

Episodengedächtnis bei rabenartigen Vögeln



Motivation

- Gibt es episodisches Gedächtnis, wie wir es vom Menschen kennen, auch im Tierreich?
- Dazu diskutieren wir die Experimente von Clayton et al. mit westlichen Buschhähern.

Rabenartige Vögel: Corvidae

- zoologische Systematik:
Vögel → Sperlingsvögel → Singvögel → Rabenvögel
- Arten in dieser Familie sind unter anderen der Eichelhäher, die Elster, die Saatkrähe und der westliche Buschhäher. Verbreitung weltweit.
- Rabenvögel sind Generalisten bezüglich Nahrung und Umwelt.

Gehirn und Kognition der Rabenvögel



Fabel von Äsop: Eine Krähe wirft Steine in den Krug, um den Wasserspiegel zu heben, so dass sie trinken kann.

In der nordischen Mythologie sendet der Hauptgott Odin jeden Tag seine beiden Raben aus, um sich von ihnen die Geschehnisse der Welt berichten zu lassen.

Anatomisch gesehen haben Krähen ein Gehirn, das relativ zum Körper deutlich grösser ist als das der meisten anderen Vögel und dem eines Schimpansen entspricht. Insbesondere der präfrontale Cortex ist relativ gross.

Wiederholung: Arten der Informationsspeicherung

- Prozedurales Gedächtnis: verantwortlich für Fähigkeiten, die unbewusst abgerufen werden können, zum Beispiel Motorik
- Deklaratives Gedächtnis: speichert Faktenwissen. Man unterscheidet die beiden Formen
 - semantisches Gedächtnis: enthält allgemeines, vom Individuum unabhängiges Wissen, zum Beispiel Sprachen
 - episodisches Gedächtnis: enthält persönliche Erinnerungen von eigenen Erlebnissen, "Was, wann, wo", die in "mentalen Zeitreisen" abgerufen werden können

Die unterschiedlichen Arten der Information werden von verschiedenen Teilen des Gehirns verwaltet.

Das Lager-Experiment von Clayton und Dickinson [1]

Westliche Buschhäher lagern gefundenes Futter, indem sie es vergraben. Bekannt war bereits, dass sich die Vögel an das *Wo* der Lagerstätten, und an das *Was*, also deren Inhalt, erinnern können. Wie sieht es mit dem *Wann* aus?



In diesem Experiment lagerten die Vögel sowohl Erdnüsse als auch Wachsmottenlarven zum späteren Verzehr in einer mit Sand gefüllten Eiswürfelform.

Die verschiedenen Vogelgruppen des Experiments

Durch Trainingsdurchgänge wurde einem Teil der Tiere beigebracht, dass die Larven im Laufe der Zeit verderben, die Erdnüsse jedoch nicht. Es gab die folgenden Gruppen:

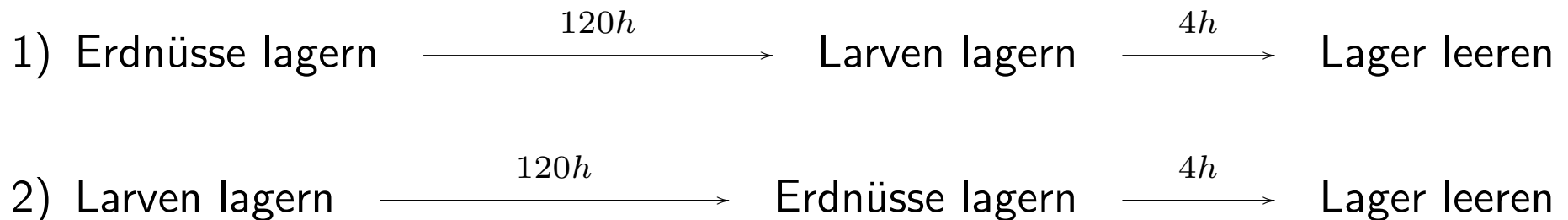
- a) Degrade Group: erhielt das Training, dass Larven verderben (5 Vögel)
- b) Replenish Group: erhielt im Training immer frische Larven (6 Vögel)
- c) Pilfer Group: erhielt lang gelagerte Larven überhaupt nicht zurück, was eine Plünderung der Lagerstätte simulieren sollte (6 Vögel)

Da die Vögel nie in freier Wildbahn gelebt haben, sind ihre Erfahrungen genau bekannt. Insbesondere weiss die zweite Gruppe definitiv nicht, dass Larven verderben.

Details des Experiments

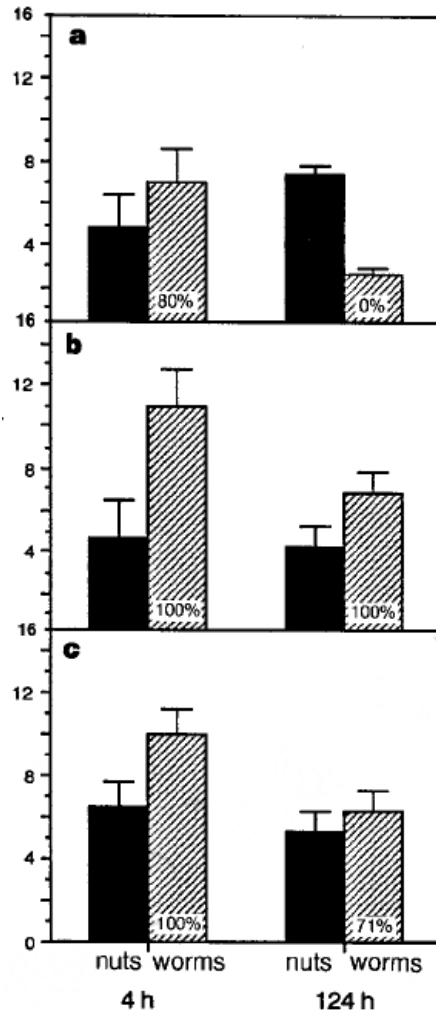
Jede Gruppe machte folgenden Test: zuerst Futter lagern, dann eine lange Pause, dann andere Futterart lagern, schliesslich nach einer kurzen Pause die Lager leeren und die Mahlzeit geniessen.

Die beiden Testarten:



Im ersten Fall sind die Larven noch frisch, im zweiten jedoch verdorben. Falls die Vögel sich der verstrichenen Zeit bewusst sind, dürfte die a-Gruppe im zweiten Fall also nicht nach Larven suchen.

Resultate



Die Graphik zeigt, wie oft die Vögel jeweils nach Nüssen und Larven gesucht haben.

Die a-Gruppe hat bei schmackhaften frischen Larven deutlich öfter nach diesen gesucht, bei verdorbenen Larven jedoch die Nüsse bevorzugt. Durch den Sand in den Behältern kann Sehen oder Riechen der verdorbenen Larven ausgeschlossen werden.

Die b-Gruppe, die nie etwas über Verderbnis gelernt hat, zeigt keine signifikanten Unterschiede zwischen den Durchgängen.

Die c-Gruppe zeigt moderate Unterschiede.

Interpretation: mentale Zeitreisen?

Beim Menschen ist das Episodengedächtnis in Form "mentaler Zeitreisen" realisiert.

Zu untersuchen, ob es mentale Zeitreisen auch bei Tieren gibt, erscheint ohne direkte Kommunikation unmöglich. Ein notwendiges Kriterium ist jedoch, dass ein Individuum sich an *Was*, *Wo* und *Wann* eines bestimmten Ereignisses erinnern kann.

Bei den westlichen Buschhähern wurde diese Fähigkeit durch das Experiment von Clayton und Dickinson erstmals im Tierreich nachgewiesen. Sie können sich über mehrere Tage nicht nur daran erinnern, *wo* sie *welches* Futter gelagert haben, sondern auch daran, *wie lange* der Vorgang der Speicherung schon her ist.

Clayton und Dickinson verwenden daher den Begriff "*episodenartiges*" Gedächtnis, um die Fähigkeit ihrer Versuchstiere zu beschreiben.

Das Plünder-Experiment von Clayton und Emery [2]

Wenn Rabenvögel beim Vergraben von einem Artgenossen beobachtet werden, haben sie Strategien, um eine Plünderung zu verhindern, zum Beispiel:

- Abwarten bis der Beobachter verschwunden ist
- Anstatt dem Futter einen Stein zu vergraben
- spätere Umlagerung an einen anderen Platz

Letzteres Verhalten wurde von den Forschern unter Laborbedingungen untersucht. Beziehung zum Gehirn: können sich die Vögel auser an *Was*, *Wo* und *Wann* der Lagerung auch an andere Umstände erinnern, in diesem Fall sozialen Kontext?

Skizze der Durchführung

- Lagerung von Wachsmottenlarven, zum Teil unter Beobachtung eines Artgenossen und zum Teil ohne
- 3 Stunden später: Möglichkeit, den Inhalt des Lagers zu verzehren und/oder in eine ganz neue Eiswürfelschale umzulagern. Dies geschah ohne Beobachtung durch einen Artgenossen.

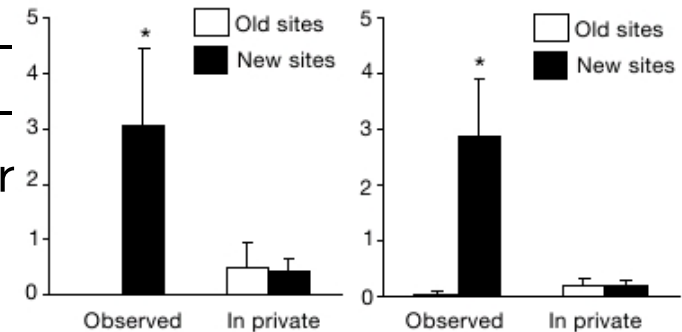
Zur Differenzierung gab es wieder mehrere Gruppen, wir wollen uns vorerst jedoch nur mit einer davon beschäftigen.

Ergebnisse

Die Graphik zeigt die Anzahl umgelagerter Larven jeweils für die Fälle, dass die Vögel bei der ersten Lagerung von einem Artgenossen beobachtet wurden oder nicht. Das Experiment wurde zweimal durchgeführt.

Die Vögel hatten die Auswahl zwischen Lagerung in derselben Eiswürfelschale oder in einer ganz neuen. Deutlich zu erkennen ist:

- Ohne Beobachtung wird nur sehr wenig umgelagert, und das ohne Präferenz für einen Ort.
- Mit Beobachtung wird viel mehr umgelagert, und zwar nur an neue Orte.



Weitere Tests

- Alle Tiere in dieser Testgruppe hatten schon die Erfahrung gemacht, gelagertes Futter von Artgenossen zu plündern.

Eine andere Gruppe, die diese Erfahrung nicht hatte, verhielt sich dagegen komplett indifferent gegenüber Beobachtung; ohne eigene Plünderungserfahrung witterten sie keine Gefahr, geplündert zu werden.

- In einem weiteren Test wurden die Tiere während der Lagerung zum Teil beobachtet, und zum Teil nicht. In der Folge lagerten sie fast nur solche Larven um, bei deren Speicherung sie unter Beobachtung standen.

Diese weiteren Tests bestärken die Interpretation, dass das Umlagern eine Aktion ist, die das Plündern verhindern soll.

Kritik am Experiment

Die Tabelle zeigt einen Auszug aus der Statistik. "Recovery Accuracy" ist die Anzahl der benötigten Pickversuche, bis ein erstes Lager aufgedeckt wurde.

Es gibt 14 Lagerstätten zur Auswahl. Verglichen mit der Anzahl der gelagerten Larven, ist man versucht, auf ein zufälliges Picken der Vögel zu schliessen. Clayton [5] hierzu:

"But why do the jays not go straight for the caches? I don't know. It could be because their memory is poor but it could equally be because they are searching for suitable sites for moving their caches, given that in this case they sometime move caches to new places, or just generally exploring the cache sites."

Behaviour	Observed	In private
No. cached		
Davis	8.19 ± 1.55	4.71 ± 0.81
Cambridge	10.48 ± 3.43	9.10 ± 3.05
No. recovered		
Davis	4.61 ± 0.93	3.95 ± 0.84
Cambridge	5.38 ± 1.56	4.19 ± 1.10
Recovery accuracy*		
Davis	2.21 ± 0.46	3.21 ± 1.01
Cambridge	3.07 ± 0.92	1.52 ± 0.24
No. re-cached		
Davis	2.19 ± 0.68	0.57 ± 0.32
Cambridge	2.74 ± 1.01	0.36 ± 0.19

Vergleich mit Primaten [3]

Ausser beobachteten Verhaltensweisen in Zusammenhang mit Nahrungsspeicherung ist auch bekannt, dass manche Rabenvögel einfache Arten von Werkzeugen benutzen.

Auch von Primaten ist kognitives Verhalten bekannt, die anatomischen Voraussetzungen im Gehirn sind jedoch sehr unterschiedlich. Somit ein Phänomen von konvergenter Evolution.

Zusammenfassung

- Die Westlichen Buschhäher können sich an Ort, Inhalt und Zeit ihrer Futterlagerung erinnern - episodentartiges Gedächtnis.
- Sie können sich ebenfalls daran erinnern, ob sie von einem Artgenossen beobachtet wurden.
- Trotz starker anatomischer und evolutionärer Unterschiede ähneln die Verhaltensweisen denen von Primaten.

zur Diskussion

- Inwiefern ist das episodentartige Gedächtnis der Rabenvögel als Kognition zu betrachten?
- Bilden wir uns die konvergente Evolution zwischen Vögeln und Primaten nur ein, da wir keine andere Form der Kognition (er)kennen?
- Beim Menschen findet Kognition zum grossen Teil über (gedankliche) Sprache statt.
Wie funktioniert Kognition somit im Tierreich?

- [1] Nicola S. Clayton, Anthony Dickinson, *Episodic-like memory during cache recovery by scrub jays*, Nature 395, 272-274
- [2] Nathan J. Emery, Nicola S. Clayton, *Effects of experience and social context on prospective caching strategies by scrub jays*, Nature 414, 443-446
- [3] Nathan J. Emery, Nicola S. Clayton, *The Mentality of Crows: Convergent Evolution of Intelligence in Corvids and Apes*, Science 306, 1903-1907
- [4] Nicola S. Clayton, Timothy J. Bussey, Nathan J. Emery, Anthony Dickinson, *Prometheus to Proust: the case for behavioural criteria for 'mental time travel'*, Trends in Cognitive Sciences 7, 436-437
- [5] Nicola S. Clayton, private communication.