

Sonderdruck aus

„BIOLOGISCHES ZENTRALBLATT“

Band 92 (1973), Heft 1

Herausgabe und Redaktion: H. Autrum, R. Harder, H. Stubbe

VEB GEORG THIEME, LEIPZIG

Quantitative und qualitative Analyse von Verhaltenssequenzen
mit Hilfe einer elektronischen Kleinrechenanlage –
demonstriert am Beispiel *Osmia rufa* (L.)

VON ARNIM TÖLKE

Quantitative und qualitative Analyse von Verhaltenssequenzen mit Hilfe einer elektronischen Kleinrechenanlage – demonstriert am Beispiel *Osmia rufa* (L.)¹⁾

VON ARNIM TÖLKE

Bereich Verhaltenswissenschaften, Sektion Biologie,
Humboldt-Universität zu Berlin

Mit 14 Abbildungen

Einleitung

Einige Tiere zeigen im Verhalten Unregelmäßigkeiten in ihrem Zeitablauf. Wiederholt wurde auf die Wichtigkeit der Analyse derartiger Verhaltensmuster hingewiesen (TODT 1968).

Besonders interessant sind unregelmäßig erscheinende Zeitverhalten, die sich periodisch in bestimmten Zeitabständen sequenzartig wiederholen. Lohnende Forschungsobjekte für Sequenzanalysen sind die Gesangsäußerungen einiger Vögel, besonders die der Amsel (*Turdus merula*) (TODT 1967, 1968, 1970).

Man geht bei der Analyse schrittweise vor. Zunächst wird versucht, herauszufinden, „... welche Komponenten jenes Wirkungsgefüge aufbauen...“ und in welchen Wechselbeziehungen diese Komponenten zueinander stehen (TODT 1968).

Die Schwierigkeiten, die die Ethologen dabei zu überwinden haben, ergeben sich „aus der Fülle der Bedingungen“, die „in das Verhalten eines Tieres eingehen“ (TEMBROCK 1968), und dem sich daraus ergebenden hohen Integrationscharakter.

Die zielstrebige Auswahl einer zweckmäßigen Methode bei dem Erforschen des „Wirkungsgefüges einer Verhaltensleistung“ (MITTELSTAEDT 1961, 1968, 1969, TODT 1968) gewinnt immer mehr an Bedeutung. Zu den grundsätzlichen Methoden der wissenschaftlichen Beobachtung und Beschreibung des Verhaltens und dem Experiment am tierischen Objekt ist die Modellmethode hinzugekommen. Der besondere Vorteil der Modellmethode besteht darin, daß sie erlaubt, „... biologische Erscheinungen außerhalb des biologischen Objektes zu studieren“ (STRASS 1963). Ausgangspunkt einer erfolgreichen Modellierung eines tierischen Verhaltens ist die genaue „gedankliche Analyse des biologischen Sachverhalts“ (STRASS 1963). Diese wiederum setzt voraus „... eine exakte Regi-

¹⁾ Mit Unterstützung von Herrn Prof. Dr. habil. G. TEMBROCK. Hierfür sei ihm an dieser Stelle sehr herzlich gedankt.

Die Heinrich-Hertz-Oberschule Berlin stellte großzügig ihre Kleinrechenanlage (SER 2d) für die Testung und die Abarbeitung der Programme zur Verfügung.

Dank gilt auch Herrn HORNUE, denn er führte die Reinzeichnung der umfangreichen Programmablaufpläne aus.

Die Programme und die Daten liegen im SER 2d-Code vor.

strierung von Daten, die vielfach erst über einen Computer jene Aussagen machen können, die der Forschung weiterhelfen“ (TEMBROCK 1968).

Auch die vorliegende Arbeit verfolgt dieses Ziel. Das Hauptanliegen bestand darin, eine sequenzanalytische Methode für Tiere mit jeweils zwei unterschiedlichen Aktivitätsrichtungen zu entwickeln und so zu verfeinern, daß mit ihr sowohl eine „Analyse auf breiter Front“ als auch eine „vertiefte Analyse“ erfolgen konnte (TODT 1968).

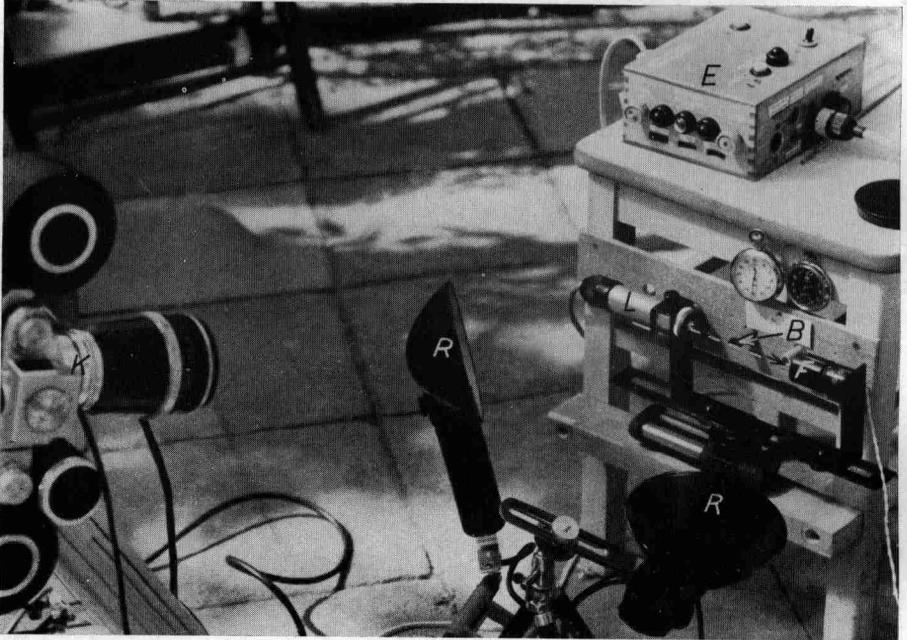


Abb. 1. Die automatische Registrieranlage besteht aus 2... 3 Bambusrohren, 2 Uhren, einer Lichtschranke (E) mit Lichtquelle (L) und Fotozelle (F) und einer automatisch auslösenden Kamera (K) in Verbindung mit einem Röhrenblitzgerät (R).

Die Kamera wird immer dann automatisch ausgelöst, wenn ein Insekt (B) den Lichtstrahl unterbricht

Die „Breitenanalyse“ setzte eine möglichst automatische Datengewinnung voraus, um eine Vielzahl von auswertbaren Daten zu gewinnen, während sich für den zweiten Schritt der Einsatz einer elektronischen Kleinrechenanlage anbot.

Dabei stand folgende Zielstellung im Vordergrund:

- Bei der durchzuführenden Sequenzanalyse sollten an einem *biologischen* Objekt mit Hilfe einer *technischen* Methode *biologische* Daten in Form von registrierten Zeitwerten automatisch gewonnen werden. Nach der erfolgten Analyse der biologischen Daten und deren Sequenz sollten Gesetzmäßigkeiten innerhalb des periodischen Verhaltens in Form von Algorithmen mathematisch formuliert werden. Dabei interessierte besonders die Frage, ob mit Hilfe einer als Zeitalgorithmus mathematisch definierten Se-

- quenz das zum Zeitpunkt der Registrierung abgelaufene und in Form von Uhrzeit registrierte Zeitverhalten exakt und unabhängig von der visuellen Beobachtung nachträglich durch den Rechner interpretiert werden konnte.
- Die Auswertung der registrierten Daten sollte mit Hilfe einer Klein-EDVA erfolgen.
 - Die für die EDVA zu entwickelnden Programme müßten so aufgebaut sein, daß sie unabhängig von der analysierten Tierart als Prinziplösung (Software-Programm) auch auf andere Tierarten bei gleicher Methode anwendbar sind.

1. *Material und Methode*

1.1. Automatische Zeitregistrierung mit Hilfe einer Lichtschranke und einer automatischen Kamera

Für die Gewinnung von Aktivitätszeiten wurde die von TÖLKE (1967, 1968, 1969, 1970, 1972) beschriebene Anlage benutzt. Eine elektronische Lichtschranke sperrt die Ein- und Ausgangsöff-

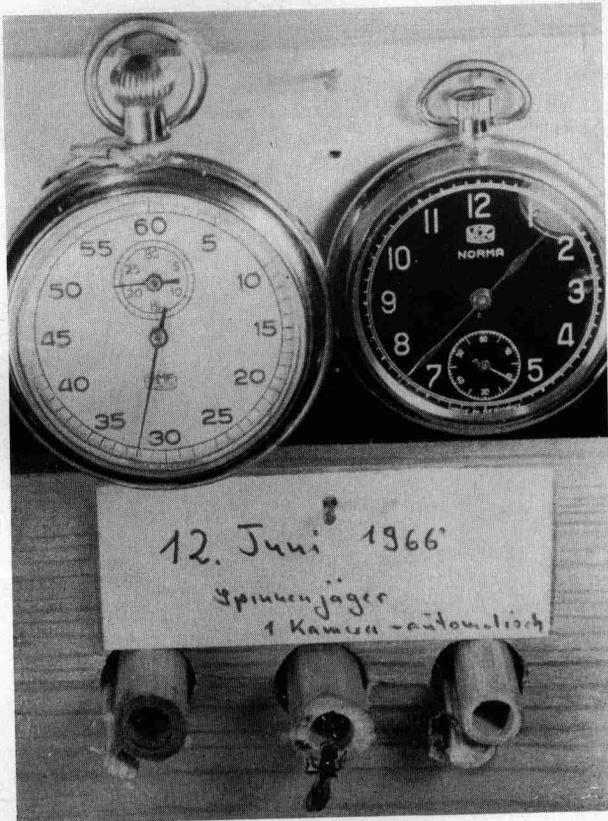


Abb. 2. Diesen Bildausschnitt erfaßt die Kamera. Eine einfliegende *Trypoxylon figulis* löste automatisch die Kamera aus. Nachträglich kann ohne Schwierigkeit die während der Aktivität vorliegende Uhrzeit und die Aktivitätsrichtung analysiert werden

nung des Brutplatzes (2-3 Bambusröhren) eines solitär lebenden Tieres. Beim Betreten oder Verlassen dieses „Registrierpunktes“ unterbricht der Lichtstrahl und verändert dadurch letzten Endes den Schaltzustand eines Relais vorübergehend. Die Lichtschranke verfügt über eine größtmögliche Schaltempfindlichkeit, so daß auch Insekten den erforderlichen Schaltzustand weitestgehend sicher auslösen. Relaiskontakte lösen das Schalten einer automatischen Kamera vom Typ Praktina aus. Die Kamera ist mit einem Aufzug-Elektromotor, Magnetauslöser, Filmmagazin für 450 Bilder und einem Röhrenblitzgerät gekoppelt (Abb. 1).

In unmittelbarer Nähe der mittels Lichtstrahls gesperrten Öffnung befinden sich eine normale Taschenuhr und eine Stoppuhr. Der Bildausschnitt und der Abbildungsmaßstab werden so gewählt, daß im Schaltaugenblick sowohl die gesperrte Öffnung als auch die beiden Uhren von der Kamera bildmäßig erfaßt werden. Unmittelbar nach der Bildauslösung wird die automatische Kamera für eine erneute Aufnahme gespannt. Mit Hilfe der Kamera wird jede Aktivität am Registrierpunkt automatisch bildmäßig erfaßt. Nach der Filmentwicklung können die jeweiligen Uhrzeiten in Stunden, Minuten, Sekunden mit Hilfe eines Stereomikroskopes aus dem Bild genau abgelesen und protokolliert werden (Abb. 2).

Durch die Beleuchtung mittels eines Röhrenblitzgerätes entstehen in jedem Fall – auch bei sehr schneller Tierbewegung – Bilder von gestochener Schärfe. Da zusätzlich – bedingt durch die Anordnung der Lichtschranke – sich das Tier im Schaltaugenblick immer an der gleichen Stelle befindet, kann aus dem Bild auch die zum Registrierzeitpunkt vorhandene Aktivitätsrichtung eindeutig interpretiert werden, auch dann, wenn das Tier beim Betreten oder Verlassen der Öffnung nur immer eine Körperrichtung einhält (Abb. 3).

Mit Hilfe einer Mikroleuchte des Stereomikroskops SM XX, dessen Lichtstrahl in das Rohr hineinleuchtet, ist zu jeder Zeit eine genaue visuelle Beobachtung des Verhaltens des Insekts auch im Innern des Rohres bzw. in der jeweiligen Brutzelle möglich.

Die Anlage befand sich unter einem Glasdach in einer windgeschützten Hausecke, deren zwei Seiten völlig offen waren.

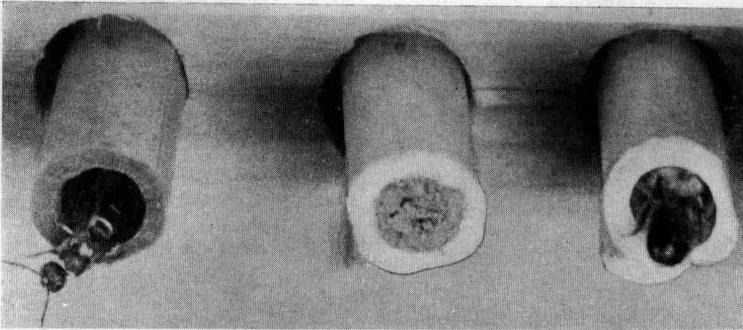


Abb. 3. Ohne Schwierigkeit läßt sich bei entsprechender Vergrößerung die zum Registrierpunkt vorhandene Aktivitätsrichtung eindeutig interpretieren. Linkes Rohr: ausfliegende *Symmorphus crassicornis*, rechtes Rohr: einfliegende *Osmia rufa*. Das mittlere Rohr wurde einige Phasen vorher von *Osmia rufa* verschlossen

2. Die Gewinnung der biologischen Daten (Aktivitätszeiten)

2.1. *Osmia rufa* – geeignetes Tier für eine Sequenzanalyse

Bei der Auswahl eines geeigneten Tieres für eine Sequenzanalyse unter Berücksichtigung der anzuwendenden Methode zur Gewinnung der Aktivitätszeiten kamen für die gewählte Anordnung der Lichtschranke vor Bambusröhren

nur solitäre Hymenopteren in Frage. Dabei war es im Grunde für die gesetzte Zielstellung gleichgültig, um welche Art es sich dabei handelte. Als wesentliche Bedingung mußte allerdings gefordert werden, daß sich im Gesamtverhalten bestimmte Verhaltenseinheiten periodisch mehrmals wiederholen, um genügend vergleichbare gleichartige Daten registrieren zu können.

Diese Bedingungen erfüllen alle Arten von solitären Hymenopteren, soweit sie mehrere Brutzellen hintereinander in einer Röhre anlegen. Praktisch ist man natürlich darauf angewiesen, welche Arten die Bambusröhren der Registrieranlage in dem gewählten Territorium zum Anlegen von Brutzellen benutzen.

Im Zeitraum von 1964 ... 1970 zogen folgende Hymenopteren in die Anlage (Zahl gibt die Anzahl der Individuen im betreffenden Jahr an):

Art	Jahr						
	1964	1965	1966	1967	1968	1969	1970
<i>Symmorphus crassicornis</i>	1	1	1	1	1	1	4
<i>Osmia rufa</i>			1		1	1	
<i>Trypoxylon figulis</i>			1				1
<i>Prosopis spez.</i>				1			1

Trypoxylon figulis wurde ausgeschieden, weil sie gleichzeitig in 2 Röhren in offensichtlich unregelmäßiger Abfolge Spinnen eintrug.

Die kleine Maskenbiene (*Prosopis spez.*) gab durch ihre Kleinheit nicht genug Körperschatten für eine ordnungsgemäße automatische Registrierung.

Symmorphus crassicornis wurde in ihrem Verhalten während des Bauverhaltens und während der Eiablage durch das Licht des Röhrenblitzgerätes merklich gestört.

Osmia rufa ließ sich dagegen durch die angewandte Technik nicht stören. Ihre relative Größe führte zur sicheren Auslösung der Lichtschranke.

Die beschriebene Methode bildete die Grundlage für die Gewinnung von Aktivitätszeiten der Lehmbiene *Osmia rufa* (L.) im Jahre 1966. Die dabei automatisch gewonnenen 1320 Aktivitäten (Ein- und Ausflüge) wurden im Rahmen der vorliegenden Arbeit ausgewertet. 1969 erfolgte die Zeitregistrierung ausschließlich durch Sicht und übliche Protokollführung.

Hierdurch wurden 680 Zeitregistrierungen gewonnen, wobei besonders darauf Wert gelegt wurde, möglichst viele Eiablagen direkt zu beobachten und zeitlich zu erfassen.

2.2. Überblick über die Brutbiologie der Mauerbiene *Osmia rufa*

Osmia rufa gehört zur Überfamilie Apoidea, Genus *Osmia*, Subgenus *Osmia* (SINHA 1958, dort weitere Literatur zur Systematik). Sie gilt als sehr anpassungsfähig in bezug auf die Auswahl ihrer Neströhren, auf die schon RUDOW (1905) hinwies.

Sie lebt solitär und legt in natürlichen und künstlichen Blindröhren mehrere Brutzellen an. Die Zelltrennung innerhalb des Rohres erfolgt mit Hilfe von Lehm, der zu „sauber geglätteten Lehmwänden“ verarbeitet wird (MÜLLER 1907).

Die jeweils mit Blütenstaub zu füllende Zelle wird – wie eigene Beobachtungen bestätigen – noch vor Eintragen der ersten Blütenstaubtracht mit einer „Basiswand“ vom Gesamtrohr abgegrenzt. Diese Verhaltensweise wird auch schon von RUDOW (1905) angedeutet. Die Höhe dieser Basiswand richtet sich nach dem Innendurchmesser der Röhre. Bei sehr engen Röhren besteht die Basiswand lediglich aus einem niedrigen Wall. Bei weiten Röhren wird dagegen die Basiswand als deutlich abgrenzende Mauer aufgebaut, deren Höhe offensichtlich vom Gesamtinnendurchmesser der Röhre abhängig ist. In jedem Fall bleibt aber zur Zelle hin eine Öffnung, deren Durchmesser mit der Größe der jeweiligen Biene korreliert ($\varnothing \approx 6$ mm).

Die 1966 und 1969 von *Osmia rufa* in der beschriebenen Anlage benutzten Bambusröhren hatten unterschiedliche Röhrendurchmesser:

Bambusrohr mit größtem Durchmesser: 13 mm

Bambusrohr mit kleinstem Durchmesser: 8 mm.

Das Bauen einer Basiswand muß als Verhaltenssyndrom aufgefaßt werden, da es offensichtlich aus „... phänomenologisch nicht mehr zerlegbarer Verhaltens-einheit besteht“ (TEMBROCK 1955). Dieses Bauverhalten, einmal begonnen, wird in jedem Fall zu Ende geführt.

Nach Fertigstellen der Basiswand wird Blütenstaub in die deutlich abgegrenzte Zelle eingetragen.

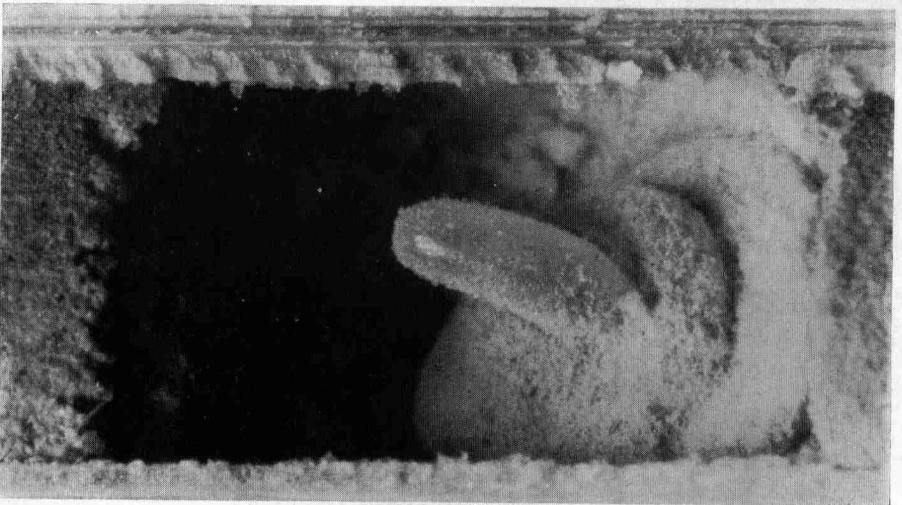


Abb. 4. Das im oberen Teil geöffnete Bambusrohr läßt deutlich eine Brutzelle von *Osmia rufa* erkennen. Das Ei steckt in dem schräg geschütteten Blütenstaub, und zwar in dem durchfeuchteten Teil

Es wird Tracht für Tracht eingetragen, bis wahrscheinlich eine beendende Situation (consummatory situation) eintritt, die zu einer Eiablage führt. Diese Eiablage erfolgt in der Regel zwischen der 20. und 30. Tracht.

Das Ei steckt in dem schräg geschütteten Blütenstaub, und zwar in dem durchfeuchteten Teil (s. auch MÜLLER 1907) und läßt sich bei entsprechender künstlicher Beleuchtung relativ gut erkennen (Abb. 4).

Unmittelbar nach der Eiablage wird die Zelle verschlossen. Dabei wird die Öffnung zur Brutzelle in 1 ... 3 Anflügen mit Lehm verkleinert und schließlich ganz verschlossen.

Dann verstärkt *Osmia rufa* die gesamte Wand mit weiterem Lehm, der in mehreren Anflügen herantransportiert wird, und glättet ein oder mehrere Male. Ohne sichtbare Verhaltensabgrenzung wird schließlich eine neue Basiswand gebaut, die damit wiederum eine neue Zelle noch vor dem Einbringen der ersten Tracht abgrenzt, in die dann anschließend die Biene Blütenstaub einträgt. So folgt Zelle auf Zelle, bis schließlich *Osmia rufa* das Rohr endgültig verschließt und ein neues Rohr zum Anlegen weiterer Brutzellen aufsucht.

Tabelle 1. Übersicht über die von *Osmia rufa* 1966 und 1969 angelegten Brutzellen in Bambusröhren

Bauzeit	Rohr-Nr.	Anzahl der Brutzellen	Rohrtiefe	Rohr- \varnothing
?, ... 11.5.66	1	12 (1 ... 12)	200 mm	8 mm
12.5. ... 16.5.66	2	9 (13 ... 21)	155 mm	8 mm
16.5. ... 22.5.66	3	9 (22 ... 30)	182 mm	8 mm
23.5. ... 30.5.66	4	4 (31 ... 34)	205 mm	8 mm
26.5. ... 8.6.69	1	9 (1 ... 9)	137 mm	13 mm
8.6. ... 15.6.69	2	12 (10 ... 21)	165 mm	10 mm
17.6. ... 19.6.69	3	4 (22 ... 25)	155 mm	8 mm

2.3. Gewinnung der Aktivitätszeiten (Uhrzeiten) von *Osmia rufa*

Die Lichtschranke löste jedesmal eine Fotokamera aus, wenn *Osmia rufa* das betreffende Bambusrohr betrat oder verließ. Da bei der Bildaufnahme sowohl die Rohröffnung als auch die Uhr fotografiert wurde, war bei der späteren Analyse der Bilder die genaue Uhrzeit in Stunden, Minuten und Sekunden und die Aktivitätsrichtung zu erkennen.

Die eigentliche Auswertung der entwickelten Filme erfolgte zu einem späteren Zeitpunkt mit Hilfe eines Stereomikroskops. Dabei wurde die genaue Uhrzeit (Std., Min., Sek.) und die Aktivitätsrichtung abgelesen und in einem Protokoll festgehalten. Die zu Einflügen gehörigen Uhrzeiten erhielten ein negatives Vorzeichen.

Parallel zu der Erfassung der Aktivitätszeiten aus den Filmbildern wurden zur Kontrolle Aufzeichnungen mit einbezogen, die während der Beobachtung der Aktivitätsperiode am Rohr angefertigt wurden.

2.4. Gewinnung der EDVA-gerechten Daten

Die beschriebene Methode sicherte die spätere Umwandlung der zeitlich erfaßten Verhaltensphasen in entsprechende digitale Daten und fungierte somit als Bindeglied zwischen biologischem Verhalten und analytischer Arbeit einer entsprechend programmierten elektronischen Rechanlage (Grundmethode).

Zu diesem Zweck wurden die im Protokoll mit Vorzeichen versehenen Uhrzeiten (Aktivitätszeiten) mit Hilfe eines Datenerfassungsgerätes abgelocht, und zwar jede einzelne Zeit getrennt durch Wortende.

Als Ergebnis entsteht ein *Datenband*, das alle Aktivitätszeiten in Form von Uhrzeiten und die jeweilige dazugehörige Aktivitätsrichtung in Form von negativen oder fehlenden Vorzeichen (pos.) enthält.

Durch diese Verfahrensweise liegen jetzt die zeitlich erfaßten Verhaltensphasen einschließlich der Aktivitätsrichtung EDVA-gerecht vor, d.h., die elektronische Datenverarbeitungsanlage kann die Daten bei entsprechender Programmierung richtig interpretieren.

3. Die Programmierungsschritte zur Analyse der Sequenzen

3.1. Berechnung der Zeitdifferenzen und wechselseitige Quotientenbildung

Aus Erfahrungen, die an Hand einer früheren Arbeit gesammelt werden konnten, ergab sich für eine Analyse die Notwendigkeit, die registrierten Uhrzeiten so umzurechnen, daß die einzelnen Verhaltensphasen in Form von Zeitintervallen in einer direkt vergleichbaren Zeit vorliegen.

Als vergleichbare Zeiteinheit erfolgte die Umrechnung der Uhrzeiten in Sekunden, im weiteren abgekürzt als Skw (Sekundenwert). Dadurch bestand die Möglichkeit, die zwischen den registrierten Uhrzeiten liegenden Zeitdifferenzen ebenfalls in Sekunden zu errechnen.

Die Zeitdifferenz gibt die Länge einer Verhaltensphase an und wird deshalb als Phasenzeitwert (Phzw) bezeichnet. Phzw ist demnach die absolute Zeit – ausgedrückt in Sekunden –, die als Zeitdifferenz zwischen den registrierten Zeitpunkten auftritt. Da die Registrierung der Zeit sowohl beim Betreten (Einflug) als auch beim Verlassen (Ausflug) unmittelbar an der Öffnung erfolgte, läßt sich zweckmäßigerweise zwischen einem Innenphasenzeitwert (I/Phzw) und einem Außenphasenzeitwert (A/Phzw) unterscheiden. Die rechentechnischen Unterscheidungen für die EDVA erfolgen wiederum mit Hilfe von mathematischen Vorzeichen.

A/Phzw = neg. Vorzeichen

I/Phzw = pos. Vorzeichen

Phasenzeitwerte unterscheiden sich somit vom definierten Zeitintervall (MITTELSTAEDT 1961) durch die eindeutige Zuordnung einer Aktivitätsrichtung.

Für eine qualitative und quantitative Analyse der registrierten biologischen Daten wurden zusätzlich Quotienten berechnet (s. auch HASSENSTEIN und REICHERT 1956). Diese Quotienten entstehen durch die Division benachbarter

Phasenzeitwerte. Um den gesamten Komplex einer eventuellen vorhandenen Sequenz analytisch zu erfassen, werden sowohl unterschiedliche aufeinanderfolgende Phzw-Arten als auch gleichartige aufeinanderfolgende Phzw dieser Division unterzogen. Das Programm Nr. 1 berechnet 4 unterschiedliche Quotienten (Quotient 1 ... 4)

$$\begin{aligned} A_1/\text{Phzw}: A_2/\text{Phzw} &= 1. \text{ Quotient (pos. Vorzeichen)} \\ I_1/\text{Phzw}: A_2/\text{Phzw} &= 2. \text{ Quotient (neg. Vorzeichen)} \\ A_2/\text{Phzw}: I_2/\text{Phzw} &= 3. \text{ Quotient (neg. Vorzeichen)} \\ I_1/\text{Phzw}: I_2/\text{Phzw} &= 4. \text{ Quotient (pos. Vorzeichen)}. \end{aligned}$$

Die jeweiligen Fußzeichen geben die Reihenfolge der gleichartigen oder unterschiedlichen Phzw an. Bedingt durch die im Programm gewählten Zuordnungen der beiden jeweiligen Phasenzeitwerte als Dividend und Divisor zeigen Quotienten $> 1,0$ sinkende Phasenzeitwerttendenzen an, d.h. der nachfolgende Phasenzeitwert (Zeitdifferenz zwischen den registrierten Zeitpunkten) besitzt einen kleineren Wert als der vorhergehende.

Quotienten $< 1,0$ zeigen dagegen steigende Phasenzeitwerttendenz an. Aus der Wertgröße des jeweiligen Quotienten ist somit die zwischen zwei benachbarten Phasenzeitwerten vorhandene absolute Phasenzeitwerttendenz – sinkend oder steigend – (qualitatives Kriterium) als auch deren Tendenzstärke (quantitatives Kriterium) direkt ablesbar.

Um eine umfassende Analyse vorzubereiten, druckte die EDVA mit Hilfe des Programms Nr. 1 unmittelbar nach den durchgeführten Berechnungen alle eingegebenen und neu berechneten Werte in übersichtlicher Form (EDV-Protokoll). Gleichartige Werte stehen dabei untereinander.

Verbindet man zwei verschiedenartige, aber aufeinanderfolgende Phzw-Werte mit einer gedachten Linie, so schneidet man den jeweils zugehörigen Phasenzeitwertquotienten ($A_1 \rightarrow I_1 = 3. \text{ Quotient}$; $I_1 \rightarrow A_2 = 2. \text{ Quotient}$). Beide

Nr.	Uhrzeit	Skw	A/Phzw	1. Qu.	2. Qu.	3. Qu.	4. Qu.	I/Phzw
8	8 41 57	31317-						73
9	8 43 10	31390	686-	0,82	0,11-			
10	8 54 36	32076-				7,80-	0,83	88
11	8 56 4	32164	601-	1,14	0,15-			
12	9 6 5	32765-				3,16-	0,46	190
13	9 9 15	32955	84-	7,15	2,26-			
14	9 10 39	33039-				1,68-	3,80	50
15	9 11 29	33089	97-	0,87	0,52-			
16	9 13 06	33186-						

liegen zur Unterscheidung von den beiden anderen Quotienten als negative Werte vor. Durch diese Druckanordnung werden alle Werte leicht lesbar. Neben dem schon beschriebenen Druck wird ein „erweitertes Datenband“ ausgestanzt. Es bildet die Grundlage für die eigentliche Sequenzanalyse.

Das erweiterte Datenband enthält jeweils blockweise Daten in folgender Reihenfolge:

Datum als Komplex \oplus^1) Kontrollnummer \oplus Stunde \oplus Minute \oplus Sekunde \oplus Sekundenwert \oplus 1. oder 3. Quotient mit 2 Kommastellen \oplus 2. oder 4. Quotient mit 2 Kommastellen \oplus Phasenzzeitwert A oder I.

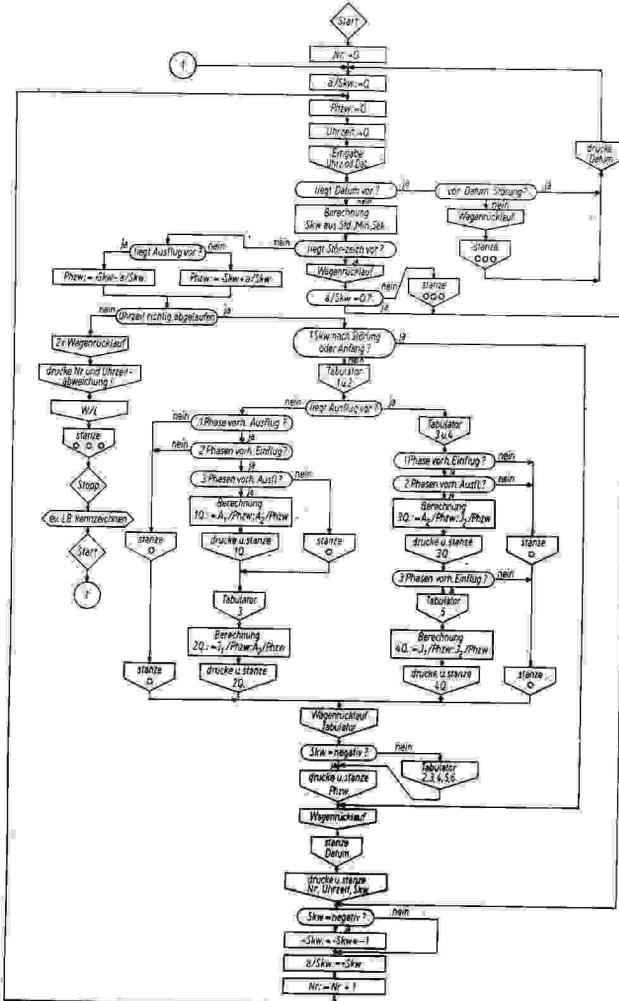


Abb. 5. Problemorientierter Ablaufplan für Programm Nr. 1

¹⁾ \oplus = Wortende

Alle weiteren eventuell für die Arbeit mit diesem Programm notwendigen Erläuterungen sind in dem Programm bzw. in der technologischen Arbeitsanweisung (TAA) einzusehen (Abb. 5).²⁾

3.2. Interpretation der im EDV-Protokoll vorliegenden Datenkomplexe und Kriterien zur mathematischen Formulierung der Sequenzalgorithmen

Grundlage für die weitere Analyse des Verhaltens von *Osmia rufa* waren in diesem Stadium ausschließlich die umfangreichen Daten des EDV-Protokolls (Drucktabelle mit Hilfe des 1. Programmes) und die Notizen über das Verhalten bei ganz bestimmten Uhrzeiten, d.h., es wurde eine Synchronisation beider Protokolle durchgeführt, die ohne Schwierigkeiten gelang. Sie war die unerläßliche Voraussetzung für die weitere Analyse.

Es wurde als Arbeitsthese angenommen, daß an Umschlagpunkten des Verhaltens charakteristische Phasenzeitwertquotienten auftreten müßten.

Es lag nahe, einen derartigen Verhaltensumschlag während der Eiablage zu vermuten. Da eine Reihe von Eiablagen in Form von Uhrzeiten durch eindeutige Beobachtungen auch im EDV-Protokoll wieder herausgesucht werden konnten, war es möglich, die entsprechenden Phasenzeitwerte mit deren Quotienten aus dem EDV-Protokoll herauszulösen und tabellarisch zusammenzustellen.

Dabei zeigte sich für gleichartige Verhaltensabläufe weitestgehende Übereinstimmung der Quotienten im Rahmen einer bestimmten Schwankungsbreite. Da bei *Osmia rufa* die Eiablage erst erfolgt, wenn die Zelle mit Blütenstaub gefüllt ist, mußten alle Phasen, die vor der so interpretierten Eiablage auftraten, sogenannte Trachtphasen sein.

Vor der Eiablage benötigt *Osmia rufa* für das Einlagern einer Blüentracht jedesmal eine relativ kurze Zeit. Das Einsammeln der Tracht erfolgt dagegen immer in relativ langer Zeit. Daraus ergab sich jeweils im Zeitverhältnis I/Phzw: A/Phzw ein 2. Quotient mit dem Wert $< 1,0$.

Nach der Eiablage wird zum Schließen der Basiswand Lehm benötigt. Die eigentliche Eiablage beansprucht bei *Osmia rufa* aber weniger Zeit als das nachfolgende Holen des ersten Lehms. Daher erscheint jetzt als 2. Quotient zwischen „Eiablage“ und 1. Lehmtracht ein Wert $> 1,0$. Diese schlagartig auftretende und eindeutig formulierbare Änderung des 2. Quotienten (siehe Drucktabelle 0,15- und 2,26- als Beispiel) wurde als Ausgangspunkt für eine mathematisch zu formulierende Sequenz „Eiablage“ benutzt. Durch diese Anhaltspunkte gelang schließlich die Interpretation von ganzen Datenkomplexen (Phzw mit Quotienten) an wesentlichen Stellen des Gesamtverhaltens (z.B. Eiablage). Es zeigte sich, daß auch an anderen Umschlagpunkten des Verhaltens immer charakteristische Phasenzeitwertquotienten auftraten, die ihrerseits wiederum zum Entschlüsseln weiterer gleichartiger nicht direkt beobachteter Verhaltensabschnitte dienten.

Bei den entschlüsselten Verhaltensumschlägen gelang es mit Hilfe der Quotienten, diese in Form von Sequenzalgorithmen mathematisch zu formulieren.

²⁾ Diese befinden sich im Bereich Verhaltenswissenschaften, Sektion Biologie der Humboldt-Universität Berlin.

Die so formulierten Sequenzen ergaben die Voraussetzung für die Programmierung der EDVA (Programm Nr. 2) mit dem Ziel, weitere noch nicht erkannte Verhaltensumschläge herauszufinden und die gefundenen Algorithmen weiter zu präzisieren.

Für die Kontrolle der Richtigkeit der qualitativ und quantitativ formulierten Sequenzalgorithmen dienten drei Bewertungskriterien:

- Übereinstimmung der von der EDVA ausgewählten und zugeordneten Sequenz mit dem direkt beobachteten abgelaufenen Verhalten.
- Die Einhaltung der logischen Abfolge der Verhaltensumschläge entsprechend dem natürlichen Ablauf des Brutverhaltens (Eintragen von Blütenstaub - Eiablage - Bauen einer Wand - Glättung der Wand - Bauen einer Basiswand - Eintragen von Tracht in nächste Brutzelle - usw.).
- Zeitlicher Abstand zwischen den einzelnen Eiablagen, da zum Füllen einer Brutzelle mit Blütenstaub mindestens mehrere Stunden vergehen.

Besonders auffällig war eine Phase, die während des Schließens der Wand mindestens einmal auftrat. Diese Phase fiel schon während der direkten Beobachtung am Rohr - ganz besonders 1969 - auf. *Osmia rufa* glättet dann intensiv und für längere Zeit die jeweilige Wand mit Hilfe der Mandibel über die gesamte Fläche. Dabei entstehen deutlich hörbare Kratzlaute. Diese Phase wird deshalb als „Glättungsphase“ bezeichnet.

Die Phasenzwertquotienten erreichen bei der Glättungsphase charakteristische Werte, die deshalb ebenfalls mit Hilfe von Quotienten als Sequenz definiert werden können. Diese markant auftretende „Sequenz Glättung“ ist für die Analyse sehr wertvoll, da sie entsprechend dem natürlichen Verhaltensablauf nur zwischen einer Eiablage und der 1. Tracht auftreten kann und somit ein zusätzliches Bewertungskriterium bildet.

Bei der weiteren Analyse derjenigen registrierten Werte, die ohne zusätzliche Beobachtung gewonnen wurden, war damit der Vergleich mit den analysierten Sequenzalgorithmen und deren Abfolge ein entscheidendes Kriterium für die weitere Analyse aller vorliegenden Daten geworden.

3.3. EDV-Programm zur Interpretation von Verhaltenssequenzen von *Osmia rufa* bei gleichzeitiger Zwischenauswertung (Programm Nr. 2)

Das 2. EDV-Programm hatte die Aufgabe, bei Durchlauf der gesamten erweiterten Daten zu kontrollieren, ob mit Hilfe der formulierten und entsprechend programmierten Sequenzalgorithmen eine richtige Interpretation des in Form von Uhrzeiten registrierten Gesamtverhaltens von *Osmia rufa* möglich ist bzw. lückenlos erfolgen kann.

Mit dem EDV-Programm Nr. 2 konnten als Ergebnis des Rechnerdurchlaufes schließlich im Zeitverhalten von *Osmia rufa* (1966 und 1969) eindeutig drei Sequenzalgorithmen mit charakteristischen Quotienten und Phzw-Werten nachgewiesen werden, die in keinem Fall im Widerspruch zu den schon erwähnten Bewertungskriterien stehen.

Sequenzalgorithmus „Eiablage“: (Abb. 6)

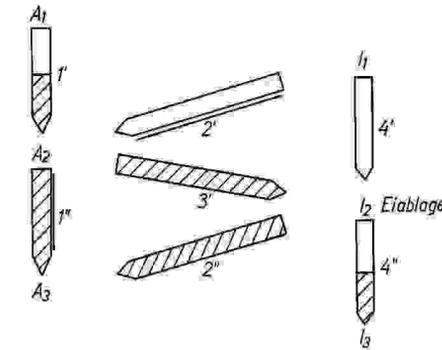
- 1' Phasenzeitwertquotient ($A_1/\text{Phzw} : A_2/\text{Phzw}$) $> 0,45$
- 2' Phasenzeitwertquotient ($I_1/\text{Phzw} : A_2/\text{Phzw}$) $< 0,32$
- 3' Phasenzeitwertquotient ($A_2/\text{Phzw} : I_2/\text{Phzw}$) $\geq 1,0$
- 4' Phasenzeitwertquotient ($I_1/\text{Phzw} : I_2/\text{Phzw}$) $> 0,30 < 0,80$
- 1'' Phasenzeitwertquotient ($A_2/\text{Phzw} : A_3/\text{Phzw}$) $> 1,99$
- 2'' Phasenzeitwertquotient ($I_2/\text{Phzw} : A_3/\text{Phzw}$) $> 1,0$
- 4'' Phasenzeitwertquotient ($I_2/\text{Phzw} : I_3/\text{Phzw}$) $> 0,73$

Sequenzalgorithmus „Blütentracht“: (Abb. 7)

- 2' Phasenzeitwertquotient ($I_1/\text{Phzw} : A_2/\text{Phzw}$) $< 1,00$
- $A_2/\text{Phasenzeitwert}$ > 155
- 3' Phasenzeitwertquotient ($A_2/\text{Phzw} : I_2/\text{Phzw}$) $> 1,00$
- 2'' Phasenzeitwertquotient ($I_2/\text{Phzw} : A_3/\text{Phzw}$) $< 0,82$
- $A_3/\text{Phasenzeitwert}$ > 126
- 3'' Phasenzeitwertquotient ($A_3/\text{Phzw} : I_3/\text{Phzw}$) $> 1,00$

Sequenzalgorithmus „Glättung“: (Abb. 8)

- $A_2/\text{Phasenzeitwert}$ > 44
- 3' Phasenzeitwertquotient ($A_2/\text{Phzw} : I_2/\text{Phzw}$) $< 1,00$
- 4' Phasenzeitwertquotient ($I_1/\text{Phzw} : I_2/\text{Phzw}$) $< 1,44$
- 2'' Phasenzeitwertquotient ($I_2/\text{Phzw} : A_3/\text{Phzw}$) $> 1,00$
- $A_3/\text{Phasenzeitwert}$ > 26
- 4'' Phasenzeitwertquotient ($I_2/\text{Phzw} : I_3/\text{Phzw}$) $> 1,00 < 10,00$.



- $A_{1...3}; I_{1...3}$ entsprechende Phzw
- steigende Zeitwerttendenz
- sinkende Zeitwerttendenz
- sehr stark
- variable Zeitwerttendenz

Abb. 6. Sequenzalgorithmus „Eiablage“

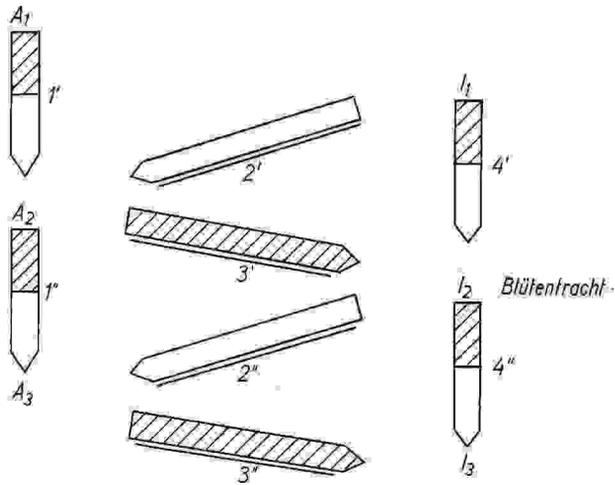


Abb. 7. Sequenzalgorithmus „Blütentracht“

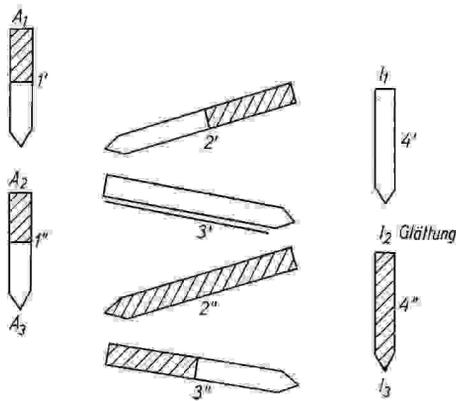


Abb. 8. Sequenzalgorithmus „Glätten“

Die Sicherheit, mit der die EDVA die Sequenzen herausortierte und mit Hilfe von Kennzeichen richtig interpretierte, ließ die Möglichkeit zu, gleichzeitig eine Gesamtauswertung bestimmter Verhaltensabschnitte mit zu programmieren.

Dies war jeweils möglich für das als einheitliches Verhaltenssyndrom aufzufassende Bauverhalten und für das aus vielen einzelnen Verhaltenssyndromen bestehende Trachtverhalten.

Das Bauverhalten wird durch die math. formulierte und in der EDVA programmierte Sequenz Eiablage begonnen und immer als geschlossenes Ganzes ohne Unterbrechung ausgeführt. Danach wird von *Osmia rufa* in der Regel sofort eine neue Zelle mit Blütenstaub gefüllt.

Da die 1. Tracht wiederum eindeutig als Sequenz mathematisch formuliert

vorliegt, können mit Hilfe von Programmreglern – innerhalb des Programms (im Programm z. B. „Tracht“ und „Regler“) – jedesmal von der Eiablage bis zur 1. Tracht alle zur Auswertung notwendigen Werte von der EDVA zwischengespeichert werden und beim Erkennen der 1. Tracht entsprechend umgerechnet und als einzeilige Zwischenauswertung ausgegeben werden (Abb. 9).

Ein Satz (erweiterter Datenband vom Programm Nr. 1) besteht jeweils aus folgenden Werten:

Datenart	1. Satz	2. Satz	3. Satz	4. Satz
Datum (komplex)	bei <19>	bei <29>	bei <39>	bei <49>
Nr.	<18>	<28>	<38>	<48>
Std.	positiv <17>	negativ <27>	positiv <37>	negativ <47>
Min.	positiv <16>	negativ <26>	positiv <36>	negativ <46>
Sek.	positiv <15>	negativ <25>	positiv <35>	negativ <45>
Skw.	positiv <14>	negativ <24>	positiv <34>	negativ <44>
Quotient	$\frac{1(+)}{A_1 \cdot A_2}$	$\frac{3(-)}{A_2 \cdot J_2}$	$\frac{1(+)}{A_2 \cdot A_3}$	$\frac{3(-)}{A_2 \cdot J_3}$
Quotient	$\frac{2(-)}{J_1 \cdot A_2}$	$\frac{4(+)}{J_1 \cdot J_2}$	$\frac{2(-)}{J_2 \cdot A_3}$	$\frac{4(+)}{J_2 \cdot J_3}$
Phzw.	$\frac{A_2}{(+)}$	$\frac{J_2}{(+)}$	$\frac{A_3}{(+)}$	$\frac{J_3}{(+)}$

Ab Speicherplätze und jeweilige Vorzeichen

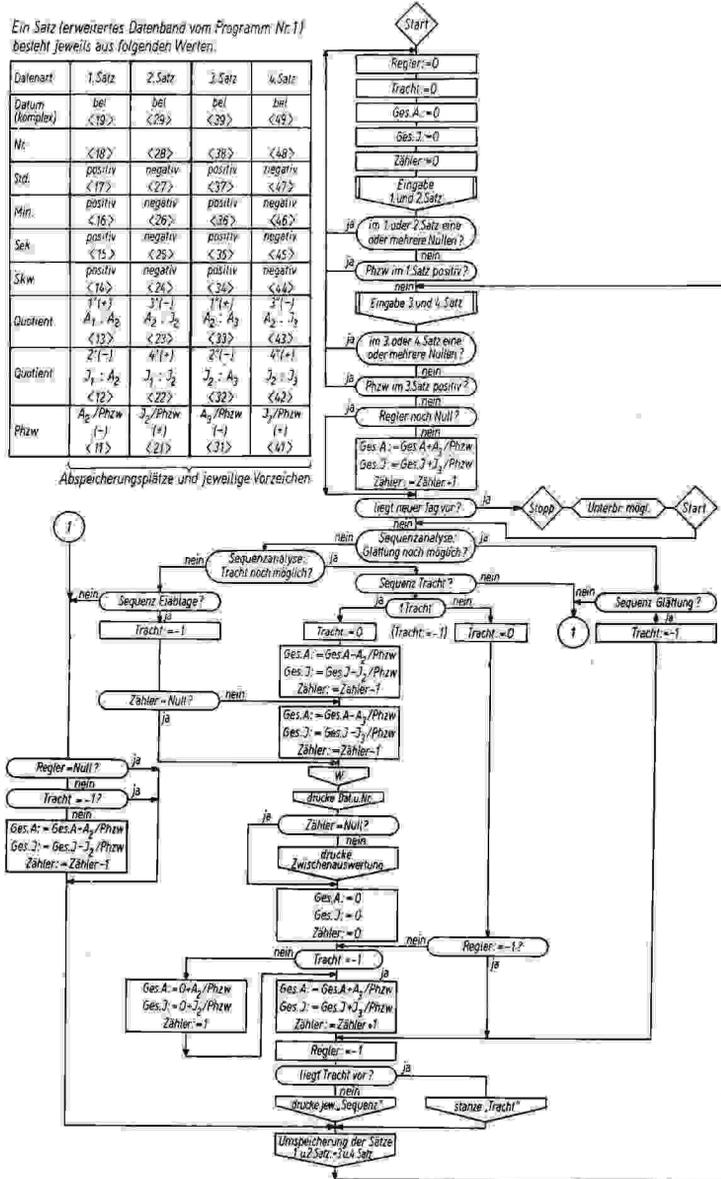


Abb. 9. Problemorientierter Ablaufplan für Programm Nr. 2

Wenn die EDVA an der Sequenz erkannte, daß eine Zelle geschlossen und eine Basiswand gebaut wurde, wurden von der EDVA folgende Werte ausgegeben:

Datum, Kontrollnummer der 1. Tracht, Gesamtbauzeit des Bauverhaltens in Sekunden, Durchschnittswert für jeweils eine Phase (Holen und Verarbeiten

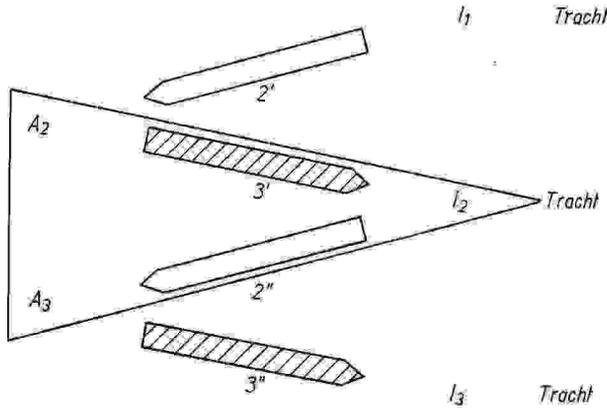


Abb. 10a. Erster Modellansatz für die zwischen den einzelnen Trachten auftretenden Phasenzeitwerttendenzen

des Lehmklumpens), Durchschnittszeit für das Holen von Lehm, Durchschnittszeit für das Verarbeiten des Lehms und Anzahl der Bauphasen.

Jede einzelne Tracht konnte als unabhängige Sequenz erfaßt werden und wurde dann, wenn sie der Rechner als solche interpretiert, getrennt gezählt.

Hin und wieder kam es vor, daß innerhalb des gesamten Trachtverhaltens Phasen auftraten, in denen keine Tracht eingebracht wurde. Diese Phasen unter-

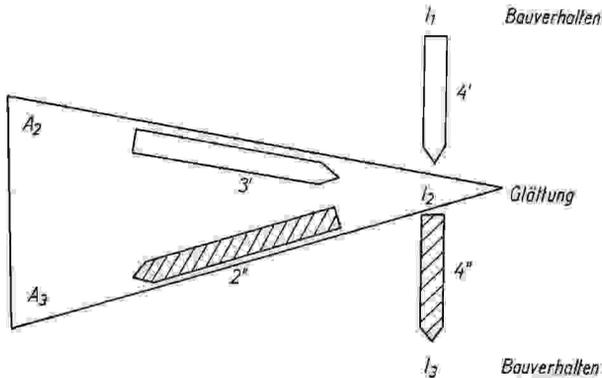


Abb. 10b. Erster Modellansatz für die während der Glättung auftretenden Phasenzeitwerttendenzen

schied die EDVA eindeutig von der Sequenz Blütentracht. Sie zählte dann diese Phasen nicht mit und speicherte auch die entsprechenden Werte nicht ab.

Die Zwischenauswertung erfolgt in dem Augenblick, wo eine Eiablage interpretiert wird. Noch vor der Ausgabe der entsprechenden Parameter der Eiablage wird vom Rechner die Zwischenauswertung in Form einer Zwischenzeile ausgegeben. Diese enthält folgende Angaben:

Datum, Kontrollnummer der Eiablage, Gesamtsammel- und Einlagerungszeit für die betreffende Zelle, Durchschnittszeit für jeweils eine Phase (Sammeln und Einlagern einer Blütentracht), Durchschnittszeit für das Sammeln von Blütenstaub, Durchschnittszeit für das Einlagern des Blütenstaubs, Anzahl der insgesamt eingelagerten Trachten.

Es gelang, jede registrierte einzelne Verhaltensphase von *Osmia rufa* entweder direkt über Sequenzalgorithmen oder indirekt durch die logische Abfolge des biologischen Verhaltens eindeutig von der EDVA mit Hilfe des Programms Nr. 2 zu interpretieren und ganze Verhaltenssyndrome im Komplex zu analysieren. Aus registrierten Uhrzeiten eines Brutverhaltens von *Osmia rufa* wurde erstmalig ohne Sichtkontrolle jede einzelne Verhaltensphase richtig mit Hilfe der EDVA interpretiert. Somit wurde indirekt der Beweis für die richtige Formulierung der drei Sequenzalgorithmen erbracht.

4. Erster Ansatz für eine Modellierung des Zeitverhaltens von *Osmia rufa*

Bei einem schematischen Vergleich aller formulierten Sequenzen mit ausschließlicher Berücksichtigung derjenigen Quotienten, die eine eindeutige Phasenzeitwerttendenz aufweisen, ergibt sich für das Zeitverhalten von *Osmia rufa* beim Anlegen von Brutzellen folgender Modellansatz (Abb. 10a-b):

Das Gemeinsame bei den zwei formulierten Sequenzalgorithmen besteht darin, daß sowohl der 3' Quotient als auch der 2'' Quotient in jedem Fall eine eindeutige Zeitwerttendenz aufweist. Unterschiede zwischen den Sequenzalgorithmen gibt es bei diesen Quotienten nur in der Richtung ihrer Zeitwerttendenz (sinkend oder steigend).

Als erste Stufe der Modellierung werden die innerhalb und zwischen den einzelnen Sequenzalgorithmen bestehenden zeitlichen Wechselbeziehungen dargestellt. Dies geschieht in der Weise, daß die zur Unterscheidung dienenden und den jeweiligen Sequenzalgorithmus charakterisierenden Quotienten in Form von symbolischen Zeitwerttendenzen zeichnerisch wiedergegeben werden.

Diese Quotienten sind sehr markant und als der zeitliche Ausdruck des jeweiligen Verhaltensumschlages zu werten.

Im analytischen Vergleich der drei unterschiedlichen Sequenzalgorithmen gewinnt man aus den Quotienten 3' und 2'' und den jeweils zugehörigen Phasenzeitwerten den Eindruck, als sei das Zeitverhalten an einer bestimmten Stelle des Verhaltens periodisch umgekippt (gegensinniges Zeitverhalten).

Dies geschieht dadurch, daß *Osmia rufa* ihre langen A/Phzw und kurzen I/Phzw, die im ständigen Wechsel während des Eintragens von Blütenstaub

Phase für Phase ablaufen, schlagartig in kurze A/Phzw und relativ lange I/Phzw beginnend mit der Eiablage verändert. Mit der Eiablage endet das Trachtverhalten. Dabei fungiert die Sequenz Eiablage mit ihren schlagartig veränderten Phasenzeitwerten mit hoher Wahrscheinlichkeit als Umschlagphase und leitet ein neues Verhalten ein (Bauverhalten).

Hiernach laufen mehrere Phasen ab, die in ihrem Zeitablauf in keinem Fall als eindeutige Sequenz formulierbar sind. Innerhalb dieses „Bauverhaltens“ erreicht die als Sequenzalgorithmus formulierbare Glättung einen extrem hohen I/Phzw, der in seiner absoluten Länge annähernd mit dem während der Sequenz Blütentracht auftretenden A/Phzw vergleichbar ist. Die A/Phzw der Blütentracht und die I/Phzw der Glättung bilden somit im Zeitverhalten entgegengesetzte Extremwerte. Nach der Glättungsphase wird eine neue Basiswand gebaut.

Die Zeitwerttendenz ist somit beim Trachtverhalten „von der Brutzelle weg“, beim Bauverhalten dagegen „zur Zelle hin“.

Da nach dem Bauen einer Zellwand – einschließlich dem Bauen einer Basiswand – wiederum Blütentracht folgt, müßte vor dem Beginn der Blütentracht das Zeitverhalten wieder entgegengesetzt umkippen, gewissermaßen als gegensinniges Zeitverhalten zur Eiablage, da wiederum ein neues Verhalten beginnt. Dieser Verhaltenswechsel tritt im Brutverhalten von *Osmia rufa* periodisch auf und kann deshalb als „periodisch wiederkehrendes gegensinniges Zeitverhalten“ postuliert werden.

Die aus dem ersten Modellansatz formulierte Hypothese eines jeweils „periodisch wiederkehrenden gegensinnigen Zeitverhaltens“ erweist sich beim Suchen

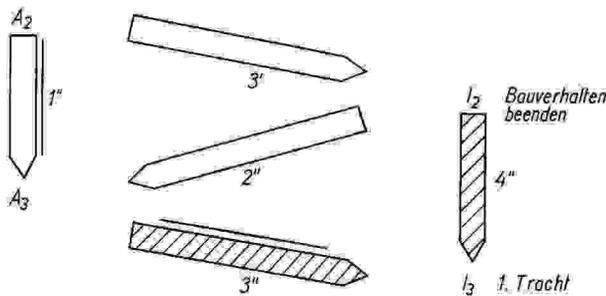


Abb. 11. Sequenzalgorithmus „Bauverhalten beenden“

eines entsprechenden „gegensinnigen Sequenzalgorithmus“ zur Sequenz Eiablage mit den theoretischen geforderten Parametern der Quotienten als tragfähig.

Als „gegensinniger Sequenzalgorithmus“ konnte die Sequenz „Bauverhalten beenden“ im EDV-Protokoll jeweils eine Phase vor dem Beginn des Trachtverhaltens nachträglich nachgewiesen werden und als Sequenzalgorithmus eindeutig mathematisch formuliert werden. Dabei treten die im Prinzip erwarteten Werte auf.

Sequenzalgorithmus Bauverhalten beenden (Abb. 11):

3' Phasenzeitwertquotient ($A_2/\text{Phzw} : I_2/\text{Phzw}$) $> 0,33 < 0,96$

1'' Phasenzeitwertquotient ($A_2/\text{Phzw} / A_3/\text{Phzw}$) $> 0,05 < 0,51$

2'' Phasenzeitwertquotient ($I_2/\text{Phzw} : A_3/\text{Phzw}$) $> 0,09 < 0,96$

3'' Phasenzeitwertquotient ($A_3/\text{Phzw} / I_3/\text{Phzw}$) $> 3,40$

4'' Phasenzeitwertquotient ($I_2/\text{Phzw} : I_3/\text{Phzw}$) $> 1,40$

Hierbei interessiert vor allem der 3' und 2'' Quotient, da er die Zeitwerttendenz zwischen A/Phzw und I/Phzw und zum nächstfolgenden A/Phzw wiedergibt. Beide Quotienten zeigen bei der Sequenz „Bauverhalten beenden“ steigende Zeitwerttendenz, im Gegensatz zur sinkenden Zeitwerttendenz während der Sequenz „Eiablage“ (Abb. 12a–b).

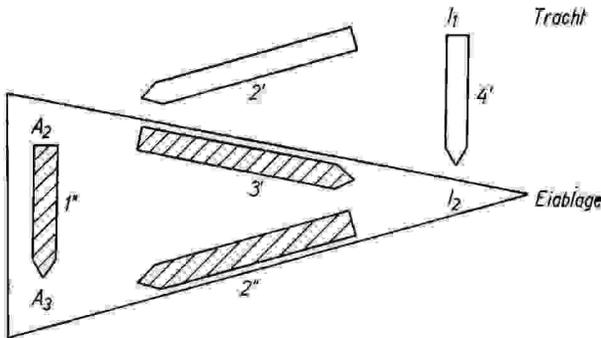


Abb. 12a. Erster Modellansatz für die zwischen „Trachtverhalten“ und „Eiablage“ auftretenden Phasenzeitwerttendenzen

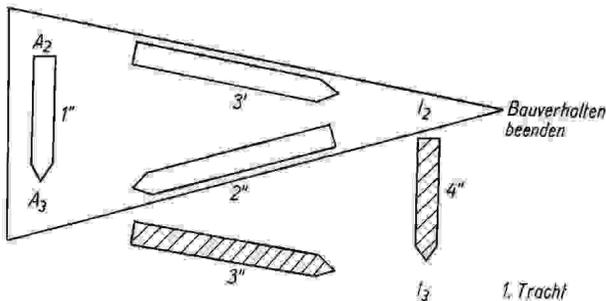


Abb. 12b. Erster Modellansatz für die zwischen dem „Bauverhalten beenden“ und beginnenden Trachtverhalten auftretenden Phasenzeitwerttendenzen

Deutlich ist aus diesen Quotienten zu ersehen, daß die zur Blütentracht notwendige Zeitveränderung ebenfalls – wie bei der Eiablage – über die Phasenzeitwerte $A_2 \rightarrow I_2 \rightarrow A_3$ abläuft.

Damit können im Zeitverhalten von *Osmia rufa* zwei „paarig gegensinnige Sequenzalgorithmen“ nachgewiesen und formuliert werden.

Diese paarig gegensinnige Zeitwerttendenz der Sequenzalgorithmen ist sehr deutlich jeweils aus den betreffenden Quotientenwerten der Quotienten 3' und 2'' erkennbar (Abb. 13).

Somit treten im Zeitverhalten von *Osmia rufa* alle theoretisch möglichen Zeitrelationen zwischen 2 unterschiedlichen Phzw auf.

Dies könnte bedeuten, daß die Aussteuerung des Zeitverhaltens bei *Osmia rufa* an entscheidenden Stellen des Gesamtverhaltens entweder mit Hilfe von vier fest programmierten Sequenzalgorithmen erfolgt oder dieser Ablauf der Sequenzalgorithmen der zeitliche Ausdruck einer andersartigen Steuerung ist. Im ersten Fall liegt es nahe, anzunehmen, daß das gesamte Zeitverhalten von *Osmia rufa* beim Anlegen einer Brutzelle über jeweils zwei paarig in ihrem Zeitverhalten gegensinnige und ineinander verzahnte Sequenzalgorithmen gesteuert wird.

Das Ineinandergreifen der vier Sequenzalgorithmen mit Hilfe ihrer Zeitwerttendenz würde dann durch das gleichzeitige harmonische Übergreifen der letzten Sequenz „Bauverhalten beenden“ (am Ende des Bauens einer neuen

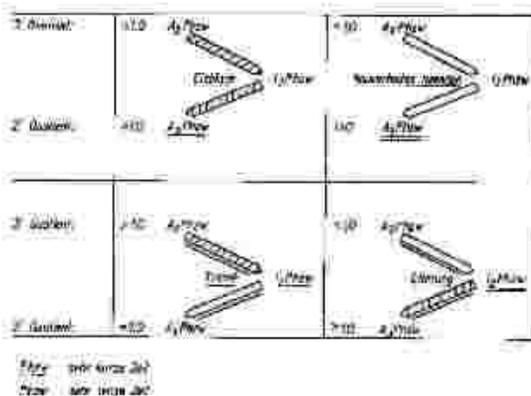


Abb. 13. Isolierte Betrachtung der Quotienten 3' und 2'' innerhalb der 4 auftretenden Sequenzalgorithmen. Alle theoretisch möglichen Zeitrelationen zwischen 2 unterschiedlichen Phzw könnten im Zeitverhalten von *Osmia rufa* nachgewiesen werden.

Basiswand) zu einer neuen Periode das automatische Anlegen einer weiteren Zelle sichern.

Damit ergäbe sich für das Modell des Zeitverhaltens von *Osmia rufa* die in Abbildung 14 wiedergegebene Gesamtdarstellung.

Nach diesem Gedankenmodell des Zeitverhaltens von *Osmia rufa* gibt es zwischen den beiden „*Osmia rufa*-Individuen“ 1966 und 1969 keine prinzipiellen Verhaltensunterschiede.

Auch die im Laufe der Verhaltensaktivität zum Anlegen von Brutzellen benutzten Bambusröhren – deren Innendurchmesser erheblich schwankten – wirkten sich nicht auf das prinzipielle Zeitverhalten aus.

Aus diesem Grunde besteht eine Berechtigung für die Annahme, daß der

mathematisch formulierte Modellansatz des Zeitverhaltens dem Wirkungsgefüge schon weitestgehend adäquat sein könnte. Dies muß an weiteren Individuen dieser Tierart getestet werden. Bedingt durch die nunmehr vorhandenen EDV-Programme und die prinzipiell ausgearbeitete und erprobte Methode ist hierzu nur ein relativ geringer Zeitaufwand erforderlich. Dabei ist zu erwarten, daß das vorliegende Modell in seiner Aussage schrittweise noch weiter verfeinert werden muß.

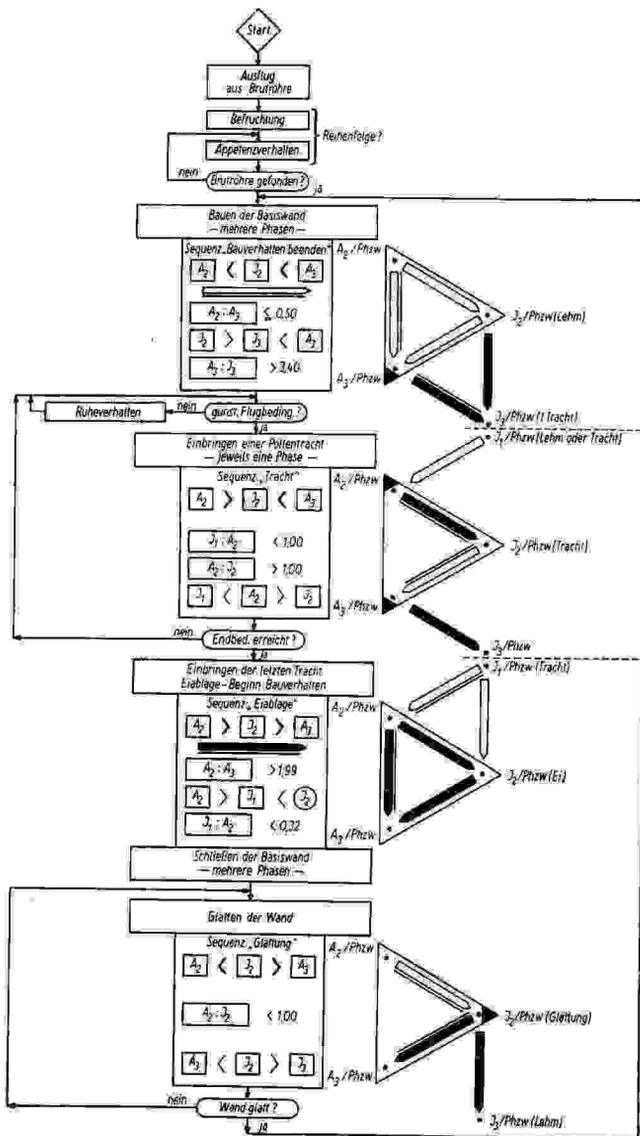


Abb. 14. Gesamtmodell des Zeitverhaltens von *Osmia rufa*

5. Diskussion und Ausblick

Es steht außer Zweifel, daß das Zeitverhalten von *Osmia rufa* erst in den ersten Ansätzen analysiert wurde. Dies ergibt sich allein schon aus der Tatsache, daß 2000 registrierte Daten und zwei Individuen für eine endgültige Aufklärung des Zeitverhaltens nicht ausreichen.

Leider war es auch aus technischen Unzulänglichkeiten nicht möglich, zumindest für diese Tiere vom ersten bis zum letzten Tag ihrer Aktivität alle Aktivitäten in Form von Uhrzeiten zu erfassen.

Dadurch konnte nur in ganz wenigen Fällen für einzelne Zellen bzw. Zellwände eine vollständige Zwischenauswertung erzielt werden.

Gerade der vollständige Vergleich der verschiedenartigen Durchschnittszahlen von Zellwand zu Zellwand läßt weitergehende interessante Ergebnisse erwarten. Aus dem geringen vorhandenen Material gewinnt man nämlich den Eindruck, daß bei der periodischen Wiederholung der Sequenzen innere und voneinander abhängige Wechselwirkungen bzw. absolute Zeittendenzen auftreten.

Der Ansatz und die Methode ist für eine umfassende Analyse gefunden worden. Für eine weitergehende Analyse ergeben sich vorerst folgende Fragestellungen:

1. Gelten die formulierten Sequenzalgorithmen für alle Individuen der *Osmia rufa* und erreichen sie unabhängig von den Brutbedingungen, dem Fundort und der Beschaffenheit des Lehmes und der Trachtgewinnung gleichartige Grenzwerte?

Vorstellbar wäre entsprechend dem Gedankenmodell ein inneres Zeitprogramm, das weitgehend unabhängig von den Außenbedingungen den Gesamtverlauf des Brutverhaltens steuert und gewissermaßen das lebensgünstige Territorium für ein derartiges Individuum erzwingt.

2. Welche mathematischen Werte erreichen die Sequenzalgorithmen verwandter Tierarten?

Treten dort ebenfalls an entscheidenden Verhaltensumschlägen „gegenseitige Sequenzalgorithmen“ auf?

3. Welche Bedingung löst eine Eiablage aus?

Ist die Eiablage wiederum auslösende Bedingung für die Einschaltung eines neuen Zeit- bzw. Steuerprogramms?

4. Welche zeitlichen Beziehungen bestehen zwischen den sich periodisch wiederholenden Sequenzen?

Wie kommt es z. B., daß Zellwände, je weiter die Zellen in Nähe der Rohröffnung angelegt werden, gewichtsmäßig immer schwerer werden und auch an Wandstärke zunehmen?

Die Beantwortung dieser und weiterer Fragen ist entscheidend abhängig von der Vollständigkeit der Zeitregistrierung für die gesamte Dauer des Brutverhaltens. Dies wird nur möglich sein, wenn die Gewinnung der biologischen Daten stärker automatisiert wird, vielleicht in der Weise, wie es in der Arbeit von TOBACH und Mitarb. (1962) angedeutet wird.

6. Zusammenfassung

Bei der vorliegenden Arbeit ging es vor allem darum, einen gangbaren Weg zu finden, der die Möglichkeit erschloß, umfangreiche Zeitregistrierungen, die in Form von Uhrzeiten vorlagen, mit Hilfe einer Klein-EDVA qualitativ und quantitativ zu analysieren. Als günstiges Testobjekt erwies sich für eine derartige Methode die Mauerbiene *Osmia rufa*.

Zur Analyse der 2000 vorhandenen Zeitwerte war es notwendig, Differenzberechnungen zwischen den jeweiligen automatisch registrierten Uhrzeiten durchzuführen. Diese Zeitdifferenzen wurden als Sekunden von der EDVA errechnet und Phasenzeitwerte (Phzw) genannt. Da die beiden möglichen Aktivitätsrichtungen (Ein- und Ausflug) in Form von positiven bzw. negativen Vorzeichen in der Uhrzeit mit enthalten waren, konnte zwischen einem A/Phzw und einem I/Phzw unterschieden werden.

Um ein qualitatives und quantitatives Bewertungskriterium für die zwischen den Phzw zu beobachtende Zeitwerttendenz zu erhalten, errechnet die EDVA entsprechend einem Programm Phasenzeitwertquotienten. Alle errechneten Werte druckt die EDVA in Form eines übersichtlichen EDV-Protokolls aus und stanzt zusätzlich diese Werte in Form eines erweiterten Datenbandes aus.

Es wurde nachgewiesen, daß im Zeitverhalten von *Osmia rufa* 1966 und 1969 insgesamt vier unterschiedliche, mathematisch formulierbare Sequenzen vorhanden sind, deren logische Abfolge es ermöglichte, letzten Endes jede einzelne Zeitphase auch ohne direkte Beobachtung allein aus dem Zeitverhalten mit Hilfe einer EDVA zu analysieren. Diese sind: Trachtverhalten, Eiablage, Glättung und Beenden des Bauverhaltens.

Die mit Hilfe der EDVA im Zeitverhalten der *Osmia rufa* nachgewiesenen Sequenzen wurden in Form von „Sequenzalgorithmen“ mathematisch formuliert und in ein EDV-Programm so eingebaut, daß die Anlage in der Lage war, allein aus den registrierten Uhrzeiten der Ein- und Ausflüge das gesamte Verhalten von *Osmia rufa* zu interpretieren, entweder Phase für Phase (Trachtverhalten) oder als Verhaltenssyndrom im Komplex (Bauverhalten).

Die gefundenen Sequenzalgorithmen bildeten den ersten Ansatz für eine Modellierung des Zeitverhaltens von *Osmia rufa*.

Dabei wurde postuliert, daß zwei „paarig in ihrem Zeitverhalten gegensinnige und ineinander verzahnte Sequenzalgorithmen“ das automatische Anlegen einer weiteren Zelle steuern.

Summary

Quantitative and Qualitative Analysis of Behaviour Sequences with a Small-type Computer - demonstrated by the example of *Osmia rufa* (L.)

The electronic light barrier in combination with an automatic camera forms the technical basic equipment for a sequence-analytical method of animal time behaviour with two different directions of activity. This method ensures the

recording of all times of activity occurring at the registering point and later-on the assignment of the direction of activity irrespective of a visual observation.

By means of a programme developed for a small-type computer all data logged were extended in their expressiveness by way of calculating corresponding time differences and reciprocal formation of quotients. It was possible to detect four different sequence algorithms in the time behaviour of *Osmia rufa*.

By means of electronic data processing it was possible for each phase of behaviour to be interpreted properly from the recorded times of breeding behaviour of *Osmia rufa*.

It was postulated that the complete time behaviour of *Osmia rufa*, on applying a breeding cell, is controlled by means of two paired sequence algorithms opposed in their time behaviour and interrelated with each other.

Schriftenverzeichnis

- HASSENSTEIN, B., 1967, Biologische Kybernetik, 2. Auflage. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- , und W. REICHERT, 1956, Systemtheoretische Analyse der Zeit-, Reihenfolge- und Vorzeichen- auswertung bei der Bewegungsperzeption des Rüsselkäfers *Chlorophanus*. Z. Naturforschg. 11 b: 513-524.
- HAUSKE, G., 1967, Stochastische und rhythmische Eigenschaften spontan auftretender Verhaltens- weisen von Fischen. Kybernetik 47: 26-29.
- HEILIGENBERG, W., 1969, The effect of stimulus chirps on a cricket chirping. Z. vergl. Physiol. 65: 70-97.
- KÖNIGSMANN, E., 1968, Ordnung Hymenoptera - Hautflügler. In: Urania Tierreich, Insekten. Urania Verlag, Leipzig.
- KUHN, H., 1968, Modellbetrachtung an Beispielen aus der physikalischen Chemie. Nova Acta Leopoldina Nr. 184/33: Biologische Modelle - Bericht über die Jahresversammlung.
- MITTELSTAEDT, H., 1961, Die Regelungstheorie als methodisches Werkzeug der Verhaltensanalyse. Naturwissenschaften 48: 246-254.
- , 1966, Grundprobleme der Analyse von Orientierungs-Leistungen. Sonderdr. aus Jahrbuch 1966 Max-Planck-Gesellschaft z. Förderung d. Wissenschaften e. V.
- , 1968, Strategien und Methoden der analytischen Kybernetik. Sonderdr. aus Kybernetik 1968: 57-59.
- , 1969, Eröffnungsansprache des Präsidenten der deutschen Gesellschaft für Kybernetik. Kybernetik 1968 (Sonderdruck): 15-19.
- MÜLLER, M., 1907, Zur Biologie unserer Apidae, insbesondere der märkischen Osmien. Z. wiss. Insektenbiol. III: H. 8 und 9.
- NOVACEK, M., and K. HULDE, 1961, Analysis of the food of the starling by mote-control photo- graphy. Medical and Biological Illustration 1961 Vol. XI No. 3: 172-177.
- RUDOW, 1905, Die Wohnungen der honigsammelnden Bienen. Insekten-Börse XXII.
- SINHA, R. N., 1958, A Subgeneric Revision of the Genus *Osmia* in the Western Hemisphere. Uni- versity of Kansas, Science Bulletin 5.
- STRASS, G., 1963, Modell und Erkenntnis. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- TEMBROCK, G., 1955, Zur Ontogenese einiger Verhaltenssyndrome beim Rotfuchs. 1. Arbeits- tagung über zentrale Regulation der Funktion des Organismus, Leipzig.
- , 1964, Verhaltensforschung, 2. Auflage. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- , 1968, Grundriß der Verhaltenswissenschaft. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- TOBACH, E., C. SCHNEIRLA, R. ARONSON and R. LAUPHEIMER, 1962, The ATSL: An observer- to-computer system for a multivariate approach to behavioural study. Nature 194: Nr. 4825.

- TODT, D.J., 1967, Periodische Strophenwiederkehr im Gesang der Amsel *Turdus merula*. Z. Naturforschg. 22b: 997.
- , 1968, Korrespondenz zwischen wechselsingenden Amseln. Z. Naturforschg. 23 b: 1619.
- , 1968, Wiederholung akustischer Muster im Gesang der Amsel. Naturwiss. 55: 450.
- , 1968, Zur Steuerung unregelmäßiger Verhaltensabläufe. Sonderdruck aus: Kybernetik, 465 bis 485. Oldenburg und München.
- , 1970, Gesang und gesangliche Korrespondenz der Amsel. Naturwiss. 57: 64-86.
- TÖLKE, A., 1966, Lichtschranken und Punktlichtfallen. Fotografie 20: 112-114.
- , 1967, Insektenaufnahmen mit Lichtschranke und automatischer Kamera. Bild und Ton 20: 176-178.
- , 1968, Weitergehende wissenschaftliche Erkenntnisse durch gezielten Einsatz des 16 mm Films, demonstriert am Beispiel von Verhaltensanalysen solitärer Hymenopterae. Vortrag auf 1. ICREC, Brno 1968, veröff. 1969: 166-180.
- , 1969, Foto- und Filmkamera bei wissenschaftlichen Verhaltensanalysen von Insekten. Bild und Ton 22: 368-369.
- , and I. TÖLKE 1970, Macrophoto and cine methods. Focal Press Limited-London 1970, Amphoto-New York 1970.
- und -, 1972, Makrofoto-Makrofilm, 2. Auflage. Fotokinoverlag Leipzig.

Anschrift des Verfassers: Dr. A. TÖLKE, DDR-1272 Neuenhagen b. Berlin, Roseggerstraße 22.

Diese Veröffentlichung fand international große Beachtung. Erkennbar daran, dass dieser Titel in der „Behavioural Biology Abstracts“ (Sektion A Animal behaviour) sogar zweimal besprochen wurde. So etwas geschieht nur bei außergewöhnlichen Veröffentlichungen. Dies hatte zur Folge, daß von sehr vielen internationalen Universitäten und Instituten Sonderdrucke angefordert wurden. Nachfolgend die beiden Ausschnitte von der Besprechung:

1Y2354 [Quantitative and qualitative analysis of behaviour sequences with the help of a small electronic computer - demonstrated using *Osmia rufa* (L.) as an example] Quantitative und qualitative Analyse von Verhaltenssequenzen mit Hilfe eine elektronischen Kleinrechenanlage - demonstriert am Beispiel *Osmia rufa* (L.) A.Tölke, Biol.Zentralbl., 92(1), 1-25 (1973). (1272 Neuenhagen/Berlin, Roseggerstr.22, GDR)

The aim was to develop a method for the electronic analysis of extensive records of behaviour in relation to time. *O.rufa* was chosen as a suitable test object, its behaviour being recorded by means of a photocell and an automatic camera. Differences between the automatically registered times were calculated in secs by the computer and termed 'phase intervals'. Positive or negative values were assigned to the 2 possible directions of activity (into or out of the nest hole). General trends and correlations between the phase intervals were evaluated in the form of quotients by means of a computer program. The computer produced both a summary of its calculations and a complete record of all data. 4 different behavioural sequences were distinguished: foraging, oviposition, polishing [Glättung], completion of building. These were expressed mathematically in the form of 'sequence algorithms' and incorporated into a further program in such a way that the computer was able to interpret the total behaviour of *O.rufa*, either phase for phase (foraging) or as a behavioural complex (building), solely on the basis of registered entry and exit times. This can be taken as a first step towards a comprehensive behavioural model for *O.rufa*. [De, de, en]

4E6278 [Quantitative and qualitative analysis of sequences of behaviour by means of a small electronic computer, using *Osmia rufa* (L.) as an example] [Hym., Megachilidae] Quantitative und qualitative Analyse von Verhaltenssequenzen mit Hilfe einer elektronischen Kleinrechenanlage - demonstriert am Beispiel *Osmia rufa* (L.) A.Tölke, Biol.Zentralbl., 92(1), 1-25 (1973) (DDR-1272 Neuenhagen/Berlin, Roseggerstr.22, GDR)

A method is described for the electronic analysis of extensive time-course records. The behaviour of *O.rufa* was recorded by means of a photo-cell and an automatic camera. Differences between the times so recorded were then calculated by the computer (phase intervals (PI)). Positive or negative values were assigned to the 2 possible directions of activity, into or out of the nest hole, and general trends and correlations between the PI were evaluated by means of a computer programme. The computer produced both a summary of its calculations and a complete record of all the data. 4 different behavioural sequences were distinguished: (a) foraging, (b) oviposition, (c) smoothing, (d) completion of nest construction. The 4 sequences were then expressed mathematically in the form of 'sequence algorithms' and incorporated into a further programme in such a way that the computer was able to interpret the total behaviour of *O.rufa*, either phase for phase (foraging) or as a behavioural complex (nest-construction), solely on the basis of the recorded entry and exit times. [De. de_en]