stattgefunden hatte (siehe Tabelle 53).

Wird zu dieser Betrachtung die Fehleranzahlen der verschiedenen Versuchsbedingungen bei der hier vorliegenden Arbeit herangezogen, so lässt sich außer bei Gruppe 256, eine erhöhte Fehleranzahl bis zum ersten Zielbecher während des Clockshifts feststellen. Zudem steigen bei Gruppe 356 und 136 die Gesamtfehler als auch die Sektorfehler im Vergleich zur Kontrolle an. Im Gegensatz zu der Normalisierung der Richtungsbevorzugung fällt die Fehlerzahl in den Kontrollversuchen nach dem Clockshift bei keiner Gruppe wieder ab.

Zwar finden sich in fast allen Gruppen während des Clockshifts vermehrt Fehler in den falschen Sektoren, jedoch kann der Unterschied zwischen flächiger und linearer Anordnung der Zielbecher, wie es Effekte bei den Richtungsbevorzugungen erkennen lassen, hier nicht bestätigt werden.

Es stellt sich die Frage, warum die Brieftauben in der hier vorliegenden Arbeit geringere Abweichungen ihrer mittleren Probenrichtungen zeigen, als beispielsweise verschiedene Hähnerarten in der baugleichen Voliere (W.WILTSCHEK et al. 1999). Dort änderten Nacktschnabelhähner (*Gymnorhinus cyanocephalus*) ihre Suchaktivität in Versuchen mit verstellter innerer Uhr, indem sie jeweils im am Originalsektor angrenzenden 90°-Sektor nach ihren, zuvor selbst angelegten, Verstecken suchten. Ein möglicher Grund könnte der Artunterschied zwischen Tauben und Hähnern darstellen oder die Tatsache, dass es sich um eine Vorratslager anlegende und um eine Vogelart handelt, die keine Vorratslager anlegt.

Dem widerspricht das Verhalten von den, in einer früheren Untersuchung in der gleichen Voliere getesteten, Eichelhähern (HAGMANN 1993) und Brieftauben (WEBER 1993). Um die Ergebnisse dieser beiden Arbeiten vergleichen zu können, sollten sowohl die Brieftauben als auch die Eichelhähner vom Experimentator verstecktes Futter aufsuchen. Mit ihrer um sechs Stunden vorverstellten inneren Uhr zeigten die Eichelhähner dabei Abweichungen ihrer Probenrichtungen in der gleichen Größenordnung wie die parallel dazu getesteten Brieftauben. Diese Abweichungen waren außerdem ähnlich groß, wie die hier gefundenen (siehe Tabelle 53). Da beide Vogelarten in den erwähnten Arbeiten mit der gleichen Methode darauf trainiert wurden, vom Experimentator verstecktes Futter zu finden und dies zu ähnlichen Ergebnissen wie bei den Clockshiftversuchen führt, ist anzunehmen, dass die Unterschiede zu den Arbeiten mit den selbst versteckenden amerikanischen

Häherarten eher in der Methode der vom Experimentator angelegten Verstecke zu suchen ist, als im Artunterschied. Meiner Meinung nach ist anzunehmen, dass es für Vögel ein Unterschied bedeutet, ob sie sich an selbstangelegte Verstecke erinnern oder ob sie gezwungen sind, sich Orte von künstlich angelegten Verstecken zu merken. Der Sonnenkompass könnte bei selbst angelegten Verstecken eine wichtigere Rolle spielen, da viele Futter versteckende Vogelarten schon beim Anlegen der Vorratslager einige Zeit am Versteckort verweilen, wenn auch das Versteckanlegen an sich, beispielsweise beim Kiefernhäher, meist innerhalb von 30 Sekunden vonstatten geht (BALDA & KAMIL 1998). Trotzdem ist der Vogel beim Vorgang des Anlegens eines Futterversteckes sich seiner Tätigkeit eventuell „bewusster“ und könnte sich aus diesem Grund unter Umständen auch „bewusster“ den Ort des Versteckes in Bezug zu einer Kompassrichtung einprägen. Weiter stellt das Anlegen von Verstecken und das spätere Wiederauffinden dieser Orte, selbst in einer Testsituation, für die Vögel einen bekannten Ablauf dar, zu dem dann auch entsprechende Orientierungsparameter, wie beispielsweise die Sonne, genutzt werden. Für die Brieftauben in der hier vorliegenden Arbeit, wie für Eichelhäher und Brieftauben in den erwähnten früheren Arbeiten, ist das Wiederfinden von vom Experimentator angelegten Verstecken eine neu erlernte Aufgabe. Die Tiere müssen dabei mehrmals die gleichen Orte in der Voliere aufsuchen, bis sie sich die Lage der Zielbecher eingepägt haben. Eventuell führt dieses mehrmalige Aufsuchen des Versteckortes zu einem anderen Erinnerungsprozess und dadurch zu anderen Orientierungshilfen, die dann beim späteren Wiederfinden genutzt werden.

Ein weiterer Schwerpunkt der Betrachtung liegt auf der Frage, ob die Tauben auch völlig ohne Sonne als Orientierungsparameter in der Lage sind, die drei Zielbecher in der Arena aufzufinden.

Von Taubenrennen ist bekannt, dass Tauben bei Wetterbedingungen, wie starke Bewölkung, Niederschläge und Nebel, nicht so schnell wie sonst üblich heimkehren und auch ein größerer Anteil der Tiere verloren geht. Auch von Versuchstauben berichten einige Autoren von einer langsameren Heimkehr bei dichter Bewölkung (MATTHEWS 1951, WALLRAFF 1960). Andererseits trainierte KEETON (1969) seine Tauben auch bei bedecktem Himmel und fand dann nur einen geringen Einfluss der Bewölkung auf die Heimkehrtrate.

Auch im Frankfurter Taubenschlag, aus dem die hier verwendeten Tiere stammen, konnte eine solche Beeinflussung durch schlechte Wetterbedingungen nicht gefunden werden (R.WILTSCSKO 1992). Die Frankfurter Tauben sind ebenfalls gewohnt, auch bei bedecktem Himmel und somit bei nicht sichtbarer Sonne nach Hause zu fliegen. Um zu klären, ob eine Beeinflussung durch den bedeckten Himmel auf die Orientierung der Tauben in der Voliere vorhanden ist, werden die Versuche, während derer die Sonne nicht sichtbar war, gesondert betrachtet. Es zeigt sich, dass die Tauben auch bei bedecktem Himmel sehr wohl in der Lage sind, die drei Zielbecher aufzufinden, ohne dabei vermehrt Fehler zu machen.

Dies legt den Schluss nahe, dass beim Auffinden von Futterverstecken in der Voliere Landmarken als Orientierungshilfen genutzt werden. Welche Wertigkeit den Landmarken dabei zugemessen wird, soll im folgenden Abschnitt diskutiert werden.

4.6. Werden Landmarken als Orientierungsfaktoren genutzt?

In verschiedenen wissenschaftlichen Arbeiten konnte gezeigt werden, dass Brieftauben (*Columba livia*) in der Lage sind, sich nach visuellen Marken zu orientieren. In einem dieser Tests sollten Tauben in einer rechteckigen Versuchsarena eine bestimmte, mit einer Futterbelohnung bestückte Ecke aufsuchen. Während des Trainings waren alle Ecken der Arena durch unterschiedliche optische Marken gekennzeichnet. In den kritischen Tests standen den Tauben keine optischen Marken zur Verfügung. Die Tiere suchten einerseits weiterhin in der ursprünglichen Ecke nach ihrem Futter, andererseits suchten die Tiere gleich oft in der geometrisch entsprechenden Ecke der rechteckigen Arena. Die Tauben hatten sich den richtigen Ort anscheinend anhand von geometrischen und nicht geometrischen Gegebenheiten gemerkt (KELLY et al. 1998). Bei Haushühnern (*Gallus gallus domesticus*) konnte in ähnlichen Versuchen ebenso gefunden werden, dass die Tiere geometrische und nicht geometrische Marken nutzen um Lokalitäten zu finden (VALLORTIGARA et al. 1990).

Weitere Versuche unter Laborbedingungen mit Brieftauben konnten eine Verschiebung der Suchaktivität zeigen, wenn futternahe Landmarken verschoben werden (CHENG 1988, 1990). In weiteren Experimenten, die im geschlossenen Raum von CHAPPELL und GUILFORD (1997) durchgeführt wurden, konnte

gezeigt werden, dass bestimmte Landmarken zur Richtungsfindung in einer solchen Arena genutzt werden. Die in diesen Experimenten verwendete Arena war ebenfalls wie die hier verwendete achteckig, jedoch mit einem geringeren Durchmesser (2,6 Meter). In einem ersten Experiment sollten die Tauben in der achteckigen Arena eine vom Experimentator angelegte Futterstelle, an einer Seite der Arena, auffinden. Der Raum, in dem die Arena stand, bot keinerlei Orientierungsmöglichkeiten und auch innerhalb der Arena, beziehungsweise die Arena selbst, bot durch die symmetrische Bauweise keinerlei Möglichkeit, sich an bestimmten visuellen Marken zu orientieren. Vier Wände der Arena allerdings wurden mit Postern mit geometrischen Abbildungen bestückt. Die Tauben lernten, die Futterstelle innerhalb der Voliere zu finden, allerdings nur innerhalb eines Versuch-Sets von fünf bis zehn Versuchen, die nacheinander durchgeführt wurden. Ließ man die Tiere am nächsten Tag erneut ihren zuvor erlernten Futterort aufsuchen, so waren sie nicht in der Lage, den Zielort zu finden. Die zweidimensionalen visuellen Marken ermöglichten den Tauben nicht, nach einigen Stunden Pause, den zuvor erlernten Zielort aufzusuchen. In einem weiteren Experiment wurde den Tauben zusätzlich eine weitere dreidimensionale Landmarke in Form eines Zylinders zur Verfügung gestellt. Der Zylinder befand sich innerhalb der Voliere immer in der gleichen Relation zum Ziel und zu den zweidimensionalen Marken der Wände. In den kritischen Tests wurden nun die zweidimensionalen Marken zusammen mit der dreidimensionalen Landmarke innerhalb der Voliere um 90° verschoben. Die Tauben waren zunächst in der Lage, sich ihren Zielort zu merken, wenn sie eine Kombination von zwei- und dreidimensionalen Landmarken innerhalb der Voliere zur Verfügung hatten. In dem kritischen Test wurde das gesamte visuelle Marken-Arrangement um 90° gegen den Uhrzeigersinn verschoben. Die Tauben zeigten bei den nun folgenden Tests eine um 94° gegen den Uhrzeigersinn verschobene Suchrichtung. Offensichtlich nutzten sie die visuellen Marken innerhalb der Voliere um ihren Zielort aufzufinden. Die Autoren schließen daraus, dass Tauben nicht in der Lage sind, mit Hilfe zweidimensionaler Marken Zielorte aufzusuchen, dass die Tauben die Verstecke aber finden können, wenn ein Arrangement von zwei- und dreidimensionalen Marken gleichzeitig verschoben wird. Außerdem sind die Tauben nicht in der Lage, irgendwelche anderen nicht-visuellen Marken, die sie eventuell wahrnehmen, zur Orientierung im geschlossenen Raum zu nutzen.

Die Gruppe, deren innere Uhr verstellt wurde, zeigte bei den Tests mit verstellter innerer Uhr keine erhöhte, sondern sogar eine geringere Streuung als die Vergleichsgruppe. Die Autoren sehen in diesem Ergebnis den Beleg dafür, dass die erhöhte Streuung, die häufig in Clockshiftexperimenten beobachtet wird (SCHMIDT-KOENIG 1990, R. WILTSCSKO et al. 1994, CHAPPEL & GUILFORD 1995), kein unspezifischer Effekt ist, der allein durch die Verstellung der inneren Uhr hervorgerufen wird, sondern wahrscheinlich auf den Konflikt zurück geführt werden kann, der zwischen dem verstellten Sonnenkompass und visuellen Orientierungspunkten oder einem anderen nicht verstellten Kompasssystem besteht.

Bei den hier vorliegenden Experimenten befinden sich innerhalb der symmetrisch gebauten Voliere keine visuellen Orientierungsmarken. Dagegen ist die Umgebung der Voliere nach allen Seiten hin stark strukturiert. Auf der einen Seite befindet sich das Institutsgebäude und auf der anderen ein Tierhaltungsgebäude sowie der Garten des Instituts mit mehreren Bäumen und Büschen sowie dem Taubenschlag.

Von Tannenhähern ist bekannt, dass sie ihre Verstecke oft mitten auf offenem Feld mit wenigen lokalen Markierungspunkten anlegen (TOMBACK 1977, VANDER WALL & BALDA 1981). Diese Strategie dient dem Schutz vor der Leerung der Verstecke durch Nagetiere (VANDER WALL & BALDA 1981, MATTES 1978). Verschiedene Häherarten ignorieren zum großen Teil Bodenstrukturen oder Objekte nahe ihrer Verstecke und sind in der Lage, die Verstecke auch nach einer Veränderung der Oberfläche zu finden, wie sie beispielsweise nach Schneefall vorkommt (MATTES 1978). Andererseits liegen Ergebnisse vor, nach denen sich bei Experimenten, bei denen Vögel selbst angelegte Verstecke wiederfinden sollten, eine Beeinflussung der Vögel durch nahe Landmarken herstellen ließ. So verschob beispielsweise VANDER WALL (1982) Landmarken in einem Teil seiner Versuchsarena um 20 cm in einer Richtung, die Samen blieben dabei an unveränderter Stelle. Das Suchverhalten der anschließend getesteten Kiefernhäher verschob sich dabei in die gleiche Richtung. BALDA und TUREK (1984) fanden, dass sich die Wiederfindegenauigkeit dramatisch verschlechterte, wenn Kiefernähern, die beim Verstecken vorhandenen Landmarken, beim anschließenden Wiederfinden nicht mehr zur Verfügung standen. In weiteren Untersuchungen konnte beobachtet werden, dass Häher beim Verstecken und beim Wiederfinden oft die gleiche Körperorientierung im Raum einnahmen (KAMIL 1999).

Allerdings konnte KAMIL (1999) nachweisen, dass die Tiere sich auch oft aus einer gänzlich anderen Richtung an ihre selbstangelegten Verstecke annäherten und dass der Wiederfindeerfolg nicht davon abhängt, ob sich der Vogel aus der gleichen oder einer anderen Richtung, wie beim Anlegen, an seine Verstecke annähert. Der Autor schließt daraus, dass die Vögel in der Lage sind, eine große Anzahl von verschiedenen visuellen Ansichten ihres Versteckortes abzuspeichern und dementsprechend auch viele Landmarken nutzen können.

Diese, die Voliere umgebenden Landmarken, können entweder an sich als Orientierungspunkte dienen oder in Zusammenhang mit einer Richtungsfindung durch den Sonnenkompass genutzt werden. Um Landmarken als mögliche Orientierungsparameter auszuschalten, wurde die Voliere mit einer lichtdichten Plane verhängt. Die Tauben der Gruppe 123 und die Tauben der Gruppe 356 wurden in der von Landmarken abgeschirmten Voliere unter den sonst identischen Versuchsbedingungen getestet.

In früheren Arbeiten mit im freien gelegenen Volieren konnte gezeigt werden, dass Orientierung möglich ist, auch wenn die Sicht auf externe Landmarken vollkommen ausgeschlossen ist (CHAPPELL & GUILFORD 1995, GAGLIARDO et al. 1996).

Bei beiden Gruppe ist während aller Versuchsbedingungen eine Zunahme der Gesamtfehleranzahl bei verhängter Voliere gegenüber unverhängter Voliere feststellbar. Das heißt die Abschirmung der Voliere von den Landmarken der Umgebung beeinflusst die Tauben in ihrer Orientierungsleistung.

Die Frage stellt sich nun, ob dieses Verhalten auf das Fehlen der Landmarken an sich zurückzuführen ist, oder ob es als eine Art allgemeine Verwirrungsreaktion der Tauben, bedingt durch die veränderte Situation, gedeutet werden kann. Dazu ist es hilfreich, sich das Probenverhalten speziell dieser beiden Gruppen im Verlauf der Versuchsserie anzusehen. Beide Gruppen zeigen eine Steigerung der medianen Fehleranzahl, nachdem die Voliere verhängt wurde. Besonders bei Gruppe 123 fällt auf, dass zwar an einzelnen Versuchstagen mit verhängter Voliere die Probengenauigkeit nicht schlechter als an unverhängten Tagen ist, jedoch treten die höchsten Fehlerzahlen bei Versuchen mit verhängter Voliere auf.

Auch bei Gruppe 356 ist eine allgemeine Erhöhung der Gesamtfehleranzahl bei verhängter Voliere auffällig. Das Fehlen der Landmarken bewirkt demnach offensichtlich die Verschlechterung der Orientierungsfähigkeit. Wären die Tiere allein durch die veränderte Situation irritiert, sollten die Tauben nach einer anfänglichen Verschlechterung wieder auf eine deutlich niedrigere Fehleranzahl zurück fallen. Dies ist offensichtlich nicht der Fall, denn die Gesamtfehleranzahl bleibt während der gesamten Phase der verhängten Voliere auf einem insgesamt höheren Niveau und sinkt erst wieder bei den folgenden Versuchen ohne Verhängung, also mit wieder freier Sicht auf die Landmarken ab. Die Verhängung der Voliere scheint demnach einen spezifischen Einfluss auf das Orientierungsvermögen der Tauben zu haben.

Dies wird zudem dadurch verdeutlicht, dass sich bei Gruppe 356 lediglich eine Erhöhung der Fehleranzahl bis zum ersten Becher signifikant nachweisen lässt. Dagegen ist bei Gruppe 123 der Unterschied zwischen Training verhängt bei Sonne sichtbar, gegenüber Training verhängt bei Sonne nicht sichtbar, sowohl für die Gesamtfehleranzahl als auch für die Fehler bis zum ersten Zielbecher signifikant.

Der Anstieg der Fehleranzahlen beider Gruppen bei der Bedingung Clockshift gegenüber Kontrolle ist dabei stärker als bei unverhängter Voliere. Werden die Tauben, nachdem ihre innere Uhr dem natürlichen Hell-Dunkel-Wechsel wieder angepasst war, in der verhängten Voliere getestet, geht die Fehleranzahl bei beiden Gruppen wieder auf das Fehlerniveau der Kontrollbedingung zurück. Im Gegensatz dazu konnte dies bei unverhängter Voliere nicht beobachtet werden. Hierbei zeigen beide Gruppen bei den Kontrollversuchen nach dem Clockshift bei unverhängter Voliere eine Zunahme der Fehleranzahl sowohl gegenüber Clockshift als auch gegenüber den Kontrollversuchen.

R.WILTSCHKO und W.WILTSCHKO (2001) konnten in Verfrachtungsexperimenten nachweisen, dass Tauben mit verstellter innerer Uhr, deren Magnetfeldwahrnehmung zusätzlich gestört wurde, beim Heimkehrprozess eine größere Abweichung in die erwartete Richtung zeigten, wie Tiere, deren Magnetfeldwahrnehmung nicht gestört war.

Die Autoren begründen die verstärkte Abweichung der Heimkehrrichtung unter Clockshiftbedingungen damit, dass die Tauben offensichtlich unter normalen Umständen sich nicht ausschließlich auf den Sonnenkompass als Richtungsreferenz verlassen. Sie verwenden zusätzlich Informationen des Magnetkompasses um zu entscheiden, in welche Richtung sie fliegen müssen. Unter normalen Umständen stimmen die Richtungsinformationen von Sonnenkompass und Magnetkompass überein. Bei den Versuchen mit verstellter innerer Uhr stimmen jedoch die Richtungsinformationen des Sonnenkompasses mit den Richtungsinformationen des Magnetkompasses nicht mehr überein und die Tauben fliegen in eine Richtung, die einen Kompromiss der Informationen beider Kompasssysteme darstellt. Wird nun mit Hilfe kleiner Magnete, die auf die Tauben aufgeklebt werden, deren Magnetkompass außer Funktion gesetzt, müssen sich die Tauben allein auf die Richtungsinformation des Sonnenkompasses verlassen. In dem Fall, in dem ihre innere Uhr verstellt ist, zeigen sie nun eine größere Abweichung in die erwartete Richtung, als bei ungestörtem Magnetkompass.

Hingegen scheinen bei Volierenexperimenten die Orientierung mit Hilfe von Landmarken sowie dem Sonnenkompass die dominierende Rolle zu spielen. Über die mögliche Bedeutung des Magnetfeldes bei der Orientierung innerhalb der Voliere liegen bislang noch keine Erkenntnisse vor. Überträgt man deshalb nun die von R.WILTSCHKO und W.WILTSCHKO (2001) gewonnenen Ergebnisse auf die vorliegende Arbeit, wäre theoretisch zu erwarten, dass durch die Abschirmung der Voliere von äußeren Landmarken, eine stärkere Abhängigkeit der Orientierung mit Hilfe des Sonnenkompasses bei den Tauben beobachtet werden kann. Die Abweichung zwischen der Bedingung Clockshift und Kontrolle bei verhängter Voliere müsste demnach bei beiden Gruppen größer werden, denn die Landmarken der Umgebung der Voliere können so keine widersprüchlichen Richtungsinformationen zum verstellten Sonnenkompass geben.

Bei unverhängter Voliere zeigt Gruppe 123 eine stärkere Abweichung der mittleren Probenrichtung zwischen Kontrollversuchen und der Clockshiftbedingung als Gruppe 356. Die Abweichung der mittleren Probenrichtung bei Gruppe 123 ist zwischen Clockshift und Kontrolle bei verhängter Voliere allerdings kleiner als bei unverhängter Voliere.

Dagegen ist bei Gruppe 356 die Abweichung der mittleren Probenrichtung zwischen der Bedingung Kontrolle und Clockshift bei verhängter Voliere größer als beim Vergleich der beiden Bedingungen bei unverhängter Voliere.

Betrachtet man die Ergebnisse bei verhängter Voliere, so scheint die erhöhte Fehleranzahl der Gruppe 123 und die geringere Richtungsreaktion auf den Clockshift darauf hinzudeuten, dass für diese Gruppe die Landmarken der Umgebung der Voliere einen höheren Stellenwert haben, als der Sonnenkompass.

Unterstützt wird diese Vermutung durch das Verhalten der Tauben der Gruppe 356, bei der eine stärkere Reaktion auf die Verstellung der inneren Uhr beobachtet werden konnte und bei der zudem die Fehleranzahl wesentlich schwächer als bei Gruppe 123 stieg. Eine stärkere Nutzung des Sonnenkompasses könnte hier also anzunehmen sein. Dem widerspricht allerdings die Richtungsreaktion beider Gruppen bei den Clockshiftexperimenten bei unverhängter Voliere. Hier zeigt Gruppe 123 eine stärkere Reaktion auf den Clockshift also Gruppe 356. Dies deutet wiederum eher darauf hin, dass für Gruppe 123 die Landmarken einen geringeren Stellenwert gegenüber dem Sonnenkompass haben.

Wie wichtig die Landmarken in der Umgebung der Voliere für beide Taubengruppen sind, wird deutlich, wenn bei bedecktem Himmel zusätzlich die Voliere von den Landmarken der Umgebung abgeschirmt wird. Bei nicht sichtbarer Sonne und verhängter Voliere steigen die Fehleranzahlen bei beiden Taubengruppen im Vergleich zu Experimenten bei bedecktem Himmel und unverhängten Voliere extrem an. Daraus lässt sich schließen, dass die Sonne bei abgeschirmter Voliere eine stärkere Bedeutung zur Orientierung für die Brieftauben hat, als dies bei freier Sicht auf die Landmarken der Fall ist.

Die gleichzeitige Beeinflussung zweier Systeme, welche den Tieren zur Orientierung zur Verfügung stehen, scheint zu dem beobachteten Effekt auf die Orientierungsleistung der Tauben zu führen.

5. Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wurden Tauben daraufhin trainiert, in einer Außenvoliere verstecktes Futter zu finden. Nachdem die Tauben diese Aufgabe erlernt hatten, fand keine weitere Verbesserung des Wiederfindeverhaltens statt. Die komplexe Aufgabe, drei aus 48 möglichen Bechern auszuwählen, wurde mit einer überraschend hohen Präzision von den Tauben gelöst. Zudem erwies sich das Ortsgedächtnis als zeitlich äußerst stabil.

Die Ergebnisse meiner Arbeit belegen zum ersten mal, dass Brieftauben (*Columba livia*) in der Lage sind, sich über einen Zeitraum von mindestens 5 Jahren einmal erlernte Orte zu merken, ohne dabei vermehrt Fehler zu machen.

Unterschiedliche Fehlerquoten konnten infolge der unterschiedlichen Anordnung der Futterverstecke gefunden werden. Dabei war es für Tauben offensichtlich schwieriger, Futterverstecke in einer flächigen Anordnung aufzusuchen. Die Taubengruppen, deren Zielbecher in einer Reihe angeordnet waren, zeigten eine stärkere Reihenfolgepräferenz beim Aufsuchen der Futterverstecke. Diese Reihenfolgepräferenz führte zu einer geringeren Fehlerquote.

Der Sonnenkompass scheint beim Aufsuchen der Futterverstecke für die Brieftauben eine wichtige Rolle zu spielen. Alle vier untersuchten Taubengruppen reagierten auf eine Verstellung der inneren Uhr mit einer Abweichung ihrer Richtungspräferenzen in die erwartete Richtung. Dabei sind Unterschiede in der Stärke dieser Abweichung zwischen den Gruppen und zwischen einzelnen Individuen feststellbar. Diese Abweichung ging wieder zurück, sobald die innere Uhr der Tiere wieder dem natürlichen Tagesrhythmus angepasst war. Diese Beobachtung kann als weiterer Beleg für das Nutzen des Sonnenkompasses in der Voliere zum Auffinden von Futterorten gewertet werden.

Aber auch die Landmarken in der Umgebung der Versuchsvoliere werden als Orientierungsparameter von den Tauben genutzt. So erhöhte sich die Fehleranzahl deutlich, wenn die Voliere nach außen hin abgeschirmt wurde. Dieser Effekt verstärkt sich, wenn zusätzlich zur Abschirmung bei bedecktem Himmel die Sonne nicht mehr sichtbar ist.

Offensichtlich nutzen die Tauben zur Orientierung im extremen Nahbereich, genau wie in der Fernorientierung, ein multifaktorielles System. Fällt einer der Faktoren

aus, wie beispielsweise die Sonne, kann auf ein anderes System zurückgegriffen werden. Die Tauben waren auch bei der Manipulation zweier Orientierungssysteme, wie dies bei der Abschirmung der Voliere von den äußeren Landmarken bei gleichzeitigem bedecktem Himmel der Fall war, immer noch in der Lage, Futterorte zu finden. Dies spricht für das Vorhandensein weiterer Orientierungsfaktoren. Welcher Art diese Faktoren sind, könnte Gegenstand weiterer Untersuchungen sein.

6. Ausblick

Der Lernprozess der Tauben sollte in weiterführenden Untersuchungen genauer analysiert werden. In der Zeit, in der die Tauben die Technik des Ausgrabens der Maiskörner erlernen, geht das Erlernen der drei Zielorte und die Entwicklung einer bevorzugten Reihenfolgepräferenz gleichzeitig vonstatten.

Beide Prozesse werden durch das langwierige Erlernen der Ausgrabtechnik überdeckt. Sie können somit nicht detailliert, wie beispielsweise durch eine etwaige Verbesserung der Anfangsorientierung in der Versuchsserie, beobachtet werden. Aus diesem Grund wäre es für spätere Versuche empfehlenswert, die Versuchstauben zunächst die Technik des Ausgrabens außerhalb der Voliere erlernen zu lassen. Da bei den Reihenfolgepräferenzen eine hohe individuelle Variabilität auftritt, sollte in weiteren Untersuchungen eine höhere Anzahl von Versuchstieren zur Verfügung stehen.

Brieftauben verfügen über ein zeitlich stabiles Ortsgedächtnis, wie die Ergebnisse meiner Arbeit zum ersten mal belegen. Da sich die Fehleranzahlen innerhalb eines langen Zeitabschnittes nicht verändern, könnte eine höhere Anzahl von Zielbechern helfen noch genauere Einblicke in die Funktionsweise des Ortsgedächtnisses von Brieftauben zu erlangen.

7. Literaturverzeichnis

- BALDA, R.P. & BATEMAN, G.C. (1971): Flocking and annual cycle of the Pinyon Jay *Gymnorhinus cyanocephalus*. *Condor* 73, 287-302.
- BALDA, R.P. & KAMIL, A.C. (1989): A comparative study of cache recovery by three corvid species. *Anim. Behav.* 38, 486-495.
- BALDA, R.P. & KAMIL, A.C. (1992): Long-term spatial memory in Clark's Nutcrackers *Nucifraga columbiana*. *Anim. Behav.* 44, 761-769.
- BALDA, R.P. & KAMIL, A.C. (1998): The ecology and evolution of spatial memory in corvids of the southwestern USA: The perplexing Pinyon Jay. In: *Animal cognition in nature* (BALDA, R.P., PEPPERBERG, I.M. & KAMIL, A.C., eds.). Academic Press, 29-64.
- BALDA, R.P. & TUREK, R.J. (1984): The cache recovery system as an example of memory capabilities in Clark's Nutcrackers. In: *Animal cognition* (ROITBLAT H.L., BEVER, T.G. & TERRACE, H.S., eds.). Hillsdale, 513-532.
- BALDA, R.P. & WILTSCHKO, W. (1991): Caching and recovery in Scrub Jays: transfer of sun-compass direction from shaded to sunny areas. *Condor* 93, 1020-1023.
- BALDA, R.P. & WILTSCHKO, W. (1995): Spatial memory of homing pigeons *Columba livia* tested in an outdoor aviary. *Ethology* 100, 253-258.
- BALDA, R.P., KAMIL, A.C. & GRIM, K. (1986): Revisits to emptied cache sites by Clark's Nutcrackers *Nucifraga columbiana*. *Anim. Behav.* 34, 1289-1298.
- BALDA, R.P., BUNCH, K.G., KAMIL, A.C., SHERRY, D.F. & TOMBACK, D.F. (1987): Cache site memory in birds. In: *Foraging behaviour* (KAMIL, A.C., KREBS, J.R. & PULLIAM, H.R., eds.). New York Plenum, 645-666.
- BATSCHULET, E. (1965): *Statistical methods for the analysis of problems in animal orientation and certain biological rhythms*. The American Institute of Biological Sciences. Washington, D.C.
- BATSCHULET, E. (1981): *Circular statistics in Biology*. Academic Press, London, New York, Toronto, Sydney, San Francisco.
- BEATTY, W.W. & SHAVALIA, D.A. (1980): Spatial memory in rats: Time course of working memory and effect of anesthetics. *Behav. Neural Biol.* 28, 454-462.
- BISCHOF, H.-J. (1989): *Neuroethologie*. UTB, Stuttgart.

- BOND, A.B., COOK, R.G. & LAMB, M.R. (1981): Spatial memory and the performance of rats and pigeons in the radial-arm maze. *Anim. Learn. & Behav.* 9 (4), 575-580.
- BOSSEMA, I. (1979): Jays and oaks: An eco-ethological study of a symbiosis. *Behaviour.* 70, 2-117.
- BRAITHWAITE, V.A. (1993): When does previewing the landscape affect pigeon homing? *Ethology* 95, 141-151.
- BRAITHWAITE, V.A. & GUILFORD, T.C. (1991): Viewing familiar landscapes affects pigeon homing. *Proc. R. Soc. Lond. B* 245, 183-186.
- BRAITHWAITE, V.A. & GUILFORD, T.C. (1994): Recognition of familiar visual landmarks in homing pigeons. *J. Nav.* 46, 371-375.
- BRAITHWAITE, V.A. & GUILFORD, T.C. (1995): A loft with a view: exposure to a natural landscape during development may encourage adult homing pigeons to use visual landmarks during homing. *Anim. Behav.* 49, 251-253.
- BRAITHWAITE, V.A. & NEWMAN, J.A. (1994): Exposure to familiar visual landmarks allows pigeons to home faster. *Anim. Behav.* 48, 1482-1484.
- BROWN, G.S. & GASS, C.L. (1993): Spatial association learning by hummingbirds. *Anim. Behav.* 46, 487-497.
- CHAPPELL, J. & GUILFORD, T. (1995): Homing pigeons primarily use the sun compass rather than fixed directional visual cues in an open-field arena food-searching task. *Proc. R. Soc. Lond. B* 260, 59-63.
- CHENG, K. (1988): Some psychophysics of the pigeon's use of landmarks. *J. Comp. Physiol.* 162, 815-826.
- CHENG, K. (1990): More psychophysics of the pigeons's use of landmark. *J. Comp. Physiol.* 166, 857-863.
- COOK, R.G. (2001): Avian visual cognition [On-line]. Available: www.pigeon.psy.tufts.edu/avc/. In cooperation with Comparative Cognition Press.
- FJELD, P.E. & SONERUD, G.A. (1988): Food caching, cache recovery, and the use of an egg shell dump in Hooded Crows *Corvus corone cornix*. *Ornis Scandinavica* 19, 268-274.
- FRANK, D. (1997): *Verhaltensbiologie*. Thieme, Stuttgart, New York.
- FREYE, H.A. (1993): Die Nagetiere. In: Grzimeks Tierleben, Säugetiere 2 (GRZIMEK, B., ed.). Deutscher Taschenbuch Verlag, München.

- FÜLLER, E., KOWALSKI, U. & WILTSCSKO, R. (1983): Orientation of homing pigeons: compass orientation vs. piloting by familiar landmarks. *J. Comp. Physiol.* 153, 55-58. *Condor* 93, 1020-1023.
- GAGLIARDO, A., MAZZOTTO, M. & BINGMAN, V.P. (1996): Hippocampal lesion effects on learning strategies in homing pigeons. *Proc. R. Soc. Lond. B* 263, 529-534.
- GASS, C.L. & SUTHERLAND, G.D. (1985): Specialization by territorial hummingbirds on experimentally enriched patches of flowers: Energetic profitability and learning. *Can. J. Zool.* 63, 2125-2133.
- GOODWIN, D. (1951): Some aspects of the behaviour of the Jay *Garrulus glandarius*. *Ibis* 93, 414-442, 602-624.
- GOODWIN, D. (1967): Pigeons and doves of the world. London: Trustees of the British Museum (Natural History).
- GOODWIN, D. (1983): Behaviour. In: Physiology and behaviour of the pigeon (Abs, M., ed.). London, Academic Press, 285-308.
- GRAUE, L.C. (1963): The effect of phase shifts in the day-night cycle on pigeon homing at distances of less than one mile. *Ohio J. Sci.* 63, 214-217.
- HAGMANN, K. (1993): Sonnenkompaßorientierung und Ortsgedächtnis bei Eichelhähern *Garrulus glandarius*. Diplomarbeit, J.W. Goethe-Universität, Frankfurt am Main.
- HAGMANN, K., LEDDA, A.P., WEBER, C. & WILTSCSKO, W. (1994): The role of sun compass and near landmarks in memorizing sites in an aviary. *J. Orn.* 135, 91.
- HARDY, J.W. (1961): Studies in behavior and phylogeny of certain new world jays *Garrulinae*. *Univ. Kans. Science bulletin*, Vol.XLII (2), 13-145.
- HOFMANN, H. (1988): GU - Naturführer Säugetiere: die wichtigen Arten Europas kennenlernen und bestimmen. Gräfe und Unzer, München.
- HUBER, L. (2001): Visual categorization in pigeons. In: Avian visual cognition (COOK, R.G., ed.). [On-line] Available: www.pigeon.psy.tufts.edu/avc/huber/. In cooperation with Comparative Cognition Press.
- KAMIL, A.C. (1978): Systematic foraging by a nectar-feeding bird, the Amakihi *Loxops virens*. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 92, 388-396.

- KAMIL, A.C. & BALDA, R.P. (1985): Cache recovery and spatial memory in Clark's Nutcrackers *Nucifraga columbiana*. J. exp. Psychol.: Anim. Behav. Proc. 11, 95-111.
- KAMIL, A.C. & BALDA, R.P. (1990a): Spatial memory in seed-caching corvids. In: The psychology of learning and motivation (Bolles, A., ed.). 26, 1-25.
- KAMIL, A.C. & BALDA, R.P. (1990b): Differential memory for different cache sites by Clark's Nutcrackers. J. exp. Psychol.: Anim. Behav. Proc. 16, 162-168.
- KAMIL, A.C., BALDA, R.P. & Good, S. (1999): Patterns of movement and orientation during caching and recovery by Clark's Nutcrackers *Nucifraga columbiana*. Anim. Behav. 57: 1327-1335.
- KEETON, W.T. (1969): Orientation by pigeons: Is the sun necessary? Science 16, 922-928.
- KEETON, W.T. (1971): Magnets interfere with pigeon homing. Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 68, 102-106.
- KELLY, D.M., SPETCH, M.L. & HETH, C.D. (1998): Pigeon's *Columba livia* encoding of geometric and featural properties of a spatial environment. J. Comp. Psychol. 112, 259-269.
- KRAMER, G. (1950): Weitere Analyse der Faktoren, welche die Zugaktivität des gekäfigten Vogels orientieren. Naturwissenschaften. 37, 377-378.
- KRAMER, G. (1953): Die Sonnenorientierung der Vögel. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Freiburg 1952, 72-84.
- KREBS, J.R., HEALY, S.D. & SHETTLEWORTH, S.J. (1990): Spatial memory of Paridae: Comparison of a storing and a non storing species, the Coal Tit *Parus ater* and the Great Tit *Parus major*. Anim. Behav. 6, 1127-1137.
- LEDDA, A.P. (1994): Einfluß naher Landmarken auf das Ortsgedächtnis von Brieftauben *Columba livia*. Diplomarbeit, J.W. Goethe-Universität, Frankfurt am Main.
- LUSCHI, P. & DALL'ANTONIA, P. (1993): Anosmic pigeons orient from familiar sites relying on the map-and-compass mechanism. Anim. Behav. 46, 1195-1203.
- McFARLAND, D. (1999): Biologie des Verhaltens. Evolution, Physiologie, Psychobiologie. Spektrum, Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin.
- MATTES, H. (1978): Der Tannenhäher im Engadin. Münstersche Geographische Arbeiten 3, 1-87.

- MATTHEWS, G.V.T. (1951): "Nonsense" orientation in Mallards *Anas platyrrhynchos* and its relation to experiments on bird navigation. *Ibis* 103a, 211-230.
- MATTHEWS, G.V.T (1984): "Nonsense" orientation in Mallards; a résumé and investigation of the mechanism of a sun compass. *Wildfowl* 35, 81-92.
- MOORE, F.R. & OSADCHUK, T.E. (1982): Spatial Memory in a passerine migrant. In: Avian navigation (PAPI, F. & WALLRAFF, H.G., eds.). Springer Verlag.
- OLSON, D.J. & MAKI, W.S. (1983): Characteristics of spatial memory in pigeons. *J. exp. Psychol.: Anim. Behav. Proc.* 9, 266-280.
- OLTON, D.S. (1977): Spatial memory. *Scientific American* 236 (6), 82-98.
- OLTON, D.S. (1978): Characteristics of spatial memory. In: Cognitive processes in animal behaviour (FOWLER S.H. & HONIG W.K., eds.). Hulse, Erlbaum, Hillsdale, N. J., 341-373.
- OLTON, D.S. & SAMUELSON, R.J. (1976): Rememberance of places passed: Spatial memory in rats. *J.exp.Psychol.: Anim. Behav. Proc.* 97-116.
- OLTON, D.S., COLLISON, D. & WERZ, M.A. (1977): Spatial memory and radial arm maze performance of rats. *Learning and Motivation* 8, 289-314.
- ROBERTS, W.A. (1988): Foraging and spatial memory in pigeons *Columba livia*. *J. Comp. Psychol.* 102, 108-117.
- ROBERTS, W.A. & VAN VELDHUIZEN, N. (1985): Spatial memory in pigeons on the radial maze. *J. exp. Psychol.: Anim. Behav. Proc.* 11, 241-260.
- SACHS, L. (1982): Statistische Methoden. 5. neubearbeitete Auflage. Springer Verlag, New York, Heidelberg, Berlin, Tokyo.
- SACHS, L. (1984): Angewandte Statistik. 6. Auflage. Springer Verlag, New York, Heidelberg, Berlin, Tokyo.
- SCHMIDT-KOENIG, K. (1958): Experimentelle Einflußnahme auf die 24-Stunden-Periodik bei Brieftauben und deren Auswirkungen unter besonderer Berücksichtigung des Heimfindevermögens. *Z. Tierpsychol.* 15, 301-331.
- SCHMIDT-KOENIG, K. (1961): Die Sonne als Kompaß im Heimorientierungssystem der Brieftauben. *Z. Tierpsychol.* 18, 221-244.
- SCHMIDT-KOENIG, K. (1969): Weitere Versuche, durch Verstellung der inneren Uhr in den Heimkehrprozeß der Brieftauben einzugreifen. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 1968, 200-205.
- SCHMIDT-KOENIG, K. (1990): The sun compass. *Experienta* 46, 336-342.

- SCHMIDT-KOENIG, K. (1991): Über Karten und Kompass bei Brieftauben. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 84, 125-133.
- SHERRY, D.F. (1984): What food-storing birds remember. Canad. Journ. Psychol. 38 (2), 304-321.
- SHERRY, D.F. (1985): Food storage by birds and mammals. Adv. Behav. 15, 153-188.
- SIEGEL, S. (1956): Nonparametric Statistics. Mc Graw Hill, London.
- SPETCH, M.L. & EDWARDS, C.A. (1986): Spatial memory in pigeons *Columba livia* in an open-field feeding environment. J. Comp. Psychol. 100 (3), 266-278.
- SPETCH, M.L. & EDWARDS, C.A. (1988): Pigeon's *Columba livia* use of global and local cues for spatial memory. Anim. Behav. 36, 293-296.
- SPETCH, M.L. & HONIG, W.K. (1988): Characteristics of pigeons spatial working memory in an open-field task. Anim. Learn. & Behav. 16 (2), 123-131.
- TOATES, F.M. (1995): Stress. Wiley, Chichester.
- TOMBACK, D.F. (1977): Foraging strategies of Clark's Nutcrackers. Living Bird 16, 123-161.
- TURCEK, F.J. & KELSO, L. (1968): Ecological aspects of food transportation and storage in the corvidae. Commun. Behav. Biol. A1, 277-297.
- URCUIOLI, P. (2001): Categorization & acquired equivalence. In: Avian visual cognition (COOK, R.G. ed.). [On-line]. Available: www.pigeon.psy.tufts.edu/avc/urcuioli/. In cooperation with Comparative Cognition Press.
- VANDER WALL, S.B. (1982): An experimental analysis of cache recovery in Clark's Nutcrackers. Anim. Behav. 30, 84-94.
- VANDER WALL, S.B. & BALDA, R.P. (1977): Coadaptations of the Clark's Nutcracker and the Pinyon Pine for efficient seed harvest and dispersal. Ecol. Monogr. 47, 89-111.
- VANDER WALL, S.B. & BALDA, R.P. (1981): Ecology and evolution of food-storage behavior in conifer-seed-caching corvids. Z. Tierpsychol. 56, 217-242.
- VANDER WALL, S.B. & HUTCHINS, H.E. (1983): Dependence of Clark's Nutcracker *Nucifraga columbiana* on conifer seeds during the postfledgling period. Canad. Field Naturalist 97, 208-214.

- VALLORTIGARA, G., ZANFORLIN, M. & PASTI, G. (1990): Geometric modules in animals's spatial representations: A test with chicks *Gallus gallus domesticus*. J. Comp. Psychol. 104, 248-254.
- VAUGHAN, W.Jr. & GREENE, S.L. (1983): Acquisition of absolute discriminations in pigeons. In: Qualitative analyses of behavior 4: Discrimination processes (COMMONS, M.L., HERRNSTEIN, R.J. & WAGNER A.R., eds.). MA Ballinger, Cambridge, 231-238.
- VAUGHAN, W.Jr. & GREENE, S.L. (1984): Pigeon visual memory capacity. J. Exp. Psychol.: Anim. Behav. Proc. 10, 256-271.
- WALCOTT, C. & GREEN, R.P. (1974): Orientation of homing pigeons altered by a change in the direction of an applied magnetic field. Science 184, 180-182.
- WALLRAFF, H.G. (1960): Über Zusammenhänge des Heimkehrverhaltens von Brieftauben mit meteorologischen und geophysikalischen Faktoren. Z. Tierpsychol. 17, 82-113.
- WALLRAFF, H.G. (1974): Das Navigationssystem der Vögel. Ein theoretischer Beitrag zur Analyse ungeklärter Orientierungsleistungen. Schriftenreihe Kybernetik, R. Oldenbourg Verlag, München, Wien.
- WATANABE, S., SAKOMOTO, J. & WAKITA, M. (1995): Pigeon's discriminations of paintings by Monet and Picasso. J. Exp. Anal. Behav. 63, 165-174.
- WEBER, C. (1993): Sonnenkompaßorientierung und Ortsgedächtnis bei Brieftauben *Columba livia*. Diplomarbeit, J. W. Goethe-Universität Frankfurt am Main.
- WILKIE, D.M., SPETCH, M.L. & CHEW, L. (1981): The ring dove's short-term memory capacity for spatial information. Anim. Behav. 29, 639-641.
- WILTSCHKO, R. (1980): Die Sonnenorientierung der Vögel, I. Die Rolle der Sonne im Orientierungssystem und die Funktionsweise des Sonnenkompaß. J. Orn. 121 (2), 121-143.
- WILTSCHKO, R. (1981): Die Sonnenorientierung der Vögel, II. Entwicklung des Sonnenkompaß und sein Stellenwert im Orientierungssystem. J. Orn. 122 (1), 1-22.
- WILTSCHKO, R. (1983): The ontogeny of the orientation in young pigeons. Comp. Biochem. Physiol. 76A (4), 701-708.
- WILTSCHKO, R. (1987): Das Orientierungssystem der Vögel. Cour. Forsch. Inst. Senckenberg 97, 5-17.

- WILTSCHKO, R. (1992): Das Verhalten verfrachteter Vögel. Die Vogelwarte 36 (4), 249-310.
- WILTSCHKO, R. (1997): The navigational system of birds. Proc. AISB workshop on spatial reasoning in mobile robots and animals. Manchester, 228.
- WILTSCHKO, R. & WILTSCHKO, W. (1980): The process of learning sun compass orientation in young homing pigeons. Naturwissenschaften 67, 512.
- WILTSCHKO, R. & WILTSCHKO, W. (1990): Zur Entwicklung des Sonnenkompaß bei jungen Brieftauben. J. Orn. 131, 1-20.
- WILTSCHKO, R. & WILTSCHKO, W. (2001): Clock-shift experiments with homing pigeons: a compromise between solar and magnetic information? Behav. Ecol. Sociobiol. 49, 393-400.
- WILTSCHKO, R., WALKER, M. & WILTSCHKO, W. (2000): Sun-compass orientation in homing pigeons: Compensation for different rates of change in azimuth? Journal of Experimental Biology 203, 889-894.
- WILTSCHKO, R., KUMPFMÜLLER, R., MUTH, R. & WILTSCHKO, W. (1994): Pigeon homing: the effect of a clock-shift is often smaller than predicted. Behav. Ecol. Sociobiol. 35, 63-73.
- WILTSCHKO, W. & BALDA, R.P. (1989): Sun compass orientation on seed-caching Scrub Jays *Aphelocoma coerulescens*. J. Comp. Physiol. 164, 717-721.
- WILTSCHKO, W. & WILTSCHKO, R. (1979): Wie stellen wir uns das Orientierungssystem der Vögel vor? Natur und Museum 109, 321-329.
- WILTSCHKO, W. & WILTSCHKO, R. (1982): The role of outward journey information in the orientation of homing pigeons. In: Avian navigation (Papi, F. & Wallraff, H.G., eds.). Springer Verlag, Heidelberg, Berlin, New York, 239-252.
- WILTSCHKO, W. & WILTSCHKO, R. (1987): Cognitive maps and navigation in homing pigeons. In: Cognitive processes and spatial orientation in animal and man (Ellen, P. & Thinus-Blanc, C., eds.). Martinus Nijhoff, Dordrecht, 201-216.
- WILTSCHKO, W., WILTSCHKO, R. & KEETON, W.T. (1976): Effects of a „permanent“ clock-shift on the orientation of young homing pigeons. Behav. Ecol. Sociobiol. 1, 229-243.

- WILTSCHKO, W., BALDA, R.P., JAHNEL, M. & WILTSCHKO, R. (1999): Sun compass orientation in seed-caching corvids: its role in spatial memory. *Animal cognition* 2, 215-221.
- ZACH, R. & FALLS, J.B. (1976a): Ovenbirds *Parulidae* hunting behavior in a patchy environment: an experimental study. *Can. J. Zool.* 54, 1863-1879.
- ZACH, R. & FALLS, J.B. (1976b): Foraging behavior, learning, and exploration by captive ovenbirds *Parulidae*. *Can. J. Zool.* 54, 1880-1893.
- ZACH, R. & FALLS, J.B. (1976c): Do ovenbirds *Parulidae* hunt by expectation? *Can. J. Zool.* 54, 1894-1903.

GRUPPE	TAUBE	VERSUCHS- BEDINGUNG	GESAMT- FEHLER	FEHLER 1. BECHER	FEHLER 2. BECHER	FEHLER 3. BECHER	N
123	45	T sosi	2	1	0	0	27
		T nisi	2,5	2,5	0	0	4
		KO	2	0,5	0,5	0	4
		CS	2	1	0,5	0	4
		CS II	2	1	0	1	1
		CS III	1	1	0	0	1
		KOnCS	2,5	2,5	0	0	2
		TV sosi	3	2	0	0	17
		TV nisi	18	18	0	0	3
		KOV	5,5	5,5	0	0	2
		CSV	1	1	0	0	2
		KOnCSV	1,5	1,5	0	0	2
		123	522	T sosi	2	1	0
T nisi	2,5			1	1	0	6
KO	2			1	0	0,5	4
CS	1			1	0	0,5	4
CS II	2			2	0	0	1
CS III	2			1	0	1	1
KOnCS	0			0	0	0	2
TV sosi	4			4	0	0	15
TV nisi	6			5	1	0	2
KOV	1,5			1,5	0		2
CSV	14			9,5	1	8	2
KOnCSV	4			2,5	0	1,5	2
123	724			T sosi	4	2,5	0
		T nisi	3	2,5	0	1	6
		KO	3,5	2	0	0,5	4
		CS	5	5	0	0,5	5
		CS II	6,5	2,5	0	4	2
		CS III	1	0	1	0	1
		KOnCS	6	1,5	0,5	4	2
		TV sosi	7	4	0	0	17
		TV nisi	13	12	1	0	3
		KOV	5	2	2,5	0,5	2
		CSV	5	4,5	0,5	0	2
		KOnCSV	7,5	4	3	0,5	2

GRUPPE	TAUBE	VERSUCHS- BEDINGUNG	GESAMT- FEHLER	FEHLER 1. BECHER	FEHLER 2. BECHER	FEHLER 3. BECHER	N
123	727	T sosi	2	2	0	0	20
		T nisi	1,5	0,5	0	0	6
		KO	2	1	0	1,5	3
		CS	1,5	0,5	0	0	4
		CS II	2	2	0	0	1
		CS III	0	0	0	0	1
		KOnCS	3,5	1,5	0	2	2
		TV sosi	3	2	0	0	17
		TV nisi	3	1	0	1	3
		KOV	2	2	0	0	2
		CSV	2	2	0	0	2
		KOnCSV	5,5	1	2	2,5	2
		123	737	T sosi	2	1	0
T nisi	1,5			1	0	0	4
KO	0,5			0,5	0	0	4
CS	3			3	0	0	5
CS II	3,5			2,5	1	0	2
CS III	1			0	1	0	1
KOnCS	3,5			2,5	0	1	2
TV sosi	3,5			2,5	0	0	18
TV nisi	6			4	0	0	3
KOV	2,5			2,5	0	0	2
CSV	4,5			3,5	0	2	2
KOnCSV	1,5			1,5	0	0	2
123	738			T sosi	2,5	2	0
		T nisi	1,5	1	0	0	4
		KO	1	0,5	0	0	4
		CS	4	3	0,5	0,5	4
		CS II	1	1	0	0	1
		CS III	3	1	2	0	1
		KOnCS	4	2,5	0,5	1	2
		TV sosi	5	5	0	0	18
		TV nisi	12	12	0	0	2
		KOV	7,5	3,5	0	4	2
		CSV	9,5	9,5	0	0	2
		KOnCSV	4	4	0	0	2

GRUPPE	TAUBE	VERSUCHS- BEDINGUNG	GESAMT- FEHLER	FEHLER 1. BECHER	FEHLER 2. BECHER	FEHLER 3. BECHER	N
123	743	T sosi	1	0	0	0	13
		T nisi	0,5	0	0	0,5	2
		KO	2	2			1
		CS	8	2	0	6	1
		CS II					
		CS III					
		KOnCS	3	3	0	0	1
		TV sosi	0	0	0		10
		TV nisi	6	6			1
		KOV					
		CSV	9	6,5	0	5	2
		KOnCSV	2	2	0	0	2
		123	747	T sosi	2	1	0
T nisi	1,5			1,5	0	0	2
KO	1			1	0	0	3
CS	2			2	0	0	4
CS II	1			1	0	0	1
CS III	3			2	1	0	1
KOnCS	1,5			1	0	0,5	2
TV sosi	2			2	0	0	17
TV nisi	5			4	1	0	2
KOV	6			3	2	1	2
CSV	2,5			1,5	2	0	2
KOnCSV	5,5			5,5	0	0	2
123	751			T sosi	2	1	0
		T nisi					
		KO	2	2	0	0	4
		CS	1,5	1,5	0	0	4
		CS II	6	6	0	0	1
		CS III	8	2	6	0	1
		KOnCS	3	2,5	0,5	0	2
		TV sosi	3	2	0	0	18
		TV nisi	6	4	2	0	2
		KOV	3	1	0,5	1,5	2
		CSV	5	3,5	1,5	0	2
		KOnCSV	3	2	1	0	2

GRUPPE	TAUBE	VERSUCHS- BEDINGUNG	GESAMT- FEHLER	FEHLER 1. BECHER	FEHLER 2. BECHER	FEHLER 3. BECHER	N
123	754	T sosi	1	0	0	0	22
		T nisi	3	1	0	2,5	3
		KO	1	0,5	0	0	4
		CS	2,5	1,5	0	1	4
		CS II	1	1	0	0	1
		CS III	4	1	0	3	1
		KOnCS	3	3	0	0	2
		TV sosi	4	2	0	0	19
		TV nisi	7	6,5	0,5		2
		KOV	5	3,5	1,5		2
		CSV	12,5	10,5	0	2	2
		KOnCSV	6	6	0	0	2
		123	761	T sosi	3	1	0
T nisi	1			1	0	0	1
KO	1			0	0,5	0	4
CS	2			0,5	0	0,5	4
CS II	1			0	0	1	1
CS III	3			0	0	3	1
KOnCS	2			2	0	0	2
TV sosi	3			1	0	0	17
TV nisi	4			4	0	0	2
KOV	3,5			3,5	0	0	2
CSV	4,5			4	0,5	0	2
KOnCSV	3			2,5	0	0,5	2
136	8004			T sosi	4	0,5	1,5
		T nisi	5	0	2,5	2,5	2
		KO	2	0	1	0,5	4
		CS	6,5	1,5	1,5	3,5	4
		CS II	5	1	3	1	1
		CS III	6	1	1	4	1
		KOnCS	6	1	3	1	3
136	8006	T sosi	6	2	1	2	15
		T nisi	9	4	4	1	1
		KO	6	3,5	1,5	1	4
		CS	9	5,5	1	2	4
		CS II	6	6	0	0	1
		CS III	8	5	1	2	1
		KOnCS	5	0	0	3,5	3

GRUPPE	TAUBE	VERSUCHS- BEDINGUNG	GESAMT- FEHLER	FEHLER 1. BECHER	FEHLER 2. BECHER	FEHLER 3. BECHER	N
136	8022	T sosi	7	1	1	3	13
		T nisi	7	3	2	3	3
		KO	13	6,5	1,5	3	4
		CS	8	2	1	4,5	5
		CS II	13	6,5	3,5	3	2
		CS III	7	1	3	3	1
		KOnCS	12	9	1	4	3
136	8031	T sosi	7	1	2	3	16
		T nisi	17,5	4,5	2,5	10,5	2
		KO	10	2	3	1,5	4
		CS	10	3	4	3	5
		CS II	9,5	6,5	1	2	2
		CS III	20	8	2	10	1
		KOnCS	8	1	2	5	3
136	8034	T sosi	4	0,5	1	3	12
		T nisi	7	0	1	7	3
		KO	0,5	0	2	1	4
		CS	3	0	2	1	4
		CS II	1	1	0		1
		CS III	2	1	0	1	1
		KOnCS	4	1	1	5	3
136	8039	T sosi	7	2	1	6	16
		T nisi	3	0	2,5	0,5	2
		KO	6,5	1	1	4	4
		CS	5,5	0	2	3,5	4
		CS II	7	0	0	7	1
		CS III	9	2	3	4	1
		KOnCS	8	3	3	1	3
136	8047	T sosi	3	0	1	2	13
		T nisi	5	1	1	1	3
		KO	4,5	1	1,5	4	4
		CS	8,5	1	1	7,5	4
		CS II	9	4	5		1
		CS III	5	1	1	3	1
		KOnCS	8	2	1	5	3

GRUPPE	TAUBE	VERSUCHS- BEDINGUNG	GESAMT- FEHLER	FEHLER 1. BECHER	FEHLER 2. BECHER	FEHLER 3. BECHER	N
256	8110	T sosi	2	0	0	1	15
		T nisi	2,5	0	1,5	1	2
		KO	4	1,5	1	2	4
		CS	5,5	0,5	1,5	2	4
		CS II	1	0	1		1
		CS III	1	1			1
		KOnCS	9	1	3	2	3
256	8111	T sosi	5	1	1	4	17
		T nisi	9	0	0	9	1
		KO	4	0,5	2	0	4
		CS	5	1	2	3	5
		CS II	5,5	2,5	2,5	0,5	2
		CS III	10	2	3	5	1
		KOnCS	5	0	2	3	3
256	8124	T sosi	5	2	1	1	11
		T nisi	4	0,5	5	2	2
		KO	3,5	0,5	1	2	4
		CS	3	2	0	1	3
		CS II	3	0	1	2	1
		CS III	3	0	2	1	1
		KOnCS	2	0	0,5	3	3
256	8132	T sosi	2	0	1	0	13
		T nisi	3	1	1	1,5	3
		KO	3	2	1	0,5	4
		CS	3	1	0	4	4
		CS II	1	0	0	1	1
		CS III	3	1	0	2	1
		KOnCS	2	0	1	1	3
256	8145	T sosi	6	3,5	1,5	1	12
		T nisi	7	3	2	0	5
		KO	3,5	1	0,5	1	4
		CS	9	0	0	6	5
		CS II	7	1,5	4,5	1	2
		CS III	5	4	0	1	1
		KOnCS	9	4	1	3	3

GRUPPE	TAUBE	VERSUCHS- BEDINGUNG	GESAMT- FEHLER	FEHLER 1. BECHER	FEHLER 2. BECHER	FEHLER 3. BECHER	N
256	8161	T sosi	5	2	1	1,5	17
		T nisi	3	0	2	1	1
		KO	10	0,5	2,5	4,5	4
		CS	2,5	1	1	0	4
		CS II	8	2	0	6	1
		CS III	8	3	0	5	1
		KOnCS	3	0	1	2	3
256	8164	T sosi	3,5	1	1	3	16
		T nisi	4,5	2,5	1	1	2
		KO	2,5	0,5	1	1	4
		CS	2,5	1	1	2	4
		CS II	0	0			1
		CS III	1	1	0		1
		KOnCS	2	0	1	0	3
356	701	T sosi	4,5	0	0,5	2,5	21
		T nisi	6	5	1	1	5
		KO	2	0	0	4	4
		CS	4	0	2	2	5
		CS II	1	0	1	0	1
		CS III	2	0	2	0	1
		KOnCS	3	1	0	2	3
		TV sosi	6,5	2	0	4	20
		TV nisi	11,5	9	1	1,5	2
		KOV	7	1	1,5	4,5	2
		CSV	5,5	5	0	0,5	2
		KOnCSV	8,5	4	0,5	4	2
356	703	T sosi	5,5	0	1	2	22
		T nisi	3	2	0	1	3
		KO	5,5	2,5	1,5	1,5	4
		CS	2	1	1	0	5
		CS II	4	2	1	1	1
		CS III	7	1	1	5	1
		KOnCS	9	1	0	3	3
		TV sosi	6	3	0	3	19
		TV nisi	16	13,5	1,5	1	2
		KOV	6,5	2,5	2	2	2
		CSV	13,5	5,5	7,5	1	2
		KOnCSV	6,5	4,5	2	0	2

GRUPPE	TAUBE	VERSUCHS- BEDINGUNG	GESAMT- FEHLER	FEHLER 1. BECHER	FEHLER 2. BECHER	FEHLER 3. BECHER	N
356	704	T sosi	4,5	1	1	3	12
		T nisi	1,5	0,5	0	1	4
		KO	3	0,5	2	2	4
		CS	2	0	1,5	1	5
		CS II	6	0	2	4	1
		CS III	4	1	3	0	1
		KOnCS	4	2	1,5	0	3
		TV sosi	4	3	0	1,5	20
		TV nisi	1	0	1		1
		KOV	7	2	3	2	2
		CSV	5	3,5	0,5	2	2
		KOnCSV	4,5	1	1	2,5	2
		356	709	T sosi	5	1	1,5
T nisi	8,5			0,5	1,5	3	6
KO	5,5			3	0,5	1	4
CS	4			1	0	3	5
CS II	7			5	0	2	1
CS III	4			0	3	1	1
KOnCS	6			2	4	1	3
TV sosi	7			3	0	2	19
TV nisi	6			1	0,5	4,5	2
KOV	11,5			3,5	1,5	6,5	2
CSV	19			7,5	5	6,5	2
KOnCSV	13			3	9	1	2
356	723			T sosi	5,5	1,5	0
		T nisi	6	0	0	6	1
		KO	4	1	1,5	4	4
		CS	7	2,5	3	1	4
		KOnCS	6,5	2,5	0,5	3,5	2
		TV sosi	5	2	0	2	19
		TV nisi	17,5	12	2	3,5	2
		KOV	2,5	0,5	2	0	2
		CSV	11	11			2
		KOnCSV	6,5	1	0,5	5	2

GRUPPE	TAUBE	VERSUCHS- BEDINGUNG	GESAMT- FEHLER	FEHLER 1. BECHER	FEHLER 2. BECHER	FEHLER 3. BECHER	N
356	728	T sosi	3	0	0	1	19
		T nisi	2	0,5	1	0	6
		KO	3	0	0	2	4
		CS	5	1	1	2	5
		CS II	0	0	0	0	1
		CS III	3	1	1	1	1
		KOnCS	8	3	3	2	3
		TV sosi	5	1,5	0	0	20
		TV nisi	5	0,5	0	4,5	2
		KOV	5,5	2,5	0,5	2,5	2
		CSV	9	6	0,5	2,5	2
		KOnCSV	7	2,5	0	4,5	2
		356	735	T sosi	4,5	1	0
T nisi	4,5			2	0	2,5	2
KO	3			0	1	2	1
CS	0			0	0	0	1
KOnCS	6			4	2	0	1
TV sosi	6			4	0,5	1	13
TV nisi	10			0	0	10	1
KOV	4			4			1
CSV	3			3	0		1
KOnCSV	6			6	0	0	1

GRUPPE	TAUBE	VERSUCHS- BEDINGUNG	SEKTOR- FEHLER	BECHER- FEHLER	TOTAL- FEHLER	N
123	45	T sosi	1	1	1	27
		T nisi	2	0	1	4
		KO	2	1	0	4
		CS	1	1	1	4
		CS II	1	1	0	1
		CS III	0	1	0	1
		KOnCS	1	1	1,5	2
		TV sosi	2,5	1	1	17
		TV nisi	16	0	3	3
		KOV	5	0	1	2
		CSV	1	0	1	2
		KOnCSV	2	1	0	2
		123	522	T sosi	1	1
T nisi	1			1,5	1	6
KO	3			1	1,5	4
CS	1			1	1	4
CS II	1			0	1	1
CS III	0			2	0	1
KOnCS						2
TV sosi	2			1	1	15
TV nisi	3			1	2,5	2
KOV	1			0	1,5	2
CSV	7			2,5	5	2
KOnCSV	2			2,5	1	2
123	724			T sosi	2	2
		T nisi	2	1	2	6
		KO	1	1	1	4
		CS	2	2	2,5	5
		CS II	2,5	2	3	2
		CS III	1	0	0	1
		KOnCS	3,5	1	2	2
		TV sosi	3	1,5	2,5	17
		TV nisi	10,5	1	10	3
		KOV	3	1	1	2
		CSV	2,5	1	1,5	2
		KOnCSV	4	1	3	2

GRUPPE	TAUBE	VERSUCHS- BEDINGUNG	SEKTOR- FEHLER	BECHER- FEHLER	TOTAL- FEHLER	N
123	727	T sosi	2	1	1	20
		T nisi	1	1	1	6
		KO	2,5	1	0	3
		CS	2	0	1	4
		CS II	1	1	0	1
		CS III				1
		KOnCS	2,5	1	1	2
		TV sosi	3	1,5	2	17
		TV nisi	2	1	1	3
		KOV	2	0	0	2
		CSV	1,5	0	1	2
		KOnCSV	2,5	3	3	2
		123	737	T sosi	1	1
T nisi	1			1	3	4
KO	1			2	0	4
CS	2			1	2	5
CS II	2			1	4	2
CS III	1			0	0	1
KOnCS	3			1	2	2
TV sosi	4			2	2	18
TV nisi	2			2	2	3
KOV	1			1	3	2
CSV	2,5			2	1,5	2
KOnCSV	2			1	0	2
123	738			T sosi	1	1
		T nisi	2	1	0	4
		KO	1	1	3	4
		CS	2	2	1	4
		CS II	1	0	0	1
		CS III	1	1	1	1
		KOnCS	1	2,5	1	2
		TV sosi	3	1	2,5	18
		TV nisi	7,5	1	4	2
		KOV	2,5	2	3	2
		CSV	5	0	4,5	2
		KOnCSV	1	1	5	2

GRUPPE	TAUBE	VERSUCHS- BEDINGUNG	SEKTOR- FEHLER	BECHER- FEHLER	TOTAL- FEHLER	N
123	743	T sosi	2	1	3	13
		T nisi	1	0	0	2
		KO	0	1	1	1
		CS	5	1	2	1
		CS II				
		CS III				
		KOnCS	1	0	2	1
		TV sosi	2,5	1	2	10
		TV nisi	2	0	4	1
		KOV				
		CSV	4	1	4,5	2
		KOnCSV	1	1	1	2
		123	747	T sosi	2	1
T nisi	2			0	1	2
KO	1			0	1	3
CS	2			1	1	4
CS II	0			1	0	1
CS III	1			0	2	1
KOnCS	1			1	0	2
TV sosi	2			1	2,5	17
TV nisi	5			0	0	2
KOV	4,5			0	3	2
CSV	3			0	0	2
KOnCSV	5			0	1	2
123	751			T sosi	1	2
		T nisi				
		KO	2	1	2	4
		CS	3	1,5	2	4
		CS II	3	0	3	1
		CS III	4	1	3	1
		KOnCS	2	2	1	2
		TV sosi	1,5	2	2	18
		TV nisi	3	2	2	2
		KOV	1	1,5	1	2
		CSV	3,5	2	1	2
		KOnCSV	1	2	1	2

GRUPPE	TAUBE	VERSUCHS- BEDINGUNG	SEKTOR- FEHLER	BECHER- FEHLER	TOTAL- FEHLER	N
123	754	T sosi	1	1	1	22
		T nisi	2,5	1	0	3
		KO	1	1,5	2	4
		CS	2	1	0	4
		CS II	1	0	0	1
		CS III	2	1	1	1
		KOnCS	2,5	0	1	2
		TV sosi	1,5	1	2	19
		TV nisi	4,5	0	2,5	2
		KOV	5	2	1,5	2
		CSV	8,5	0	4	2
		KOnCSV	3	0	3	2
		123	761	T sosi	2	1
T nisi	1			0	0	1
KO	1			1	0	4
CS	1			1	1,5	4
CS II	0			0	1	1
CS III	2			0	1	1
KOnCS	3			0	1	2
TV sosi	4			1	1	17
TV nisi	3,5			0	1	2
KOV	3			0	1	2
CSV	3,5			1	1	2
KOnCSV	2			0	2	2
136	8004			T sosi	1	2
		T nisi	1	2,5	3	2
		KO	1	1,5	0	4
		CS	2	3	2	4
		CS II	2	3	0	1
		CS III	1	2	3	1
		KOnCS	3	2	1	3
		136	8006	T sosi	2	3
T nisi	2			3	4	1
KO	1,5			3	1,5	4
CS	3,5			2,5	3,5	4
CS II	4			1	1	1
CS III	1			3	4	1
KOnCS	1,5			3	1,5	3

GRUPPE	TAUBE	VERSUCHS- BEDINGUNG	SEKTOR- FEHLER	BECHER- FEHLER	TOTAL- FEHLER	N
136	8022	T sosi	3	2	3	13
		T nisi	4	2	2	3
		KO	5	2,5	6	4
		CS	4	1	3	5
		CS II	3,5	3	6,5	2
		CS III	2	3	2	1
		KOnCS	5	2	5	3
136	8031	T sosi	2,5	2	3,5	16
		T nisi	6,5	3	8	2
		KO	3	3	7	4
		CS	4	2	4	5
		CS II	4	2	3,5	2
		CS III	7	3	10	1
		KOnCS	3	2	3	3
136	8034	T sosi	1	2	1	12
		T nisi	2	3	2	3
		KO	0	2	3	4
		CS	2	2	3	4
		CS II	0	1	0	1
		CS III	0	2	0	1
		KOnCS	1,5	2	2	3
136	8039	T sosi	3	2	4	16
		T nisi	1	2	1	2
		KO	2	2,5	2	4
		CS	3,5	2	2	4
		CS II	2	3	2	1
		CS III	1	3	5	1
		KOnCS	3	2	3	3
136	8047	T sosi	2	1,5	1	13
		T nisi	1	3	2	3
		KO	1	3	2	4
		CS	3	3	3	4
		CS II	1	3	5	1
		CS III	2	2	1	1
		KOnCS	4	3	3	3

GRUPPE	TAUBE	VERSUCHS- BEDINGUNG	SEKTOR- FEHLER	BECHER- FEHLER	TOTAL- FEHLER	N
256	8110	T sosi	3	2	2	15
		T nisi	3	1	1	2
		KO	1	1	2	4
		CS	3	2,5	2,5	4
		CS II	0	1	0	1
		CS III	1	0	0	1
		KOnCS	4,5	2	2,5	3
256	8111	T sosi	2	3	2	17
		T nisi	3	3	3	1
		KO	2	1,5	1,5	4
		CS	1	2	1,5	5
		CS II	2,5	1,5	1,5	2
		CS III	5	2	3	1
		KOnCS	3	2	2	3
256	8124	T sosi	2	2	2	11
		T nisi	4	2	2	2
		KO	2	1,5	1	4
		CS	1	1	1	3
		CS II	0	2	1	1
		CS III	0	2	1	1
		KOnCS	2	1,5	1,5	3
256	8132	T sosi	2	2	1	13
		T nisi	2	1	1	3
		KO	2	1	0	4
		CS	2	1,5	1	4
		CS II	0	1	0	1
		CS III	1	2	0	1
		KOnCS	2	2	1	3
256	8145	T sosi	2	2	2	12
		T nisi	4	1	2	5
		KO	1,5	1,5	2	4
		CS	6,5	2	2,5	5
		CS II	4	1,5	3	2
		CS III	3	1	1	1
		KOnCS	2	3	2	3

GRUPPE	TAUBE	VERSUCHS- BEDINGUNG	SEKTOR- FEHLER	BECHER- FEHLER	TOTAL- FEHLER	N
256	8161	T sosi	2	2	2	17
		T nisi	1	0	2	1
		KO	5	2	3	4
		CS	1	2	1,5	4
		CS II	3	3	2	1
		CS III	4	3	1	1
		KOnCS	2	2	2	3
		256	8164	T sosi	1	2
T nisi	1,5			2	2	2
KO	2			1,5	2	4
CS	1			1	1	4
CS II						1
CS III	0			1	0	1
KOnCS	0			1,5	1	3
356	701			T sosi	2	1
		T nisi	4	1,5	4	5
		KO	2	1,5	2,5	4
		CS	2	2	1,5	5
		CS II	0	0	1	1
		CS III	1	1	0	1
		KOnCS	5,5	3	2	3
		TV sosi	3	2	3	20
		TV nisi	5	2	4,5	2
		KOV	4	2	6	2
		CSV	3	2	6	2
		KOnCSV	3,5	2	3	2
		356	703	T sosi	2	1
T nisi	2			1	2	3
KO	2,5			3	2	4
CS	1			1,5	1,5	5
CS II	2			1	1	1
CS III	3			3	1	1
KOnCS	4,5			3	3,5	3
TV sosi	3			2	2,5	19
TV nisi	8			2	6	2
KOV	7			2,5	1	2
CSV	5			3	5,5	2
KOnCSV	3			2,5	2	2

GRUPPE	TAUBE	VERSUCHS- BEDINGUNG	SEKTOR- FEHLER	BECHER- FEHLER	TOTAL- FEHLER	N
356	704	T sosi	2	2	1,5	12
		T nisi	1	1	2,5	4
		KO	1	2	1	4
		CS	1	3	1	5
		CS II	1	2	3	1
		CS III	0	3	1	1
		KOnCS	1	2	2	3
		TV sosi	2	2	1	20
		TV nisi	1	0	0	1
		KOV	2,5	1,5	3	2
		CSV	3	3	2	2
		KOnCSV	1	1,5	2	2
		356	709	T sosi	2,5	2
T nisi	4			2	3	6
KO	3			1,5	1	4
CS	2			2	2	5
CS II	4			0	3	1
CS III	0			3	1	1
KOnCS	2			3	1	3
TV sosi	4			2	3,5	19
TV nisi	4			2	2	2
KOV	5,5			3	4,5	2
CSV	11			2	6	2
KOnCSV	7			2	4	2
356	723			T sosi	2	2
		T nisi	3	1	2	1
		KO	2	3	2	4
		CS	3	1,5	3,5	4
		KOnCS	6	2,5	2	2
		TV sosi	3	1	3	19
		TV nisi	7,5	2,5	7,5	2
		KOV	1	3	0	2
		CSV	6,5	1	5	2
		KOnCSV	2	2	2,5	2

GRUPPE	TAUBE	VERSUCHS- BEDINGUNG	SEKTOR- FEHLER	BECHER- FEHLER	TOTAL- FEHLER	N
356	728	T sosi	1	2	2	19
		T nisi	3	1	3	6
		KO	2	2	2	4
		CS	2	3	2	5
		CS II				1
		CS III	0	3	0	1
		KOnCS	2	2,5	2	3
		TV sosi	2	1	2	20
		TV nisi	4	2	4	2
		KOV	1,5	2	2	2
		CSV	6	2	4	2
		KOnCSV	3,5	2,5	1	2
		356	735	T sosi	3	3
T nisi	1,5			2	2	2
KO	1			2	0	1
CS						1
KOnCS	2			2	2	1
TV sosi	3			2	3	13
TV nisi	7			1	2	1
KOV	2			0	2	1
CSV	1			0	2	1
KOnCSV	4			0	2	1

GRUPPE	TAUBE	VERSUCHS- BEDINGUNG	RICHTUNG	VEKTOR- LÄNGE		N
123	45	T sosi	355°	0,956	***	27
		T nisi	351°	0,959	*	4
		KO	4°	0,975	*	4
		CS	1°	0,965	*	4
		CS II	351°	0,952	*	1
		CS III	360°	1	*	1
		KOnCS	4°	0,966	ns	2
		TV sosi	5°	0,917	***	17
		TV nisi	81°	0,451	ns	3
		KOV	318°	0,999	ns	2
		CSV	351°	0,987	ns	2
		KOnCSV	351°	0,987	ns	2
		123	522	T sosi	351°	0,962
T nisi	358°			0,989	**	6
KO	351°			0,915	*	4
CS	1°			0,986	*	4
CS II	342°			0,926	*	1
CS III	360°			1	**	1
KOnCS	9°			0,988	ns	2
TV sosi	354°			0,471	*	15
TV nisi	329°			0,947	ns	2
KOV	11°			0,828	ns	2
CSV	329°			0,682	ns	2
KOnCSV	7°			0,991	ns	2
123	724			T sosi	8°	0,968
		T nisi	349°	0,967	**	6
		KO	347°	0,954	*	4
		CS	328°	0,732	ns	5
		CS II	336°	0,997	ns	2
		CS III	349°	0,942	*	1
		KOnCS	329°	0,995	ns	2
		TV sosi	14°	0,875	***	17
		TV nisi	52°	0,761	ns	3
		KOV	355°	0,916	ns	2
		CSV	10°	0,875	ns	2
		KOnCSV	323°	0,998	ns	2

GRUPPE	TAUBE	VERSUCHS- BEDINGUNG	RICHTUNG	VEKTOR- LÄNGE		N
123	727	T sosi	7°	0,921	***	20
		T nisi	357°	0,971	**	6
		KO	12°	0,987	ns	3
		CS	356°	0,966	*	4
		CS II	351°	0,952	*	1
		CS III	360°	1	*	1
		KOnCS	8°	0,921	ns	2
		TV sosi	11°	0,813	***	17
		TV nisi	16°	0,972	ns	3
		KOV	350°	0,987	ns	2
		CSV	17°	0,995	ns	2
		KOnCSV	349°	0,939	ns	2
		123	737	T sosi	9°	0,986
T nisi	16°			0,955	*	4
KO	6°			0,994	*	4
CS	15°			0,950	*	5
CS II	337°			0,916	ns	2
CS III	11°			0,943	*	1
KOnCS	15°			0,967	ns	2
TV sosi	357°			0,626	***	18
TV nisi	38°			0,721	ns	3
KOV	16°			0,995	ns	2
CSV	328°			0,718	ns	2
KOnCSV	351°			0,988	ns	2
123	738			T sosi	1°	0,953
		T nisi	1°	0,996	*	4
		KO	356°	0,971	*	4
		CS	344°	0,992	*	4
		CS II	11°	0,943	*	1
		CS III	15°	0,933	**	1
		KOnCS	2°	0,988	ns	2
		TV sosi	13°	0,861	***	18
		TV nisi	70°	0,682	ns	2
		KOV	17°	0,994	ns	2
		CSV	64°	0,998	ns	2
		KOnCSV	344°	0,886	ns	2

GRUPPE	TAUBE	VERSUCHS- BEDINGUNG	RICHTUNG	VEKTOR- LÄNGE		N	
123	743	T sosi	356°	0,961	***	13	
		T nisi	6°	0,994	ns	2	
		KO	30°	0,933	*	1	
		CS	320°	0,816	***	1	
		CS II					
		CS III					
		KOnCS	324°	0,765	*	1	
		TV sosi	36°	0,550	*	10	
		TV nisi	155°	0,474	ns	1	
		KOV					
		CSV	2°	0,998	ns	2	
		KOnCSV	2°	0,998	ns	2	
		123	747	T sosi	8°	0,950	***
T nisi	11°			0,979	ns	2	
KO	360°			0,988	ns	3	
CS	17°			0,997	*	4	
CS II	360°			1	*	1	
CS III	23°			0,924	**	1	
KOnCS	2°			0,985	ns	2	
TV sosi	7°			0,906	***	17	
TV nisi	38°			0,993	ns	2	
KOV	3°			0,903	ns	2	
CSV	315°			0,890	ns	2	
KOnCSV	62°			0,783	ns	2	
123	751			T sosi	355°	0,968	***
		T nisi					
		KO	14°	0,967	*	4	
		CS	342°	0,943	*	4	
		CS II	330°	0,933	***	1	
		CS III	330°	0,933	***	1	
		KOnCS	3°	0,970	ns	2	
		TV sosi	3°	0,953	***	18	
		TV nisi	328°	0,655	ns	2	
		KOV	5°	0,997	ns	2	
		CSV	2°	0,914	ns	2	
		KOnCSV	12°	1	ns	2	

GRUPPE	TAUBE	VERSUCHS- BEDINGUNG	RICHTUNG	VEKTOR- LÄNGE		N
123	754	T sosi	5°	0,983	***	22
		T nisi	12°	0,981	ns	3
		KO	6°	0,995	*	4
		CS	349°	0,978	*	4
		CS II	11°	0,942	*	1
		CS III	341°	0,925	**	1
		KOnCS	22°	0,998	ns	2
		TV sosi	341°	0,811	***	19
		TV nisi	50°	0,994	ns	2
		KOV	332°	0,883	ns	2
		CSV	284°	0,961	ns	2
		KOnCSV	352°	0,682	ns	2
		123	761	T sosi	3°	0,978
T nisi	349°			0,943	*	1
KO	5°			0,982	***	4
CS	11°			0,957	*	4
CS II	11°			0,943	*	1
CS III	337°			0,924	**	1
KOnCS	13°			0,974	ns	2
TV sosi	360°			0,897	***	17
TV nisi	31°			0,943	ns	2
KOV	25°			0,991	ns	2
CSV	27°			0,997	ns	2
KOnCSV	20°			0,988	ns	2
136	8004			T sosi	360°	0,981
		T nisi	1°	0,990	ns	2
		KO	2°	0,998	*	4
		CS	351°	0,980	*	4
		CS II	360°	0,927	**	1
		CS III	350°	0,884	***	1
		KOnCS	7°	0,990	ns	3
		136	8006	T sosi	356°	0,985
T nisi	360°			0,853	***	1
KO	347°			0,906	*	4
CS	351°			0,938	*	4
CS II	361°			0,869	**	1
CS III	348°			0,887	***	1
KOnCS	358°			0,952	*	3

GRUPPE	TAUBE	VERSUCHS- BEDINGUNG	RICHTUNG	VEKTOR- LÄNGE		N
136	8022	T sosi	2°	0,950	***	13
		T nisi	8°	0,987	ns	3
		KO	347°	0,955	*	4
		CS	356°	0,912	*	5
		CS II	347°	0,891	ns	2
		CS III	9°	0,893	***	1
		KOnCS	358°	0,936	ns	3
136	8031	T sosi	7°	0,925	***	16
		T nisi	20°	0,980	ns	2
		KO	338°	0,887	*	4
		CS	340°	0,786	*	5
		CS II	332°	0,995	ns	2
		CS III	13°	0,583	***	1
		KOnCS	355°	0,955	ns	3
136	8034	T sosi	351°	0,972	***	12
		T nisi	350°	0,991	ns	3
		KO	355°	0,984	*	4
		CS	357°	0,985	*	4
		CS II	360°	1	*	1
		CS III	360°	1	**	1
		KOnCS	357°	0,961	ns	3
136	8039	T sosi	2°	0,952	***	16
		T nisi	354°	0,995	ns	2
		KO	3°	0,967	*	4
		CS	359°	0,992	*	4
		CS II	9°	0,893	***	1
		CS III	10°	0,807	***	1
		KOnCS	9°	0,996	ns	3
136	8047	T sosi	346°	0,952	***	13
		T nisi	348°	0,995	ns	3
		KO	356°	0,994	*	4
		CS	334°	0,989	*	4
		CS II	328°	0,800	***	1
		CS III	347°	0,731	*	1
		KOnCS	359°	0,995	ns	3

GRUPPE	TAUBE	VERSUCHS- BEDINGUNG	RICHTUNG	VEKTOR- LÄNGE		N
256	8110	T sosi	14°	0,952	***	15
		T nisi	353°	0,993	ns	2
		KO	10°	0,975	*	4
		CS	4°	0,994	*	4
		CS II	360°	1	*	1
		CS III	345°	0,933	*	1
		KOnCS	8°	0,966	ns	3
256	8111	T sosi	3°	0,951	***	17
		T nisi	360°	0,854	***	1
		KO	15°	0,994	*	4
		CS	352°	0,982	***	5
		CS II	21°	0,982	ns	2
		CS III	28°	0,802	***	1
		KOnCS	3°	0,991	ns	3
256	8124	T sosi	3°	0,986	***	11
		T nisi	354°	0,994	ns	2
		KO	357°	0,986	*	4
		CS	8°	0,993	ns	3
		CS II	7°	0,958	**	1
		CS III	7°	0,958	**	1
		KOnCS	10°	0,989	ns	3
256	8132	T sosi	356°	0,964	***	13
		T nisi	343°	0,681	ns	3
		KO	343°	0,942	*	4
		CS	7°	0,991	**	4
		CS II	360°	1	*	1
		CS III	353°	0,957	**	1
		KOnCS	358°	0,979	ns	3
256	8145	T sosi	360°	0,971	***	12
		T nisi	20°	0,961	**	5
		KO	357°	0,985	*	4
		CS	348°	0,936	*	5
		CS II	346°	0,921	ns	2
		CS III	338°	0,924	**	1
		KOnCS	14°	0,981	ns	3

GRUPPE	TAUBE	VERSUCHS- BEDINGUNG	RICHTUNG	VEKTOR- LÄNGE		N
256	8161	T sosi	353°	0,952	***	17
		T nisi	23°	0,923	**	1
		KO	4°	0,970	*	4
		CS	9°	0,994	*	4
		CS II	4°	0,869	***	1
		CS III	356°	0,868	***	1
		KOnCS	7°	0,994	ns	3
256	8164	T sosi	4°	0,991	***	16
		T nisi	3°	0,967	ns	2
		KO	360°	0,991	*	4
		CS	350°	0,933	*	4
		CS II	360°	1	ns	1
		CS III	360°	1	*	1
		KOnCS	4°	0,996	ns	3
356	701	T sosi	5°	0,974	***	21
		T nisi	19°	0,921	*	5
		KO	20°	0,957	*	4
		CS	2°	0,977	***	5
		CS II	11°	0,942	*	1
		CS III	351°	0,952	*	1
		KOnCS	12°	0,998	ns	3
		TV sosi	2°	0,955	***	20
		TV nisi	356°	0,760	ns	2
		KOV	22°	0,926	ns	2
		CSV	342°	0,951	ns	2
		KOnCSV	346°	0,997	ns	2
356	703	T sosi	13°	0,952	***	22
		T nisi	39°	0,947	ns	3
		KO	9°	0,984	*	4
		CS	6°	0,966	***	5
		CS II	353°	0,881	**	1
		CS III	351°	0,893	***	1
		KOnCS	15°	0,927	ns	3
		TV sosi	1°	0,847	***	19
		TV nisi	308°	0,905	ns	2
		KOV	355°	0,995	ns	2
		CSV	317°	0,994	ns	2
		KOnCSV	352°	0,967	ns	2

GRUPPE	TAUBE	VERSUCHS- BEDINGUNG	RICHTUNG	VEKTOR- LÄNGE		N
356	704	T sosi	7°	0,982	**	12
		T nisi	17°	0,974	*	4
		KO	7°	0,987	*	4
		CS	5°	0,984	***	5
		CS II	20°	0,925	***	1
		CS III	6°	0,962	**	1
		KOnCS	3°	0,978	ns	3
		TV sosi	12°	0,837	***	20
		TV nisi	48°	0,693	*	1
		KOV	15°	0,979	ns	2
		CSV	17°	0,999	ns	2
		KOnCSV	8°	0,977	ns	2
		356	709	T sosi	9°	0,975
T nisi	25°			0,964	**	6
KO	14°			0,948	*	4
CS	9°			0,976	***	5
CS II	47°			0,753	**	1
CS III	6°			0,962	**	1
KOnCS	5°			0,959	ns	3
TV sosi	10°			0,829	***	19
TV nisi	13°			0,998	ns	2
KOV	33°			0,977	ns	2
CSV	17°			0,648	ns	2
KOnCSV	29°			0,990	ns	2
356	723			T sosi	10°	0,980
		T nisi	16°	0,869	**	1
		KO	1°	0,972	*	4
		CS	350°	0,853	ns	4
		KOnCS	5°	0,995	ns	2
		TV sosi	23°	0,843	***	19
		TV nisi	21°	0,961	ns	2
		KOV	3°	0,988	ns	2
		CSV	4°	0,077	ns	2
		KOnCSV	355°	0,995	ns	2

GRUPPE	TAUBE	VERSUCHS- BEDINGUNG	RICHTUNG	VEKTOR- LÄNGE		N
356	728	T sosi	10°	0,984	***	19
		T nisi	7°	0,992	**	6
		KO	3°	0,996	*	4
		CS	3°	0,988	***	5
		CS II	360°	1	*	1
		CS III	360°	1	**	1
		KOnCS	17°	0,999	ns	3
		TV sosi	14°	0,907	***	20
		TV nisi	19°	0,947	ns	2
		KOV	7°	0,961	ns	2
		CSV	30°	0,937	ns	2
		KOnCSV	1°	0,990	ns	2
		356	735	T sosi	8°	0,979
T nisi	9°			0,988	ns	2
KO	7°			0,958	**	1
CS	360°			1	*	1
KOnCS	20°			0,925	***	1
TV sosi	42°			0,910	***	13
TV nisi	33°			0,625	**	1
KOV	45°			0,805	*	1
CSV	31°			0,879	***	1
KOnCSV	45°			0,805	**	1

Lebenslauf

Name Katrin Hagmann
Geboren am 24.09.1966 in Solingen

Schule

1973 Grundschule des Landkreises Hanau Bruchköbel-Süd
1977 Heinrich-Böll-Gesamtschule Bruchköbel
1983 Georg-Christoph-Lichtenberg-Oberstufen-Gymnasium in
 Bruchköbel
1986, Juni Abschluss: Abitur

Hochschulausbildung

1986, Oktober Beginn des Studiums der Biologie an der J. W. Goethe-Universität
 in Frankfurt am Main
1989, Februar Diplomvorprüfung in Biologie, Chemie und Physik
1992, April Diplomprüfung, in den Fächern: Zoologie, Botanik und Geologie
 Gesamtnote „sehr gut“
1993, April Diplomarbeit: „Sonnenkompaßorientierung und Ortsgedächtnis
 bei Eichelhähern (*Garrulus glandarius*)“
 Betreuer: Prof. Dr. Wolfgang Wiltschko
 Abschluß als Diplom-Biologin, Note: „sehr gut“
1993, September Beginn der Promotion an der J. W. Goethe-Universität bei
 Prof. Dr. Wolfgang Wiltschko mit dem Thema: „Untersuchen zum
 Ortsgedächtnis von Brieftauben (*Columba livia*)“
1992 – 1998 Anstellung als diplomierte wissenschaftliche Hilfskraft in
 Forschung und Lehre am Zoologischen Institut der J. W. Goethe-
 Universität.
1994, Oktober – 1997, September
 Promotionsstipendium der Friedrich-Naumann-Stiftung.