

**Anwendbarkeit der Optimal Foraging Theory
in der kognitiven Psychologie**

Inaugural-Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades
der Philosophisch-Pädagogischen Fakultät

der

Katholischen Universität Eichstätt-Ingolstadt

vorgelegt von

Christina Lisanne Breitenladner

2023

Referent: Prof. Dr. Michael Zehetleitner
Korreferent: Prof. Dr. Felix Schönbrodt
Tag der Disputation: 05.05.2023

Kurzfassung

Die Optimal Foraging Theory (OFT) bezeichnet eine Reihe mathematischer Entscheidungsmodelle, die Entscheidungen als mathematisches Optimierungsproblem mit dem Ziel der Maximierung des Nutzens bei Minimierung der Kosten verstehen. Die OFT ist in der Verhaltensökologie äußerst erfolgreich darin, das Verhalten einer Vielzahl von Spezies zu beschreiben und vorherzusagen. Ziel der Dissertation ist es darum zu untersuchen, inwieweit die beiden zentralen Modelle der OFT - das klassische Patch Model und Prey Model - auf menschliches, abstraktes Entscheidungsverhalten anwendbar sind. Dazu werden experimentelle Paradigmen entwickelt, die als virtuelle Spiele am Computer dargeboten werden können und es erlauben sowohl die qualitativen als auch die quantitativen Vorhersagen der Modelle empirisch zu prüfen. Die Auswertung der verschiedenen Experimentalserien erfolgt mittels Sequential Bayes Factor-Designs. Die Befunde stützen die zentralen qualitativen Annahmen der OFT: Wie vom Patch Model vorhergesagt, ist die Entscheidungsstrategie zum einen abhängig von der zeitlichen Verfügbarkeit potenzieller Alternativen (Travel Time), zum anderen von der Güte der Patches (Patch Quality). Jedoch zeigt sich ein Einfluss der Reisezeithistorie, der umso ausgeprägter ist, je stärker die Reisezeiten variieren und je aktueller eine erlebte Reisezeit ist. Dies deutet darauf hin, dass anders als vom Patch Model vorhergesagt ein Tracking der Historie erfolgt. Quantitativ werden nahezu durchgängig längere Verweildauern beobachtet als gemäß dem Patch Model optimal. In Übereinstimmung mit den qualitativen Vorhersagen des Prey Models ist die Entscheidungsstrategie abhängig von der Encounter Rate der reichhaltigen Ressourcen, nicht aber von der Encounter Rate der wenig profitablen Ressourcen. Dies ist unabhängig davon zu beobachten, ob die Encounter Rate über die Suchkosten, die relative Häufigkeit oder eine Kombination beider Faktoren manipuliert wird. Entgegen der quantitativen Alles-oder-nichts-Regel des Prey Models werden jedoch partielle Präferenzen beobachtet. Insgesamt scheinen Menschen ihre Entscheidungsstrategie in Einklang mit dem Patch und Prey Model adaptiv an die Merkmale der Entscheidungssituation anzupassen, jedoch nicht in einer vollumfänglich optimalen Weise. Dies deckt sich mit einem Großteil der verhaltensökologischen Befunde. Offenbar basiert das Verhalten in abstrakten Entscheidungssituationen auch heute noch auf denselben Mechanismen, die sich ursprünglich im Kontext der Nahrungssuche durch natürliche Selektion entwickelt haben.

Inhaltsverzeichnis

Tabellenverzeichnis.....	vii
Abbildungsverzeichnis	ix
1 Einleitung.....	1
1.1 Zielsetzung und Leitfragen	2
1.2 Aufbau	3
2 Methodischer Ansatz	5
2.1 Bayesianische Datenanalyse.....	5
2.2 Vorteile gegenüber der klassischen frequentistischen Datenanalyse	6
2.3 Packages, Priors und Ausreißerbereinigung	7
3 Optimal Foraging Theory	9
3.1 Optimal Foraging Models	10
3.1.1 Average-Rate Maximizing.....	12
3.1.2 Das Grundprinzip	12
3.2 Anwendbarkeit beim Menschen	13
3.2.1 Befunde aus Archäologie, Anthropologie und Kognitionspsychologie.....	14
3.2.2 Neuronale Grundlagen und der Exploration-Exploitation Trade-Off.....	15
4 Patch Exploitation.....	18
4.1 Das klassische Patch Model.....	18
4.1.1 Das Grenzertragstheorem	18
4.1.2 Qualitative und quantitative Vorhersagen.....	20
4.2 Der Einfluss von Reisezeit und Patch-Qualität	21
4.2.1 Aktueller Forschungsstand.....	21
4.2.2 Überblick über die Experimentalserie	23
4.2.3 Studie 1.1 – Continuous Foraging.....	23

4.2.4	Studie 1.2 – Stepwise Foraging.....	34
4.2.5	Studie 1.3 – Intensive Work	44
4.2.6	Zusammenfassung und Diskussion.....	54
4.3	Lernen und der Umgang mit Veränderung.....	57
4.3.1	Der Value of Information	57
4.3.2	Der Umgang mit Veränderung	58
4.3.3	Aktueller Forschungsstand.....	60
4.3.4	Überblick über die Experimentalserie	61
4.3.5	Studie 2.1 - The Curse of Information.....	61
4.3.6	Studie 2.2 – Varying Travel Times	70
4.3.7	Studie 2.3 – Der Effekt von Feedback	84
4.3.8	Zusammenfassung und Diskussion.....	95
5	Prey Choice.....	98
5.1	Das klassische Prey Model	98
5.1.1	Holling’s Disc Equation	98
5.1.2	Qualitative und quantitative Vorhersagen.....	99
5.2	Der Einfluss von Encounter Rate und Profitabilität.....	100
5.2.1	Aktueller Forschungsstand.....	100
5.2.2	Studie 3 – Prey Choice	103
5.2.3	Zusammenfassung und Limitationen	117
6	Zusammenfassung und Diskussion	119
7	Ausblick	125
	Literaturverzeichnis.....	126
	Danksagung	137

Tabellenverzeichnis

Tabelle 4-1: Reisezeit, Qualitätsparameter und optimale Verweildauern ermittelt anhand der Rooted-Tangent Methode für jede Experimentalbedingung.	24
Tabelle 4-2: Vergleich der mittleren Verweildauern mit den optimalen Verweildauern gemäß MVT.....	31
Tabelle 4-3: Reisezeit, Qualitätsparameter und optimale Verweildauern ermittelt anhand der Rooted-Tangent Methode für jede Experimentalbedingung.	36
Tabelle 4-4: Vergleich der mittleren Verweildauern mit den optimalen Verweildauern gemäß MVT.....	42
Tabelle 4-5: Reisekosten in Klicks, für die Belohnung erforderliche Klicks (i.e.Patch-Qualität) sowie optimale Verweildauern ermittelt anhand der Rooted Tangent-Methode für jede Experimentalbedingung.	45
Tabelle 4-6: Vergleich der mittleren Verweildauern mit den optimalen Verweildauern gemäß MVT.....	53
Tabelle 4-7: Überblick über die Befunde aus Experimentalserie 1.....	54
Tabelle 4-8: Klassifikation der Umgebungen und optimale Strategie zur Maximierung der Ertragsrate, sofern von einem unbegrenzten Zeithorizont ausgegangen wird (in Anlehnung an Cuthill et al., 1990).....	59
Tabelle 4-9: Vergleich der mittleren Verweildauern mit den optimalen Verweildauern gemäß MVT.....	68
Tabelle 4-10: Zusammenfassung der Vorhersagen von Grenzertragstheorem, der Theorie der begrenzten Gedächtnisspanne und Scalar Expectancy Theory.	74
Tabelle 4-11: Zusammenfassung der Ergebnisse zur Verweildauer aus Studie 2.1.....	76
Tabelle 4-12: a) Bayesianische ANOVA mit Bedingung als Messwiederholungsfaktor und mittlerer Verweildauer als Zielvariable. b) Post Hoc-Vergleiche.	77
Tabelle 4-13: a) Bayesianische ANOVA mit Bedingung als Messwiederholungsfaktor und mittlerer Varianz der Verweildauer als Zielvariable. b) Post Hoc-Vergleiche.	78
Tabelle 4-14: Bayesianische Produkt-Moment-Korrelationen nach Pearson zwischen Verweildauer und Reisezeithistorie.	79
Tabelle 4-15: Bayesianische Produkt-Moment-Korrelationen nach Pearson zwischen Verweildauer und Reisezeithistorie nach Experimentalbedingung.....	79

Tabelle 4-16: a) Bayesianische ANOVA mit Bedingung als Messwiederholungsfaktor und mittlerer Verweildauer als Zielvariable bei Durchgängen mit nächster Reisezeit von 10. b) Post Hoc-Vergleiche.	80
Tabelle 4-17: Zusammenfassung der Ergebnisse aus Studie 2.2	82
Tabelle 4-18: Reisekosten, Patch-Qualität und optimale Verweildauern für die zwei verschiedenen Patch-Umgebungen.	86
Tabelle 4-19: Vergleich der mittleren Verweildauern mit den optimalen Verweildauern gemäß MVT.....	91
Tabelle 4-20: Bayesianische ANOVA mit Block als Messwiederholungsfaktor, Gruppe als Zwischenssubjektfaktor und mittlerer Verweildauer als Zielvariable.	92
Tabelle 4-21: Bayesianische ANOVA mit Block als Messwiederholungsfaktor, Gruppe als Zwischenssubjektfaktor und mittlerer Verweildauer als Zielvariable.	94
Tabelle 5-1: Parameterspezifikationen der einzelnen Experimentalbedingungen und optimale Entscheidungsstrategie.	104
Tabelle 5-2: Zusammenfassung der Ergebnisse zur Akzeptanzrate der Poor Prey (Exp. 1-3).....	111
Tabelle 5-3: Zusammenfassung der Ergebnisse zur Akzeptanzrate der Poor Prey (Exp. 4).....	112
Tabelle 5-4: Zusammenfassung der Ergebnisse zur Akzeptanzrate der Rich Prey.....	112
Tabelle 5-5: Vergleich der 95%-Credible Intervals mit den vorab spezifizierten ROPEs.....	115

Abbildungsverzeichnis

Abbildung 2-1: Graphische Darstellung einer Bayes Factor-Klassifikationstabelle (modifiziert nach van Doorn, J., et al., 2019).....	5
Abbildung 3-1: Verschiedene Varianten von Foraging.	9
Abbildung 3-2: Beispiele für Habitat, Patch und Prey.	11
Abbildung 3-3: a) Komparatives Entscheiden bei der Wahl einer Eissorte. b) Sequenzielles Entscheiden beim Kauf eines Gebrauchtwagens.....	16
Abbildung 3-4: Aktivität im ventromedialen präfrontalen Kortex bei komparativem Entscheiden, Aktivität im anterioren cingulären Gyrus bei sequenziellem Entscheiden (modifiziert nach Müller, Krummenacher, & Schubert, 2015).	16
Abbildung 4-1: Ermittlung der optimalen Verweildauer zur Maximierung der Ertragsrate mittels eines <i>Rooted Tangent Plots</i> (in Anlehnung an Stephens & Dunlap, 2008).....	19
Abbildung 4-2: Rooted Tangent Plot zur Ermittlung der optimalen Verweildauer bei diskreten Ertragskurven.	20
Abbildung 4-3: Ertragsrate in Abhängigkeit von der Verweildauer je Patch für jede Experimentalbedingung.	24
Abbildung 4-4: Eine beispielhafte Handlungsabfolge in Studie 1.1.	27
Abbildung 4-5: Graphischer Überblick über die Ergebnisse von Studie 1.1.	28
Abbildung 4-6: Bayesianische Paired-Sample t-Tests für den Parameter δ und Bayes Factor Robustness Plots.....	30
Abbildung 4-7: Zweiseitige Analysen zur Ermittlung der Effektstärke.....	31
Abbildung 4-8: Bayesianische One-Sample t-Tests für den Parameter δ zur Prüfung der Optimalitätsannahmen und Bayes Factor Robustness Plots.....	32
Abbildung 4-9: Ertragsrate in Abhängigkeit von der Anzahl der Sammelvorgänge je Patch für jede Experimentalbedingung.....	35
Abbildung 4-10: Eine beispielhafte Handlungsabfolge in Studie 1.2.	38
Abbildung 4-11: Graphischer Überblick über die Ergebnisse von Studie 1.2.	39
Abbildung 4-12: Bayesianische Independent Samples t-Tests für den Parameter δ und Bayes Factor Robustness Plots.	40
Abbildung 4-13: Zweiseitige Analysen zur Ermittlung der Effektstärke.	41

Abbildung 4-14: Bayesianische One-Sample t-Tests für den Parameter δ zur Prüfung der Optimalitätsannahmen und Bayes Factor Robustness Plots.....	43
Abbildung 4-15: Rooted Tangent Plot zur Ermittlung der opt. Verweildauern in Studie 1.3.....	45
Abbildung 4-16: Eine beispielhafte Handlungsabfolge in Studie 1.3.	48
Abbildung 4-17: Graphischer Überblick über die Ergebnisse von Studie 1.3.	49
Abbildung 4-18: Zweiseitige Analysen zur Ermittlung der Effektstärke.....	50
Abbildung 4-19: Bayesianische Paired-Sample t-Tests für den Parameter δ und Bayes Factor Robustness Plots.....	51
Abbildung 4-20: Bayesianische One-Sample t-Tests für den Parameter δ zur Prüfung der Optimalitätsannahmen und Bayes Factor Robustness Plots.....	52
Abbildung 4-21: Graphischer Überblick über die Ergebnisse von Experimentalserie 2.1.	64
Abbildung 4-22: Zweiseitige Analysen zur Ermittlung der Effektstärke.....	65
Abbildung 4-23: Bayesianische Paired-Sample t-Tests für den Parameter δ und Bayes Factor Robustness Plots.....	66
Abbildung 4-24: Bayesianischer Independent Samples t-Test für den Parameter δ zum Vergleich von Forward-Cue und Backward-Cue sowie Bayes Factor Robustness Plot.	67
Abbildung 4-25: Bayesianische One-Sample t-Tests für den Parameter δ zur Prüfung der Optimalitätsannahmen und Bayes Factor Robustness Plots.....	68
Abbildung 4-26: Einfluss der Inter-Trial-Variation der Reisezeit auf den Ertrag und die mittlere Verweildauer (modifiziert nach Kacelnik & Todd, 1992).	71
Abbildung 4-27: Poisson-verteilte Wahrscheinlichkeitsfunktionen der Experimentalbedingungen mit Begrenzung auf den Wertebereich [1,19]	73
Abbildung 4-28: a) Mittlere Anzahl der Sammeldurchgänge pro Bedingung. b) Mittlere Varianz der Sammeldurchgänge pro Bedingung.	76
Abbildung 4-29: Mittlere Anzahl der Sammeldurchgänge pro Bedingung in Durchgängen mit derselben nächsten Reisezeit von 10.	80
Abbildung 4-30: Schematische Darstellung des Versuchsdesigns von Studie 2.3.	87
Abbildung 4-31: Beispiele für die Feedback-Anzeigen in Studie 2.3.....	89
Abbildung 4-32: Beobachtete und optimale Verweildauer je Gruppe und Block.....	91
Abbildung 4-33: Mittlere Verweildauer pro Block.....	93
Abbildung 5-1: Die Phasen einer Jäger-Beute-Interaktion gemäß Sih and Christensen (2001). .	101
Abbildung 5-2: Darstellung des Response-Mappings und eines Mock-ups der Anzeige..	106

Abbildung 5-3: Eine beispielhafte Handlungsabfolge in Studie 3.	107
Abbildung 5-4: Probit-Transformation (nach Lee & Wagenmakers, 2013).	108
Abbildung 5-5: Graphisches Modell für die Analyse der Akzeptanzraten der Poor Prey in Experiment 1, 2 und 3. In Anlehnung an Wagenmakers et al. (2010).	109
Abbildung 5-6: Überblick über die Ergebnisse der Studie 3 zur Prey Choice mit paarweisem Vergleich der Experimentalbedingungen.	110
Abbildung 5-7: Effektstärken für den Vergleich der Akzeptanzraten der Poor Prey je Experiment.	113
Abbildung 5-8: Effektstärken für den Vergleich der Akzeptanzraten der Rich Prey je Experiment.	114
Abbildung 5-9: Der Unterschied zwischen absoluter und partieller Präferenz (in Anlehnung an Stephens & Krebs, 1986, Box 2.3).	117

1 Einleitung

Entscheidungen spielen beim Menschen aber auch im Tierreich eine zentrale Rolle. Während es bei tierischen Entscheidungen häufig im wahrsten Sinne des Wortes um Leben oder Tod geht, z.B. bei der Begegnung mit Fressfeinden, bei der Nahrungssuche, bei der Fortpflanzung oder bei der Aufzucht und dem Schutz der Nachkommen, sind menschliche Entscheidungen meist abstrakterer Natur. Uns beschäftigt beispielsweise die Entscheidung über den Kauf einer Immobilie, die Frage nach dem besten Zeitpunkt für den Verkauf von Aktien oder ob man ein Stellenangebot annehmen oder ausschlagen sollte. Daneben sind wir tagtäglich mit einer Vielzahl alltäglicher, "trivialer" Entscheidungen konfrontiert.

Sowohl in der kognitiven Psychologie als auch in der Biologie existieren Modelle dazu, *wie* Entscheidungen getroffen werden. Die Frage, *warum* Entscheidungen in der Form getroffen werden wie man es beobachtet und nicht anders, steht jedoch insbesondere im Fokus der biologischen Teildisziplin der Verhaltensökologie (z.B. Bischof, 1998; Mayr, 1961; Scott-Phillips, Dickins, & West, 2011; Tinbergen, 1963). Ausgehend von der Darwinistischen Evolutionstheorie (Darwin, 1859) wird dabei angenommen, dass jede Entscheidung über eine Abfolge relevanter Situationen hinweg direkt den Überlebensvorteil und dadurch den Fortpflanzungserfolg beeinflusst (McCleery, 1978). So setzen sich im Laufe der Evolution diejenigen Entscheidungsstrategien durch, die in der natürlichen Umgebung den größten Erfolg erzielen.

Unter dem Schlagwort der *Optimal Foraging Theory* wurden in der Verhaltensökologie eine Reihe von mathematischen Modellen optimaler Entscheidungen entwickelt. Der Grundgedanke der *Optimal Foraging Theory* ist, dass sich Entscheidungen als mathematisches Optimierungsproblem beschreiben und modellieren lassen mit dem Ziel der Maximierung des Nutzens bei Minimierung der Kosten. Die Modelle der *Optimal Foraging Theory* wurden ursprünglich zur Beschreibung des Verhaltens bei der Nahrungssuche entwickelt, konnten aber auch erfolgreich auf andere Entscheidungssituationen außerhalb des Kontexts der Nahrungssuche angewandt werden, wie z.B. die Partnerwahl, die Aufzucht von Jungen oder die Vermeidung von Fressfeinden (Stephens & Dunlap, 2008). Doch obwohl sich diese Optimalitätsmodelle in der Verhaltensökologie als äußerst erfolgreich in der Beschreibung und Vorhersage von tierischem Verhalten erwiesen haben (Stephens, Brown, & Ydenberg, 2007; Stephens & Krebs, 1986), spielen sie in der kognitiven Psychologie und den Neurowissenschaften bislang kaum eine Rolle (Kolling, Behrens, Mars, & Rushworth, 2012).

Dabei ist ein Transfer naheliegend, denn als Jäger und Sammler war auch der Mensch während des größten Teils seiner Evolutionsgeschichte von der Nahrungssuche abhängig (Bischof, 1998; Tinbergen, 1963). Die Suche nach und Ausbeutung von Nahrungsquellen war essenziell, um das Überleben der Art zu sichern (Marlowe, 2005). So ist davon auszugehen, dass sich auch die Entscheidungsmechanismen des Menschen als Adaption an seine ökologische Umgebung entwickelt

haben. In der Archäologie, Anthropologie und Ethnographie findet sich beachtliche qualitative Evidenz, dass das menschliche Entscheidungsverhalten den Grundprinzipien der *Optimal Foraging Theory* folgt. So zeigte sich u.a., dass das Verhalten von Urvölkern beim Jagen (Smith, 1991) und Fischen (Aswani, 1998; Smith & Wishnie, 2000), beim Nahrungstransport (Metcalf & Barlow, 1992) und der Waldbewirtschaftung (Smith & Wishnie, 2000) durch Modelle der *Optimal Foraging Theory* beschrieben werden kann.

Doch obwohl die Anwendung biologischer Optimalitätsmodelle auf menschliches Entscheidungsverhalten einen vielversprechenden und heuristisch fruchtbaren Ansatz darstellt, hat man in den Kognitions- und Neurowissenschaften erst in den letzten Jahren begonnen, sich zunehmend mit mathematischen Modellen optimaler Entscheidungen auseinanderzusetzen (z.B. Cain, Vul, Clark, & Mitroff, 2012; Ehinger & Wolfe, 2016; Fougnie, Cormiea, Zhang, Alvarez, & Wolfe, 2016; Hayden, Pearson, & Platt, 2011; Hills & Hertwig, 2010; Hills, Jones, & Todd, 2012; Kolling et al., 2012; Wolfe, 2013; Zhang, Gong, Fougnie, & Wolfe, 2015). Bislang ist die Befundlage weder erschöpfend noch eindeutig.

1.1 Zielsetzung und Leitfragen

Ziel dieser Dissertation ist es zu untersuchen, ob und inwieweit mathematische Modelle optimaler sequenzieller Entscheidungen aus der Verhaltensökologie auf die kognitive Psychologie übertragen werden können. Geht man gemäß der Hypothese der kognitiven Modularität (Barkow, Cosmides, & Tooby, 1992) davon aus, dass kognitive Module nicht nur in den Situationen zum Einsatz kommen, für die sie evolutionäre Anpassungsleistungen darstellen, sondern auch in anderen, ähnlichen Situationen, ist zu erwarten, dass diejenigen Mechanismen, die ursprünglich im Kontext der Nahrungssuche optimiert wurden, auch heute noch menschliche Entscheidungen leiten. So sollten menschliche Entscheidungen nicht nur, wenn sie der Nahrungssuche besonders ähnlich sind, sondern generell in allen Situationen, in denen Gewinn (z.B. monetär, ideell, in Form sozialer Anerkennung) akkumuliert wird, durch dieselben Prinzipien beschreibbar sein, die auch für tierisches Entscheidungsverhalten gelten. Es ist daher anzunehmen, dass menschliches Verhalten in abstrakten Entscheidungssituationen den Vorhersagen klassischer Modelle der *Optimal Foraging Theory* folgt. Daher werden im Rahmen dieser Dissertation experimentelle Paradigmen entwickelt, die als virtuelle Spiele am Computer dargeboten werden können und es erlauben sowohl die qualitativen als auch die quantitativen Vorhersagen der Modelle empirisch zu prüfen.

Darüber hinaus soll untersucht werden, welchen Einfluss Gedächtnis und Lernen im Kontext sequenzieller Entscheidungen haben. Die natürliche Umgebung ist stetigen Veränderungen unterworfen, wie z.B. dem Tag-Nacht-Rhythmus, jahreszeitlichen und saisonalen Schwankungen oder Veränderungen der Beutestruktur durch Zu- und Abwanderung von Beutetieren. Die Fähigkeit zu lernen und Erlerntes im Gedächtnis zu verankern, spielt somit eine zentrale Rolle. Im Rahmen der Dissertation soll geprüft werden, inwieweit menschliches Entscheidungsverhalten angesichts vari-

abler Umgebungen ähnlichen, zum Teil nicht optimalen Mustern folgt wie sie Tiere in vergleichbaren Situationen zeigen.

Schließlich sollen die Befunde der durchgeführten Studien in Hinblick auf mögliche proximate Mechanismen bzw. Entscheidungsregeln evaluiert und diskutiert werden. Klassische Modelle der *Optimal Foraging Theory* beantworten die *ultimate* Frage nach dem Ziel bestimmter Verhaltensmuster, indem sie von einer Maximierung der Ertragsrate bzw. der Maximierung der Überlebenschance ausgehen. Die *proximate* Frage, wie Organismen derartige Verhaltensmuster mechanistisch umsetzen, bleibt in den klassischen Foraging-Modellen jedoch offen. Viele Verhaltensmuster sowohl beim Menschen als auch im Tierreich lassen sich durch einfache algorithmische Prozessmodelle (Heuristiken) beschreiben. Durch den Einsatz von Heuristiken ist es in einer Vielzahl von Situationen möglich, gute Ergebnisse bei geringem Aufwand kognitiver Ressourcen zu erzielen (vgl. z.B. Gigerenzer, 2000; Gigerenzer, Todd, & the ABC Research Group, 1999). Dennoch ist nicht grundlegend davon auszugehen, dass Organismen einfache Daumen-Regeln anwenden, um eine Annäherung an die optimale Lösung von Entscheidungsproblemen im Kontext der Nahrungssuche zu erreichen, sondern vielmehr ist anzunehmen, dass komplexe und hochentwickelte Mechanismen zum Einsatz kommen, die auf spezifischen sensorischen, neuronalen, endokrinen und kognitiven Strukturen basieren (Stephens, 2007) und im Laufe der Evolution in Hinblick auf ultimate Ziele optimiert wurden.

Folgende Leitfragen sollen somit im Rahmen der Dissertation beantwortet werden:

- I. Lässt sich menschliches Entscheidungsverhalten durch klassische Modelle der *Optimal Foraging Theory* beschreiben?
- II. Welche Rolle spielen Lernen und die Anpassung des Verhaltens in Reaktion auf Veränderungen?
- III. Über welche proximativen Mechanismen bzw. Entscheidungsregeln wird die Entscheidung getroffen?

1.2 Aufbau

In Kapitel 3 wird zunächst der methodische Ansatz der bayesianischen Datenanalyse beschrieben, der in dieser Arbeit verfolgt wird. *Sequential Bayes Factor (SBF)*-Designs besitzen gegenüber klassischen frequentistischen Analyseverfahren deutliche Vorteile, welche in diesem Kapitel zusammenfassend dargestellt werden.

In Kapitel 4 wird ein Überblick über die *Optimal Foraging Theory* gegeben. Dabei wird das Grundprinzip von Average Rate Maximizing Models erläutert und auf die typischen Modellkomponenten sowie die verschiedenen Entscheidungsebenen eingegangen. Anschließend wird die Anwendbarkeit der *Optimal Foraging Theory* beim Menschen diskutiert unter Berücksichtigung von Befunden aus Archäologie, Anthropologie und Kognitionswissenschaft sowie der neuronalen Grundlagen.

Die Kapitel 5 und 6 befassen sich näher mit den beiden zentralen Modellgruppen der *Optimal Foraging Theory*, den *Patch Exploitation Models* und den *Prey Choice Models*. In Kapitel 5 wird das klassische *Patch Model* vorgestellt und ein Überblick über den aktuellen Forschungsstand gegeben. Anschließend wird die im Rahmen der Dissertation durchgeführte Experimentalreihe zum Einfluss von Reisezeit und Patch-Qualität beschrieben und die Befunde diskutiert. Schließlich werden theoretische Ansätze zur Rolle von Gedächtnis und Lernen im Kontext von *Optimal Foraging* erläutert und die beiden Studien zur Rolle von Gedächtnis und Lernen berichtet.

In Kapitel 6 wird näher auf das klassische *Prey Model* eingegangen. Dabei werden zunächst die zentralen Vorhersagen erläutert und der bisherige Wissensstand in der Verhaltensökologie und den Kognitionswissenschaften zusammengefasst. Dann wird die im Rahmen der Dissertation durchgeführte Experimentalreihe zur *Prey Choice* vorgestellt.

Abschließend werden in Kapitel 7 die zentralen Befunde der Dissertation zusammengefasst und in Hinblick auf die Leitfragen der Dissertation diskutiert.

2 Methodischer Ansatz

2.1 Bayesianische Datenanalyse

Die Datenanalyse im Rahmen der Dissertation erfolgt bayesianisch in Form von *Sequential Bayes Factor (SBF)-Designs* (Schönbrodt, Wagenmakers, Zehetleitner, & Perugini, 2017). Die bayesianische und die frequentistische Statistik weisen grundlegende Unterschiede auf. Während beim klassischen frequentistischen Testen geprüft wird, wie inkompatibel empirische Daten mit der H_0 sind, wird beim Bayesianischen Testen anhand von Bayes Factors geprüft, ob die empirischen Daten eher kompatibel mit der H_0 oder mit einer Alternativhypothese H_1 sind. Bayes Factors gehören zur größeren Familie der *Likelihood Ratio Tests* und geben an, wie gut eine Hypothese die empirischen Daten im Vergleich zu einer konkurrierenden Hypothese vorhersagt (z.B.: H_0 "Es gibt einen Effekt in der Population" vs. H_1 "Es gibt keinen Effekt in der Population"). Es handelt sich somit um relative Maße der prädiktiven Qualität. Formal sind sie definiert als:

$$BF_{10} = \frac{p(D|H_1)}{p(D|H_0)} \tag{2.1}$$

Ein Bayes Factor BF_{10} von 3 bedeutet dann beispielsweise „Diese Daten sind dreimal so wahrscheinlich, wenn die H_1 gilt als wenn die H_0 gilt“. Ein $BF_{10} < 1$ stützt im Gegenzug die H_0 . Ein Schema zur Klassifikation der Evidenzkraft verschiedener Bayes Factors ist in Abbildung 2-1 dargestellt.

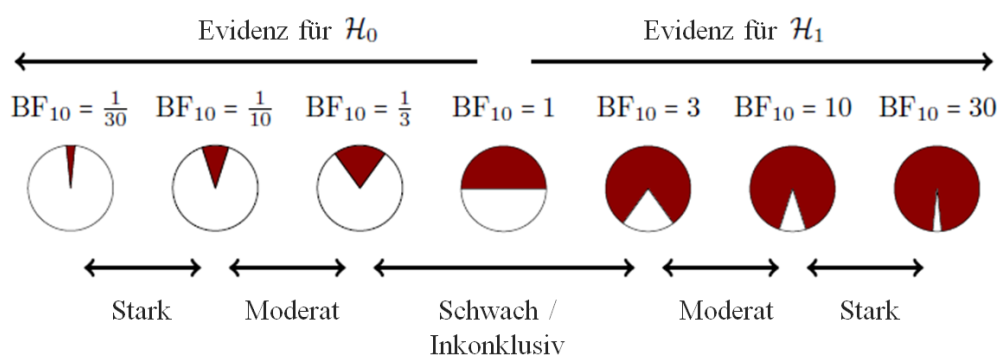


Abbildung 2-1: Graphische Darstellung einer Bayes Factor-Klassifikationstabelle (modifiziert nach van Doorn, J., et al., 2019). Ein Bayes Factors von 1 bedeutet, dass H_0 und H_1 gleichermaßen gestützt werden. Mit zunehmender Abweichung von 1 liegt mehr Evidenz entweder zugunsten von H_0 oder von H_1 vor. Bayes Factors zwischen 1 und 3 werden als schwach oder nicht konklusiv eingestuft, Bayes Factors zwischen 3 und 10 als moderat und Bayes Factors größer als 10 als starke Evidenz. Die Bayes Factors werden oft auch als Wahrscheinlichkeitsräder dargestellt, wobei das Verhältnis von weißer (Evidenz für H_0) zu roter (Evidenz für H_1) Fläche eine Funktion des Bayes Factors ist (van Doorn, J., et al., 2019).

Bei *Sequential Bayes Factor-Designs* wird die Stichprobengröße schrittweise erhöht bis ein vorab definiertes Evidenz-Level bzw. die maximale Stichprobengröße erreicht wird. Dazu wird eine anfängliche Stichprobe erhoben und der Bayes Factor berechnet. Dieser wird mit einem vorab

definierten Evidenz-Level verglichen (z.B. ob eine Hypothese zehn Mal wahrscheinlicher ist als die andere). Die Datenerhebung wird beendet, wenn das vorab definierte Evidenzlevel erreicht bzw. überschritten ist oder wenn ein vorab definiertes Maximum der Stichprobengröße erreicht ist. Ist der Bayes Factor noch unterhalb des geforderten Evidenz-Levels und die maximale Stichprobengröße nicht erreicht, dann wird die Stichprobe erhöht und der Bayes Factor erneut berechnet. Wird die maximale Stichprobengröße erreicht, bevor das geforderte Evidenzlevel erzielt ist, dann wird der finale Bayes Factor interpretiert. Dabei beeinflusst die Terminierungsregel lediglich die Entscheidung über die weitere Erhebung von Daten, nicht aber die Interpretation des finalen Bayes Factors. In diesem Forschungsvorhaben werden Bayes Factors von 3 bzw. $1/3$ als Evidenz-Level zugrunde gelegt. Die minimale Stichprobengröße liegt bei 20 und die maximale Stichprobengröße bei 50 Teilnehmern pro Studie.

2.2 Vorteile gegenüber der klassischen frequentistischen Datenanalyse

Sequential Bayes Factor-Designs weisen einige Vorteile gegenüber der klassischen frequentistischen Datenanalyse (*Null-hypothesis significance test*, *NHST*; Überblick in Dienes, 2008) auf. Letztere stellt in vielen Disziplinen seit Langem den Standard der statistischen Analyse dar, wurde jedoch insbesondere in den letzten Jahren zunehmend kritisiert (Cumming, 2014; Kruschke, 2013; Rouder, Speckman, Sun, Morey, & Iverson, 2009; Schönbrodt et al., 2017). Schönbrodt et al. (2017) nennen zusammenfassend folgende Kritikpunkte am klassischen *NHST*:

Abhängigkeit von der Effektstärke: Die Effizienz und Qualität des *NHST* ist von der a-priori angenommenen Effektstärke abhängig. Als Best-Practice ist im Rahmen des *NHST* eine a-priori Stichprobenplanung auf Basis der erwarteten Effektstärke vorgesehen. Ist die a-priori Effektstärke größer als die wahre Effektstärke, so steigt der Anteil von Typ II-Fehlern (β -Fehlern). Um dem vorzubeugen, werden a-priori Poweranalysen häufig mit konservativen Schätzungen der Effektstärke durchgeführt. Dies kann jedoch zu einer unnötigen Erhöhung des Stichprobenumfangs führen, wenn die a-priori Effektstärke geringer ist als die wahre Effektstärke.

P-Hacking: Durch das Ausschöpfen von Freiheitsgraden bei der Datenanalyse können p-Werte „optimiert“ werden. Beispiele hierfür sind die Hinzunahme von Kovariaten, die Transformation von Daten oder die Auswertung einer Vielzahl von Messvariablen und Bedingungen, wobei lediglich signifikante Ergebnisse berichtet werden. Diese Problematik hat unter der Bezeichnung *p-Hacking* (Simonsohn, Nelson, & Simmons, 2014) in den letzten Jahren einige Beachtung gefunden. *P-Hacking* kann dabei sowohl aus der Unwissenheit des Forschers als auch als bewusste Reaktion auf das gegenwärtige Forschungs- und Publikationssystem (Bakker, van Dijk, & Wicherts, 2012) entstehen.

Optionale Stichprobenerweiterung: Eine weitere gängige, wenn auch sehr fragwürdige Praxis ist die optionale Erweiterung des Stichprobenumfangs, wenn Ergebnisse nicht signifikant werden (John, Loewenstein, & Prelec, 2012). Dieses ungeplante multiple Testen ist im Rahmen des klassischen *NHST* nicht erlaubt, da es zum Anstieg von Typ I-Fehlern (α -Fehlern) führt (Armitage,

McPherson, & Rowe, 1969). Die Berechnung von Interimsergebnissen ist nur erlaubt, wenn dies keinerlei Auswirkung auf die Fortsetzung oder Beendigung der Datenerhebung hat.

Durch die Anwendung von *Sequential Bayes Factor-Designs* können diese Probleme vermieden werden. Darüber hinaus haben *SBF-Designs* weitere bedeutsame Vorteile gegenüber dem klassischen frequentistischen Testen (Schönbrodt et al., 2017):

Evidenz für die Nullhypothese: Ein zentraler Vorteil der Bayesianischen Datenanalyse, der auch für die Hypothesenprüfung im Rahmen dieser Dissertation von besonderer Bedeutung ist, ist die Möglichkeit Evidenz für die Nullhypothese zu erbringen (Kass & Raftery, 2012). Dies ist bei konventionellen Signifikanztests des *NHST* nicht möglich. Zudem konvergieren *SBF-Designs* bei ausreichend großer Anzahl an Probanden zwingend gegen Null oder Unendlich, sodass das Problem von nicht konklusiven Studien vermieden werden kann (Berger, 2006; Morey & Rouder, 2011; Rouder, Morey, Speckman, & Province, 2012).

Kontinuierliche Evidenzmaße: Bei Bayes Factors handelt es sich um kontinuierliche Maße der Evidenz. Auch nach Erreichen einer definierten Evidenzschwelle können weiter Daten erhoben werden oder aber die Datenerhebung vorzeitig beendet werden, ohne dass dies die Bedeutung des resultierenden Bayes Factors beeinflusst (Rouder, 2014). So ist es möglich, beliebig viele Interimtests durchzuführen und die Datenerhebung bei starken Effekten frühzeitig zu beenden oder sie auszudehnen, wenn der Effekt schwächer ist als erwartet. Dadurch sind *Sequential Bayes Factor-Designs* etwa 50 - 70% effizienter als das optimale *NHST-Design* und auch effizienter als ein typisches *Group Sequential Design*.

Berechnung von Posteriori-Verteilungen: Während im klassischen *NHST* nur bedingte Irrtumswahrscheinlichkeiten ermittelt werden können und somit keine Aussage über die unbedingte Wahrscheinlichkeit der Gültigkeit einer Hypothese möglich ist, können im Rahmen des bayesianischen Testens Posteriori-Verteilungen bestimmt werden, die jedem Wert der interessierenden Parameter eine Wahrscheinlichkeit zuordnen (Tschirk, 2014). So ist es möglich, unbedingte Irrtumswahrscheinlichkeiten sowie unbedingte Wahrscheinlichkeiten für die Gültigkeit von Hypothesen zu ermitteln. Zudem lassen sich beliebig viele alternative Hypothesen simultan prüfen, indem ihre Wahrscheinlichkeiten verglichen werden.

Ein weiterer Vorteil der Bayesianischen Analyse im Vergleich zum frequentistischen Ansatz ist, dass Hypothesen problemlos an derselben Stichprobe geprüft werden können, auf deren Basis sie entstanden sind - sofern die Priori-Verteilung von der Stichprobe unabhängig ist (Tschirk, 2014).

2.3 Packages, Priors und Ausreißerbereinigung

Alle Analysen im Rahmen der Dissertation werden in R 3.3.1 (R Core Team, 2014) bzw. JASP 0.8.5.1 (JASP Team, 2020) durchgeführt.

Patch Exploitation: Für die Bayesianische Datenanalyse in R werden die Packages „BayesFactor“ (Morey & Rouder, 2015) und „BayesMed“ (Nuijten, Wetzels, Matzke, Dolan, & Wagenma-

kers, 2015) verwendet. In beiden Packages basiert die Hypothesenprüfung auf Jeffreys-Zellner-Siow Priors (Details siehe Liang, Paulo, Molina, Clyde, & Berger, 2008). Dies gilt auch für die Software JASP (JASP Team, 2020), welche ebenfalls das R-Package "BayesFactor" verwendet. Sofern nicht anders vermerkt, werden Cauchy-verteilte Effekte mittlerer Größe zugrundegelegt und entsprechend $r = \sqrt{2} / 2$ (medium) bei den berechneten t-Tests bzw. $r \text{ Fixed} = 0.5$ bei den berechneten Varianzanalysen als Priors verwendet. Als Prior für die zufälligen Effekte, die nicht von Interesse sind, wird in den Varianzanalysen $r \text{ Random} = 1$ (nuisance) gewählt. Dies ist üblich, wenn mittlere bis große Effekte in den Daten zwar erwartet werden, diese aber nicht von Interesse sind, wie z.B. die interindividuelle Varianz bei Messwiederholung (Morey, 2018). In allen Experimenten zur Patch Exploitation werden Ausreißer auf Trial- und Group-Ebene bereinigt. Dazu werden vor der Aggregation zunächst für jeden Probanden und jede Bedingung die kürzesten und die längsten 5% der Trials entfernt (siehe Wilcox & Keselman, 2003). Im zweiten Schritt werden alle Probanden entfernt, deren bereinigter Mittelwert in einer der Experimentalbedingungen um mehr als das 2.0-fache des Interquartilsabstands von der Box entfernt ist.

Prey Choice: Die Datenanalyse erfolgt in R mittels JAGS. Dabei wird die *Savage-Dickey-Ratio-Methode* (Dickey, 1971) basierend auf einem Modell von Wagenmakers, Lodewyckx, Kuriyal, and Grasman (2010) (wie beschrieben in Lee & Wagenmakers, 2013; Zeelenberg-Data, p. 134) angewandt. Die verwendeten Priors werden in Abschnitt 5.2.2.2 beschrieben. Zur Prüfung der quantitativen Vorhersagen wird die *HDI+ROPE-Methode* (Kruschke & Liddell, 2018b; Kruschke & Liddell, 2018a) herangezogen. Im Rahmen der Ausreißerbereinigung werden alle Probanden entfernt, deren bereinigter Mittelwert in einer der Experimentalbedingungen um mehr als das 2.0-fache des Interquartilsabstands von der Box entfernt ist.

Die Probanden wurden aus den Studentenspopulationen in Eichstätt bzw. München rekrutiert. Sie stimmten nach erfolgter Aufklärung schriftlich der Teilnahme zu und erhielten entweder eine finanzielle Aufwandsentschädigung oder Versuchspersonenstunden für die Teilnahme.

3 Optimal Foraging Theory

Ein zentraler Fokus der Verhaltensökologie ist die Modellierung und Vorhersage von Entscheidungen bei der Nahrungssuche. Dieser Teilbereich wird traditionell als *Optimal Foraging Theory* bezeichnet. Der Begriff *Foraging* umfasst jede Art der Suche nach und Ausbeutung von Nahrungsressourcen (Danchin, Giraldeau, & Cézilly, 2008), z.B. das Jagen, Grasens, Tauchen nach Nahrung oder das Sammeln von Früchten (Abbildung 3-1).



Abbildung 3-1: Verschiedene Varianten von Foraging. Foraging umfasst jede Art der Suche nach und Ausbeutung von Nahrungsressourcen, z.B. das Jagen, Grasens, Tauchen nach Nahrung oder das Sammeln von Früchten.

Die Nahrungssuche stellt eine entscheidende Komponente des tierischen Lebens dar, denn über die Gewährleistung der Energieversorgung bildet sie die Grundlage für alle weiteren tierischen Aktivitäten (Stephens & Dunlap, 2008). Da das Nahrungsangebot in der Regel begrenzt ist und Spezies ebenso wie Individuen um den Zugang konkurrieren, sind die Entscheidungen, die ein Tier bei der Nahrungssuche trifft, zentral für das Überleben und den Fortpflanzungserfolg (Stephens et al., 2007). Gemäß der Darwinistischen Evolutionstheorie (Darwin, 1859) setzen sich im Laufe der Evolution diejenigen Entscheidungsstrategien durch, die in der natürlichen Umgebung

den größten Erfolg erzielen. So ist anzunehmen, dass die verschiedenen Spezies im Laufe ihrer evolutionären Geschichte Strategien für die Nahrungssuche entwickelt haben, die es ihnen erlauben, die Ressourcen in ihrer natürlichen Umgebung annähernd optimal auszuschöpfen.

3.1 Optimal Foraging Models

Unter dem Schlagwort der *Optimal Foraging Theory* wurde eine Vielzahl von mathematischen Modellen optimaler Entscheidungen entwickelt, die verschiedenste Komplexitätsstufen abbilden. Sie umfassen typischerweise die folgenden Komponenten (vgl. Stephens et al., 2007; Stephens & Krebs, 1986):

- 1) ***Currency Assumptions:*** Es wird ein Ziel bzw. eine Zielfunktion zugrunde gelegt (z.B. die Maximierung der Energieaufnahme, die Minimierung des Risikos zu verhungern oder die Maximierung der Überlebenswahrscheinlichkeit).
- 2) ***Decision Assumptions:*** Es werden Handlungs- bzw. Entscheidungsoptionen definiert, d.h. festgelegt, worin die Entscheidungsgewalt des Organismus besteht (z.B. die Entscheidung am Beerenstrauch zu verweilen oder zu wechseln, die Entscheidung über die Größe eines Spinnennetzes).
- 3) ***Constraint Assumptions:*** Es werden Einschränkungen auf die Handlungsmöglichkeiten des Organismus bzw. den möglichen Outcome - aufgrund von Genetik, Physiologie, Neurologie, Morphologie oder den Gesetzen von Chemie und Physik - definiert (z.B. Begrenzung der maximalen Nahrungsaufnahme durch physiologische Begrenzungen des Verdauungstrakts).

In den klassischen Foraging-Modellen wird angenommen, dass der Entscheider über vollumfängliches Wissen (*Complete Information*) verfügt und sowohl die Merkmale seiner Umgebung (z.B. Dichteverteilungen von Beute, Güte von Nahrungsquellen) als auch die vorhandenen Einschränkungen kennt (Stephens & Krebs, 1986). Die Basis der klassischen Foraging-Modelle bildet das Prinzip der *Lost Opportunity*, der verpassten Gelegenheit (Stephens & Krebs, 1986). Dabei können Entscheidungen über die Ausbeutung von Ressourcen bewertet werden, indem der potenzielle Ertrag durch die Ausbeutung der Ressource mit dem potenziellen Verpassen einer besseren, noch ertragreicheren Gelegenheit verglichen wird. So besteht z.B. für ein Tier auf Nahrungssuche mit der Akzeptanz einer Beute – und dem damit verbundenen Zeitaufwand – stets das Risiko, eine möglicherweise hochwertigere Beute zu verpassen. Viele der Ergebnisse klassischer Foraging-Modelle sind Ausdruck des Prinzips der *Lost Opportunity* - was dessen enorme Bedeutung bei der Nahrungssuche widerspiegelt (Stephens & Dunlap, 2008).

Entsprechend einer Hierarchie von Ressourcen beziehen sich Foraging-Modelle im Allgemeinen auf eine von drei Entscheidungsebenen (Stephens & Dunlap, 2008) (Abbildung 3-2):

- 1) **Habitat Choice:** Die oberste Entscheidungsebene bezieht sich auf die Wahl eines Habitats. So kann ein Vogel beispielsweise entscheiden, ob er auf einer Wiese in den Bergen nach Nahrung sucht oder entlang eines Flusses. Die Entscheidung für ein Habitat beeinflusst das Angebot an Ressourcen sowohl auf einer zeitlich als auch räumlich gesehen breiten Dimension. Ein Wechsel des Habitats ist in der Regel mit einem hohen Zeitaufwand oder anderen hohen Risiken verbunden.
- 2) **Patch Exploitation:** Innerhalb eines Habitats sind die vorhandenen Ressourcen meist nicht gleich verteilt, sondern treten räumlich gebündelt - in sogenannten *Patches* - auf. Bei einem *Patch* kann es sich z.B. um einen Strauch mit Beeren, einen Teich mit Fischen oder eine Blume mit Nektar handeln. Bei der Nahrungssuche trifft ein Tier üblicherweise auf viele einzelne *Patches* und muss entscheiden, wie lange es in einem bestimmten *Patch*, also z.B. an einem bestimmten Beerenstrauch, verweilt und dort nach Nahrung sucht, bevor es zum nächsten weiterzieht.
- 3) **Prey Choice:** Schließlich kann ein Tier auch auf einzelne Nahrungselemente (*Prey*) treffen und z.B. unter der Rinde eines Baumes einzelne Insekten ausfindig machen. Hier muss das nahrungssuchende Tier nun entscheiden, ob es die Zeit investiert um die ange-troffene Beute zu konsumieren oder ob es sie ignoriert und die Suche fortsetzt.



Abbildung 3-2: Beispiele für Habitat, Patch und Prey. Ein Bergtal ist z.B. ein Habitat, ein Strauch voller Beeren ein Patch und ein Käfer, den man auf einem Blatt antrifft, ist eine Form von Prey.

Nicht immer ist die Unterscheidung zwischen *Patch* und *Prey* offensichtlich. *Prey* verfügt grundsätzlich über einen fixen Energiegehalt und einen fixen Handling-Aufwand. Bei einer *Prey* kann das nahrungssuchende Tier somit weder den Energiegewinn noch den Zeitaufwand zum Konsumieren der Beute beeinflussen. Im Gegensatz dazu kann das Tier jedoch kontrollieren, wie lange es in einem *Patch* verweilt. Damit kann es im *Patch*-Kontext auch seinen Energiegewinn beeinflussen, da die Beziehung zwischen Verweildauer und Energiegewinn definiert ist (Stephens & Krebs, 1986). Bei einem *Patch* kann somit entschieden werden, *wie* er ausgebeutet wird, bei *Prey* dagegen nur, *ob* sie ausgebeutet wird.

Bei den klassischen Modellen der *Optimal Foraging Theory* handelt es sich primär um *Patch Exploitation* und *Prey Choice Models* (kurz: *Patch Models* bzw. *Prey Models*). Diese unterscheiden sich entsprechend der Unterscheidung zwischen *Patch* und *Prey* primär in Hinblick auf die Art der Entscheidung, die sie betrachten: In den *Patch Models* steht die Verweildauer im Fokus, es handelt sich somit um Terminierungsentscheidungen. Die zentrale Frage ist „Wie lange sollte man eine Ressource optimalerweise ausbeuten bis man zur nächsten weiterzieht?“. Bei den *Prey Models* dagegen geht es um die Akzeptanz vorgefundener Ressourcen. Im Vordergrund steht die Frage „Sollte man eine vorgefundene Ressource optimalerweise ausbeuten oder sie ignorieren?“. Der grundlegende Unterschied zwischen den beiden Gruppen von Modellen liegt somit nicht in der Art der angetroffenen Objekte, sondern in der Art der Entscheidung.

Obwohl die Modelle der *Optimal Foraging Theory* ursprünglich zur Beschreibung des Verhaltens bei der Nahrungssuche entwickelt wurden, wurden sie auch auf andere Entscheidungssituationen außerhalb des Kontexts der Nahrungssuche erfolgreich angewandt, wie z.B. die Partnerwahl, die Aufzucht von Jungen oder die Vermeidung von Fressfeinden (vgl. Stephens & Dunlap, 2008).

3.1.1 Average-Rate Maximizing

In klassischen *Patch*- und *Prey*-Modellen wird als Ziel üblicherweise die langfristige Maximierung der mittleren Ertragsrate (*Long-Term Average-Rate Maximization*) zugrunde gelegt, d.h. die Maximierung der Energieaufnahme bei Minimierung des Zeitaufwands (Stephens & Dunlap, 2008; Stephens & Krebs, 1986). Dies beruht auf der Annahme, dass die natürliche Selektion Verhalten begünstigt, das zu einer höheren Ertragsrate führt, da Individuen, deren Ertragsrate bei der Nahrungssuche hoch ist, mehr Zeit und Ressourcen zur Verfügung haben, um anderen wichtigen Tätigkeiten nachzugehen, wie z.B. der Paarung oder der Verteidigung ihres Territoriums (Stephens & Dunlap, 2008). Doch es sind auch andere Zielfunktionen denkbar wie z.B. die Minimierung des Risikos zu verhungern, die Maximierung der Überlebenschance oder die Maximierung des Fortpflanzungserfolges. In komplexeren Modellen wird auch das optimale Verhalten angesichts mehrerer, konkurrierender Ziele betrachtet (*Dynamic Optimization*, z.B. McNamara & Houston, 1987; Nonacs, 2001). Dabei wird das Entscheidungsverhalten als zustandsabhängige Reaktion auf physiologische Parameter, Reisekosten, Prädationsrisiko und Beutedichte modelliert (Nonacs, 2001).

3.1.2 Das Grundprinzip

Das Grundprinzip der *Optimal Foraging Theory* kann am Beispiel des Beerensammelns, wie es auch Menschen kennen, illustriert werden. Beeren treten üblicherweise räumlich gebündelt an Beerensträuchern auf. Werden Beeren an einem Strauch gesammelt, erschöpft sich die Ressource Beeren und es dauert zunehmend länger, die nächste Beere an diesem Strauch zu finden. Die Ertragsrate sinkt also, je länger man am selben Beerenstrauch verweilt. Nach jeder gepflückten Beere muss eine Terminierungsentscheidung getroffen werden: Sammelt man an diesem Strauch weiter oder wechselt man zum nächsten? Beide Entscheidungsalternativen haben sowohl Vor- als

auch Nachteile: Entscheidet man sich am selben Strauch weiter zu pflücken, so kann man die Suche nach Beeren unmittelbar fortsetzen. Allerdings ist der Strauch immer stärker abgeerntet und es wird zunehmend länger dauern die nächste Beere zu finden. Entscheidet man sich stattdessen zu einem neuen Beerenstrauch zu wechseln, so können zunächst in kurzer Zeit viele Beeren gepflückt werden, da der Strauch noch frisch ist. Allerdings ist der Wechsel zu einem neuen Strauch mit einer gewissen Reisezeit verbunden, während der gar keine Beeren gesammelt werden können. In dieser Situation sind nun verschiedene Entscheidungsstrategien möglich und jede führt am Ende zu einem bestimmten Gesamtertrag, d.h. zu einer bestimmten Anzahl an gepflückten Beeren. Anhand des Gesamtertrags können verschiedene Entscheidungsstrategien in ihrer Güte bewertet und verglichen werden. Diejenige Entscheidungs- bzw. Verhaltensstrategie, die über die Zeit zum höchsten Gesamtertrag führt, wird als „optimal“ bezeichnet.

Im ersten Extremfall könnte die Strategie nun darin bestehen an jedem Strauch nur eine Beere zu pflücken und dann sofort zum nächsten Strauch weiterzuziehen. Dadurch würde man einen Großteil der Zeit damit verbringen von einem Strauch zum nächsten zu ziehen, währenddessen keine Beeren gefunden werden können. Der Gesamtertrag wäre dann dementsprechend gering. Im anderen Extremfall könnte die Strategie darin bestehen jeden einzelnen Strauch komplett abzuernten, selbst wenn das Finden der letzten paar Beeren minutenlang dauern würde. Auch hier wäre der Gesamtertrag eher gering. Zwischen diesen beiden Extremen ist prinzipiell jede Entscheidungsstrategie möglich und jede führt zu einem bestimmten Gesamtertrag. Die entscheidende Frage ist nun: Welche Entscheidungsstrategie ist *optimal*, d.h. mit welcher Entscheidungsstrategie kann der größtmögliche Gesamtertrag über die Zeit erzielt werden?

Dies ist eine der zentralen Fragestellungen der *Optimal Foraging Theory*. Der Grundgedanke ist, dass sich Entscheidungen als mathematisches Optimierungsproblem mit dem Ziel der Maximierung des Nutzens bei Minimierung der Kosten beschreiben und modellieren lassen. Die Frage nach der optimalen Strategie bei der Nahrungssuche wird so zu einem mathematischen Optimierungsproblem, das – in der einfachsten Form – auf die Maximierung der Energieaufnahme (Nutzen) bei Minimierung des Zeitaufwands (Kosten) abzielt (Emlen, 1966; MacArthur & Pianka, 1966). In diese Betrachtung können beliebig weitere Faktoren integriert werden, im Kontext der Nahrungssuche z.B. Fressfeinde, Gelegenheiten zur Paarung oder die Versorgung des Nachwuchses.

3.2 Anwendbarkeit beim Menschen

Die Modelle der *Optimal Foraging Theory* wurden in einer Vielzahl von Studien und bei verschiedensten Spezies - von Insekten, Fischen, Vögeln über Säugetiere bis hin zu Primaten - angewandt und geprüft (Überblick in Nonacs, 2001; Stephens et al., 2007; Stephens & Krebs, 1986). Insgesamt ist die *Optimal Foraging Theory* äußerst erfolgreich darin, das Verhalten einer Vielzahl von Spezies zu beschreiben und vorherzusagen. Speziell das klassische *Patch Model* gilt als das erfolgreichste empirische Modell der Verhaltensökologie überhaupt (Stephens et al., 2007).

Als Jäger und Sammler verbrachte auch der Mensch im Laufe seiner Evolutionsgeschichte den Großteil seiner Aktivität mit der Nahrungssuche (Bischof, 1998; Tinbergen, 1963). Insbesondere bei der Nahrungssuche ist der Erfolg einer Entscheidungsstrategie direkt mit der Fortpflanzungswahrscheinlichkeit verbunden. So ist im Sinne der natürlichen Selektion (Darwin, 1859) anzunehmen, dass sich auch die Entscheidungsmechanismen des Menschen als Adaption an ihre ökologische Umgebung entwickelt haben. Geht man davon aus, dass kognitive Module nicht nur in den Situationen zum Einsatz kommen, für die sie evolutionäre Anpassungsleistungen darstellen, sondern auch in anderen, ähnlichen Situationen (Barkow et al., 1992), ist zu erwarten, dass diejenigen Mechanismen, die ursprünglich im Kontext der Nahrungssuche optimiert wurden, auch heute noch menschliche Entscheidungen leiten. So sollten menschliche Entscheidungen nicht nur, wenn sie der Nahrungssuche besonders ähnlich sind, sondern generell in allen Situationen, in denen Gewinn (z.B. monetär, ideell, in Form sozialer Anerkennung) akkumuliert wird, durch dieselben Prinzipien beschreibbar sein, die auch für tierisches Entscheidungsverhalten gelten.

3.2.1 Befunde aus Archäologie, Anthropologie und Kognitionspsychologie

In der Archäologie, Anthropologie und Ethnographie findet sich beachtliche qualitative Evidenz, dass die Grundprinzipien der *Optimal Foraging Theory* erfolgreich auf das menschliche Entscheidungsverhalten anwendbar sind. So zeigte sich, dass das Verhalten von Urvölkern beim Jagen (Smith, 1991) und Fischen (Aswani, 1998; Smith & Wishnie, 2000) beim Nahrungstransport (Metcalf & Barlow, 1992) und der Waldbewirtschaftung (Smith & Wishnie, 2000) durch das klassische *Patch Model* beschrieben werden kann. Darüber hinaus bietet die *Optimal Foraging Theory* einen alternativen Erklärungsansatz für die Arterhaltung, da bei Ertragsmaximierung davon auszugehen ist, dass Ansammlungen von Beute verlassen werden, bevor sie völlig aufgebraucht sind (Smith & Wishnie, 2000).

Dennoch fand die *Optimal Foraging Theory* in der kognitiven Psychologie und den Verhaltenswissenschaften bislang nur wenig Beachtung. Aus den wenigen Studien, die die Anwendbarkeit biologischer Optimalitätsmodelle in der kognitiven Psychologie untersucht haben, wird jedoch deutlich, dass es sich um einen vielversprechenden Ansatz handelt. So konnte gezeigt werden, dass sich das Entscheidungsverhalten in einer Serie von virtuellen Berry-Picking-Experimenten (Wolfe, 2013) durch das *Grenzertragstheorem*, ein Kernprinzip der *Optimal Foraging Theory* (Details siehe Abschnitt 4.1.1), beschreiben lässt. Prinzipien der *Optimal Foraging Theory* wurden auch erfolgreich auf die visuelle Suche angewandt (Cain et al., 2012; Ehinger & Wolfe, 2016), indem einzelne Suchdisplays als Patches betrachtet wurden. Cain et al. (2012) ließen ihre Probanden L-förmige Zielreize unter pseudo-L-förmigen Distraktoren suchen. Entsprechend den Vorhersagen des *Potential Value Theorems*, eines weiteren Prinzips der *Optimal Foraging Theory*, durchsuchten die Probanden ein Display von Reizen umso länger je mehr Zielreize dieses voraussichtlich enthielt. Ehinger and Wolfe (2016) untersuchten Verweildauern in einer komplexeren und realistischeren Suchaufgabe, bei der die Probanden in großen Satellitenbildern nach Tankstellen suchen mussten. Die Probanden folgten einer Strategie zur Maximierung der Ertrags-

rate und nutzen für die Terminierungsentscheidung sowohl ihr Vorwissen als auch ihre Suchhistorie (Ehinger & Wolfe, 2016). Auch die internale Suche im semantischen Gedächtnis scheint auf denselben Grundprinzipien zu basieren wie die räumliche Suche nach Nahrung (Hills et al., 2012). Daneben finden sich Argumente, dass sich z.B. auch die Informationssuche im Internet als „Foraging for information“ verstehen und analog zur Nahrungssuche modellieren lässt (Pirolli, 2007; Pirolli & Card, 1999). Hinweise auf die Bedeutsamkeit der Ertragsrate bei sequenziellen Entscheidungen finden sich auch bei Gilzenrat, Nieuwenhuis, Jepma, and Cohen (2010). Sie führten eine auditive Tondiskriminierungsaufgabe durch, bei der den Probanden Sequenzen von Tönen dargeboten wurden, die immer schwieriger zu unterscheiden waren. Obwohl Gilzenrat et al. (2010) die Anwendbarkeit von Modellen der *Optimal Foraging Theory* nicht direkt prüften, zeigte sich, dass die Probanden dann zu einer neuen Tonfolge wechselten, wenn der erwartete Ertrag für den aktuellen Durchgang auf den erwarteten Ertrag bei einer neuen Tonfolge abgesunken war - wie es das Grenzertragstheorem nahelegt.

3.2.2 Neuronale Grundlagen und der Exploration-Exploitation Trade-Off

Bei Entscheidungen, die im Kontext der *Optimal Foraging Theory* betrachtet werden, handelt es sich primär um *sequenzielle* Entscheidungen. In *komparativen* Entscheidungssituationen wird eine Entscheidung zwischen einer begrenzten Anzahl von simultan verfügbaren Optionen getroffen, die sich üblicherweise in der Wahrscheinlichkeit, dem Risiko oder dem Belohnungswert unterscheiden. Eine komparative Entscheidung ist z.B. die Situation in der Eisdiele, wenn aus mehreren verfügbaren Eissorten eine Auswahl getroffen werden muss (Abbildung 3-3a). Im Gegensatz dazu erfolgt eine *sequenzielle* Entscheidung primär in der Form, sich für oder gegen eine aktuell verfügbare Option zu entscheiden. Die Entscheidung ist damit nicht nur von der Güte der angebotenen Option abhängig, sondern auch von der mittleren Güte der Umgebung und den Kosten der Suche nach Alternativen (Kolling et al., 2012). Sequenzielles Entscheiden tritt z.B. beim Kauf eines Gebrauchtwagens auf: Nach Begutachtung eines Wagens muss entschieden werden, ob man dieses Fahrzeug kauft oder ob man noch weitere Händler aufsucht, in der Hoffnung möglicherweise eine bessere Alternative zu finden (Abbildung 3-3b).

a)



b)



Abbildung 3-3: a) Komparatives Entscheiden bei der Wahl einer Eissorte. b) Sequenzielles Entscheiden beim Kauf eines Gebrauchtwagens.

Neuronale Studien konnten zeigen, dass bei sequenziellen Entscheidungen ein eigenständiges Entscheidungssystem wirksam wird, das gleichwertig neben dem komparativen Entscheidungssystem steht. Während bei komparativen Entscheidungen Aktivität im ventromedialen präfrontalen Kortex (vmPFC) maßgeblich ist, ist bei sequenziellen Entscheidungen insbesondere der anteriore cinguläre Gyrus (ACC) involviert (Hayden et al., 2011; Kolling et al., 2012) (Abbildung 3-4).

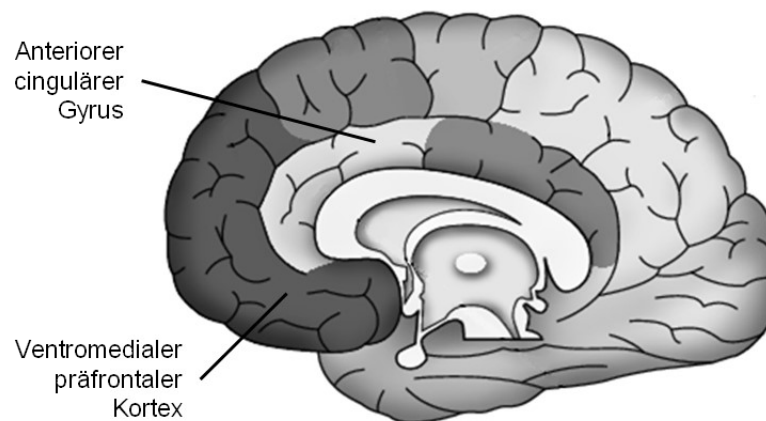


Abbildung 3-4: Aktivität im ventromedialen präfrontalen Kortex bei komparativem Entscheiden, Aktivität im anterioren cingulären Gyrus bei sequenziellem Entscheiden (modifiziert nach Müller, Krummenacher, & Schubert, 2015).

Es finden sich außerdem Hinweise darauf, dass bei sequenziellen Entscheidungen dieselben neuronalen Mechanismen beteiligt sind, die in der *Adaptive Gain Theory* (Aston-Jones & Cohen, 2005) beschrieben sind. Die *Adaptive Gain Theory* (Aston-Jones & Cohen, 2005) nimmt eine spezifische Rolle des Locus-Coeruleus-Norepinephrine-Systems (LC-NE-System) bei der Regulation des Gleichgewichts zwischen der Ausbeutung vorhandener Ressourcen und der Exploration

von Alternativen (*Exploration-Exploitation Trade-Off*) an. Dabei wird davon ausgegangen, dass das LC-NE-System auf Veränderungen der Ertragsrate reagiert, indem es adaptiv die Responsivität kortikaler Neuronen moduliert, die für die Leistung bei der Bearbeitung einer Aufgabe verantwortlich sind. Die Theorie basiert v.a. auf der Beobachtung von zwei verschiedenen Aktivitätsmodi des Locus Coeruleus: einem phasischen und einem tonischen Modus (Usher, 1999). Gemäß der *Adaptive Gain Theory* begünstigt der phasische Modus die Ausbeutung vorhandener Ressourcen (*Exploitation*), während der tonische Modus die Loslösung von der aktuellen Aufgabe zugunsten der Exploration von Alternativen (*Exploration*) fördert (Aston-Jones & Cohen, 2005). Übergänge zwischen dem phasischen und dem tonischen Modus werden durch kontinuierliche Bewertungen der Ertragsrate in ventralen und medialen Hirnstrukturen gesteuert (Aston-Jones & Cohen, 2005). In Übereinstimmung damit konnten anatomische Studien zeigen, dass die primären kortikalen Afferenzen des Locus Coeruleus vom orbitofrontalen und anterioren Gyrus Cinguli stammen (Aston-Jones et al., 2002; Rajkowski, Lu, Zhu, Cohen, & Aston-Jones, 2000; Zhu, Iba, Rajkowski, & Aston-Jones, 2004) – Arealen, die auf aufgabenbezogene Belohnungen und Kosten reagieren (Botvinick, 2007; Ridderinkhof, Ullsperger, Crone, & Nieuwenhuis, 2004) und für die eine Beteiligung bei sequenziellen Entscheidungen nachgewiesen werden konnte (Hayden et al., 2011; Kolling et al., 2012).

Mittlerweile existieren einige Versuche, die Vielzahl an Befunden zum *Exploration-Exploitation Trade-Off* zu integrieren (z.B. Gupta, Smith, & Shalley, 2006; Cohen, McClure, & Yu, 2007; Mehlhorn et al., 2015). Dennoch ist die entscheidende Frage noch immer ungeklärt – nämlich wie Organismen die Balance zwischen Exploration und Exploitation regulieren - und *in optimaler Weise* regulieren sollten (Cohen et al., 2007). Diese Frage hat in den Verhaltens- und Neurowissenschaften bislang wenig Aufmerksamkeit erfahren (Mehlhorn et al., 2015) und verdeutlicht das große Potenzial, das die Anwendung der *Optimal Foraging Theory* in der kognitiven Psychologie besitzt.

4 Patch Exploitation

Die *Optimal Foraging Theory* bietet Modelle für eine Vielzahl verschiedener Entscheidungssituationen. Eine Gruppe von Modellen, die sogenannten *Patch Exploitation Models*, beschäftigt sich mit dem Problem der Nahrungssuche in einer Umgebung, in der die Nahrung gebündelt in räumlich getrennten und verstreuten *Patches* auftritt wie z.B. Beeren an Beerensträuchern, Nektar in Blüten oder Fische in Teichen. Wird ein Patch (d.h. ein Beerenstrauch, eine Blüte, ein Fischteich) ausgebeutet, so erschöpft sich die Ressource innerhalb des Patches allmählich und der Ertrag nimmt über die Zeit kontinuierlich ab. Angesichts dessen wird das nahrungssuchende Tier schließlich entscheiden, den aktuellen Patch zu verlassen und zu einem neuen Patch aufzubrechen. Der Wechsel zu einem räumlich entfernten Patch ist jedoch mit gewissen Kosten verbunden – er erfordert Zeit sowie körperliche Anstrengung und während der Reise zwischen zwei Patches kann keine Energie aufgenommen werden. Es müssen also die Option zu bleiben – und immer weniger Nahrung zu gewinnen – und die Option zu einem neuen Patch zu wechseln gegeneinander abgewogen werden. Die zentrale Frage ist nun: Wann ist der *optimale* Zeitpunkt für den Wechsel zu einem neuen Patch?

4.1 Das klassische Patch Model

In den meisten *Patch*-Modellen wird derjenige Zeitpunkt zu wechseln als optimal angesehen, der die mittlere Ertragsrate langfristig maximiert. Das Bekannteste von ihnen, im Folgenden als das klassische *Patch Model* bezeichnet, basiert auf dem *Grenzertragstheorem (Marginal Value Theorem (MVT))*; Charnov, 1976). Es besagt, die optimale Strategie, um die langfristige Ertragsrate zu maximieren, ist den Patch dann zu verlassen, wenn die momentane Ertragsrate auf das Niveau der mittleren Ertragsrate für die gesamte Umgebung gesunken ist. Die mittlere Ertragsrate für die gesamte Umgebung ist dabei im einfachsten Fall durch (1) die mittlere Qualität der Patches und (2) die mittlere Reisezeit zwischen diesen Patches bestimmt (Charnov, 1976; Parker & Stuart, 1976; Review in Stephens & Krebs, 1986).

4.1.1 Das Grenzertragstheorem

Mit dem Grenzertragstheorem lässt sich die optimale Verweildauer für Patches bestimmen, die durch eine kontinuierlich abnehmende Ertragsrate charakterisiert sind. Die Ertragsrate entspricht dem Gesamtertrag im Verhältnis zur aufgewandten Zeit und lässt sich mathematisch folgendermaßen darstellen:

$$R(t) = \frac{G(t)}{\tau + t} \quad (4.1)$$

Hierbei repräsentiert R die Ertragsrate in Abhängigkeit von der Verweildauer t , G die Ertragsfunktion und τ die Reisezeit zwischen den Patches. Die Ertragsfunktion G sowie die Reisezeit τ sind Merkmale der Umgebung. Die Verweildauer t ist der einzige Parameter, über den der For-

ger seine Ertragsrate beeinflussen kann. Sie bildet somit die Entscheidung des Foragers ab. Jede Verweildauer t ist mit einer bestimmten Ertragsrate R verbunden. Um die optimale Verweildauer zu ermitteln, ist somit t so zu wählen, dass die zugehörige Ertragsrate R maximal wird. Ist G kontinuierlich, so lässt sich die optimale Verweildauer t^* mathematisch bestimmen, indem die obige Gleichung nach t differenziert und gleich Null gesetzt wird. Graphisch kann die optimale Verweildauer anhand eines sogenannten *Cowie-Plots* oder *Rooted-Tangent-Plots* ermittelt werden (Stephens & Dunlap, 2008) (Abbildung 4-1). Hierbei wird die Ertragskurve in einem Koordinatensystem so eingezeichnet, dass die x-Achse die Verweildauer und die y-Achse den Ertrag abbildet. Dann wird auf der x-Achse nach links die Reisezeit τ aufgetragen, sodass die Entfernung zum Ursprung umso größer ist je größer die Reisezeit ist. Wird nun eine Gerade von einer gegebenen Reisezeit τ auf der linken Seite der x-Achse zu einem Punkt auf der Ertragskurve auf der rechten Seite aufgetragen, so ist die Steigung dieser Geraden $G(t)/(\tau + t)$ – und damit gleich der Größe R , die maximiert werden soll. Die größte Steigung weist diejenige Gerade auf, die ausgehend von der Reisezeit τ Tangente zur Ertragskurve ist.

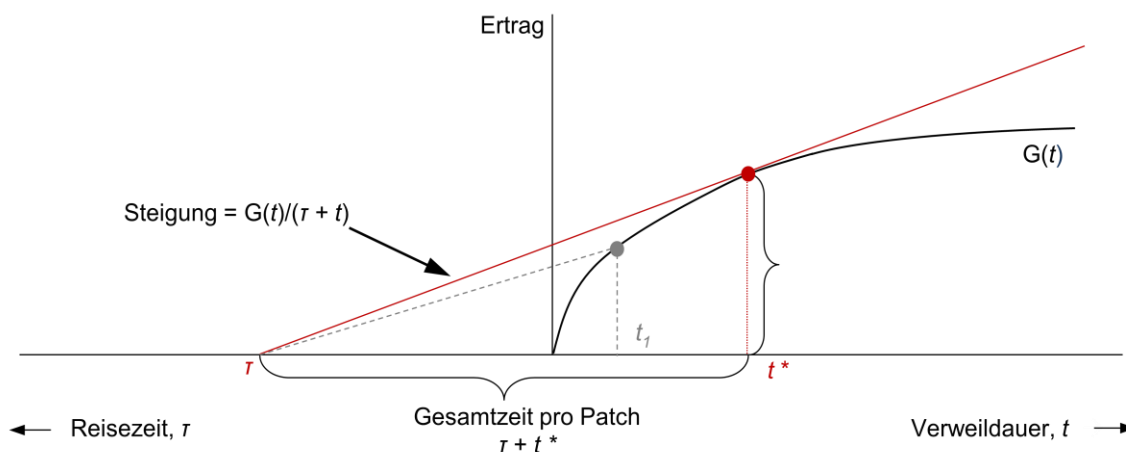


Abbildung 4-1: Ermittlung der optimalen Verweildauer zur Maximierung der Ertragsrate mittels eines *Rooted Tangent Plots* (in Anlehnung an Stephens & Dunlap, 2008). Auf der x-Achse ist die Verweildauer t nach rechts ansteigend und die Travel Time τ nach links ansteigend aufgetragen. Die y-Achse zeigt den Ertrag. Die Steigung einer Linie von einer gegebenen Travel Time τ auf der linken Seite der x-Achse zu einem Punkt auf der Ertragskurve liefert die Ertragsrate, die mit der entsprechenden Verweildauer t einhergeht. Mathematisch ist die Steigung dieser Linie $G(t)/(\tau + t)$ und damit gleich der Größe R , die maximiert werden soll. Die größte Steigung - und damit das größte R - weist die Tangente von τ an die Ertragskurve auf. Dies wird durch die rote Linie veranschaulicht. Eine Linie an jeden anderen Punkt auf der Ertragskurve liefert eine geringere Steigung wie die gestrichelte Linie zeigt.

Das Grenzertragstheorem wurde ursprünglich für kontinuierliche Ertragskurven formuliert. Die optimale Verweildauer für diskrete Ertragskurven, bei denen Belohnungen in diskreten Intervallen aufeinander folgen, kann aber nach demselben Prinzip abgeleitet werden (Kacelnik & Todd, 1992; Pyke, 1979; Stephens & Krebs, 1986) (Abbildung 4-2).

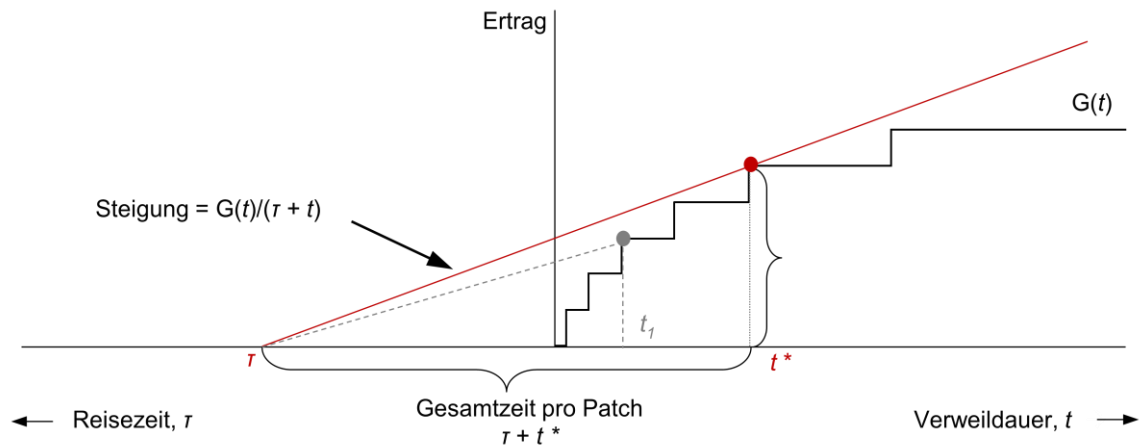


Abbildung 4-2: Rooted Tangent Plot zur Ermittlung der optimalen Verweildauer bei diskreten Ertragskurven. Auch hier weist die größte Steigung diejenige Gerade auf, die ausgehend von der Reisezeit τ Tangente zur Ertragskurve ist.

Mit dem Grenzertragstheorem lassen sich Patch-Situationen mit deterministischen Ertragskurven beschreiben. Probabilistische Patch-Situationen (z.B. wenn ein Jäger in Jagdrevieren zufällig Beute antrifft) können – und sollten – nach dem *Potential Value Theorem (PVT)* (McNamara, 1982; Olsson & Brown, 2006), einer probabilistischen Erweiterung des Grenzertragstheorems, modelliert werden.

4.1.2 Qualitative und quantitative Vorhersagen

Wie aus der graphischen Darstellung (Abbildung 4-1 und Abbildung 4-2) deutlich wird, ist die optimale Verweildauer im klassischen *Patch Model* von zwei Parametern abhängig – (1) der mittleren Reisezeit, um von einem Patch zum nächsten zu wechseln, und (2) der Patch-Qualität, d.h. der Form der Ertragskurven. Für konkrete Patch-Umgebungen, die sich entweder in der mittleren Reisezeit oder der mittleren Patch-Qualität unterscheiden, lassen sich somit spezifische qualitative Vorhersagen ableiten. Eine Verlängerung der Reisezeit sollte – sofern eine langfristige Maximierung der Ertragsrate angestrebt wird – stets* zu einer Erhöhung der Verweildauer führen. Eine Veränderung der Patch-Qualität kann in Abhängigkeit von der spezifischen Form der Ertragskurven zur Vorhersage einer Verkürzung, einer Verlängerung oder sogar von identischen Verweildauern führen. Für eine bestimmte Umgebung erlaubt das Grenzertragstheorem zudem die quanti-

* Bei diskreten Ertragskurven bleibt die optimale Verweildauer jeweils bis zu einem gewissen Niveau der Reisezeit konstant. Erst bei einer Verlängerung der Reisezeit über das Niveau hinaus, erhöht sich die optimale Verweildauer.

tative Vorhersage der *optimalen* Verweildauer, d.h. derjenigen Verweildauer, die die Ertragsrate langfristig maximiert. Ist die Ertragsfunktion bekannt, so kann die optimale Verweildauer exakt bestimmt werden.

4.2 Der Einfluss von Reisezeit und Patch-Qualität

4.2.1 Aktueller Forschungsstand

Das klassische *Patch Model* basierend auf dem *Grenzertragstheorem* wird als das erfolgreichste empirische Modell der Verhaltensökologie überhaupt beschrieben (Stephens et al., 2007). Es wurde in einer Vielzahl von Studien und bei verschiedensten Spezies angewandt – unter anderem bei parasitären Insekten (z.B. Wajnberg, Fauvergue, & Pons, 2000), Fischen (z.B. Anderson, 1984; Crowley, DeVries, & Sih, 1990), Vögeln (z.B. Cuthill, Kacelnik, Krebs, Haccou, & Iwasa, 1990; van Gils, Schenk, Bos, & Piersma, 2003; Ydenberg, 1984), Affen (z.B. Agetsuma, 1998; Hayden et al., 2011) und anderen Säugetieren (z.B. Kramer & Weary, 1991; Mellgren, 1982). Viele Studien stützen die qualitativen Vorhersagen des Patch Modells wie z.B. die Präferenz für reichhaltigere gegenüber weniger reichhaltigen Patches oder die Korrelation der Verweildauer mit der Patch Qualität sowie der mittleren Reisezeit der Umgebung (Review in Nonacs, 2001; Stephens & Krebs, 1986). Bezüglich der quantitativen Vorhersagen wurde jedoch häufig gefunden, dass Tiere länger in Patches verweilen als nach dem Grenzertragstheorem erwartet (Nonacs, 2001). Doch trotz der prominenten Rolle in der Verhaltensökologie und vielversprechender Befunde aus Archäologie, Anthropologie und Ethnographie (Aswani, 1998) existieren bislang nur wenige experimentelle Studien, die biologische Optimalitätsmodelle und speziell das Grenzertragstheorem auf das menschliche Entscheidungsverhalten anwenden.

Unserem Kenntnisstand nach gibt es bisher nur eine Studie (Hutchinson, J. M., Wilke, A., & Todd, P. M., 2008), in der Reisezeit und Patch-Qualität zwischen Umgebungen innerhalb desselben experimentellen Designs manipuliert wurden. Hutchinson et al. (2008) untersuchten die Verweildauer bei einer externalen Suchaufgabe, bei der die Probanden in virtuellen Teichen angelten. Es zeigte sich, dass die Probanden ihre Verweildauer in Reaktion auf die mittlere Reisezeit zwischen den Patches anpassten und länger verweilten, wenn die Reisezeit länger war. Jedoch verweilten sie unabhängig von der Qualität der Umgebung (d.h. unabhängig von der Häufigkeitsverteilung der Fische über die Teiche) länger an Teichen, in denen sie mehr Fische gefangen hatten. In zwei der drei Umgebungen entsprach dies nicht der optimalen Entscheidungsstrategie. Der qualitative Effekt der Reisezeit konnte in einer anderen, ebenfalls auf dem Angeln von Fischen basierten Studie (Mata, Wilke, & Czienskowski, 2009) sowie in einer Serie von virtuellen Berry-Picking-Experimenten, bei denen in einer virtuellen Suchaufgabe ähnlich dem Beerenpflücken rote Zielreize unter grünen Distraktoren gefunden werden mussten (Wolfe, 2013), repliziert werden. In einer komplexeren und realistischeren Suchaufgabe, bei der die Probanden in großen Satellitenbildern nach Tankstellen suchen mussten (Ehinger & Wolfe, 2016), folgten die Probanden einer Strategie zur Maximierung der Ertragsrate und nutzten für die Terminierungsentscheidung

sowohl ihr Vorwissen als auch ihre Suchhistorie. Eine Studie mit Glücksspielern (Addicott, Pearson, Kaiser, Platt, & McClernon, 2015), in der die Reisezeit zufällig innerhalb einer Umgebung variierte, ergab dagegen, dass die Probanden nicht der optimalen Entscheidungsstrategie folgten: Zwei von drei Probandengruppen passten ihre Verweildauer an die jeweils nächste bevorstehende Reisezeit an, die dritte Gruppe - Personen, die stark zum Glücksspiel neigten - wechselten die Patches unabhängig von der bevorstehenden Reisezeit zu früh.

Auch in Hinblick auf den Effekt der Patch-Qualität sind die Befunde nicht eindeutig. In der Serie virtueller Berry-Picking-Experimente von Wolfe (2013) erlaubte das Grenzertragstheorem eine gute Beschreibung des menschlichen Suchverhaltens, wenn die Qualität der Patches eher uniform war. Wenn die Patch-Qualität innerhalb einer Umgebung variierte oder nicht ersichtlich war, kam es jedoch zum Teil zu starken Abweichungen von den Vorhersagen des Grenzertragstheorems. Zudem wurde entgegen dem Grenzertragstheorem Evidenz für Effekte des zeitlichen Darbietungsmusters gefunden. So gaben Probanden Such-Displays später auf, wenn die unmittelbar vorangegangenen Displays von höherer Qualität waren (Zhang et al., 2015) und wenn ihnen Sequenzen von Patches mit sinkender Qualität im Vergleich zu Sequenzen von Patches mit steigender Qualität dargeboten wurden (Fougnie et al., 2016).

Insgesamt ist die Befundlage zur Anwendbarkeit biologischer Optimalitätsmodelle und insbesondere des Grenzertragstheorems beim Menschen weder erschöpfend noch eindeutig. Zudem konzentrieren sich die bisherigen experimentellen Studien überwiegend auf den Bereich der Suche, entweder die externale visuelle Suche oder die internale Suche im Gedächtnis. Dadurch ist die betrachtete Entscheidungssituation jedoch probabilistisch und nicht deterministisch - und damit nicht geeignet, um die Vorhersagen des Grenzertragstheorems zu prüfen. Darüber hinaus – und zum Teil als Konsequenz der Verwendung von Suchparadigmen – sind die Ertragsfunktionen oft wenig kontrolliert. In probabilistischen Situationen erleben die Probanden individuelle Ertragskurven, sodass die optimale Strategie nicht für alle Probanden identisch sein muss. In den meisten Fällen können die optimalen Strategien auch nicht a priori bestimmt werden, sondern müssen post hoc aus individuellen Suchraten berechnet bzw. approximiert werden. Unserem Kenntnisstand nach existiert bislang keine Studie zu menschlichen sequenziellen Entscheidungen, die auf einer gänzlich deterministischen Patch-Situation basiert. Aus diesem Grund wurden im Rahmen dieser Dissertation experimentelle Paradigmen entwickelt, die eine rein deterministische Entscheidungssituation abbilden. So ist es möglich, die optimale Entscheidungsstrategie a priori zu ermitteln und die qualitativen und quantitativen Vorhersagen des Grenzertragstheorems simultan zu prüfen.

4.2.2 Überblick über die Experimentalserie

In der ersten Experimentalserie soll die Anwendbarkeit des klassischen *Patch Models* und damit des Grenzertragstheorems auf das menschliche Entscheidungsverhalten untersucht werden. Dazu wurden experimentelle Paradigmen entwickelt, anhand derer sowohl die qualitativen als auch die quantitativen Vorhersagen des Grenzertragstheorems simultan geprüft werden können. Da bisherige Studien primär auf Suchparadigmen basieren, sind die Ertragskurven von interpersonellen Faktoren abhängig (insbesondere der Suchgeschwindigkeit, sowohl bei der internen kognitiven Suche als auch der externen visuellen Suche) und nicht explizit berechenbar, sodass der optimale Terminierungszeitpunkt nicht quantitativ bestimmt werden kann. Durch den Einsatz von Foraging-Paradigmen, die keine Suchkomponente enthalten und durch berechenbare Ertragskurven beschrieben werden, lässt sich die optimale Verweildauer für jede Experimentalbedingung a priori explizit berechnen und empirisch prüfen.

Die im Folgenden beschriebene Experimentalserie umfasst drei Studien. In Studie 1.1 wird das Grenzertragstheorem in Patch-Umgebungen mit kontinuierlichen Ertragskurven untersucht. In Studie 1.2 und 1.3 wird seine Anwendbarkeit in Situationen mit stufenförmigen Ertragskurven geprüft, wobei Studie 1.3 eine konzeptuelle Replikation (Asendorpf et al., 2013; Brandt et al., 2014; Lykken, 1968) von Studie 1.2 darstellt.

4.2.3 Studie 1.1 – Continuous Foraging

In Studie 1.1 wird die Gültigkeit des klassischen *Patch Models* in Umgebungen aus Patches mit kontinuierlichen Ertragskurven untersucht. Die Probanden sollen in virtuellen Patch-Umgebungen so viele Punkte sammeln wie möglich. Die Patches zeichnen sich durch Ertragsfunktionen aus, bei denen der Ertrag mit zunehmender Verweildauer am selben Patch kontinuierlich sinkt. Die zentrale Aufgabe der Probanden ist es zu entscheiden, wann sie den aktuellen Patch verlassen und zum nächsten wechseln. Der Wechsel zu einem neuen Patch ist dabei mit Kosten in Form von Wartezeit verbunden.

4.2.3.1 Methode

Design und Hypothesen: Das Experiment ist als Within-Subject-Design mit drei Experimentalbedingungen - *Baseline*, *Long Travel* und *High Quality* - konzipiert. In jeder Experimentalbedingung wird eine abstrakte Foraging-Umgebung aus jeweils identischen Patches dargeboten. Die Bedingung *Long Travel* weist dieselbe Patch-Qualität auf wie die *Baseline*, unterscheidet sich aber in der mittleren Reisezeit. Die Bedingung *High Quality* weist dieselbe mittlere Reisezeit auf wie die *Baseline*, unterscheidet sich aber in der Patch-Qualität. Um die natürliche Erschöpfung der Ressourcen nachzubilden, sind die Patches jeweils durch kontinuierliche Ertragskurven mit graduell abnehmenden Erträgen charakterisiert. Die Höhe des Ertrags bei Verweildauer t wird durch die folgende Ertragsfunktion beschrieben:

$$G(t) = A - A * (1 - p)^t \quad (4.2)$$

Dabei entspricht A den ursprünglich am Patch vorhandenen Ressourcen (100 Punkte in diesem Experiment), p dem Gewinnanteil pro Zeiteinheit – und damit der Qualität des Patches – und t der Verweildauer.

Die Ertragsrate ist entsprechend:

$$R(t) = \frac{G(t)}{\tau + t} = \frac{A - A * (1 - p)^t}{\tau + t} \tag{4.3}$$

wobei τ die mittlere Reisezeit zwischen den Patches ist.

Die Reisezeit- und Qualitätsparameter ebenso wie die optimale Verweildauer pro Patch – mathematisch ermittelt über Maximierung der Ertragsrate (siehe Abbildung 4-3) – sind in Tabelle 4-1 dargestellt.

Tabelle 4-1: Reisezeit, Qualitätsparameter und optimale Verweildauern ermittelt anhand der Rooted-Tangent Methode für jede Experimentalbedingung.

Bedingung	Reisezeit	Patch-Qualität	Optimale Verweildauer
Baseline	1000 ms	0.00018	3000 ms
High Quality	1000 ms	0.00038	2000 ms
Long Travel	1900 ms	0.00018	4000 ms

Anmerkung. Patch-Qualität als Anteil der noch am Patch verfügbaren Punkte, der pro Millisekunde gesammelt wird.

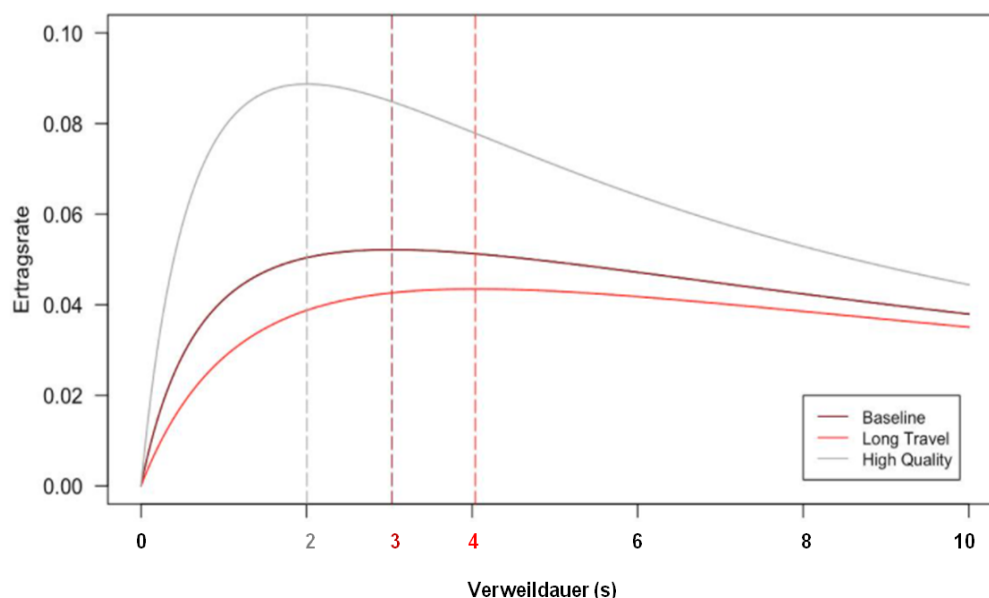


Abbildung 4-3: Ertragsrate in Abhängigkeit von der Verweildauer je Patch für jede Experimentalbedingung. Die gestrichelten Linien kennzeichnen das jeweilige Maximum der Ertragsrate und damit die optimale Verweildauer je Patch.

Ausgehend von den Parametern der Experimentalbedingungen lassen sich aus dem klassischen *Patch Model* drei spezifische Vorhersagen ableiten:

- 1) Manipulation der Reisezeit: In der Bedingung *Long Travel* sollten die Probanden später zum nächsten Patch wechseln als in der *Baseline*.
- 2) Manipulation der Patch Qualität: In der Bedingung *High Quality* sollten die Probanden früher zum nächsten Patch wechseln als in der *Baseline*.
- 3) Optimalität: Die Probanden sollten den optimalen Zeitpunkt des Wechsels wählen, um ihren Gesamtertrag über die Zeit zu maximieren.

Stichprobe: Insgesamt nahmen 30 Probandinnen im Alter von 19 bis 40 Jahren (Mittelwert 27.9) an der Studie teil. Alle verfügten über normale (19 Personen) oder auf normal korrigierte (12 Personen) Sehfähigkeit, hatten keine neurologischen oder psychiatrischen Vorerkrankungen und nahmen keine psychoaktiven Medikamente ein. Alle Teilnehmer waren Rechtshänder. Eine Person wurde im Zuge der Datenbereinigung (siehe Abschnitt 2.3) ausgeschlossen.

Versuchsaufbau: Das Experiment wurde in einem abgedunkelten Testraum mittels eines Fujitsu ESPRIMO P756/E90+ Computers mit Windows 8.1. und einem Display++-LCD-Monitor (Cambridge Research Systems, UK) mit einer Bildschirmdiagonale von 32'' und einer Bildwiederholfrequenz von 120 Hz dargeboten. Die Probanden saßen mit einem Abstand von ca. 60 cm vor dem Monitor. Das Experiment wurde in PsychoPy v.1.83.04 (Peirce, 2007, 2008) programmiert und durchgeführt.

Versuchsablauf: Die Experimentalbedingungen wurden in randomisierter Reihenfolge dargeboten. Jede Bedingung war in einen einminütigen Trainingsblock und einen fünfminütigen Experimentalblock unterteilt. Zu Beginn des Experiments erläuterte der Versuchsleiter den Probanden mittels einer schriftlichen Instruktion den Ablauf des Experiments. Sie wurden instruiert, dass das Ziel sei, in jeweils 5 Minuten in einer Serie von Patches so viele Punkte zu sammeln wie möglich. Weiterhin wurden sie vorab aufgeklärt, dass jeder Patch eine begrenzte Anzahl von Punkten enthalte und somit die Anzahl an gesammelten Punkten sinken werde, je länger sie am selben Patch verweilten. Die Probanden könnten zu jeder Zeit entscheiden, den aktuellen Patch zu verlassen und zu einem neuen, unverbrauchten Patch zu wechseln. Dies sei mit einer gewissen Wartezeit verbunden, während der keine Punkte gesammelt werden könnten. Die zentrale Entscheidung wurde explizit dargelegt: An jedem Patch müssten die Probanden entscheiden, wann sie wechselten und zu einem neuen, unverbrauchten Patch reisten, um so viele Punkte zu sammeln wie möglich. Vor dem Experiment absolvierten die Probanden einen Übungsblock aus 10 Patches unter Aufsicht des Versuchsleiters.

Versuchsprotokoll: In Abbildung 4-4 ist ein beispielhafter Handlungsablauf dargestellt. Auf dem Computer-Bildschirm wurden sequenziell Patches in Form von grünen Rahmen dargeboten, deren Füllstand wie bei einem Wasserglas allmählich anstieg. Solange die Probanden an einem Patch, verweilten, wurden automatisch entsprechend der Ertragsfunktion Punkte zum Gesamtpunktestand hinzugezählt. Die Anzahl der gesammelten Punkte wurde (1) durch den Anstieg des Füllstands im Rahmen und (2) durch die Erhöhung des Punktestands widerspiegelt. Mit zunehmender Verweildauer am selben Patch stieg der Füllstand - und damit auch der Punktestand - immer langsamer an. Indem sie die linke Maustaste drückten, konnten die Probanden jederzeit zu einem neuen, unverbrauchten Patch wechseln. Ein Wechsel des Patches war mit einer gewissen Wartezeit verbunden, deren Dauer durch die Länge eines schwarzen Balkens angezeigt wurde. Entschied sich der Proband zu einem neuen Patch zu wechseln und drückte die linke Maustaste, so folgte unmittelbar die entsprechende Wartezeit (Reisezeit), während der sich der schwarze Balken zusammensog bis er schließlich ganz verschwunden war und ein neuer, grüner Rahmen erschien. Die Probanden konnten beliebig oft die Patches wechseln, sie mussten aber berücksichtigen, dass sie während der Wartezeit keine Punkte erhielten.

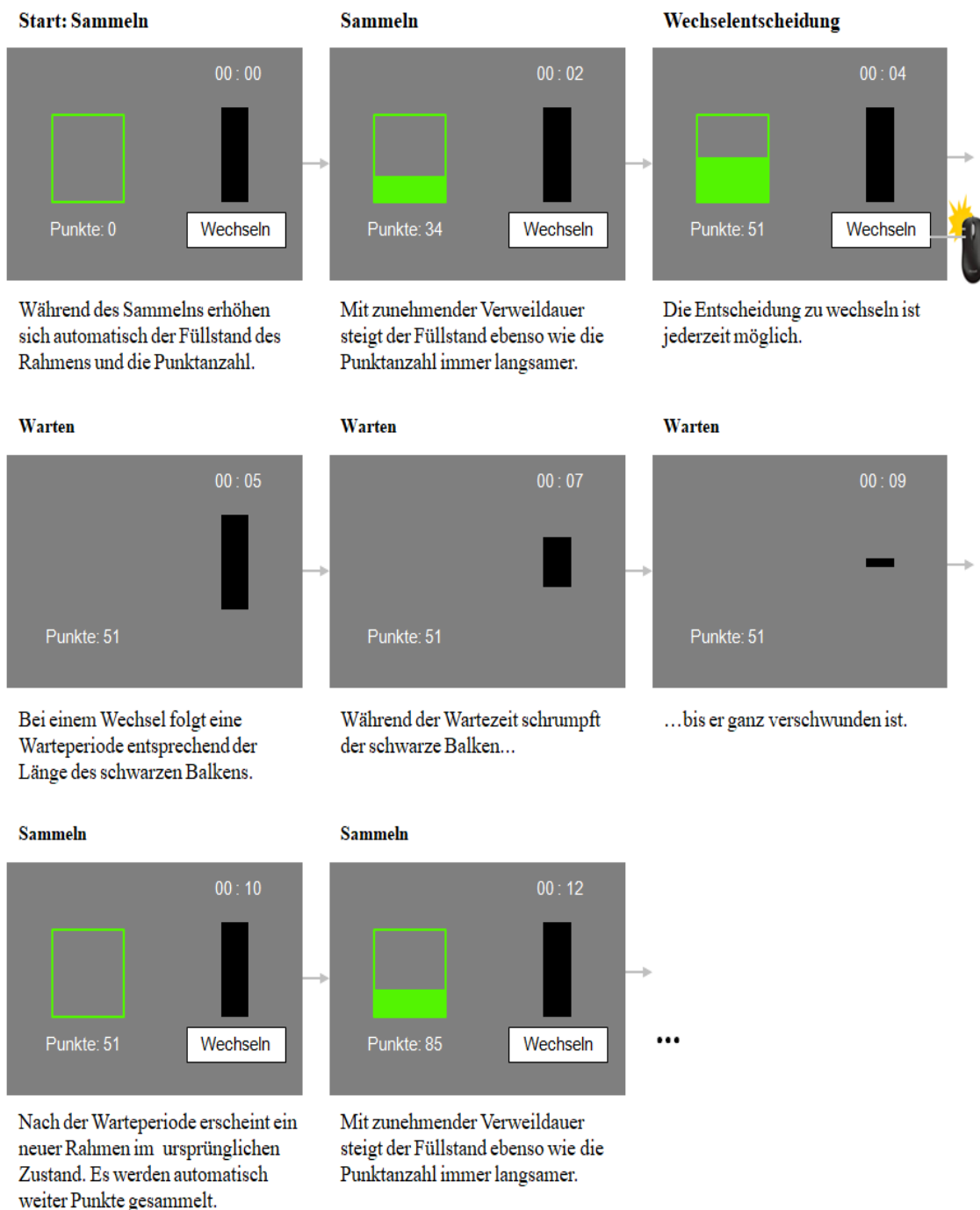


Abbildung 4-4: Eine beispielhafte Handlungsabfolge in Studie 1.1.

4.2.3.2 Auswertung und Ergebnisse

Statistische Auswertung: Im Folgenden werden die Ergebnisse der Bayesianischen Analysen zu Studie 1.1 zusammengefasst. Diese basieren auf dem von Jeffreys (1961; siehe auch Rouder et al., 2009) vorgeschlagenen Konzept zum Bayesianischen t -Test. Als Nullhypothese wird angenommen, dass es keinen Unterschied in der Verweildauer zwischen den Bedingungen gibt, d.h. $H_0 : \delta = 0$. Diese wird gegen die ungerichtete Alternativhypothese $H_1 : \delta \neq 0$ (Es liegt ein Unterschied zwischen den Bedingungen vor) bzw. gegen die gerichtete Alternativhypothese $H_+ : \delta > 0$ (Es liegt ein Unterschied mit positiver Effektstärke vor) geprüft. Entsprechend werden die Bayes Factors BF_{10} bzw. BF_{+0} zugunsten der Alternativhypothese berichtet. Es werden Cauchy-verteilte Effekte mittlerer Größe zugrundegelegt und entsprechend Priors mit $r = \sqrt{2} / 2$ (medium) gewählt. Maße der Effektstärke δ (Median und 95%-Highest Posterior Density Interval (HDI)) werden anhand von unbegrenzten (zweiseitigen) Posteriori-Verteilungen mit 10.000 Stichproben bestimmt. Der Einfluss von Reisezeit und Patch-Qualität auf die mittlere Verweildauern wird durch Vergleich der Bedingungen *Baseline* und *Long Travel* bzw. der Bedingungen *Baseline* und *High Quality* untersucht und mittels einseitiger Bayesianischer t -Tests statistisch geprüft. Die Prüfung auf Optimalität erfolgt anhand von zweiseitigen Bayesianischen One-Sample t -Tests. Die mittlere Verweildauer wird über die mittlere Anzahl an Sammeldurchgängen bis zum Wechsel der Patches gemessen.

Einen graphischen Überblick über die Ergebnisse bietet Abbildung 4-5.

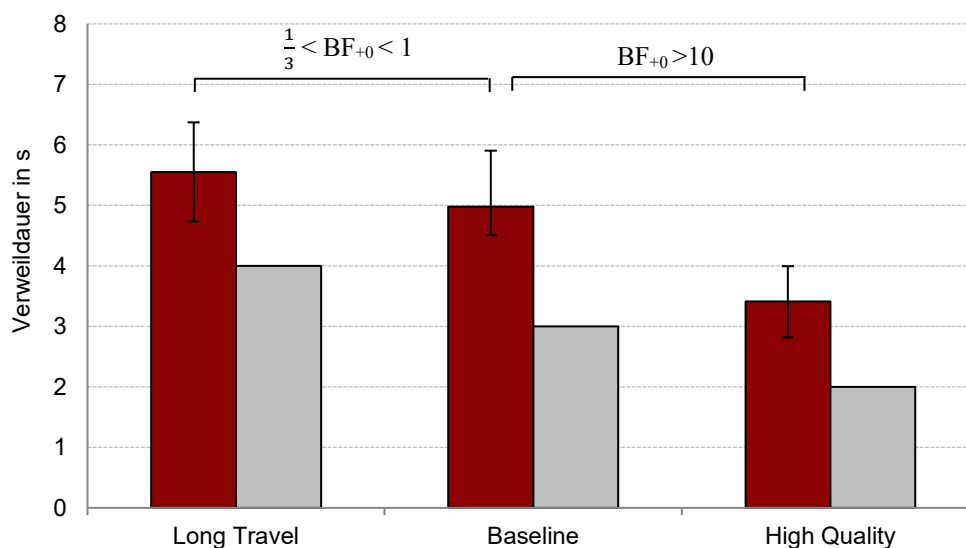
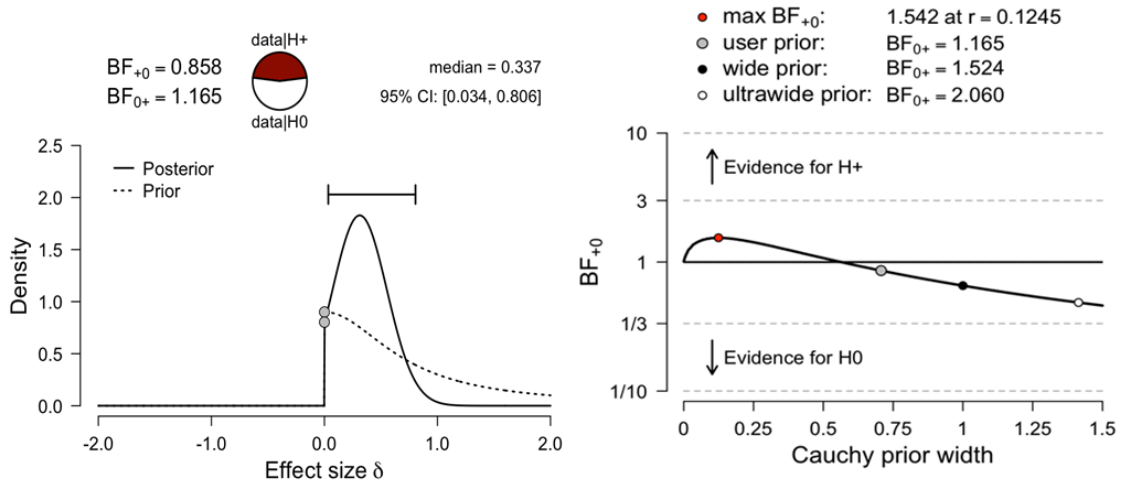


Abbildung 4-5: Graphischer Überblick über die Ergebnisse von Studie 1.1. Die roten Balken kennzeichnen die mittlere Verweildauer pro Bedingung, die grauen Balken die optimale Verweildauer basierend auf dem Grenzertragstheorem. Die Fehlerbalken entsprechen den 95% Credible Intervals der Posteriori-Verteilung.

Effekt der Reisezeit: In der Bedingung *Long Travel* wechselten die Probanden im Mittel nach 5.55 Sekunden (95% *HDI*: 4.73 - 6.37), während sie in der *Baseline* bereits nach durchschnittlich 4.98 Sekunden (95% *HDI*: 4.06 - 5.90) zum nächsten Patch reisten. Dies entspricht einer mittleren Differenz von 0.57 Sekunden ($SD = 2.20$). Der Bayes Factor $BF_{+0} = 0.86$ (error % < 0.01) ist nicht konklusiv (Abbildung 4-6a und b). Die unbegrenzte Posteriori-Verteilung der Effektstärke δ zeigt einen Median von 0.31 mit einem 95% *HDI* von -0.17 bis 0.81 (Abbildung 4-7a). Werte knapp unter 0 haben posteriori dieselbe Dichte wie Werte nahe 1, sodass substantielle Unsicherheit über das Vorliegen eines Effekts bestehen bleibt. Werden nur die Probanden betrachtet, bei denen die Bedingungen *Baseline* und *Long Travel* unmittelbar aufeinander folgten (15 Probanden), so zeigt sich durchaus ein moderater Effekt der Reisezeit ($BF_{+0} = 6.48$ (error % < 0.01); $\delta = 0.76$ mit 95% *HDI*: 0.09 - 1.56).

Effekt der Patch Qualität: In Übereinstimmung mit dem Grenzertragstheorem erfolgte der Wechsel in der Bedingung *High Quality* früher als in der *Baseline*. In der *Baseline* wechselten die Probanden durchschnittlich nach 4.98 Sekunden (95% *HDI*: 4.06 - 5.90), dagegen in der Bedingung *High Quality* bereits nach 3.41 (95% *HDI*: 2.82 - 4.00) Sekunden. Dies entspricht einer mittleren Differenz von 1.57 Sekunden ($SD = 2.04$). Der Bayes Factor $BF_{+0} = 211.20$ (error % < 0.01) zeigt starke Evidenz für die H_+ (Abbildung 4-6c und d). Die unbegrenzte Posteriori-Verteilung der Effektstärke δ zeigt einen Median von 0.99 mit einem 95% *HDI* von 0.46 bis 1.55 (Abbildung 4-7b) und spricht damit für einen starken Effekt.

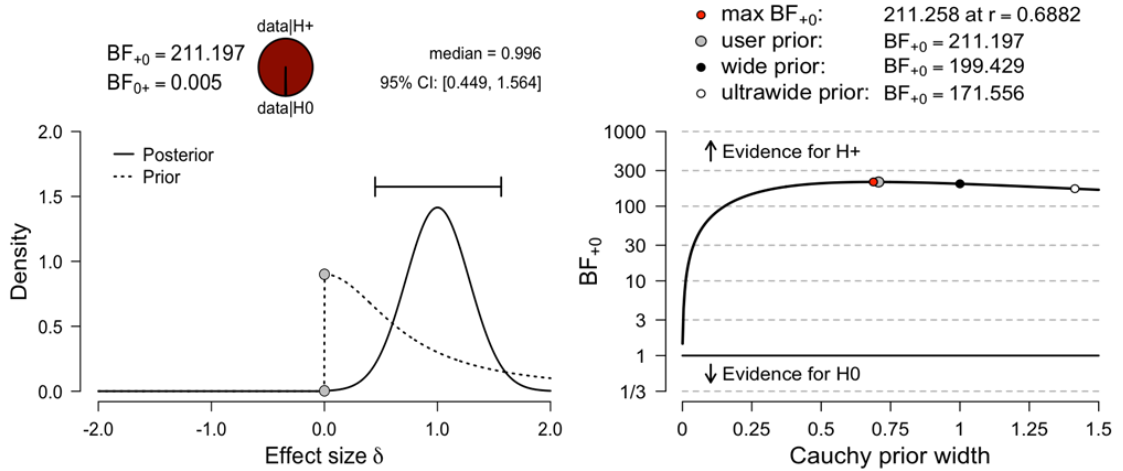
Effekt der Reisezeit (einseitige Analyse)



(a) Bayesianischer Paired-Sample t -Test für den Parameter δ

(b) Bayes Factor Robustness Plot

Effekt der Patch-Qualität (einseitige Analyse)

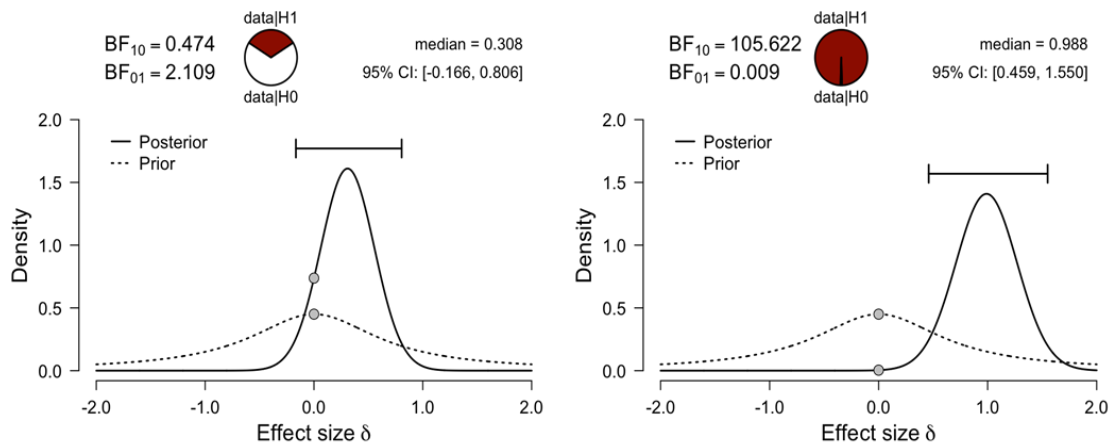


(c) Bayesianischer Paired-Sample t -Test für den Parameter δ

(d) Bayes Factor Robustness Plot

Abbildung 4-6: Bayesianische Paired-Sample t -Tests für den Parameter δ und Bayes Factor Robustness Plots. Die Wahrscheinlichkeitsräder zeigen die Evidenz der Daten für die zwei konkurrierenden Hypothesen. Rechts daneben sind der Median und das 95% Credible Interval der Posteriori-Verteilung dargestellt. Die beiden grauen Punkte zeigen die Prior und Posterior Dichte des Test-Wertes (Dickey & Lientz, 1970; Wagenmakers et al., 2010). In den beiden rechten Paneelen sind die Bayes Factor Robustness Plots dargestellt. Diese zeigen den BF_{+0} für die spezifizierte Prior ($r = \sqrt{2} / 2$), eine weite Prior ($r = 1$) und eine ultra-weite Prior ($r = \sqrt{2}$). Die Evidenz für die H_+ ist stabil über einen weiten Bereich von Prior-Verteilungen, was für die Robustheit der Analyse spricht. Abbildungen aus JASP.

Effektstärken (zweiseitige Analyse)



(a) Bayesianischer Paired-Sample *t*-Test für den Parameter δ : Effekt der Reisezeit
 (b) Bayesianischer Paired-Sample *t*-Test für den Parameter δ : Effekt der Patch Qualität

Abbildung 4-7: Zweiseitige Analysen zur Ermittlung der Effektstärke. Die Wahrscheinlichkeitsräder zeigen die Evidenz der Daten für die zwei konkurrierenden Hypothesen. Die beiden grauen Punkte zeigen die Prior und Posterior Dichte des Test-Wertes (Dickey & Lientz, 1970; Wagenmakers et al., 2010). Der Median und das 95% Credible Interval der Posterior-Verteilung sind in der rechten oberen Ecke dargestellt. Abbildungen aus JASP.

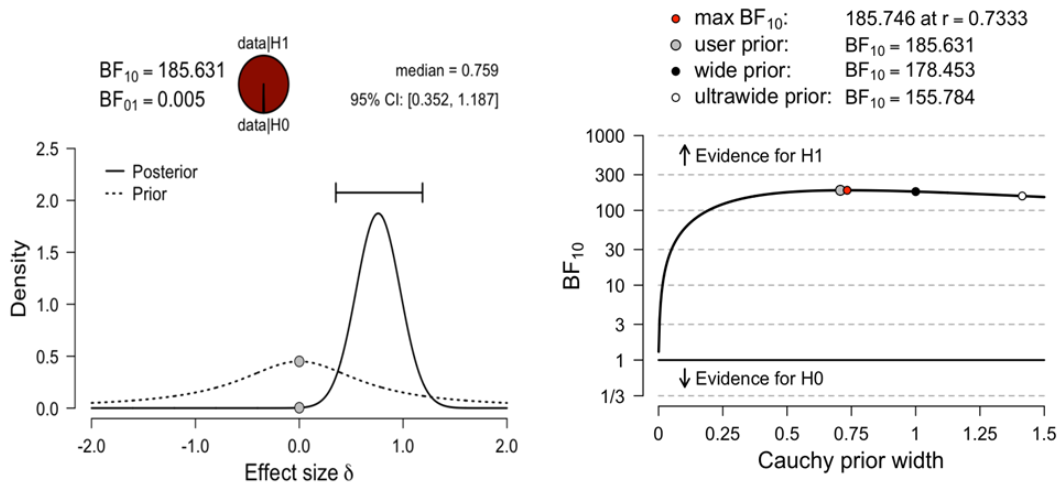
Optimalität: In allen drei Bedingungen war die beobachtete mittlere Verweildauer länger als die optimale Verweildauer gemäß dem Grenzertragstheorem (Tabelle 4-2, Abbildung 4-8).

Tabelle 4-2: Vergleich der mittleren Verweildauern mit den optimalen Verweildauern gemäß MVT.

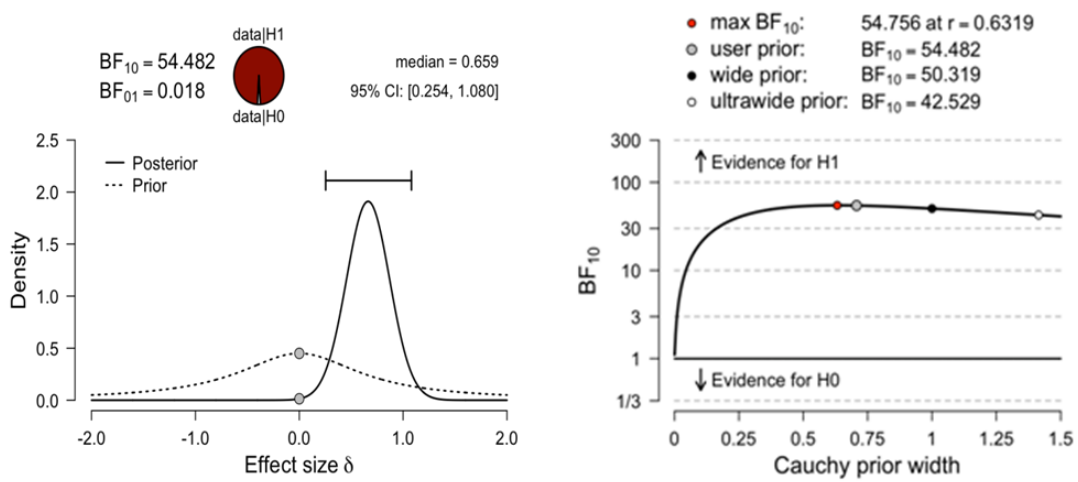
Bedingung	Optimum	Mean	BF ₁₀	error %	δ	95% HDI von δ	
						Lower	Upper
Baseline	3	4.98	185.60	< 0.01	0.76	0.35	1.19
Long Travel	4	5.55	54.48	< 0.01	0.66	0.25	1.08
High Quality	2	3.41	650.00	< 0.01	0.85	0.42	1.28

Anmerkung. BFs stammen aus Bayesianischen One-Sample *t*-Tests. Für alle Tests ist die Hypothese H_1 , dass sich der Populationsmittelwert vom Optimum unterscheidet.

Baseline (Optimum = 3s)



Long Travel (Optimum = 4s)



High Quality (Optimum = 2s)

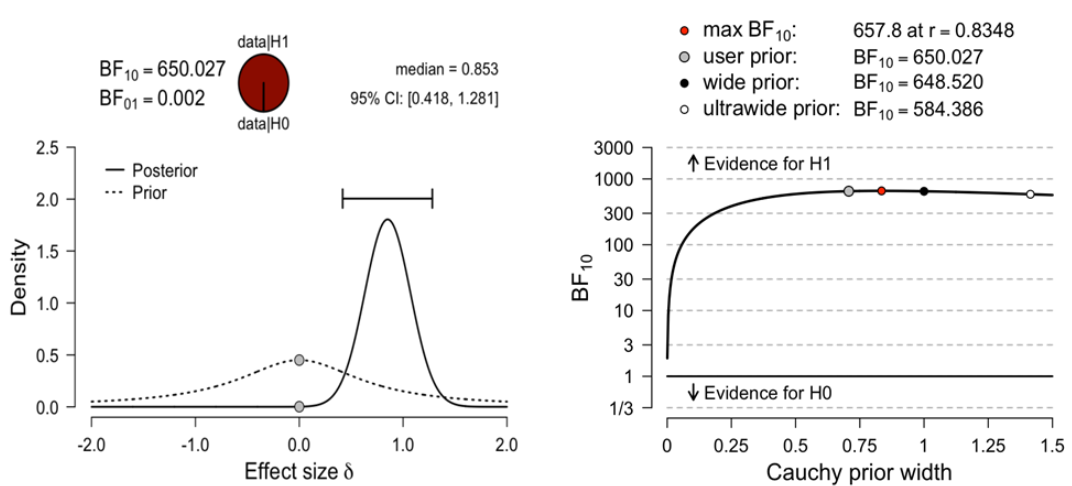


Abbildung 4-8: Bayesianische One-Sample t-Tests für den Parameter δ zur Prüfung der Optimalitätsannahmen und Bayes Factor Robustness Plots. Abbildungen aus JASP.

4.2.3.3 Kurzdiskussion

Ziel von Studie 1.1 war es die Anwendbarkeit des klassischen *Patch Models* und damit des Grenzertragstheorems auf das menschliche Entscheidungsverhalten zu prüfen. Dazu wurden in einem abstrakten Foraging-Experiment, bei dem die Probanden in virtuellen Patch-Umgebungen so viele Punkte wie möglich sammeln sollten, sowohl die qualitativen als auch die quantitativen Vorhersagen des Grenzertragstheorems geprüft. Wie vom Grenzertragstheorem vorhergesagt, war die mittlere Verweildauer abhängig von der Patch-Qualität, insofern dass die Probanden bei höherer Qualität und damit schnellerer Erschöpfung der Ressourcen früher zum nächsten Patch wechselten. Ein Effekt der Reisezeit wurde dagegen nur bedingt gestützt. Er zeigte sich nur bei denjenigen Probanden, bei denen die beiden Bedingungen *Baseline* und *Long Travel* unmittelbar aufeinanderfolgten. In allen drei Bedingungen waren die beobachteten Verweildauern deutlich länger als die optimalen Verweildauern zur Maximierung der Ertragsrate im Sinne des Grenzertragstheorems.

Ein Einfluss der Patch-Qualität auf die Verweildauer wurde sowohl in verhaltensökologischen Studien bei Tieren (Review in Nonacs, 2001; Stephens & Krebs, 1986) als auch in experimentellen Studien zum menschlichen Entscheidungsverhalten (z.B. Zhang et al., 2015; Fougny et al., 2016) gefunden, wobei letztere aber die Variation der Patch-Qualität zwischen Trials und nicht zwischen Bedingungen untersuchten. Dass sich im Gegensatz zu den Befunden einer Vielzahl von Arbeiten aus der Verhaltensökologie (Review in Nonacs, 2001; Stephens & Krebs, 1986) in dieser Studie kein deutlicher Effekt der Reisezeit zeigte, könnte durch einen möglicherweise zu geringen Unterschied zwischen den Reisezeiten bedingt sein. Dagegen spricht aber, dass der Effekt durchaus zum Tragen kam, wenn die beiden Experimentalbedingungen unmittelbar aufeinanderfolgten. Wahrscheinlicher ist daher, dass es bei gleichzeitiger Veränderung von Reisezeit und Patch-Qualität - wie es der Fall war, wenn die Bedingungen *Baseline* und *Long Travel* nicht unmittelbar aufeinanderfolgten - für die Probanden deutlich schwieriger war, zu einer adäquaten Einschätzung der Veränderung der Ertragsrate zu kommen und das Verhalten entsprechend anzupassen.

Die gefundenen deutlichen Abweichungen von den optimalen Entscheidungsmustern decken sich mit den Ergebnissen vieler verhaltensökologischer Studien, in denen ebenfalls längere Verweildauern beobachtet wurden als vom Grenzertragstheorem vorhergesagt (vgl. Nonacs, 2001). Dennoch ist nicht ausgeschlossen, dass die Probanden in diesem speziellen experimentellen Setting zu lange am selben Patch verweilten, weil sie in der Kürze des Experiments nicht zu einer adäquaten Einschätzung der mittleren Ertragsrate der Umgebung bzw. ihrer aktuellen Ertragsrate kamen. Das Grenzertragstheorem nimmt an, dass der Entscheider Kenntnis über alle relevanten Charakteristika seiner Umgebung (insbesondere Ertragskurven und mittlere Reisezeiten) besitzt und so sowohl die mittlere Ertragsrate der Umgebung als auch seine aktuelle Ertragsrate kennt. Möglicherweise war die Trainingsphase zu Beginn jedes Experimentalblocks nicht ausreichend, um ein entsprechendes Wissen aufzubauen. Denkbar ist aber auch, dass die abstrakte Experimentalsitua-

tion zu stark von natürlichen Foraging-Situationen abwich, für die die Entscheidungsmechanismen evolutionäre Anpassungsleistungen darstellen. So ist anzunehmen, dass unter natürlichen Gegebenheiten kontinuierliche Ertragskurven wie in diesem experimentellen Setting bei Vögeln und Säugetieren deutlich seltener auftreten als diskrete, stufenförmige Ertragskurven (McNamara, 1982). Inwieweit die Vorhersagen des klassischen *Patch Models* bei stufenförmigen Ertragskurven gestützt werden, soll daher in den nachfolgenden beiden Experimenten untersucht werden.

4.2.4 Studie 1.2 – Stepwise Foraging

In Studie 1.2 wird die Anwendbarkeit des Grenzertragstheorems auf Situationen mit stufenförmigen Ertragskurven geprüft. Obwohl das Grenzertragstheorem ursprünglich für kontinuierliche Ertragskurven formuliert wurde, lässt sich die optimale Verweildauer in Umgebungen mit diskreten Ertragskurven, bei denen Belohnungen in diskreten Intervallen aufeinanderfolgen, nach demselben Prinzip ermitteln (Kacelnik & Todd, 1992; Pyke, 1979; Stephens & Krebs, 1986). Wie in Studie 1.1 sollen die Probanden in virtuellen Patch-Umgebungen so viele Punkte wie möglich sammeln und müssen dazu entscheiden, wann der optimale Zeitpunkt ist, um den aktuellen Patch zu verlassen. Anders als in Studie 1.1 erhalten sie jedoch nicht kontinuierlich Punkte, sondern nach diskreten Zeitintervallen.

4.2.4.1 Methode

Design und Hypothesen: Studie 1.2 ist ein Between-Subject-Design mit drei Experimentalbedingungen - *Baseline*, *Short Travel* und *High Quality*. Die Probanden wurden randomisiert auf die Bedingungen verteilt. In jeder Experimentalbedingung wird eine abstrakte Foraging-Umgebung aus jeweils identischen Patches dargeboten. Die Bedingung *Short Travel* weist dieselbe Patch-Qualität auf wie die *Baseline*, unterscheidet sich aber in der mittleren Reisezeit. Die Bedingung *High Quality* weist dieselbe mittlere Reisezeit auf wie die *Baseline*, unterscheidet sich aber in der Patch-Qualität. Die Ertragskurven sind über einen *Fixed Interval Schedule* mit kontinuierlich sinkender Belohnungshöhe operationalisiert, um die natürliche Erschöpfung der Ressourcen nachzubilden. Gemäß dem Fixed Interval Schedule erfolgt alle 2000 ms eine Belohnung. Deren Höhe ist zum einen abhängig von der Anzahl an Punkten, die ursprünglich an dem Patch verfügbar waren, und zum anderen von der Anzahl an Sammeldurchgängen, die bereits an diesem Patch durchgeführt wurden. Die Anzahl an Punkten nach Foraging-Aktion i am selben Patch wird durch die folgende Ertragsfunktion beschrieben:

$$G(i) = A - A * (1 - p)^i \quad (4.4)$$

Dabei stellt A die Anzahl der ursprünglich verfügbaren Ressourcen (150 Punkte in diesem Experiment) und p den Gewinnanteil pro Sammeldurchgang dar.

Die Ertragsrate ist entsprechend:

$$R(i) = \frac{G(i)}{v + i} = \frac{A - A * (1 - p)^i}{v + i} \quad (4.5)$$

$$\text{wobei } v = \frac{\tau}{t_{\text{intervall}}}$$

Die Größe v stellt somit die mittlere Reisezeit τ in Vielfachen der Dauer eines Sammeldurchgangs $t_{\text{intervall}}$ dar.

Je länger ein Proband also am selben Patch verweilt, d.h. je mehr aufeinanderfolgende Sammeldurchgänge i er am selben Patch durchführt, desto weniger Punkte erhält er mit jedem weiteren Sammeldurchgang. Die Reisezeit- und Qualitätsparameter ebenso wie die optimale Anzahl von Sammeldurchgängen pro Patch – mathematisch ermittelt über Maximierung der Ertragsrate (siehe Abbildung 4-9 – sind in Tabelle 4-3 dargestellt.

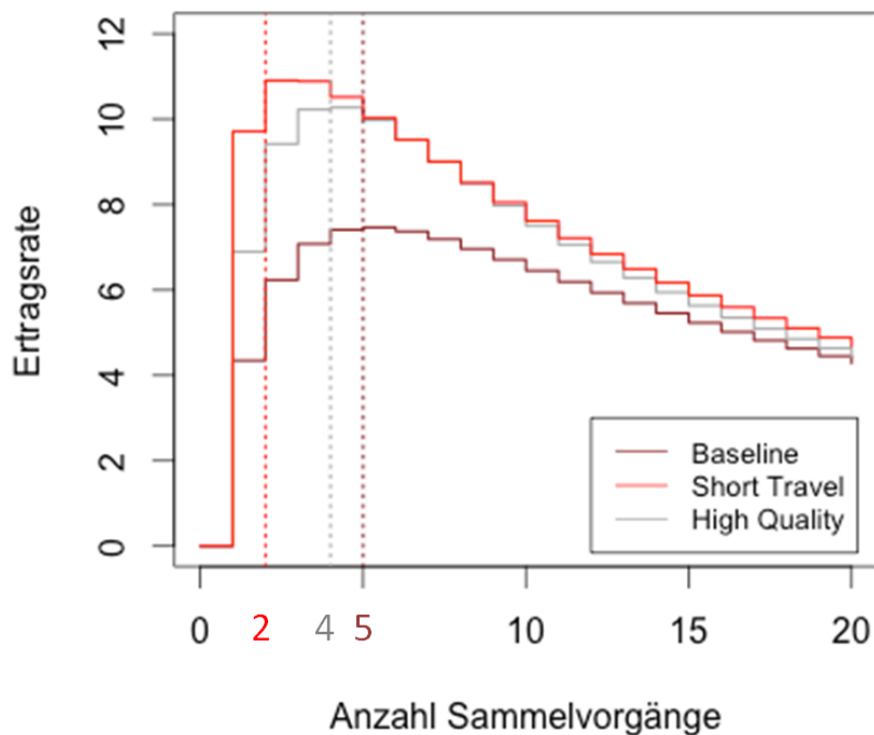


Abbildung 4-9: Ertragsrate in Abhängigkeit von der Anzahl der Sammelvorgänge je Patch für jede Experimentalbedingung. Die gestrichelten Linien kennzeichnen das jeweilige Maximum der Ertragsrate und damit die optimale Anzahl an Sammelvorgängen je Patch.

Tabelle 4-3: Reisezeit, Qualitätsparameter und optimale Verweildauern ermittelt anhand der Rooted-Tangent Methode für jede Experimentalbedingung.

Bedingung	Reisezeit	Anteil p	Optimale # Sammeldurchgänge
Baseline	4905 ms	15 %	5
High Quality	4905 ms	23.8 %	4
Short Travel	1089 ms	15 %	2

Anmerkung. Die Patch Qualität wird durch Variation des Anteils p der Punkte, die bei jedem weiteren Sammeldurchgang am selben Patch gesammelt werden, operationalisiert.

Ausgehend von den Parameterunterschieden zwischen den Experimentalbedingungen lassen sich aus dem klassischen Patch Modell drei spezifische Vorhersagen ableiten:

- 1) Manipulation der Reisezeit: In der Bedingung *Short Travel* sollten die Probanden weniger Sammeldurchgänge pro Patch durchführen als in der *Baseline*.
- 2) Manipulation der Patch Qualität: In der Bedingung *High Quality* sollten die Probanden ebenfalls weniger Sammeldurchgänge pro Patch durchführen als in der *Baseline*.
- 3) Optimalität: Die Probanden sollten den optimalen Zeitpunkt des Wechsels wählen, um ihren Gesamtertrag über die Zeit zu maximieren.

Stichprobe: Insgesamt nahmen 60 Probanden (41 Frauen, 19 Männer) im Alter von 19 bis 40 (Mittelwert 27.1) Jahren an der Studie teil. Alle Probanden verfügten über normale (30 Personen) oder auf normal korrigierte (30 Personen) Sehfähigkeit, hatten keine neurologischen oder psychiatrischen Vorerkrankungen und nahmen keine psychoaktiven Medikamente ein. Zwei Probanden waren Linkshänder. Zwei Probanden wurden im Zuge der Datenbereinigung (siehe Abschnitt 2.3) aus der Stichprobe ausgeschlossen.

Versuchsaufbau: Das Experiment wurde in einer abgedunkelten, schallisolierten Testkabine mittels eines Mac OS X 10.7 und eines Diamond Pro 2070 SB (Mitsubishi)-Monitors mit einer Bildschirmdiagonale von 24'' und einer Bildwiederholfrequenz von 120 Hz dargeboten. Die Probanden saßen mit einem Abstand von ca. 60 cm vor dem Monitor. Das Experiment wurde in MATLAB programmiert und durchgeführt.

Versuchsablauf: Das Experiment war in einen zweiminütigen Trainingsblock und einen 15-minütigen Experimentalblock unterteilt. Vor dem Trainingsblock erläuterte der Versuchsleiter den Probanden mittels einer schriftlichen Instruktion den Ablauf des Experiments. Sie wurden instruiert, dass das Ziel sei in 15 Minuten in einer Serie von Patches so viele Punkte wie möglich zu sammeln. Weiterhin wurden sie vorab aufgeklärt, dass jeder Patch eine begrenzte Anzahl von Punkten enthalte und folglich die Anzahl an gesammelten Punkten pro Durchgang mit jedem weiteren Sammeldurchgang am selben Patch sinken werde. Die zentrale Entscheidung wurde explizit dargelegt: Nach jedem Sammeldurchgang müssten die Probanden entscheiden, ob sie am selben Patch verweilten und dort weiter Punkte sammelten oder ob sie wechselten und zu einem neuen,

unverbrauchten Patch reisten, was mit einer gewissen Wartezeit verbunden war. Vor dem Experiment absolvierten die Probanden eine zweiminütige Übung unter Aufsicht des Versuchsleiters.

Versuchsprotokoll: Ein beispielhafter Handlungsablauf ist in Abbildung 4-10 dargestellt. Den Probanden wurde auf dem Computer-Bildschirm sequenziell jeweils ein Patch in Form eines grünen Quadrates dargeboten. In jedem Durchgang mussten sie entscheiden, ob sie an dem dargebotenen Patch Punkte sammeln (linke Maustaste) oder ob sie zu einem neuen Patch wechseln (rechte Maustaste) möchten. Die mit einem Wechsel verbundene Reisezeit wurde durch die Länge eines schwarzen Balkens angezeigt. Entschieden sich die Probanden am aktuellen Patch Punkte zu sammeln, so wurden in einer Sammel-Sequenz entsprechend der Ertragsfunktion Punkte zum Gesamtpunktstand hinzugezählt. Die Anzahl der gesammelten Punkte wurde dabei über drei Modalitäten des Feedbacks angezeigt: (1) den Anstieg des Punktstands, (2) die Reduktion der Farbsättigung des grünen Quadrats sowie (3) ein auditives Feedback ähnlich dem Klimpern von Münzen, das kongruent zur Anzahl der erhaltenen Punkte war. Mit jedem Sammeldurchgang am selben Quadrat wurden weniger Punkte erzielt als im Durchgang zuvor, sodass eine kontinuierlich sinkende Ertragsrate im Sinne des Grenzertragstheorems resultierte. Dies wurde dadurch kommuniziert, dass (1) der Punktstand um immer weniger Punkte anstieg, (2) sich die Farbsättigung des Quadrats immer geringfügiger veränderte und (3) immer weniger Münzklimpern zu hören war. Entschieden sich die Probanden zu einem neuen Patch zu wechseln, so folgte eine Wartezeit (Reisezeit), während der sich der schwarze Balken zusammenzog bis er schließlich ganz verschwand und ein neues grünes Kästchen in unverbrauchtem Zustand erschien. Nach jedem Sammeldurchgang mussten die Probanden entscheiden, ob sie am selben Patch weitersammeln oder zu einem neuen Patch wechseln möchten. Die Entscheidung musste innerhalb eines Zeitfensters von 1000 ms (1500 ms in der Trainingsphase) erfolgen, ansonsten wurden die Probanden durch eine Textanzeige aufgefordert schneller zu reagieren. Die Dauer des Sammel-Feedbacks (Hochzählen des Punktstands, Münzklimpern) war abhängig von der Reaktionszeit der Probanden, sodass in jedem Durchgang ein konstantes Foraging-Zeitintervall (Reaktionszeit + Feedback) von 2000 ms resultierte. Die Probanden konnten beliebig oft die Patches wechseln, sie mussten aber berücksichtigen, dass sie während der Wartezeit keine Punkte sammeln konnten.

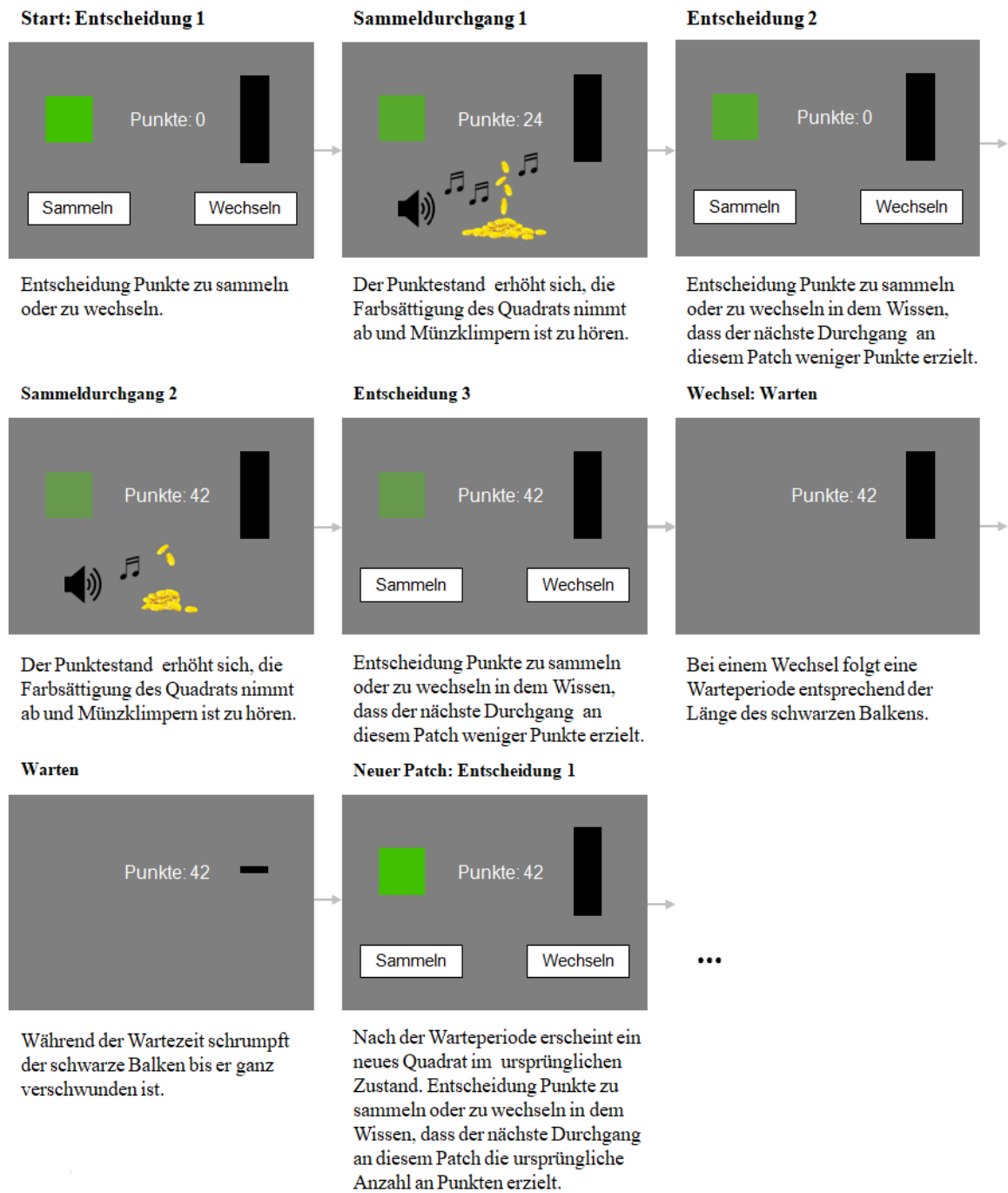


Abbildung 4-10: Eine beispielhafte Handlungsabfolge in Studie 1.2.

4.2.4.2 Auswertung und Ergebnisse

Statistische Auswertung: Im Folgenden werden die Ergebnisse der Bayesianischen Analysen zu Studie 1.2 zusammengefasst. Diese basieren auf dem von Jeffreys (1961; siehe auch Rouder et al., 2009) vorgeschlagenen Konzept zum Bayesianischen t -Test. Als Nullhypothese wird angenommen, dass es keinen Unterschied in der Verweildauer zwischen den Bedingungen gibt, d.h. $H_0: \delta = 0$. Diese wird gegen die ungerichtete Alternativhypothese $H_1: \delta \neq 0$ (Es liegt ein Unterschied zwischen den Bedingungen vor) bzw. gegen die gerichtete Alternativhypothese $H_+: \delta > 0$ (Es liegt ein Unterschied mit positiver Effektstärke vor) geprüft. Entsprechend werden die Bayes Factors BF_{10} bzw. BF_{+0} zugunsten der Alternativhypothese berichtet. Es werden Cauchy-verteilte Effekte mittlerer Größe zugrundegelegt und entsprechend Priors mit $r = \sqrt{2} / 2$ (medium) gewählt. Maße der Effektstärke δ (Median und 95%-Highest Posterior Density Interval (HDI)) werden anhand von unbegrenzten (zweiseitigen) Posteriori-Verteilungen mit 10.000 Stichproben bestimmt. Der Einfluss von Reisezeit und Patch-Qualität auf die die mittlere Verweildauern wird durch Vergleich der Bedingungen *Baseline* und *Short Travel* bzw. der Bedingungen *Baseline* und *High Quality* untersucht und mittels einseitiger Bayesianischer t -Tests statistisch geprüft. Die Prüfung auf Optimalität erfolgt anhand von zweiseitigen Bayesianischen One-Sample t -Tests. Die mittlere Verweildauer wird über die mittlere Anzahl an Sammeldurchgängen bis zum Wechsel der Patches gemessen.

Einen graphischen Überblick über die Ergebnisse bietet Abbildung 4-11.

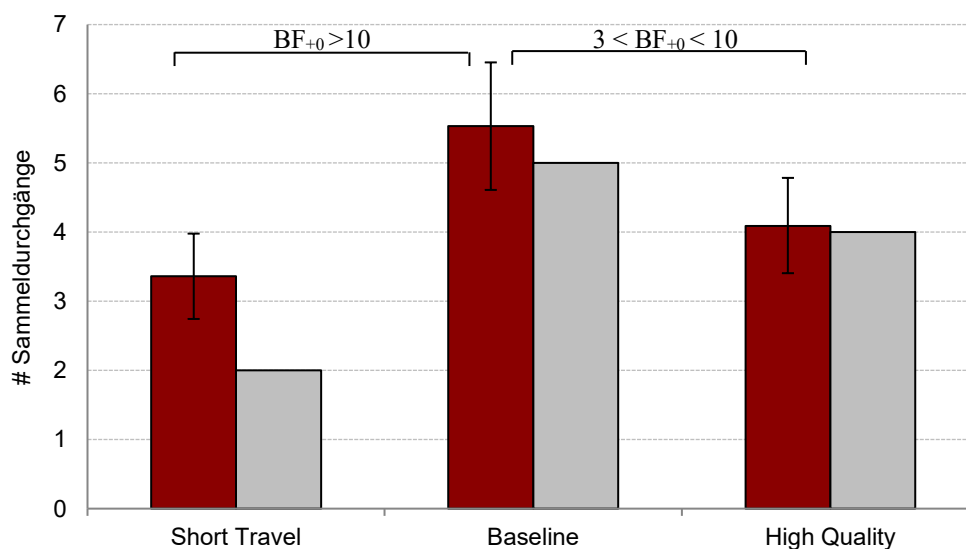
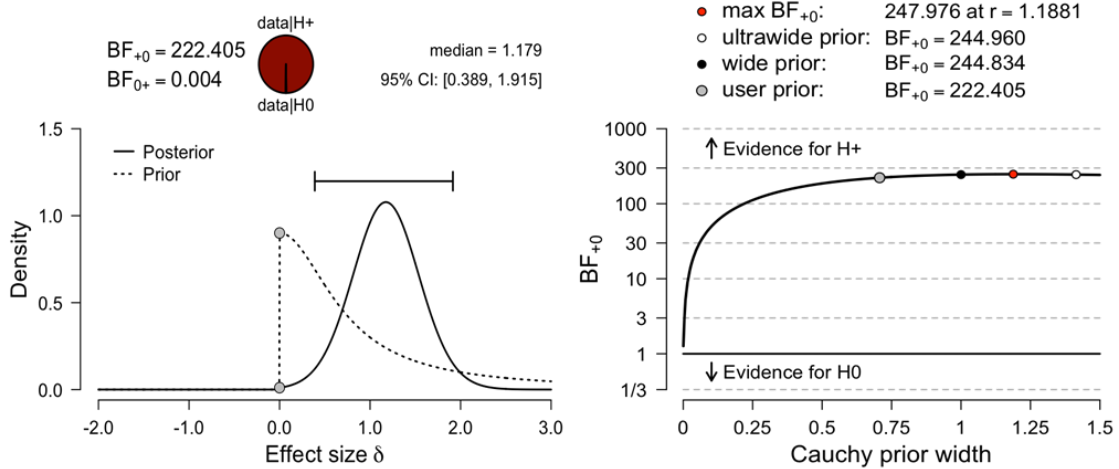


Abbildung 4-11: Graphischer Überblick über die Ergebnisse von Studie 1.2. Die roten Balken kennzeichnen die mittlere Anzahl von Sammeldurchgängen pro Bedingung, die grauen Balken die optimale Anzahl an Sammeldurchgängen basierend auf dem Grenzertragstheorem. Die Fehlerbalken entsprechen den 95% Credible Intervals der Posteriori-Verteilung.

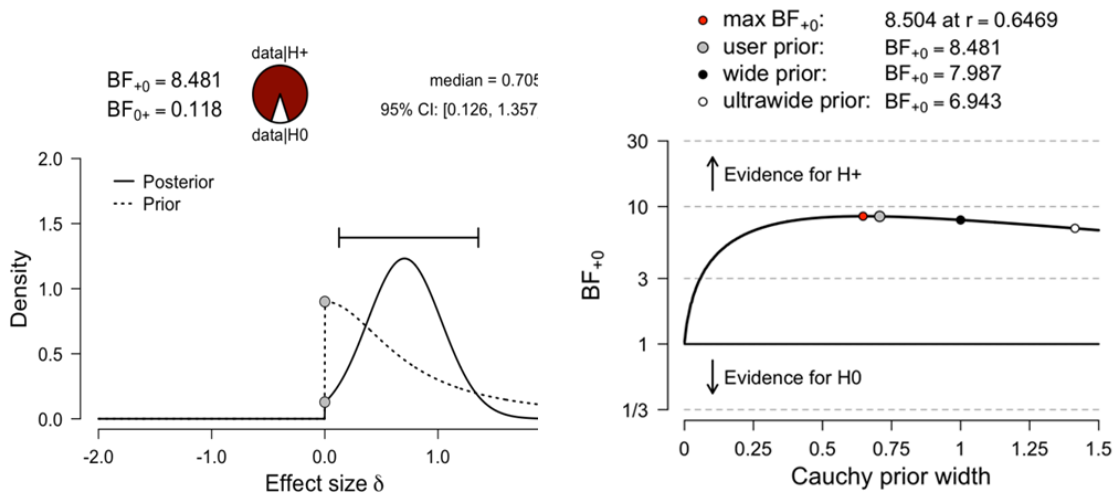
Effekt der Reisezeit (einseitige Analyse)



(a) Bayesianischer Independent Samples t -Test für den Parameter δ

(b) Bayes Factor Robustness Plot

Effekt der Patch-Qualität (einseitige Analyse)



(c) Bayesianischer Independent Samples t -Test für den Parameter δ

(d) Bayes Factor Robustness Plot

Abbildung 4-12: Bayesianische Independent Samples t -Tests für den Parameter δ und Bayes Factor Robustness Plots. Die Wahrscheinlichkeitsräder zeigen die Evidenz der Daten für die zwei konkurrierenden Hypothesen. Rechts daneben sind der Median und das 95% Credible Interval der Posteriori-Verteilung dargestellt. Die beiden grauen Punkte zeigen die Prior und Posterior Dichte des Test-Wertes (Dickey & Lientz, 1970; Wagenmakers et al., 2010). In den beiden rechten Paneelen sind die Bayes Factor Robustness Plots dargestellt. Diese zeigen den BF_{+0} für die spezifizierte Prior ($r = \sqrt{2} / 2$), eine weite Prior ($r = 1$) und eine ultra-weite Prior ($r = \sqrt{2}$). Die Evidenz für die H_+ ist stabil über einen weiten Bereich von Prior-Verteilungen, was für die Robustheit der Analyse spricht. Abbildungen aus JASP.

Effekt der Reisezeit: Wie vom Grenzertragstheorem vorhersagt, war die mittlere Verweildauer in der Bedingung *Short Travel* kürzer als in der *Baseline*. In der Bedingung *Short Travel* wechselten die Probanden im Schnitt nach 3.36 Sammeldurchgängen (95% HDI: 2.74 - 3.98), während sie in der *Baseline* erst nach durchschnittlich 5.53 Sammeldurchgängen (95% HDI: 4.61 - 6.45) zum nächsten Patch reisten. Der Bayes Factor $BF_{+0} = 222.40$ (error % < 0.01) zeigt starke Evidenz für die H_+ , dass die Verweildauer in der *Baseline* länger ist als in der Bedingung *Short Travel* (Abbildung 4-12a und b). Die unbegrenzte Posteriori-Verteilung der Effektstärke δ zeigt einen Median von 1.18 mit einem 95% HDI von 0.45 bis 1.91 (Abbildung 4-13a) und spricht somit für einen starken Effekt.

Effekt der Patch Qualität: In Übereinstimmung mit dem Grenzertragstheorem erfolgte der Wechsel in der Bedingung *High Quality* nach weniger Sammeldurchgängen als in der *Baseline*. In der *Baseline* wechselten die Probanden durchschnittlich nach 5.53 Sammeldurchgängen (95% HDI: 4.61 - 6.45), dagegen in der Bedingung *High Quality* bereits nach 4.09 Sammeldurchgängen (95% HDI: 3.41 - 4.78). Der Bayes Factor $BF_{+0} = 8.48$ (error % < 0.01) zeigt moderate Evidenz für die H_+ (Abbildung 4-12c und d). Die unbegrenzte Posteriori-Verteilung der Effektstärke δ zeigt einen Median von 0.70 mit einem 95% HDI von 0.10 bis 1.38 (Abbildung 4-13b) und spricht damit für einen mittleren Effekt.

Effektstärken (zweiseitige Analyse)

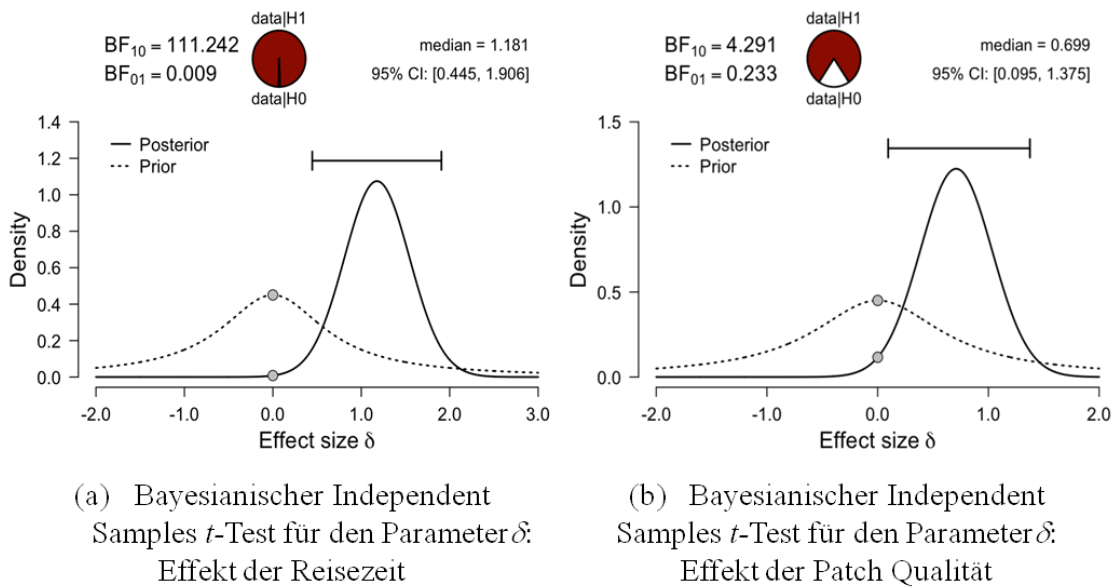


Abbildung 4-13: Zweiseitige Analysen zur Ermittlung der Effektstärke. Die Wahrscheinlichkeitsräder zeigen die Evidenz der Daten für die zwei konkurrierenden Hypothesen. Die beiden grauen Punkte zeigen die Prior und Posterior Dichte des Test-Wertes (Dickey & Lientz, 1970; Wagenmakers et al., 2010). Der Median und das 95% Credible Interval der Posteriori-Verteilung sind in der rechten oberen Ecke dargestellt. Abbildungen aus JASP.

Optimalität: In der *Baseline* und in der Bedingung *High Quality* zeigen die Bayes Factors moderate Evidenz für die H_0 zugunsten der Annahme, dass keine Abweichung zur optimalen Verweildauer vorliegt (Tabelle 4-4, Abbildung 4-14 auf S. 43) In der Bedingung *Short Travel* dagegen impliziert der Bayes Factor $BF_{10} = 147.40$ (error % $\sim 3.43e-6$) starke Evidenz für eine Abweichung vom Optimum.

Tabelle 4-4: Vergleich der mittleren Verweildauern mit den optimalen Verweildauern gemäß MVT.

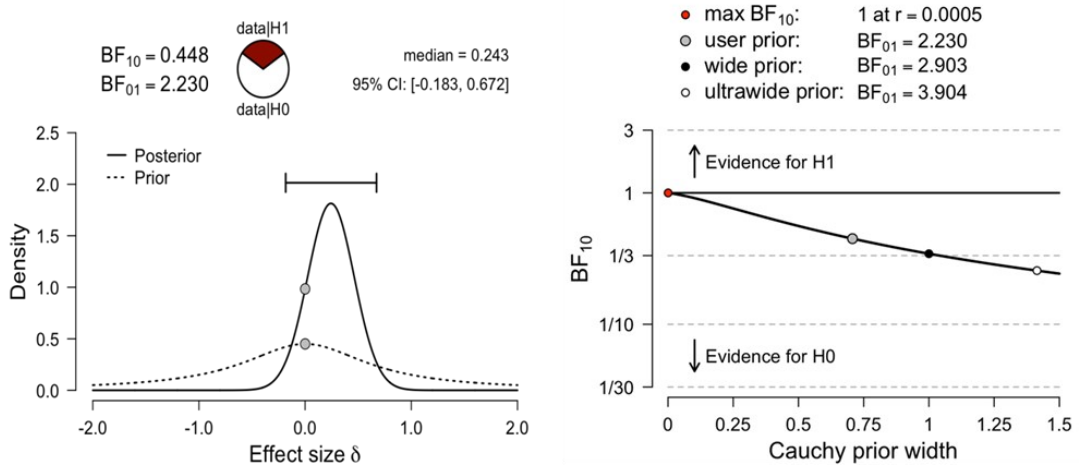
Bedingung	Optimum	Mean	BF ₁₀	error %	δ	95% HDI von δ	
						Lower	Upper
Baseline	5	5.53	0.45	0.01	0.24	-0.18	0.67
Short Travel	2	3.36	147.40	< 0.01	0.96	0.40	1.53
High Quality	4	4.09	0.24	0.02	0.06	-0.35	0.46

Anmerkung. Die Prüfung auf Optimalität erfolgt anhand von zweiseitigen Bayesianischen One-Sample t-Tests.

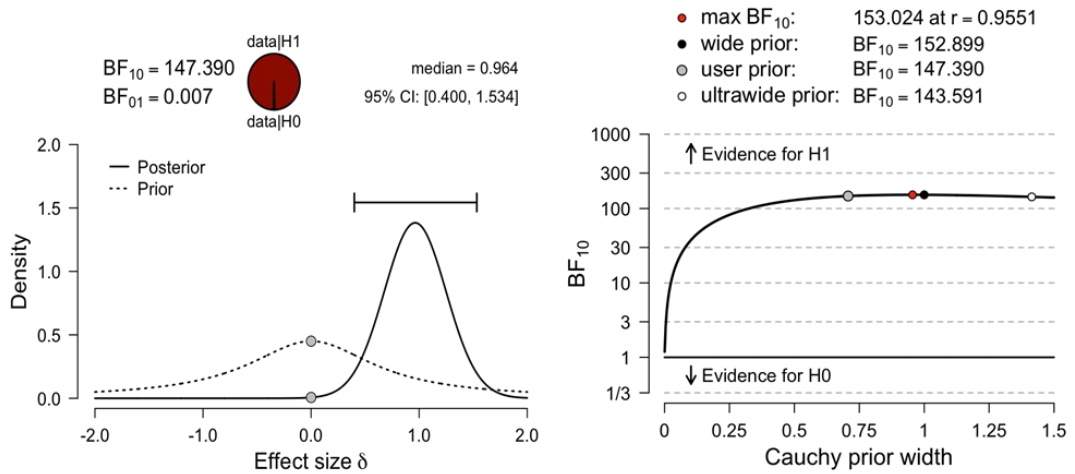
4.2.4.3 Kurzdiskussion

Ziel von Studie 1.2 war es zu prüfen, inwieweit menschliches Entscheidungsverhalten den Vorhersagen des klassischen *Patch Models* in Situationen mit stufenförmigen Ertragskurven folgt. Diskrete, stufenförmige Ertragskurven sind unter natürlichen Gegebenheiten insbesondere bei Vögeln und Säugetieren häufiger zu erwarten als kontinuierliche Ertragskurven (McNamara, 1982). Wie vom Grenzertragstheorem vorhergesagt, war die Verweildauer zum einen abhängig von der Reisezeit zwischen den Patches und zum anderen von der Patch-Qualität. In zwei der drei Experimentalbedingungen waren die beobachteten Verweildauern nicht substanziell länger als die optimalen Verweildauern zur Maximierung der Ertragsrate. In der dritten Bedingung zeigte sich jedoch eine deutlich längere Verweildauer als vom Grenzertragstheorem vorhergesagt. Die Befunde fügen sich somit in die Vielzahl verhaltensökologischer Studien ein, die einen Effekt der Patch Qualität sowie der mittleren Reisezeit der Umgebung auf die Verweildauer zeigen (Review in Nonacs, 2001; Stephens & Krebs, 1986). Auch in Tierstudien wurde bezüglich der quantitativen Vorhersagen häufig gefunden, dass Tiere länger in Patches verweilen als nach dem Grenzertragstheorem erwartet (Nonacs, 2001). Die Resultate der vorliegenden Studie stützen somit die Annahme, dass menschliches Entscheidungsverhalten in derselben Weise wie tierisches Verhalten qualitativ durch das Grenzertragstheorem beschrieben werden kann, nicht aber quantitativ. Inwieweit diese Effekte auf andere experimentelle Operationalisierungen generalisierbar sind, wird in einer weiterführenden Studie untersucht.

Baseline (Optimum = 5)



Short Travel (Optimum = 2)



High Quality (Optimum = 4)

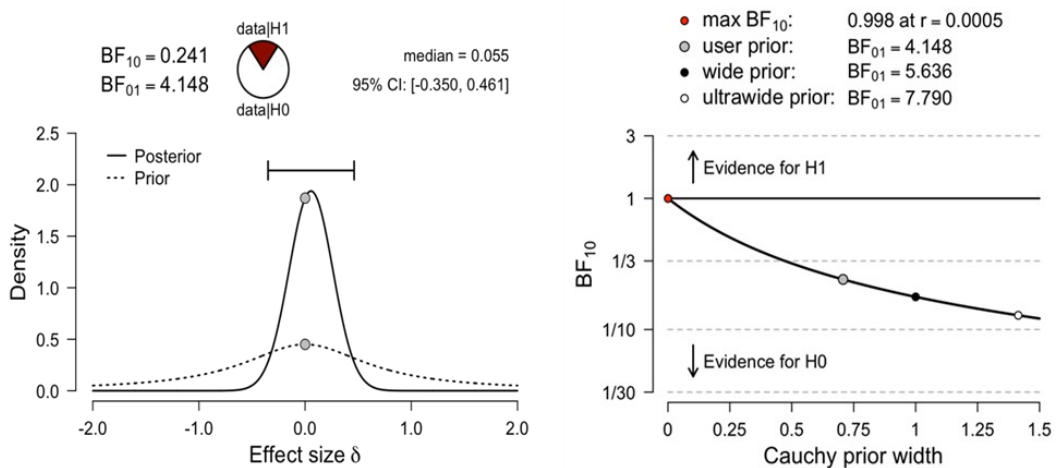


Abbildung 4-14: Bayesianische One-Sample t-Tests für den Parameter δ zur Prüfung der Optimalitätsannahmen und Bayes Factor Robustness Plots.

4.2.5 Studie 1.3 – Intensive Work

Studie 1.3 ist eine konzeptionelle Replikation von Studie 1.2 mit dem Ziel die gefundenen Effekte in Hinblick auf ihre Generalisierbarkeit zu untersuchen. Dazu werden die Vorhersagen des klassischen *Patch Models* in einer Situation geprüft, in der Kosten nicht nur als Zeitverlust, sondern in Form physischer Anstrengung erlebt werden. Wie in den vorangegangenen Studien sollen die Probanden in virtuellen Patch-Umgebungen so viele Punkte sammeln wie möglich und müssen dazu entscheiden, wann der optimale Zeitpunkt zum Wechsel des Patches ist. Im Gegensatz zu den vorherigen Studien müssen sich die Probanden die Punkte jedoch durch physische Arbeit in Form von Tastenklicks aktiv erarbeiten.

4.2.5.1 Methode

Design und Hypothesen: Das Experiment ist ein Within-Subject-Design mit drei Experimentalbedingungen - *Baseline*, *Long Travel* und *Low Quality* –, die randomisiert durchlaufen werden. In jeder Experimentalbedingung wird ein abstrakte Foraging-Umgebung aus jeweils identischen Patches dargeboten. Die Bedingung *Long Travel* weist dieselbe Patch-Qualität auf wie die *Baseline*, unterscheidet sich aber in den mittleren Reisekosten. Die Bedingung *Low Quality* weist dieselben mittleren Reisekosten auf wie die *Baseline*, unterscheidet sich aber in der Patch-Qualität. Die Ertragskurven werden über einen *Progressive Ratio Schedule* definiert. Dabei ist jede weitere, in der Höhe konstante Belohnung im selben Patch mit höherem Aufwand in Form von Mausklicks verbunden, sodass eine kontinuierlich abnehmende Ertragsrate resultiert. In den Bedingungen *Baseline* und *Long Travel* folgt der *Progressive Ratio Schedule* einer aufgerundeten, ganzzahligen Approximation der folgenden Funktion:

$$h(i) = e^{\frac{i-1}{1.5}} \quad (4.6)$$

Hierbei entspricht h der Anzahl an Mausklicks, die zum Erhalten der i -ten Belohnung am selben Patch erforderlich sind. Belohnungen erfolgen in den Bedingung *Baseline* und *Long Travel* somit jeweils nach 1, dann nach 2, nach 4, nach 7, nach 14, nach 28, ... weiteren Mausklicks. In der Bedingung *Low Quality* folgt der *Progressive Ratio Schedule* einer aufgerundeten, ganzzahligen Approximation der folgenden Funktion:

$$h(i) = 2.5 * c \quad (4.7)$$

für $i > 1$ und $h(1) = 1$

Dabei entspricht h der Anzahl an Mausklicks, die zum Erhalten der i -ten Belohnung erforderlich sind. Belohnungen erfolgen somit jeweils nach 1, dann nach 3, nach 8, nach 20, nach 50, ... weiteren Mausklicks. Die Reisezeit wird manipuliert, indem zwischen den Bedingungen *Baseline* und *Long Travel* variiert wird, wie viele Mausklicks der Proband bei einem Wechsel zu einem neuen Patch ableisten muss. Die optimalen Verweildauern, um den Ertrag über die Zeit zu maximieren, werden anhand eines *Rooted Tangent Plots* (Abbildung 4-15) ermittelt.

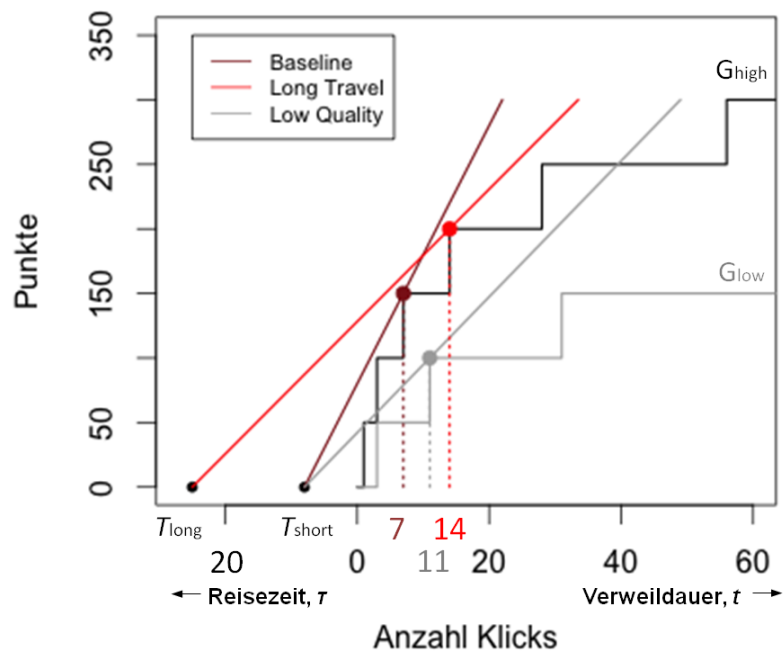


Abbildung 4-15: Rooted Tangent Plot zur Ermittlung der optimalen Verweildauern in Studie 1.3. Für die Baseline-Bedingung mit G_{high} und τ_{short} ergibt sich eine optimale Verweildauer von 3 Sammeldurchgängen (7 Klicks), für die Bedingung Low Quality mit G_{low} und τ_{short} eine optimale Verweildauer von 2 Sammeldurchgängen (11 Klicks) und für die Bedingung Long Travel mit G_{high} und τ_{long} eine optimale Verweildauer von 4 Sammeldurchgängen (14 Klicks).

Die Reisekosten- und Qualitätsparameter ebenso wie die optimale Anzahl von Sammeldurchgängen pro Patch sind in Tabelle 4-5 dargestellt.

Tabelle 4-5: Reisekosten in Klicks, für die Belohnung erforderliche Klicks (i.e. Patch-Qualität) sowie optimale Verweildauern ermittelt anhand der Rooted Tangent-Methode für jede Experimentalbedingung.

Bedingung	Reisekosten	Klicks bis zur Belohnung	Optimale # Sammeldurchgänge
Baseline	8	1, 2, 4, 7, 14, 28...	3
Low Quality	8	3, 8, 20, 50, ...	2
Long Travel	25	1, 2, 4, 7, 14, 28...	4

Anmerkung. Die Patch-Qualität wird über Variation der für die jeweils nächste Belohnung im selben Patch erforderliche Anzahl von Mausklicks operationalisiert.

Ausgehend von den Parameterunterschieden zwischen den Experimentalbedingungen lassen sich aus dem klassischen *Patch Model* drei spezifische Vorhersagen ableiten:

- 1) Manipulation der Reisekosten: In der Bedingung *Long Travel* sollten die Probanden mehr Sammeldurchgänge pro Patch durchführen als in der *Baseline*.
- 2) Manipulation der Patch Qualität: In der Bedingung *Low Quality* sollten die Probanden weniger Sammeldurchgänge pro Patch durchführen als in der *Baseline*.
- 3) Optimalität: Die Probanden sollten den optimalen Zeitpunkt des Wechsels wählen, um ihren Gesamtertrag über die Zeit zu maximieren.

Stichprobe: Insgesamt nahmen 47 Probanden (35 Frauen, 12 Männer) im Alter von 18 bis 36 (Mittelwert 21.8) an der Studie teil. Alle Probanden verfügten über normale (29 Personen) oder auf normal korrigierte (18 Personen) Sehfähigkeit, hatten keine neurologischen oder psychiatrischen Vorerkrankungen und nahmen keine psychoaktiven Medikamente ein. Vier Probanden waren Linkshänder. Kein Proband musste im Zuge der Ausreißerbereinigung (siehe Abschnitt 2.3) ausgeschlossen werden.

Versuchsaufbau: Das Experiment wurde in einem abgedunkelten Testraum mittels eines Fujitsu ESPRIMO P756/E90+ Computers mit Windows 8.1. und einem Display++-LCD-Monitor (Cambridge Research Systems, UK) mit einer Bildschirmdiagonale von 32'' und einer Bildwiederholfrequenz von 120 Hz dargeboten. Die Probanden saßen mit einem Abstand von ca. 60 cm vor dem Monitor. Das Experiment wurde in PsychoPy v.1.83.04 (Peirce, 2007, 2008) programmiert und durchgeführt.

Versuchsablauf: Die Probanden durchliefen die Experimentalbedingungen in randomisierter Reihenfolge. Jede Bedingung war in einen einminütigen Trainingsblock und einen zehnminütigen Experimentalblock unterteilt. Zu Beginn des Experiments erläuterte der Versuchsleiter den Probanden mittels einer schriftlichen Instruktion den Ablauf des Experiments. Sie wurden instruiert, dass das Ziel sei in jeweils zehn Minuten in einer Serie von Patches so viele Punkte zu sammeln wie möglich. Weiterhin wurden sie vorab aufgeklärt, dass die Anzahl an Mausklicks, die für einen konstanten Gewinn von 50 Punkten erforderlich waren, mit jedem weiteren Sammeldurchgang am selben Patch steigen werde. Die zentrale Entscheidung wurde explizit dargelegt: Nach jedem Sammeldurchgang müssten die Probanden entscheiden, ob sie am selben Patch verweilen und dort weiter Punkte sammeln oder ob sie wechseln und zu einem neuen, unverbrauchten Patch reisen möchten. Sie wurden informiert, dass der Wechsel zu einem neuen Patch mit gewissen Reisekosten verbunden sei und eine bestimmte Anzahl an Mausklicks erfordere, die nicht mit Punkten belohnt wurden. Vor dem Experiment absolvierten die Probanden eine zweiminütige Übung unter Aufsicht des Versuchsleiters.

Versuchsprotokoll: Ein beispielhafter Handlungsablauf ist in Abbildung 4-16 dargestellt. Den Probanden wurde auf dem Computer-Bildschirm sequenziell jeweils ein Patch in Form eines grünen Rahmens dargeboten. Sie konnten entweder entscheiden, an dem dargebotenen Patch Punkte zu sammeln (linke Maustaste) oder zu einem neuen Patch zu wechseln (rechte Maustaste). Die mit

einem Wechsel verbundenen Reisekosten wurden durch die Länge eines schwarzen Balkens angezeigt. Entschied sich der Proband am aktuellen Patch Punkte zu sammeln, so musste er die linke Maustaste wiederholt drücken bis die entsprechend der Ertragsfunktion erforderliche Anzahl von Mausclicks abgeleistet war. Mit jedem Mausclick erhöhte sich der Füllstand des grünen Rahmens. War der Rahmen vollständig gefüllt, erhielt der Proband 50 Punkte und der Füllstand des Rahmens wurde auf 0 zurückgesetzt. Jeder Punktegewinn innerhalb desselben Patches erforderte mehr Mausclicks als der zuvor, sodass die Ertragsrate im Sinne des Grenzertragstheorems kontinuierlich abnahm. Entschieden sich die Probanden zu einem neuen Patch zu wechseln, so mussten sie die rechte Maustaste wiederholt drücken. Bei jedem Mausclick verkürzte sich der schwarze Balken bis er schließlich ganz verschwunden war und ein neuer, unverbrauchter Patch erschien. Die Probanden konnten beliebig oft die Patches wechseln, mussten aber berücksichtigen, dass sie durch das Erfüllen der Reiseanforderung keine Punkte verdienen konnten.

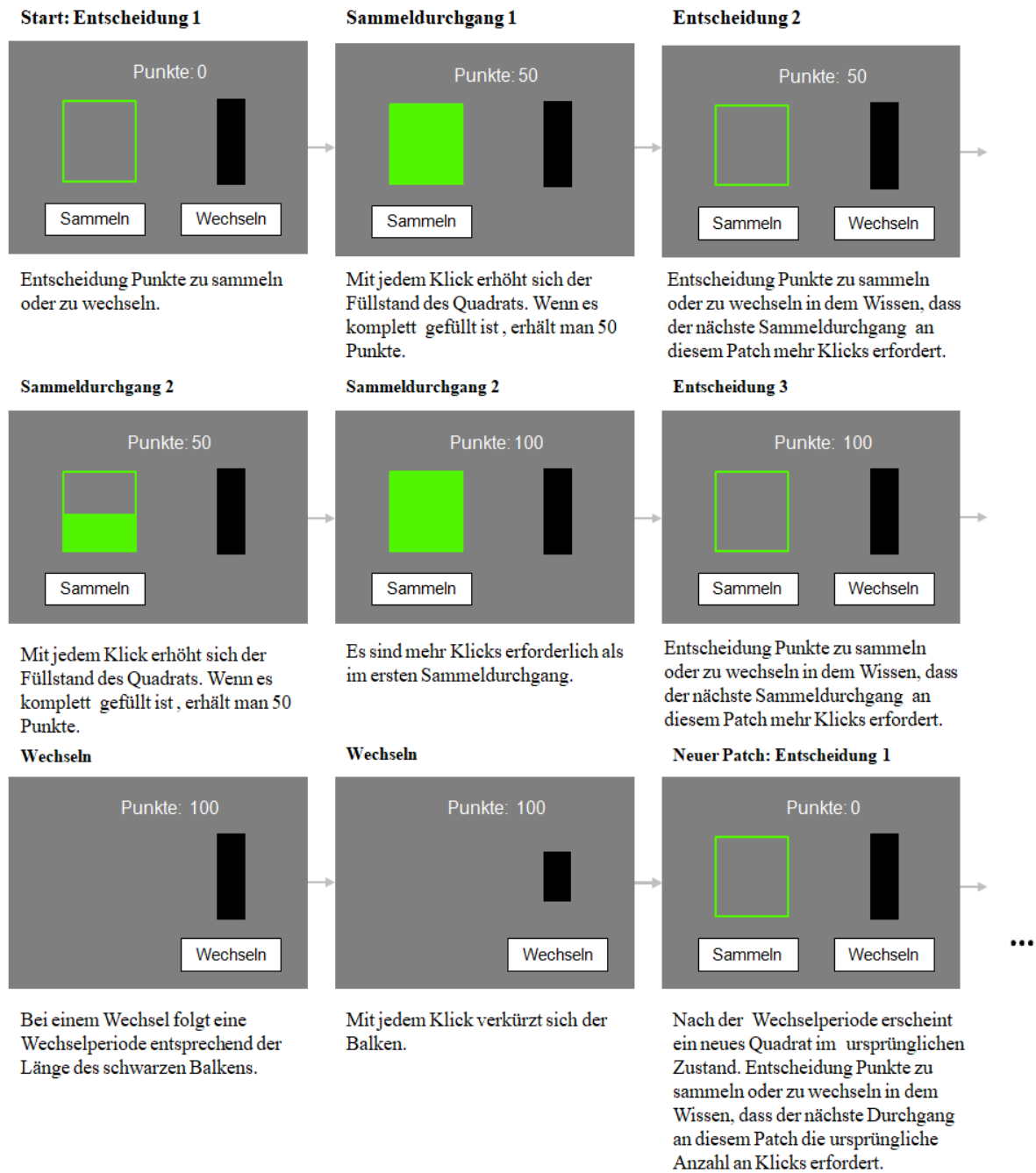


Abbildung 4-16: Eine beispielhafte Handlungsabfolge in Studie 1.3.

4.2.5.2 Auswertung und Ergebnisse

Statistische Auswertung: Im Folgenden werden die Ergebnisse der Bayesianischen Analysen zu Studie 1.3 zusammengefasst. Diese basieren auf dem von Jeffreys (1961; siehe auch Rouder et al., 2009) vorgeschlagenen Konzept zum Bayesianischen t -Test. Als Nullhypothese wird angenommen, dass es keinen Unterschied in der Verweildauer zwischen den Bedingungen gibt, d.h. $H_0: \delta = 0$. Diese wird gegen die ungerichtete Alternativhypothese $H_1: \delta \neq 0$ (Es liegt ein Unterschied zwischen den Bedingungen vor) bzw. gegen die gerichtete Alternativhypothese $H_+ : \delta > 0$ (Es liegt ein Unterschied mit positiver Effektstärke vor) geprüft. Entsprechend werden die Bayes Factors BF_{10} bzw. BF_{+0} zugunsten der Alternativhypothese berichtet. Es werden Cauchy-verteilte Effekte mittlerer Größe zugrundegelegt und entsprechend Priors mit $r = \sqrt{2} / 2$ (medium) gewählt. Maße der Effektstärke δ (Median und 95%-Highest Posterior Density Interval (HDI)) werden anhand von unbegrenzten (zweiseitigen) Posteriori-Verteilungen mit 10.000 Stichproben bestimmt. Der Einfluss von Reisezeit und Patch-Qualität auf die die mittlere Verweildauern wird durch Vergleich der Bedingungen *Baseline* und *Long Travel* bzw. der Bedingungen *Baseline* und *Low Quality* untersucht und mittels einseitiger Bayesianischer t -Tests statistisch geprüft. Die Prüfung auf Optimalität erfolgt anhand von zweiseitigen Bayesianischen One-Sample t -Tests. Die mittlere Verweildauer wird über die mittlere Anzahl an Sammeldurchgängen bis zum Wechsel der Patches gemessen.

Einen graphischen Überblick über die Ergebnisse von Studie 1.3 bietet Abbildung 4-17.

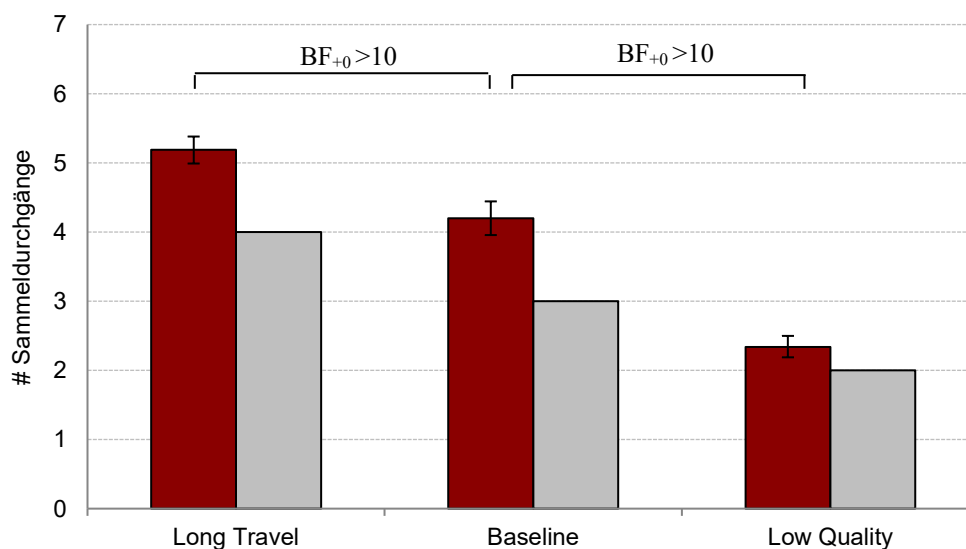


Abbildung 4-17: Graphischer Überblick über die Ergebnisse von Studie 1.3. Die roten Balken kennzeichnen die mittlere Anzahl von Sammeldurchgängen pro Bedingung, die grauen Balken die optimale Anzahl an Sammeldurchgängen basierend auf dem Grenzertragstheorem. Die Fehlerbalken entsprechen den 95% Credible Intervals der Posteriori-Verteilung.

Effekt der Reisezeit: Wie vom Grenzertragstheorem vorhersagt war die mittlere Verweildauer in der Bedingung *Long Travel* länger als in der *Baseline*. In der *Baseline* wechselten die Probanden im Schnitt nach 4.20 Sammeldurchgängen (95% HDI: 3.96 - 4.44), während sie in der Bedingung *Long Travel* erst nach durchschnittlich 5.19 (95% HDI: 4.99 - 5.38) Sammeldurchgängen zum nächsten Patch gingen. Dies entspricht einer mittleren Differenz von 0.99 Sammeldurchgängen ($SD = 0.62$) zwischen den Bedingungen. Der Bayes Factor $BF_{+0} = 6.03 \times 10^{11}$ (error % < 0.01) zeigt starke Evidenz für die H_+ (Abbildung 4-19a und b). Die unbegrenzte Posteriori-Verteilung der Effektstärke δ zeigt einen Median von 2.20 mit einem 95% HDI von 1.69 bis 2.71 (Abbildung 4-18a) und spricht damit für einen starken Effekt.

Effekt der Patch Qualität: In Übereinstimmung mit dem Grenzertragstheorem erfolgte der Wechsel in der Bedingung *Low Quality* nach weniger Sammeldurchgängen als in der *Baseline*. In der *Baseline* wechselten die Probanden durchschnittlich nach 4.20 (95% HDI: 3.96 - 4.44) Sammeldurchgängen, dagegen in der Bedingung *Low Quality* bereits nach 2.34 (95% HDI: 2.19 - 2.50) Sammeldurchgängen. Dies entspricht einer mittleren Differenz von 1.86 Sammeldurchgängen ($SD = 0.57$) zwischen den Bedingungen. Der Bayes Factor $BF_{+0} = 2.91 \times 10^{23}$ (error % < 0.01) zeigt auch hier starke Evidenz für die H_+ (Abbildung 4-19c und d). Die unbegrenzte Posteriori-Verteilung der Effektstärke δ zeigt einen Median von 4.59 mit einem 95% HDI von 3.99 bis 5.31 (Abbildung 4-18b) und spricht damit für einen starken Effekt.

Effektstärken (zweiseitige Analyse)

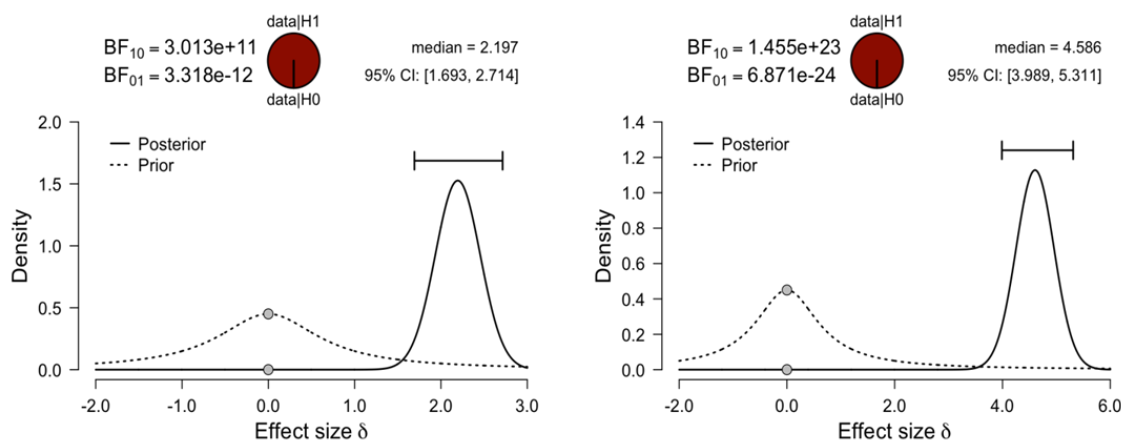
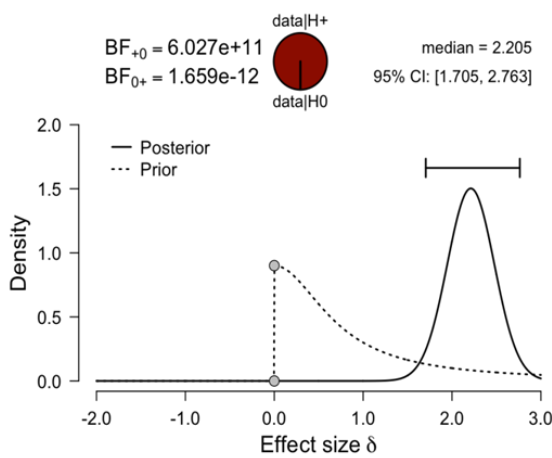
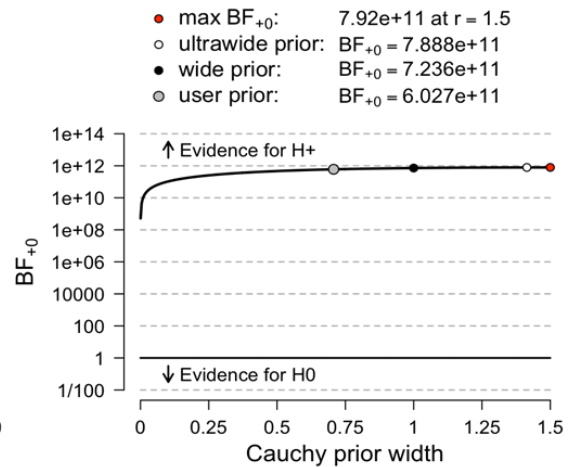


Abbildung 4-18: Zweiseitige Analysen zur Ermittlung der Effektstärke. Die Wahrscheinlichkeitsräder zeigen die Evidenz der Daten für die zwei konkurrierenden Hypothesen. Die beiden grauen Punkte zeigen die Prior und Posterior Dichte des Test-Wertes (Dickey & Lientz, 1970; Wagenmakers et al., 2010). Der Median und das 95% Credible Interval der Posteriori-Verteilung sind in der rechten oberen Ecke dargestellt. Abbildungen aus JASP.

Effekt der Reisezeit (einseitige Analyse)

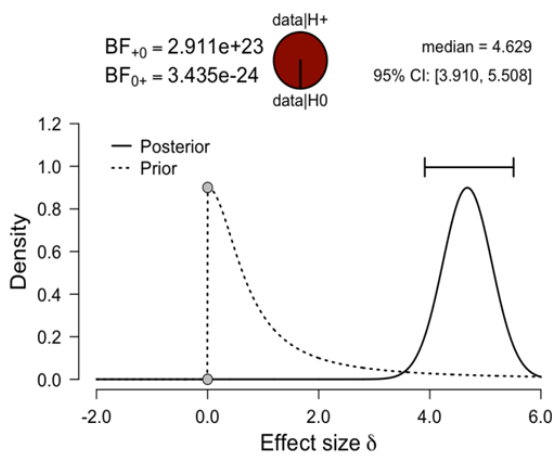


(a) Bayesianischer Paired-Sample *t*-Test für den Parameter δ

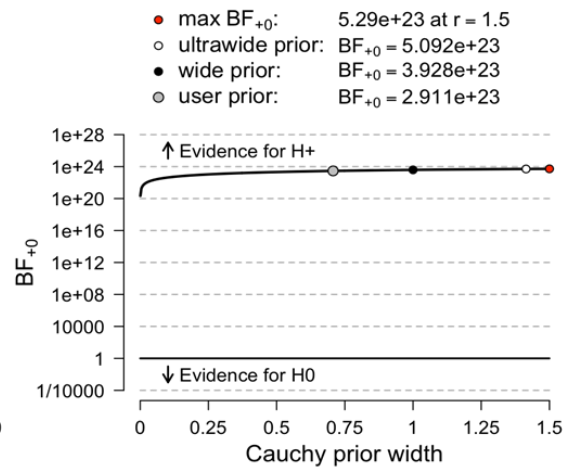


(b) Bayes Factor Robustness Plot

Effekt der Patch-Qualität (einseitige Analyse)



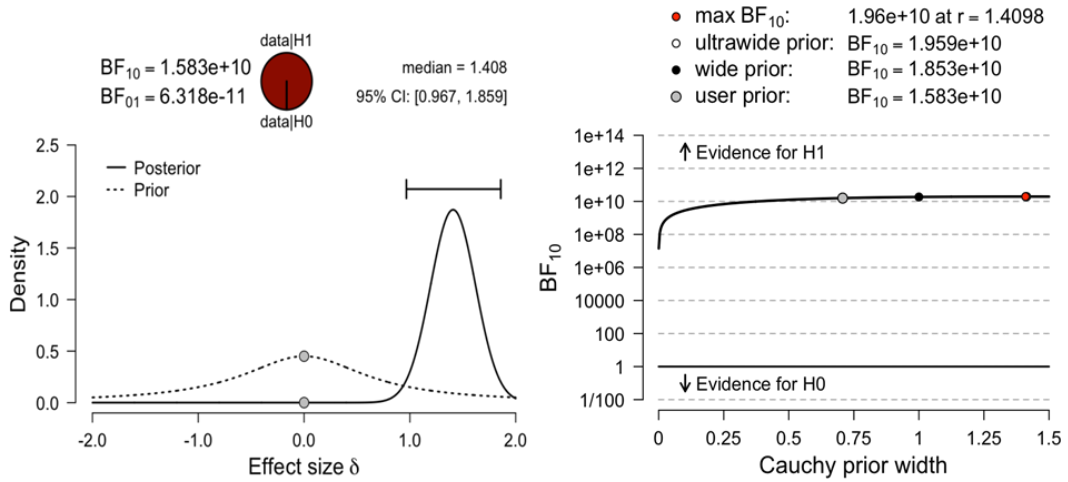
(c) Bayesianischer Paired-Sample *t*-Test für den Parameter δ



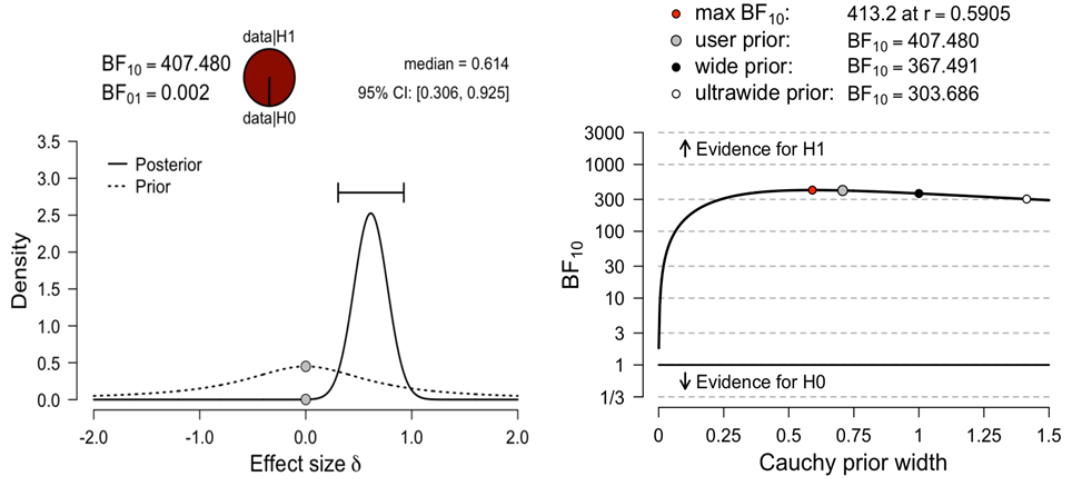
(d) Bayes Factor Robustness Plot

Abbildung 4-19: Bayesianische Paired-Sample *t*-Tests für den Parameter δ und Bayes Factor Robustness Plots. Die Wahrscheinlichkeitsräder zeigen die Evidenz der Daten für die zwei konkurrierenden Hypothesen. Rechts daneben sind der Median und das 95% Credible Interval der Posteriori-Verteilung dargestellt. Die beiden grauen Punkte zeigen die Prior und Posterior Dichte des Test-Wertes (Dickey & Lientz, 1970; Wagenmakers et al., 2010). In den beiden rechten Paneelen sind die Bayes Factor Robustness Plots dargestellt. Diese zeigen den BF_{+0} für die spezifizierte Prior ($r = \sqrt{2} / 2$), eine weite Prior ($r = 1$) und eine ultra-weite Prior ($r = \sqrt{2}$). Die Evidenz für die H_+ ist stabil über einen weiten Bereich von Prior-Verteilungen, was für die Robustheit der Analyse spricht. Abbildungen aus JASP.

Baseline (Optimum = 3)



Long Travel (Optimum = 4)



Low Quality (Optimum = 2)

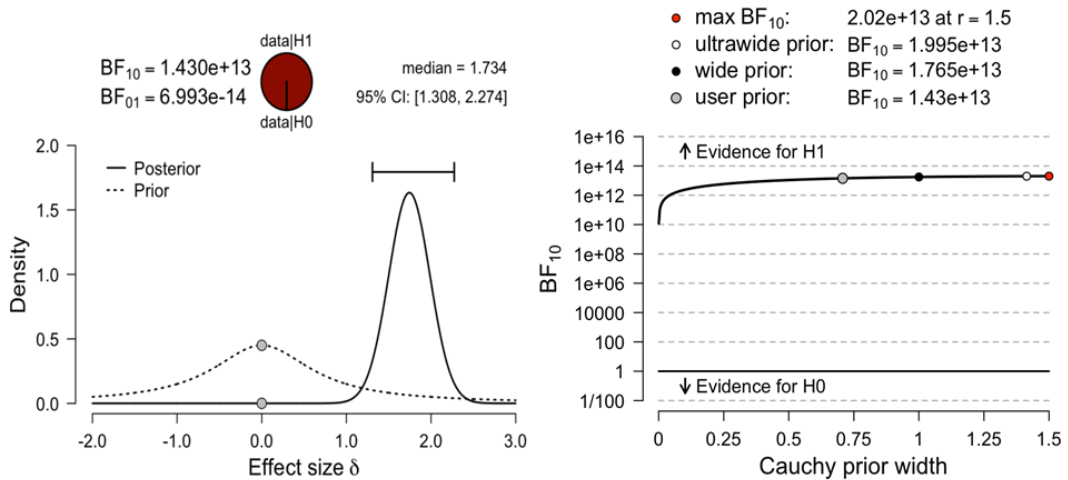


Abbildung 4-20: Bayesianische One-Sample t-Tests für den Parameter δ zur Prüfung der Optimalitätsannahmen und Bayes Factor Robustness Plots. Abbildungen aus JASP.

Optimalität: In allen drei Bedingungen war die beobachtete mittlere Anzahl an Sammeldurchgängen länger als die optimale Anzahl an Sammeldurchgängen gemäß dem Grenzertragstheorem (Tabelle 4-6, Abbildung 4-20).

Tabelle 4-6: Vergleich der mittleren Verweildauern mit den optimalen Verweildauern gemäß MVT.

Bedingung	Optimum	Mean	BF ₁₀	error %	δ	95% HDI von δ	
						Lower	Upper
Baseline	3	4.20	1.58 x 10 ¹⁰	< 0.01	1.41	0.97	1.86
Low Quality	2	2.34	407.50	< 0.01	0.61	0.31	0.93
Long Travel	4	5.19	1.43 x 10 ¹³	< 0.01	1.73	1.31	2.27

Anmerkung. BFs stammen aus Bayesianischen One-Sample *t*-Tests. Für alle Tests ist die Hypothese H_1 , dass sich der Populationsmittelwert vom Optimum unterscheidet.

4.2.5.3 Kurzdiskussion

Studie 1.3 ist eine konzeptionelle Replikation von Studie 1.2 mit dem Ziel, die Validität und Generalisierbarkeit der in Studie 1.1 und 1.2 gefundenen Effekte zu untersuchen (Asendorpf et al., 2013; Brandt et al., 2014; Lykken, 1968). Dazu wurden die Vorhersagen des klassischen *Patch Models* in abstrakten Foraging-Situationen geprüft, in denen Kosten nicht nur als Zeitverlust, sondern in Form physischer Anstrengung erlebt werden. In Übereinstimmung mit den qualitativen Vorhersagen des Grenzertragstheorems wurden starke Effekte sowohl der Reisekosten als auch der Patch-Qualität auf die mittlere Verweildauer gefunden. Jedoch waren die beobachteten Verweildauern in allen drei Experimentalbedingungen länger als die optimalen Verweildauern gemäß dem Grenzertragstheorem. Diese Befunde sind kongruent mit denjenigen aus Studie 1.2 und auch den Ergebnissen aus Studie 1.1, sodass von einer Generalisierbarkeit der Methode ausgegangen werden kann.

4.2.6 Zusammenfassung und Diskussion

Ziel von Experimentalserie 1 war es die Anwendbarkeit des klassischen *Patch Models* und damit des Grenzertragstheorems auf das menschliche Entscheidungsverhalten zu untersuchen. In drei Studien wurden sowohl die qualitativen als auch die quantitativen Vorhersagen des Grenzertragstheorems geprüft. Bisher existieren nur wenige experimentelle Studien, die *Optimal Foraging Models* und insbesondere das Grenzertragstheorem auf das menschliche Entscheidungsverhalten anwenden. Nach unserem Kenntnisstand werden nur in einer einzigen Studie die Reisezeit und die Patch-Qualität zwischen Umgebungen innerhalb desselben experimentellen Designs manipuliert (Hutchinson, J. M. et al., 2008). Zudem basieren viele der existierenden Studien auf Suchparadigmen und betrachten eine Form entweder der internalen Suche im Gedächtnis (Hills et al., 2012) oder der externalen visuellen Suche (z.B. Cain et al., 2012; Ehinger & Wolfe, 2016; Wolfe, 2013). Dies impliziert zwei methodische Probleme: (1) Ertragskurven, die aus Suchparadigmen resultieren, sind probabilistisch und damit nicht geeignet, um die Vorhersagen des Grenzertragstheorems zu prüfen, welches für deterministische Situationen formuliert wurde. (2) Ertragskurven aus Suchparadigmen weisen gewöhnlich interpersonelle Unterschiede auf, insbesondere hinsichtlich der Suchgeschwindigkeit. Die individuell optimalen Entscheidungsstrategien lassen sich daher meist nicht a priori berechnen, sondern müssen post hoc angenähert werden. Dagegen beinhalten die experimentellen Designs der vorliegenden Experimentalserie keine Suchkomponente, sodass die optimale Entscheidungsstrategie identisch für alle Probanden ist und a priori exakt bestimmt werden kann. In Tabelle 4-7 wird ein Überblick über die Befunde aus Experimentalserie 1 gegeben.

Tabelle 4-7: Überblick über die Befunde aus Experimentalserie 1

Studie	Effekt der Reisekosten	Effekt der Patch-Qualität	Optimalität gemäß MVT
1.1	? / ✓	✓	-
1.2	✓	✓	? / -
1.3	✓	✓	-

Anmerkung. ✓ Hypothese gestützt, - Hypothese nicht gestützt, ? nicht konklusiv

Insgesamt sprechen die Befunde von Experimentalserie 1 für die Anwendbarkeit der qualitativen, nicht aber der quantitativen Vorhersagen des Grenzertragstheorems auf das menschliche Entscheidungsverhalten. So zeigte sich, dass das menschliche Entscheidungsverhalten abhängig ist (1) von der zeitlichen Verfügbarkeit potenzieller Alternativen (Reisezeit bzw. Reisekosten) und (2) der Qualität der Patches. Jedoch wurden nahezu durchgängig Abweichungen von der optimalen Entscheidungsstrategie beobachtet in der Form, dass die Probanden länger verweilten als optimal zur Maximierung der Ertragsrate. Offenbar passen Menschen zwar ihre Entscheidungsstra-

ategie adaptiv an die Merkmale der Entscheidungssituation an, jedoch nicht in einer quantitativ optimalen Weise.

Diese Befunde sind konsistent mit einer Vielzahl verhaltensökologischer Studien, in denen gefunden wurde, dass die Verweildauer von Tieren bei der Nahrungssuche sowohl mit der Patch Qualität als auch der mittleren Reisezeit korreliert (Review in Nonacs, 2001; Stephens & Krebs, 1986). Sowohl bei Tieren (Nonacs, 2001) als auch zum Teil beim Menschen (z.B. Hutchinson et al., 2008; Wilke, et al., 2009) wurden jedoch längere Verweildauern beobachtet als optimal zur Maximierung der Ertragsrate. Verschiedene Erklärungsansätze für die gefundenen Abweichungen von der optimalen, ertragsmaximierenden Entscheidungsstrategie sind denkbar:

State-Dependent Behavior: Wie Nonacs (2001) ausführt, ist die Annahme, dass Forager danach streben ihre Ertragsrate zu maximieren, möglicherweise zu stark vereinfachend. Tiere auf Nahrungssuche müssen üblicherweise mehrere simultane Ziele gegeneinander abwägen, wie z.B. dem Hungertod zu entgehen, Fressfeinde zu meiden (Brown, 1988; Lima & Dill, 1990; Newman, 1991; Nonacs & Dill, 1990) und möglichst viele Nachkommen zu zeugen (Houston & McNamara, 1986; McNamara & Houston, 1997). Diese Ziele stehen häufig in Konflikt – so sind beispielsweise die nahrungsreichsten Gegenden häufig auch die gefährlichsten. Zudem unterscheiden sich Forager in ihrem Hungerstatus, den Energiereserven, dem Risiko Fressfeinden zum Opfer zu fallen und dem Umfang der Brutpflege, und auch Foraging-Umgebungen können über die Zeit in ihrer Widrigkeit, Stabilität und Vorhersagbarkeit variieren, sodass die Einschätzung der mittleren Umgebungsqualität durch den Forager kontinuierlich im Fluss sein kann (Nonacs, 2001). Wenn ein Forager nicht ausschließlich das Ziel der Ertragsmaximierung verfolgt und seine Fitness von mehr als nur der aufgenommenen Nahrung abhängig ist, dann kann eine Strategie des *State-Dependent Behavior* vorteilhafter sein (McNamara & Houston, 1987; Nonacs, 2001). Dabei wird das Entscheidungsverhalten als zustandsabhängige Reaktion auf physiologische Parameter, Reisekosten, Prädationsrisiko, Beutedichte in Hinblick auf verschiedene Fitness-Ziele modelliert (Nonacs, 2001). Die optimale Entscheidung ist zu jedem Zeitpunkt von der aktuellen Kombination aus Zustand und Handlungsoptionen abhängig. Es konnte gezeigt werden (z.B. Nonacs, 2001), dass *State-Dependent Behavior* durchwegs zu längeren Verweildauern führt als vom Grenzertragstheorem vorhergesagt und dass insbesondere auch das Prädationsrisiko das Foraging-Verhalten stark beeinflusst. Ausgehend von der Annahme, dass sich menschliche kognitive Module als Adaptionen für spezifische evolutionäre Probleme entwickelt haben (*Hypothese der kognitiven Modularität*; Barkow et al., 1992), ist es daher möglich, dass die Probanden ihre Verweildauer erhöhten, um neben der Maximierung der Ertragsrate die Minimierung des Prädationsrisikos zu berücksichtigen, obwohl das experimentelle Setting kein Prädationsrisiko beinhaltete oder nahelegte.

Entscheidungsregeln mit kurzem Zeithorizont: Alternativ könnten die gefundenen Abweichungen von den optimalen Verweildauern dadurch begründet sein, dass die Probanden nicht versucht haben die langfristige Ertragsrate zu maximieren, sondern das kurzfristige Verhältnis von Beloh-

nung zu Verzögerung. Untersuchungen zum Entscheidungsverhalten von Tieren zeigen, dass Präferenzen stark von den unmittelbaren Konsequenzen der Entscheidung abhängig sind. Tiere bevorzugen häufig kleine, früher erfolgende Belohnungen gegenüber größeren, später erfolgenden Belohnungen, auch wenn dieses Verhalten langfristig zu deutlichen Ertragseinbußen führt (z.B. Bateson & Kacelnik, 1996; Mazur & Vaughan, 1987; Stephens & Anderson, 2001). So lässt sich vermuten, dass die Probanden der vorliegenden Experimentalserie – wie von einigen Tierstudien nahegelegt (z.B. Anderson, 1984; Bateson & Kacelnik, 1996) – eine Entscheidungsregel mit kurzem Zeithorizont angewandt haben, die auf dem erwarteten Verhältnis von Belohnung zu Verzögerung basiert. Das beobachtete Entscheidungsverhalten sowohl in Studie 1.2 als auch in Studie 1.3 steht in Einklang mit dieser kurzfristigen Entscheidungsregel. In beiden Experimenten entschieden sich die Probanden den aktuellen Patch zu verlassen, wenn das Verhältnis von Belohnung zu Verzögerung für die Option zu bleiben auf das Niveau des Verhältnisses von Belohnung zu Verzögerung für die Option zu wechseln gesunken war. Mit kurzfristigen Entscheidungsregeln können in vielen natürlichen sequenziellen Entscheidungssituationen gute Ergebnisse erzielt werden. Gleichzeitig beanspruchen diese weniger kognitive Ressourcen als der Vergleich langfristiger Ertragsraten (Stephens & Anderson, 2001). Jedoch zeigten sich teilweise auch längere Verweildauern als ausgehend von kurzfristigen Entscheidungsregeln zu erwarten Dies gilt insbesondere für Studie 1.3, obwohl hier die Höhe der Belohnung konstant war und damit die kurzfristigen Raten einfacher bestimmt werden hätten können. Allerdings kann nicht ausgeschlossen werden, dass die Probanden aufgrund der spezifischen experimentellen Operationalisierung gelegentlich aus Versehen zu lange verweilten, wenn sie durch eine schnelle Klickroutine den Moment der Entscheidung übersahen. Die Anwendung einer kurzfristigen Entscheidungsregel würde darüber hinaus auch erklären, warum die Probanden insbesondere in Studie 1.1 sehr deutliche Abweichungen zum mathematischen Optimum aufwiesen. Denn in Studie 1.1 war das Erwerben der Punkte kein diskretes Ereignis, sondern die Punkte wurden automatisch und kontinuierlich zum Punktstand hinzugezählt. So war die Ermittlung von kurzfristigen Verhältnissen von Belohnung zu Verzögerung hier ungleich schwieriger als in Studie 1.2 und 1.3.

Ertragskurven: Schließlich könnten die beobachteten Abweichungen von den optimalen Verweildauern auch in der spezifischen Form der Ertragskurven der Patches begründet sein. In allen drei Studien waren die Ertragskurven vergleichsweise flach im Bereich um den optimalen Zeitpunkt des Wechsels, sodass Abweichungen von der optimalen Entscheidungsstrategie nur mit eher geringfügigen Ertragseinbußen einhergingen. Insbesondere wenn nur etwas später gewechselt wurde als zum optimalen Zeitpunkt, wich der Gesamtertrag über die Dauer des Experiments nur marginal vom maximal möglichen Gesamtertrag ab. Wurde beispielsweise in der Bedingung *Short Travel* von Studie 1.2 nach drei anstatt zwei Sammeldurchgängen gewechselt, so war der Gesamtertrag nur um 1% niedriger. Wurde erst nach vier Sammeldurchgängen gewechselt, was eine deutliche Abweichung von der optimalen Strategie darstellt, so reduzierte sich der Gesamtertrag dennoch nur um 4%. Im Gegensatz dazu führte ein verfrühter Wechsel nach nur einem Sammeldurchgang zu Ertragseinbußen von 10%. Wenn Patch-Umgebungen durch Ertragskurven ba-

sierend auf (natürlichen) Exponentialfunktionen charakterisiert sind - wie sie häufig in natürlichen Wachstums- und Reduktionssituationen auftreten und auch in diesen Studien gewählt wurden - ist es in Hinblick auf die potenzielle Ertragsmaximierung die sicherere Option etwas zu spät als zu früh zu wechseln.

4.3 Lernen und der Umgang mit Veränderung

Die in Experimentalserie 1 betrachteten Foraging-Situationen waren konstant und wiesen keine Veränderung über die Zeit auf. Doch die natürliche Umgebung ist nicht statisch, sondern stetigen Veränderungen unterworfen, wie z.B. dem Tag-Nacht-Rhythmus, jahreszeitlichen und saisonalen Schwankungen oder Veränderungen der Beutestruktur durch Zu- und Abwanderung von Beutetieren. Tiere brauchen somit Methoden, um ihr Verhalten an veränderte Bedingungen anzupassen – die Fähigkeit zu lernen und Erlerntes im Gedächtnis zu verankern spielt eine zentrale Rolle. Doch im Gegensatz zu einer Welt, die dem stetigen Wandel unterliegt und dem daraus resultierenden Anspruch an Anpassung, gehen die klassischen Foraging-Modelle davon aus, dass der Forager über vollumfängliche Kenntnis seiner Umgebung und seiner Handlungsoptionen verfügt (Stephens & Dunlap, 2008). Es wird angenommen, dass das nahrungssuchende Tier alle relevanten Parameter kennt, die die Umgebung charakterisieren, in der es nach Nahrung sucht, wie z.B. die Distanz und Qualität von Ressourcen, die Beutedichte und das Beutespektrum. Für ein nahrungssuchendes Tier in seiner natürlichen Umgebung mag diese Annahme oftmals zumindest näherungsweise gerechtfertigt sein. Da die meisten Umgebungen jedoch sowohl zyklischen als auch unvorhersehbaren und zum Teil gravierenden Veränderungen unterworfen sind, müssen Forager in der Lage sein, Charakteristika ihrer Umgebung zu erlernen, Wissen zu aktualisieren und Gelerntes anzuwenden. Verhaltensökologen haben daher basierend auf der statistischen Entscheidungstheorie (Dall, Giraldeau, Olsson, McNamara, & Stephens, 2005) Modelle der *Incomplete Information* entwickelt, die sich mit der Ökonomie der Reaktion auf Veränderungen beschäftigen (Stephens & Dunlap, 2008). Diese Modelle gehen der Frage nach, inwieweit es sich auszahlt, über sich verändernde Ressourcen zu lernen.

4.3.1 Der Value of Information

Ausgehend von dem Grundgedanken, dass Tiere Informationen lernen und erinnern, weil diese mit Fitness-Vorteilen verbunden sind, wird in der Verhaltensökologie angenommen, dass Informationen umso schneller erlernt werden, je wertvoller sie sind (Stephens & Dunlap, 2008). Was aber bedeutet wertvoll in diesem Kontext und warum sind manche Arten von Information wertvoller als andere?

Um dies zu beantworten, kann beispielhaft die Situation eines Eichhörnchens betrachtet werden, das sich von Tannenzapfen ernährt (vgl. Stephens & Dunlap, 2008). Einige Tannenzapfen, die das Eichhörnchen findet, sind von hoher Qualität, andere von mittlerer und wieder andere von geringerer Qualität, wobei diese rein äußerlich zunächst nicht unterscheidbar sind. Könnte das Eichhörn-

chen die verschiedenen Arten von Tannenzapfen perfekt unterscheiden, so wäre die optimale Strategie an der Qualität der Tannenzapfen orientiert: Das Eichhörnchen sollte die hochwertigen Zapfen intensiv ausbeuten, bei den mittleren „den Rahm abschöpfen“ und die Tannenzapfen von geringer Qualität ganz ignorieren (Stephens & Dunlap, 2008). Wenn das Eichhörnchen die Zapfen dagegen nicht unterscheiden kann, muss es alle auf die gleiche Weise ausbeuten. Die bestmögliche Strategie wäre in diesem Fall eine „mittlere“ Ausbeutungsstrategie zu wählen, die einen Kompromiss aus den drei Zapfentypen darstellt. Der *Value of Information*, d.h. der Wert der Information über die Qualität des Tannenzapfens, entspricht damit dem Unterschied zwischen den erwarteten Erträgen bei vollständigem Wissen und den erwarteten Erträgen eines „unwissenden“ Entscheiders, der eine Kompromisslösung für alle Varianten wählen muss.

Daraus folgt, dass der Wert einer Information fundamental davon abhängig ist, inwiefern sie das Handeln steuern kann. Wertvolle Information besitzt das Potential, Verhalten zu verändern (Stephens & Dunlap, 2008). Wenn eine Information nicht dazu beitragen kann, das Verhalten zu beeinflussen, besitzt sie keinen Wert und es macht keinen Sinn, Ressourcen in den Erwerb der Information zu investieren. Wäre die optimale Strategie, alle Zapfen unabhängig von deren Qualität auf dieselbe Weise auszubeuten, so wäre die Information über die Qualität des Zapfens wertlos. Denn ein Entscheider, der die Zapfen nicht unterscheiden kann, könnte dieselbe Strategie anwenden wie ein Entscheider, der die Qualität des Zapfens kennt, und dieselben Ergebnisse erzielen.

4.3.2 Der Umgang mit Veränderung

In vielen natürlichen Situationen ist die Umgebung nicht statisch, sondern verändert sich dynamisch nach einem mehr oder weniger vorhersagbaren Muster. In sogenannten *Tracking Models* wird betrachtet, wie Forager mit Veränderungen der Umgebung umgehen sollten. Eine Veränderung der Umgebung kann in schnellem Wechsel erfolgen, sodass sich verschiedene Zustände häufig abwechseln, oder es können lange Phasen desselben Zustands vorherrschen, z.B. bei jahreszeitlichen Veränderungen. Angesichts einer sich verändernden Umgebung mit einer oder mehreren variablen Ressourcen muss das nahrungssuchende Tier entscheiden, wie es sein Wissen einsetzen kann, um die Ressourcen optimal auszubeuten. Dabei können zwei Varianten unterschieden werden. Im ersten Fall geht es um die Frage, wie eine Ressource, die sich über die Zeit dynamisch verändert, optimal ausgebeutet werden kann (*Tracking vs. Averaging*). Der zweite Fall beschäftigt sich mit dem optimalen Verhalten angesichts mehrerer gleichzeitig verfügbarer Ressourcen, von denen mindestens eine variabel ist (*Sampling-Problematik*).

Tracking vs. Averaging: Wie sollte ein Forager, der seine Ertragsrate maximieren möchte, optimalerweise handeln, wenn er mit kurzfristigen Veränderungen der Umgebung konfrontiert ist? Sollte er auf die Veränderung reagieren und sein Verhalten jeweils an den aktuellen Zustand anpassen (*Tracking*) oder sollte er sein Verhalten am Mittelwert orientieren und kurzfristige Fluktuationen ignorieren (*Averaging*)? Sofern von einem unbegrenzten Zeithorizont ausgegangen wird, ist das optimale Verhalten nach Cuthill et al. (1990) von zwei Faktoren abhängig - zum einen ob die Veränderung aufgrund von zeitlichen Entwicklungen oder aufgrund der Handlungen des

Foragers auftritt (*Time-Dependent Changes* vs. *Animal-Dependent Changes*), und zum anderen ob aufeinanderfolgende Zustände korreliert oder unkorreliert sind. Damit lassen sich Foraging-Umgebungen in vier Gruppen einteilen (Tabelle 4-8). Nur wenn die Veränderungen zeitabhängig auftreten und die Zustände korreliert sind, ist es ökonomisch sinnvoll, eine Strategie des *Trackings* anzuwenden und das Verhalten an die veränderten Parameter anzupassen. In allen anderen Fällen ist *Averaging*, die Orientierung des Verhaltens am Mittelwert der Umgebung, rentabler.

Tabelle 4-8: Klassifikation der Umgebungen und optimale Strategie zur Maximierung der Ertragsrate, sofern von einem unbegrenzten Zeithorizont ausgegangen wird (in Anlehnung an Cuthill et al., 1990).

	Aufeinanderfolgende Zustände	
Auslöser der Veränderung	korreliert	unkorreliert
Forager	Averaging	Averaging
Zeitpunkt	Tracking	Averaging

Anmerkung. Averaging bezeichnet die Orientierung des Verhaltens am Mittelwert der Umgebung, Tracking die Anpassung des Verhaltens in Reaktion auf kurzfristige Veränderungen der Umgebung.

Die Sampling-Problematik: Bei der *Sampling-Problematik* geht es um das optimale Verhalten angesichts mehrerer gleichzeitig verfügbarer Ressourcen, von denen mindestens eine variabel ist. Im Fokus steht hier die Frage nach der optimalen Prüffrequenz, d.h. wie häufig die variablen Ressourcen geprüft werden sollten. Diese ist grundsätzlich abhängig von der Häufigkeit der Zustandswechsel und den jeweiligen Erträgen. Interessanterweise ist *Sampling*, ein regelmäßiges Prüfen der Alternativen, nur in wenigen Fällen ökonomisch sinnvoll. Es lohnt sich nur dann, wenn die einzelnen Zustände eine hohe zeitliche Persistenz aufweisen. Treten die Veränderungen dagegen zufällig auf, so ist es optimal diejenige Ressource zu wählen, die den höchsten mittleren Ertrag aufweist, und auf ein Prüfen der Alternativen zu verzichten (Shettleworth, Krebs, Stephens, & Gibbon, 1988; Stephens, 2007; Tamm, 1987). Diese Strategie wird als *Averaging* bezeichnet. Qualitativ wurden diese Vorhersagen in empirischen Studien zwar gestützt, quantitativ erzielten z.T. mechanistische Modelle, z.B. basierend auf der *Scalar Expectancy*, eine bessere Übereinstimmung mit den Daten (Shettleworth et al., 1988).

Die optimale Gedächtnisspanne: In Zusammenhang mit sich verändernden Umgebungen stellt sich auch die Frage, wie vergangene und aktuelle Informationen optimalerweise integriert werden sollten. Ein Ansatz (Cowie, 1977) ist die Annahme eines gleitenden Gedächtnisfensters, innerhalb dessen jede Erfahrung gleich gewichtet wird. Eine andere Gruppe von Modellen basiert auf einem Prinzip der relativen Gewichtung von Vergangenheit und Gegenwart (McNamara & Houston, 1987). Beide Varianten können in vielfältiger Weise erweitert und detailliert werden. So wurden z.B. auch hybride Modelle formuliert, die die Idee eines Gedächtnisfensters mit einem Gewichtungsschema kombinieren (z.B. Hirvonen, Ranta, Rita, & Peuhkuri, 1999). Die optimale Balance zwischen vergangener und gegenwärtiger Information ist theoretisch von zwei Variablen abhängig - der Rate der Veränderung und der Reliabilität der Information. Tiere, die häufige und schnelle Umgebungsveränderungen erleben, sollten die gegenwärtige Erfahrung hoch und vergangene Information niedrig gewichten. Sie sollten also eine kurze Gedächtnisspanne aufweisen. Ist die aktuelle Erfahrung jedoch kein reliabler Indikator für den Zustand, so ist für eine adäquate Einschätzung des aktuellen Zustands die Berücksichtigung der Erfahrung aus der Vergangenheit erforderlich. Es ist also eine Höhergewichtung vergangener Information und damit eine längere Gedächtnisspanne zu erwarten.

4.3.3 Aktueller Forschungsstand

In der Verhaltensökologie wurden Fragen zu Gedächtnis und Lernen im Kontext sequenzieller Entscheidungen unter den oben genannten Schlagworten – *Sampling-Problematik*, *Tracking* vs. *Averaging* und *optimale Gedächtnisspanne* – vielfach untersucht (Überblick z.B. in Stephens, 2007). Um die Reaktion auf Veränderung der Umgebung zu untersuchen, wurde in Tierstudien häufig die Reisezeit zwischen den Patches variiert. Die optimale Strategie, um die Ertragsrate langfristig zu maximieren, ist nach dem Grenzertragstheorem die Orientierung an der mittleren Reisezeit der Umgebung (*Averaging*). Eine kurzfristige Anpassung der Verweildauer (*Tracking*) ist langfristig mit Ertragseinbußen verbunden. Im Gegensatz dazu zeigte sich jedoch häufig eine suboptimale Anpassung der Verweildauer an die letzte bzw. die nächste bevorstehende Reisezeit. So fanden Cuthill et al. (1990), dass Stare in einer Umgebung, in der sich kurze und lange Reisezeiten zufällig abwechselten, ihre Verweildauer an die jeweils letzte Reisezeit anpassten. Wurde die Reisezeit zwischen den Patches jedoch langfristig (von lang zu kurz bzw. von kurz zu lang) verändert (Cuthill, Haccou, & Kacelnik, 1994), so passten die Stare ihre Verweildauer mit etwas Zeitversatz an die neue mittlere Reisezeit an und erzielten Ergebnisse nahe dem Grenzertragstheorem. Auch in einer Studie mit Primaten (Hayden et al., 2011) wurde eine suboptimale, kurzfristige Anpassung des Verhaltens gefunden. So wählten Makaken bei variierenden Reisezeiten, die über einen Cue angezeigt wurden, nicht die gemäß dem Grenzertragstheorem optimale Verweildauer basierend auf dem Mittelwert der Reisezeitverteilung, sondern passten ihre Verweildauer an die jeweils nächste bevorstehende Reisezeit an. Kacelnik and Todd (1992) konfrontierten Tauben nacheinander mit drei Patch-Umgebungen, die dieselbe mittlere Reisezeit aufwiesen, sich aber in der Varianz der Reisezeiten unterschieden. Es zeigte sich ein signifikanter Einfluss der Varianz

der Reisezeit auf die mittlere Verweildauer. Diese war zudem mit der letzten erlebten Reisezeit korreliert. Im Gegensatz zu den Vorhersagen des Grenzertragstheorems scheinen Tiere somit eine Strategie des *Trackings* von Veränderungen anzuwenden.

Wie sich eine Variation der Reisezeit auf das menschliche Entscheidungsverhalten auswirkt, wurde in einer Studie von Addicott et al. (2015) untersucht. In dieser wurden Glücksspieler mit einer abstrakten Patch-Foraging-Aufgabe konfrontiert, in der die Reisezeit zwischen den Patches zufällig variierte. Im Gegensatz zur optimalen Entscheidungsstrategie passten zwei von drei Probandengruppen ihre Verweildauer an die jeweils nächste bevorstehende Reisezeit an. Die dritte Gruppe - Personen, die stark zum Glücksspiel neigten - wechselten die Patches unabhängig von der nächsten Reisezeit zu früh. Evidenz für ein *Tracking* zeitlicher Veränderungen wurde auch in Studien gefunden, in denen die Qualität der Patches über die Zeit variierte. So gaben Probanden Such-Displays später auf, wenn die unmittelbar vorangegangenen Displays von höherer Qualität waren (Zhang et al., 2015) und wenn ihnen Sequenzen von Patches mit sinkender Qualität im Vergleich zu Sequenzen von Patches mit steigender Qualität dargeboten wurden (Fougnie et al., 2016). Diese Befunde sind Indizien dafür, dass auch der Mensch in suboptimaler Weise auf Veränderungen der Umgebung reagiert.

4.3.4 Überblick über die Experimentalserie

In Experimentalserie 2 soll geprüft werden, inwieweit Probanden auch in klar deterministischen Entscheidungssituationen basierend auf den abstrakten Foraging-Paradigmen aus Experimentalserie 1 auf Veränderungen der Umgebung reagieren. In den ersten beiden Studien wird untersucht, wie die Variation der Reisezeit das Entscheidungsverhalten beeinflusst. Studie 2.1 prüft, welchen Einfluss der zufällige Wechsel zwischen einer kurzen und einer langen Reisezeit in Verbindung mit einem Cue über die nächste Reisezeit auf die Verweildauer hat. Studie 2.2 betrachtet den Effekt verschiedener Reisezeitverteilungen auf die Verweildauer und vergleicht die Vorhersagen des Grenzertragstheorems mit zwei mechanistischen Ansätzen. In Studie 2.3 wird untersucht, welchen Effekt korrekatives Feedback auf das Entscheidungsverhalten hat.

4.3.5 Studie 2.1 - The Curse of Information

In Studie 2.1 wird untersucht, wie eine Variation der Reisezeit die Verweildauer in Patches beeinflusst, wenn die Dauer der nächsten Reisezeit bekannt bzw. unbekannt ist. In verhaltensökologischen Studien wurde gefunden, dass Tiere ihre Verweildauer entgegen der Vorhersagen des Grenzertragstheorems an die letzte erlebte Reisezeit (Cuthill et al., 1990; Kacelnik & Todd, 1992) bzw. an die nächste bevorstehende Reisezeit (Hayden et al., 2011) anpassen. Daher stellt sich die Frage, ob Menschen ebenfalls in suboptimaler Weise von dem Wissen über die nächste bzw. die letzte Reisezeit Gebrauch machen.

4.3.5.1 Methode

Design und Hypothesen: Studie 2.1 basiert auf demselben abstrakten Foraging-Paradigma wie Studie 1.2 (siehe Abschnitt 4.2.4) und umfasst zwei Experimente, in denen die Reisezeit zum nächsten Patch zufällig zwischen *kurz* und *lang* variiert. In Experiment 1 wird den Probanden ein Cue dargeboten, der mit einer Validität von 100% die nächste Reisezeit anzeigt. In Experiment 2 wird kein derartiger Cue dargeboten, sodass den Probanden ausschließlich das Wissen über die letzten erlebten Reisezeiten zur Verfügung steht. Die Ertragsrate ist jeweils 0.2, d.h. jeder Sammeldurchgang bringt 20% der noch am Patch verfügbaren Punkte ein. Die Reisezeit zwischen den Patches wechselt zufällig mit gleicher Wahrscheinlichkeit zwischen einer *kurzen* Reisezeit von 1560 ms (was einer optimalen Verweildauer von zwei Sammeldurchgängen in einer geblockten Umgebung entspricht) und einer *langen* Reisezeit von 7380 ms (was einer optimalen Verweildauer von fünf Sammeldurchgängen in einer geblockten Umgebung entspricht). Die Gesamtumgebung jedes Experiments weist damit eine mittlere Reisezeit von 4470 ms auf, sodass eine Verweildauer von vier Sammeldurchgängen optimal wäre, um die Ertragsrate zu maximieren.

Ausgehend vom Grenzertragstheorem sollte somit in beiden Experimenten unabhängig von der Reisezeithistorie stets dieselbe Verweildauer von vier Sammeldurchgängen beobachtet werden:

- 1) Einfluss der nächsten Reisezeit (Experiment 1): Unabhängig davon ob die nächste Reisezeit kurz oder lang ist, sollte sich kein Unterschied in der mittleren Verweildauer zeigen. D.h. die mittlere Verweildauer in Durchgängen mit langer nächster Reisezeit sollte nicht länger sein als in Durchgängen mit kurzer nächster Reisezeit.
- 2) Einfluss der letzten Reisezeit (Experiment 2): Unabhängig davon ob die letzte Reisezeit kurz oder lang war, sollte sich kein Unterschied in der mittleren Verweildauer zeigen. D.h. die mittlere Verweildauer in Durchgängen mit langer letzter Reisezeit sollte nicht länger sein als in Durchgängen mit kurzer letzter Reisezeit.
- 3) Optimalität: Die Probanden sollten in beiden Experimenten den optimalen Zeitpunkt für den Wechsel wählen, um ihren Gesamtertrag über die Zeit zu maximieren.

Außerdem soll geprüft werden, welcher der beiden Cues – die nächste Reisezeit oder die letzte erlebte Reisezeit – die Verweildauer stärker beeinflussen.

Stichprobe: Insgesamt nahmen 40 Probanden an der Studie teil. An Experiment 1 nahmen 20 Probanden (14 Frauen, 6 Männer) im Alter von 19 bis 38 (Mittelwert 23.8) Jahren teil und an Experiment 2 20 Probanden (13 Frauen, 7 Männer) im Alter von 19 bis 30 (Mittelwert 24.0) Jahren. Alle Probanden verfügten über normale (16 in Exp. 1, 7 in Exp. 2) oder auf normal korrigierte (4 in Exp. 1, 13 in Exp. 2) Sehfähigkeit, hatten keine neurologischen oder psychiatrischen Vorerkrankungen und nahmen keine psychoaktiven Medikamente ein. In jedem Experiment war ein Proband Linkshänder. Ein Proband wurde im Zuge der Datenbereinigung (siehe Abschnitt 2.3) aus der Stichprobe ausgeschlossen.

Versuchsaufbau: Beide Experimente wurden mittels eines Mac OS X 10.7 und eines Diamond Pro 2070 SB (Mitsubishi) Monitors mit einer Bildschirmdiagonale von 24'' und einer Bildwiederholfrequenz von 120 Hz in einer abgedunkelten, schallisolierten Testkabine durchgeführt. Die Probanden saßen mit einem Abstand von ca. 60 cm vor dem Monitor. Programmierung und Darstellung der Experimente erfolgten in MATLAB.

Versuchsablauf: Die Probanden wurden randomisiert einem der beiden Experimente zugeteilt. Jedes der beiden Experimente umfasste einen zweiminütigen Trainingsblock und einen 30-minütigen Experimentalblock. Vor dem Trainingsblock erläuterte der Versuchsleiter den Probanden mittels einer schriftlichen Instruktion den Ablauf des Experiments. Sie wurden instruiert, in 30 Minuten in einer Serie von Patches so viele Punkte wie möglich zu sammeln. Weiterhin wurden sie vorab aufgeklärt, dass jeder Patch eine begrenzte Anzahl von Punkten enthalte und folglich die Anzahl an gesammelten Punkten pro Durchgang mit jedem weiteren Sammeldurchgang am selben Patch sinken werde. Die zentrale Entscheidung wurde explizit dargelegt: Nach jedem Sammeldurchgang müssten die Probanden entscheiden, ob sie am selben Patch weiter Punkte sammeln oder ob sie wechseln und zu einem neuen, unverbrauchten Patch reisen möchten. Dies sei mit einer gewissen Wartezeit verbunden. Die Probanden wurden auch informiert, dass die Reisezeit zum nächsten Patch mit gleicher Wahrscheinlichkeit entweder kurz oder lang sein könne. In Experiment 1 wurden sie darauf hingewiesen, dass die nächste Reisezeit durch die Länge eines schwarzen Balkens angezeigt werde, in Experiment 2 wurden sie informiert, dass sie keinen Hinweis über die Dauer der nächsten Reisezeit erhalten würden. Vor dem Experiment absolvierten die Probanden eine zweiminütige Übung unter Aufsicht des Versuchsleiters.

Versuchsprotokoll: Die beiden Experimente von Studie 2.1 folgten demselben Protokoll wie Studie 1.2 (siehe Abschnitt 4.2.4). In Experiment 2 (kein Cue) wurde jedoch während der Foraging-Phase kein schwarzer Balken als Hinweis auf die nächste Reisezeit dargeboten.

4.3.5.2 Auswertung und Ergebnisse

Statistische Auswertung: Im Folgenden werden die Ergebnisse der Bayesianischen Analysen zu Studie 2.1 zusammengefasst. Diese basieren auf dem von Jeffreys (1961; siehe auch Rouder et al., 2009) vorgeschlagenen Konzept zum Bayesianischen t -Test. Als Nullhypothese wird angenommen, dass es keinen Unterschied in der Verweildauer zwischen den Bedingungen gibt, d.h. $H_0: \delta = 0$. Diese wird gegen die ungerichtete Alternativhypothese $H_1: \delta \neq 0$ (Es liegt ein Unterschied zwischen den Bedingungen vor) bzw. gegen die gerichtete Alternativhypothese $H_+: \delta > 0$ (Es liegt ein Unterschied mit positiver Effektstärke vor) geprüft. Entsprechend werden die Bayes Factors BF_{10} bzw. BF_{+0} zugunsten der Alternativhypothese berichtet. Es werden Cauchy-verteilte Effekte mittlerer Größe zugrundegelegt und entsprechend Priors mit $r = \sqrt{2} / 2$ (medium) gewählt. Maße der Effektstärke δ (Median und 95%-Highest Posterior Density Interval (HDI)) werden anhand von unbegrenzten (zweiseitigen) Posteriori-Verteilungen mit 10.000 Stichproben bestimmt.

Der Einfluss der nächsten Reisezeit (Experiment 1) sowie der letzten Reisezeit (Experiment 2) werden *Within-Subject* mittels einseitiger Bayesianischer *t*-Tests statistisch geprüft. Zusätzlich wird die mittlere Verweildauer in Experiment 1 mit der in Experiment 2 *Between-Subject* verglichen, um zu prüfen, welcher Cue den stärkeren Einfluss ausübt. Die mittlere Verweildauer wird jeweils über die mittlere Anzahl an Sammeldurchgängen bis zum Wechsel der Patches gemessen. Einen graphischen Überblick über die Ergebnisse bietet Abbildung 4-21.

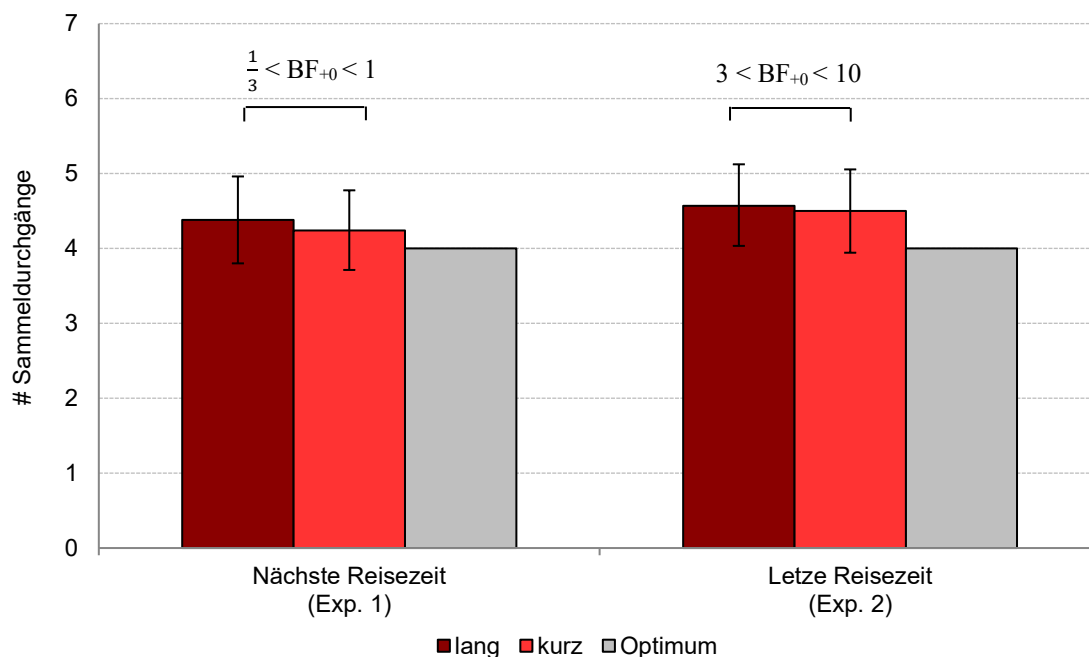


Abbildung 4-21: Graphischer Überblick über die Ergebnisse von Experimentalserie 2.1. Die roten Balken kennzeichnen die mittlere Anzahl von Sammeldurchgängen bei kurzer und langer Reisezeit pro Experiment. Die grauen Balken bezeichnen die optimale Anzahl an Sammeldurchgängen basierend auf dem Grenzertragstheorem. Die Fehlerbalken entsprechen den 95% Credible Intervals der Posteriori-Verteilung.

Effekt der nächsten Reisezeit (Experiment 1): In Trials mit einer langen nächsten Reisezeit wechselten die Probanden im Schnitt nach 4.38 Sammeldurchgängen (95% *HDI*: 3.80 - 4.96), in Trials mit einer kurzen nächsten Reisezeit nach durchschnittlich 4.24 Sammeldurchgängen (95% *HDI*: 3.71 - 4.78). Dies entspricht einer mittleren Differenz von 0.14 Sammeldurchgängen ($SD = 1.05$). Der Bayes Factor $BF_{+0} = 0.38$ (error % < .01) zeigt schwache Evidenz für die H_0 , dass die Verweildauer bei einer langen nächsten Reisezeit nicht länger ist als bei einer kurzen (Abbildung 4-23a und b auf S. 66). Die unbegrenzte Posteriori-Verteilung der Effektstärke δ zeigt einen Median von 0.14 mit einem 95% *HDI* von -0.41 bis 0.71 (Abbildung 4-22a). Dies spricht für einen praktisch nicht bedeutsamen Effekt.

Effekt der letzten Reisezeit (Experiment 2): War die letzte Reisezeit lang, so wechselten die Probanden im Schnitt nach 4.57 Sammeldurchgängen (95% HDI: 4.03 - 5.12). War die letzte Reisezeit kurz, so wechselten sie nach durchschnittlich 4.50 Sammeldurchgängen (95% HDI: 3.94 - 5.05). Dies entspricht einer mittleren Differenz von 0.07 Sammeldurchgängen ($SD = 0.14$). Der Bayes Factor $BF_{+0} = 4.29$ (error % < .01) zeigt moderate Evidenz für die H_+ , dass die Verweildauer nach einer langen letzten Reisezeit länger ist als nach einer kurzen (Abbildung 4-23c und d auf S. 66). Die unbegrenzte Posteriori-Verteilung der Effektstärke δ zeigt einen Median von 0.63 mit einem 95% HDI von 0.04 bis 1.29 (Abbildung 4-22b). Dies spricht für einen mittleren Effekt.

Effektstärken (zweiseitige Analyse)

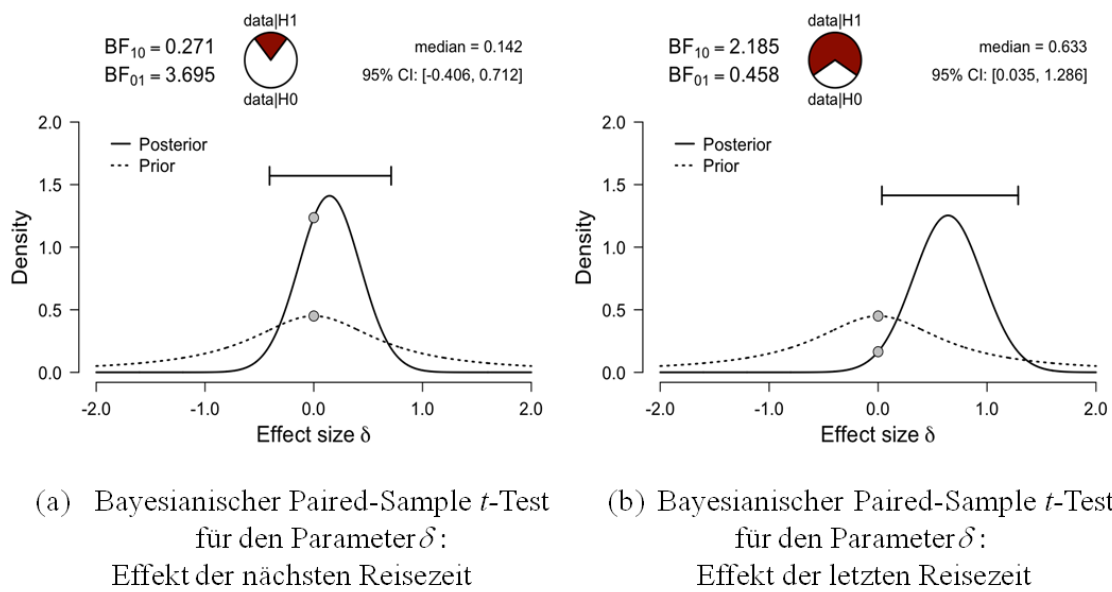
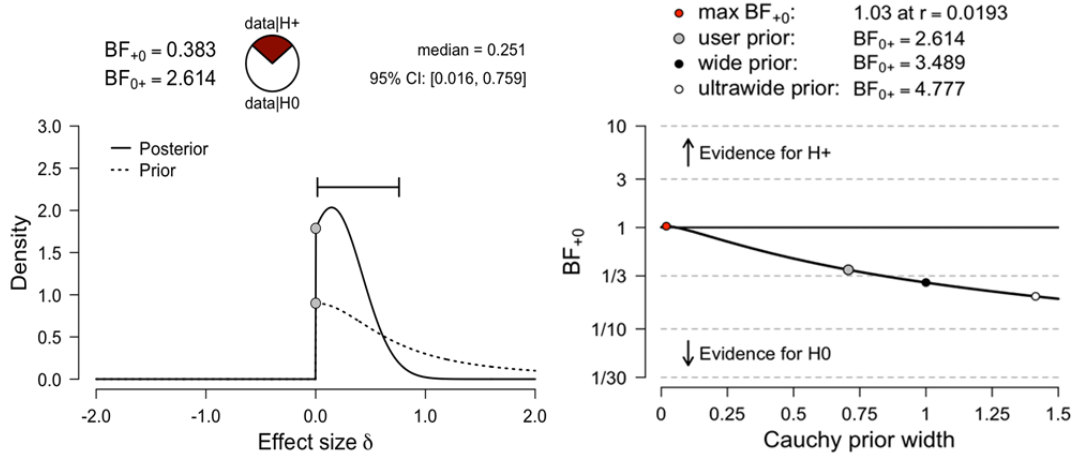


Abbildung 4-22: Zweiseitige Analysen zur Ermittlung der Effektstärke. Die Wahrscheinlichkeitsräder zeigen die Evidenz der Daten für die zwei konkurrierenden Hypothesen. Die beiden grauen Punkte zeigen die Prior und Posterior Dichte des Test-Wertes (Dickey & Lientz, 1970; Wagenmakers et al., 2010). Der Median und das 95% Credible Interval der Posteriori-Verteilung sind in der rechten oberen Ecke dargestellt. Abbildungen aus JASP.

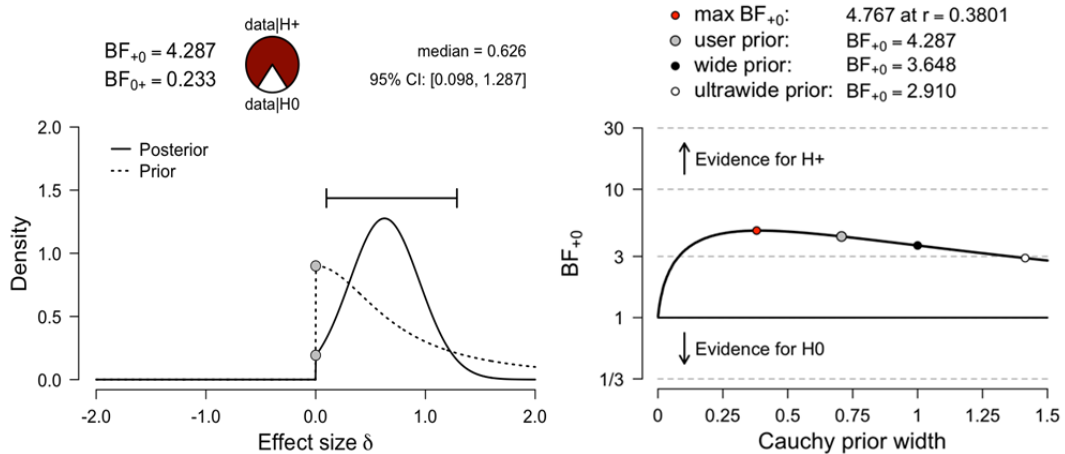
Effekt der nächsten Reisezeit (einseitige Analyse)



(a) Bayesianischer Paired-Sample t -Test für den Parameter δ

(b) Bayes Factor Robustness Plot

Effekt der letzten Reisezeit (einseitige Analyse)



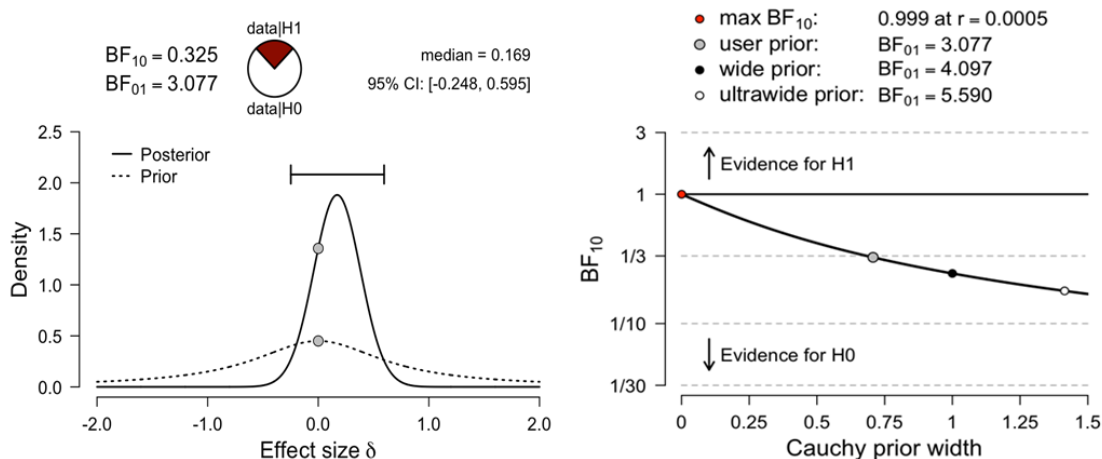
(c) Bayesianischer Paired-Sample t -Test für den Parameter δ

(d) Bayes Factor Robustness Plot

Abbildung 4-23: Bayesianische Paired-Sample t -Tests für den Parameter δ und Bayes Factor Robustness Plots. Die Wahrscheinlichkeitsräder zeigen die Evidenz der Daten für die zwei konkurrierenden Hypothesen. Rechts daneben sind der Median und das 95% Credible Interval der Posteriori-Verteilung dargestellt. Die beiden grauen Punkte zeigen die Prior und Posterior Dichte des Test-Wertes (Dickey & Lientz, 1970; Wagenmakers et al., 2010). In den beiden rechten Paneelen sind die Bayes Factor Robustness Plots dargestellt. Diese zeigen den BF_{+0} für die spezifizierte Prior ($r = \sqrt{2} / 2$), eine weite Prior ($r = 1$) und eine ultra-weite Prior ($r = \sqrt{2}$). Die Evidenz für die H_+ ist stabil über einen weiten Bereich von Prior-Verteilungen, was für die Robustheit der Analyse spricht. Abbildungen aus JASP.

Vergleich von Forward-Cue und Backward-Cue: Um zu prüfen, welcher Cue – die nächste Reisezeit (*Forward-Cue*) oder die letzte Reisezeit (*Backward-Cue*) - die mittlere Verweildauer stärker beeinflusst, wurde die mittlere Verweildauer in Experiment 1 mit der in Experiment 2 verglichen. Die mittlere Verweildauer betrug im Falle des *Forward-Cues* (nächste Reisezeit) 4.31 Sammeldurchgänge (95% *HDI*: 3.94 - 4.69) und im Falle des *Backward-Cues* (letzte Reisezeit) 4.53 Sammeldurchgänge (95% *HDI*: 4.17 - 4.91). Der Bayes Factor $BF_{10} = 0.33$ (error % = 0.02) zeigt moderate Evidenz für die H_0 , dass sich die Verweildauer nicht zwischen den Experimenten unterscheidet (Abbildung 4-24). Die unbegrenzte Posteriori-Verteilung der Effektstärke δ zeigt einen Median von 0.17 mit einem 95% *HDI* von -0.25 bis 0.60. Dies spricht für einen praktisch nicht bedeutsamen Effekt.

Cue-Vergleich (zweiseitige Analyse)



(a) Bayesianischer Independent Samples *t*-Test für den Parameter δ

(b) Bayes Factor Robustness Plot

Abbildung 4-24: Bayesianischer Independent Samples *t*-Test für den Parameter δ zum Vergleich von Forward-Cue und Backward-Cue sowie Bayes Factor Robustness Plot. Abbildungen aus JASP.

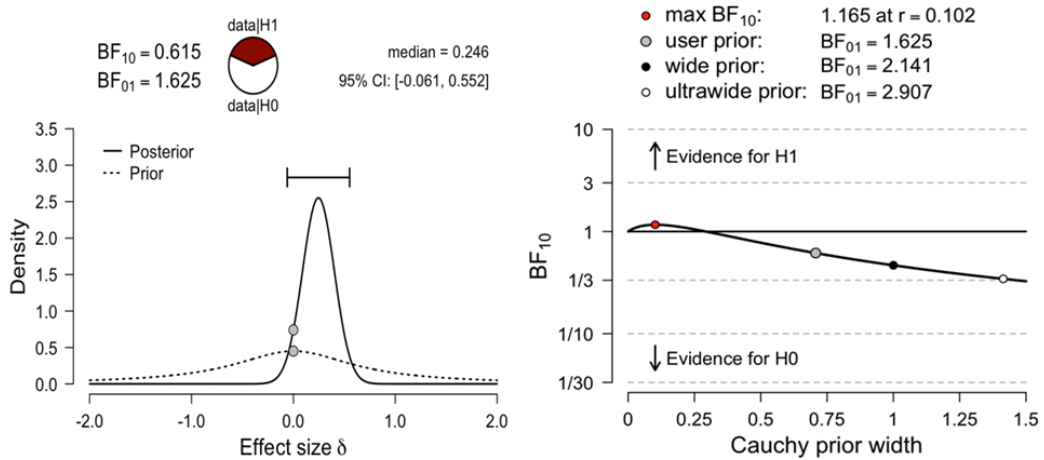
Optimalität: Die Prüfung auf Optimalität erfolgt anhand von zweiseitigen Bayesianischen One-Sample *t*-Tests. In Experiment 1 (Nächste Reisezeit) ist der Bayes Factor $BF_{10} = 0.62$ (error % < 0.01) nicht konklusiv. In Experiment 2 (Letzte Reisezeit) zeigt der Bayes Factor $BF_{10} = 6.80$ (error % < 0.01) moderate Evidenz für die H_1 , dass eine Abweichung zur optimalen Verweildauer vorliegt (Tabelle 4-9, Abbildung 4-25).

Tabelle 4-9: Vergleich der mittleren Verweildauern mit den optimalen Verweildauern gemäß MVT.

Experiment	Optimum	Mean	BF ₁₀	error %	δ	95% HDI von δ	
						Lower	Upper
1 - Nächste Reisezeit	4	4.31	0.62	< 0.01	0.25	-0.06	0.55
2 - Letzte Reisezeit	4	4.54	6.80	< 0.01	0.44	0.12	0.79

Anmerkung. BFs stammen aus Bayesianischen One-Sample *t*-Tests. Für alle Tests ist die Hypothese *H*₁, dass sich der Populationsmittelwert von 4 unterscheidet.

Experiment 1 (Optimum = 4)



Experiment 2 (Optimum = 4)

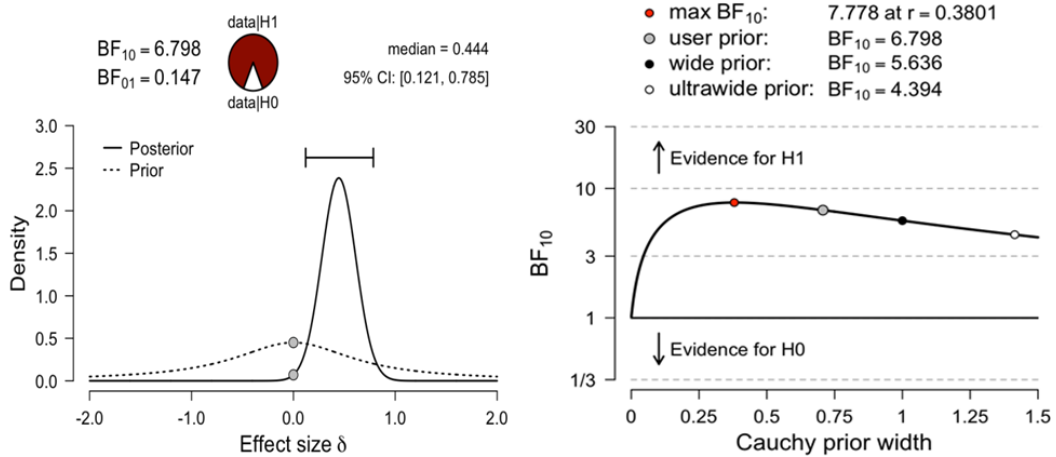


Abbildung 4-25: Bayesianische One-Sample *t*-Tests für den Parameter δ zur Prüfung der Optimalitätsannahmen und Bayes Factor Robustness Plots.

4.3.5.3 Diskussion

Ziel von Studie 2.1 war es zu prüfen, ob Menschen in suboptimaler Weise von dem Wissen über die nächste bzw. die letzte Reisezeit Gebrauch machen wie es bei Tieren gefunden wurde (Cuthill et al., 1994; Cuthill et al., 1990; Hayden et al., 2011; Kacelnik & Todd, 1992). Unabhängig davon ob, die *nächste* bzw. *letzte* Reisezeit kurz oder lang war, zeigten sich keine substanziellen Unterschiede in der mittleren Verweildauer. Ebenso wurde kein Effekt der Art des Cues gefunden (*Forward-Cue* vs. *Backward-Cue*). Die beobachteten mittleren Verweildauern wichen in beiden Experimenten nicht substanziell von der optimalen Strategie gemäß dem Grenzertragstheorem ab. Menschen scheinen in diesem experimentellen Setting also weder in suboptimaler Weise Gebrauch von der Information über die letzte erlebte Reisezeit zu machen noch von der Information über die nächste Reisezeit. Stattdessen wählen sie eine Entscheidungsstrategie, die an der mittleren Reisezeit orientiert ist (*Averaging*) und dadurch optimal, um die Ertragsrate langfristig zu maximieren.

Verschiedene Erklärungsansätze sind denkbar, warum die Probanden in der vorliegenden Studie anders als in verhaltensökologischen Studien und anders als die Probanden in der Studie von Addicott et al. (2015) eine optimale Strategie des *Averaging* wählten:

Einschätzung der Umgebung: Die optimale Strategie in einer Umgebung, in der die Reisezeit zwischen den Patches zufällig variiert, ist die Orientierung an der mittleren Reisezeit der Umgebung (*Averaging*). Das bedeutet, jeder Patch sollte – unabhängig von den letzten oder den nächsten Reisezeiten - auf die gleiche Weise ausgebeutet werden. Eine Strategie des *Trackings* von kurzfristigen Veränderungen der Reisezeit zahlt sich dann aus, wenn die Veränderung zeitabhängig ist und die Reisezeiten korreliert sind (Cuthill et al., 1990). Es ist möglich, dass die Tiere – ebenso wie die wenig erfahrenen Glücksspieler in der Studie von Addicott et al. (2015) - fälschlicherweise von zeitabhängigen und korrelierten Veränderungen ausgingen. In dieser Situation wäre eine Strategie des *Trackings* vorteilhafter als *Averaging*.

Anwendung unterschiedlicher Gedächtnisregeln: Es ist denkbar, dass die abweichenden Befunde bei Mensch und Tier auf die Anwendung unterschiedlicher Gedächtnisregeln zurückzuführen sind. Möglicherweise integrieren Menschen Information über einen längeren Zeitraum, sodass kaum ein isolierter Effekt der nächsten bzw. letzten Reisezeit auftritt, während Tiere eine Gedächtnisregel anwenden, die kurzfristige Erfahrung hoch gewichtet, sodass eine Strategie des *Trackings* kurzfristiger Veränderungen resultiert. Wie Cuthill et al. (1990, Appendix 1) darlegen ist eine derartige Gedächtnisregel für Tiere auch adaptiv, denn *Tracking* ist bis zu einem gewissen Maß, obwohl es in manchen Situationen mit Ertragseinbußen einhergeht, global betrachtet vorteilhafter als *Averaging*. Kennt ein Forager die Übergangsraten zwischen kurzen und langen Reisezeiten nicht oder ist es schwer, sie korrekt einzuschätzen, kann daher eine Strategie des *Trackings* sinnvoller sein. Denkbar wären so. z.B. Gedächtnisregeln basierend auf Linearkombinationen vergangener und aktueller Erfahrung (*Linear-Operator-(LINOP)-Modelle*, Review in Kacelnik

nik, Krebs, & Ens, 1986), wobei weiter zurückliegenden Erfahrungen beim Menschen im Vergleich zu Tieren eine höhere Gewichtung zugeschrieben wird.

4.3.6 Studie 2.2 – Varying Travel Times

In einer Situation mit zwei zufällig variierenden Reisezeiten zeigen Menschen offenbar ein optimales Entscheidungsverhalten, um die Ertragsrate langfristig zu maximieren. Doch gelingt ihnen dies auch, wenn die Reisezeit mehr als zwei Ausprägungen annehmen kann und spezifischen Verteilungen entstammt? Diese Frage steht im Fokus von Studie 2.2. Darin wird der Effekt verschiedener Reisezeitverteilungen auf die Verweildauer untersucht und die Vorhersagen des *Patch Models* mit zwei mechanistischen Ansätzen verglichen.

In einer Patch-Umgebung mit variablen Reisezeiten sollte die Verweildauer gemäß dem klassischen *Patch Model* nicht von der spezifischen Form der Reisezeitverteilung abhängig sein, sondern ausschließlich von deren Mittelwert. Ausgehend vom Grenzertragstheorem ist somit weder ein Einfluss vorangegangener Reisezeiten noch ein Effekt der zugrundeliegenden Reisezeitverteilung zu erwarten. Zwei mechanistische Argumente sprechen jedoch gegen diese Annahme (Kacelnik & Todd, 1992):

In Tierstudien wurde gefunden, dass die letzte erlebte Reisezeit einen starken Einfluss auf die Verweildauer hat (Cuthill et al., 1990; Kacelnik & Todd, 1992). Dies lässt sich als Hinweis auf eine begrenzte Gedächtnisspanne interpretieren, die im Extremfall nur einen Patch-Zyklus und damit ausschließlich die letzte erlebte Reisezeit umfasst (Cuthill et al., 1990; Kacelnik & Todd, 1992). Der Forager sollte folglich ein Verhalten ähnlich dem Grenzertragstheorem zeigen, dabei jedoch nicht die Ertragsrate über die gesamte Zeitdauer maximieren, sondern nur über jeweils einen Patch-Zyklus. Dies wäre langfristig mit Einbußen im Gesamtertrag verbunden (vgl. *Jensensche Ungleichung* (Jensen, 1906); Abbildung 4-26).

Informationsverarbeitungsmodelle legen nahe, dass die Erinnerung von Zeitintervallen stark von der Varianz der erlebten Verteilung abhängig ist (z.B. Gibbon, 1977; Gibbon et al., 1988; Kacelnik et al., 1990). Ausgehend von der *Scalar Expectancy Theory* (Gibbon, 1977; Gibbon, Church, Fairhurst, & Kacelnik, 1988) wird argumentiert, dass ein Tier, das unterschiedlich lange Zeitintervalle erlebt, in seinem Langzeitgedächtnis eine Wahrscheinlichkeitsfunktion bildet, die zwar den Mittelwert bewahrt, aber Varianz und Schiefe verzerrt abbildet. Diese Gedächtnisrepräsentation ist im Allgemeinen rechtssteiler als die ursprünglich erlebte Verteilung (Kacelnik & Todd, 1992). Es ist somit eine Abhängigkeit der Verweildauer von der spezifischen Form der erlebten Reisezeitverteilung zu erwarten.

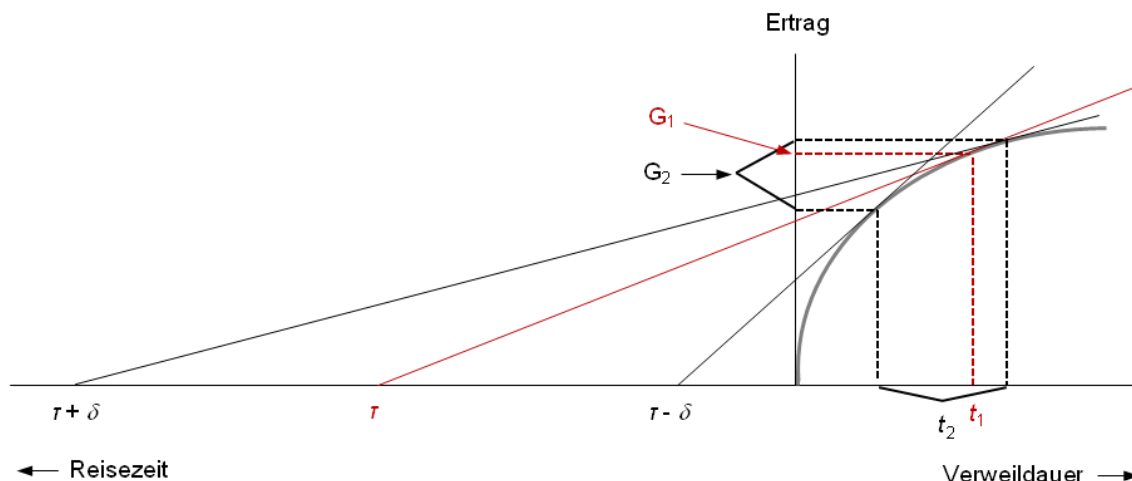


Abbildung 4-26: Einfluss der Inter-Trial-Variation der Reisezeit auf den Ertrag und die mittlere Verweildauer. Symmetrische Variationen von δ um einen Mittelwert τ in der Reisezeit führen zu asymmetrischen Variationen im Ertrag und der Verweildauer. Treten in einer Umgebung nur die Reisezeiten $\tau + \delta$ und $\tau - \delta$ mit gleicher Wahrscheinlichkeit auf, so führt eine Strategie des *Trackings* mit Anpassung der Verweildauer an die jeweilige Reisezeit zu einem geringeren Ertrag über die Zeit als eine Strategie des *Averagings*, bei der stets dieselbe Verweildauer t_1 gewählt wird ($G_2 < G_1$) (modifiziert nach Kacelnik & Todd, 1992).

Die beiden mechanistischen Ansätze sagen jeweils umso größere Abweichungen vom Grenzertragstheorem vorher, je größer die Varianz der erlebten Reisezeitverteilung ist. Sie unterscheiden sich aber hinsichtlich dreier Aspekte (Kacelnik & Todd, 1992):

- 1) **Einfluss der Reisezeitverteilung:** Bei Annahme einer auf den letzten Patch-Zyklus begrenzten Gedächtnisspanne sollte die zugrundeliegende Reisezeitverteilung keinen Einfluss auf die Verweildauer haben, sofern die letzte erlebte Reisezeit identisch ist. Im Gegensatz dazu wird ausgehend von der *Scalar Expectancy Theory* ein Einfluss der zugrundeliegenden Verteilung erwartet, da diese zu unterschiedlichen Gedächtnisrepräsentationen der Umgebung führen. Die Verweildauer sollte sich also unterscheiden, auch wenn die letzte erlebte Reisezeit identisch ist.
- 2) **Korrelation mit der letzten Reisezeit:** Während bei Annahme einer begrenzten Gedächtnisspanne eine starke Korrelation der Verweildauer mit der letzten erlebten Reisezeit erwartet wird, ist diese in der *Scalar Expectancy Theory*, der zufolge ausschließlich die zugrundeliegende, konstante Gedächtnisrepräsentation ausschlaggebend ist, nicht anzunehmen.

- 3) **Varianz bei konstanter Reisezeit:** Sowohl aus der *Scalar Expectancy Theory* als auch aus einer Begrenzung der Gedächtnisspanne lässt sich ableiten, dass die Varianz der Verweildauer umso größer sein sollte, je größer die Varianz der Reisezeiten ist. Im Gegensatz zur *Scalar Expectancy Theory* wird gemäß der Hypothese der begrenzten Gedächtnisspanne jedoch nicht explizit eine Varianz der Verweildauer angenommen, wenn die Reisezeit konstant ist.

Dennoch ist die Annahme einer Null-Varianz in biologischen Kontexten unrealistisch, sodass auch unter der Hypothese der begrenzten Gedächtnisspanne - und auch im Rahmen des Grenzertragstheorems - keine Null-Varianz der Verweildauer zu erwarten ist. Um die Vorhersagen des Grenzertragstheorems, der *Scalar Expectancy Theory* und der Hypothese einer begrenzten Gedächtnisspanne vergleichend zu prüfen, wurde in Studie 2.2 das Entscheidungsverhalten in vier abstrakten Patch-Umgebungen mit identischem Mittelwert, aber unterschiedlicher Varianz der Reisezeiten untersucht.

4.3.6.1 Methode

Design und Hypothesen: Das Experiment ist ein Within-Subject-Design mit vier Experimentalbedingungen, die sich hinsichtlich der Varianz der zugrundeliegenden Reisekostenverteilung unterscheiden. In jeder Bedingung wird eine abstrakte Foraging-Umgebung aus identischen Patches dargeboten, wobei die Reisekosten in jedem Trial randomisiert aus einer Poisson-Verteilung gezogen werden. Der Mittelwert der Poisson-Verteilung ist in jeder der vier Experimentalbedingungen auf $\mu = 10$ festgelegt. Die Varianz der Verteilung beträgt $\lambda = 0$ für die Bedingung *Baseline*, $\lambda = 2$ für die Bedingung *Kleine Varianz*, $\lambda = 10$ für die Bedingung *Mittlere Varianz* und $\lambda = 25$ für die Bedingung *Große Varianz* (Abbildung 4-27). Um negative oder extrem hohe Reisekosten zu vermeiden, werden alle gezogenen Reisekosten außerhalb des Wertebereichs von 1 bis 19 auf den nächsten Wert innerhalb des Wertebereichs gesetzt.

Die Ertragskurven der Patches werden analog zu Studie 1.3 (siehe Abschnitt 4.2.5) über einen *Progressive Ratio Schedule* so definiert, dass jede weitere, in der Höhe konstante Belohnung im selben Patch mit höherem Aufwand in Form von Mausclicks verbunden ist und so eine kontinuierlich abnehmende Ertragsrate resultiert. Der *Progressive Ratio Schedule* folgt einer aufgerundeten, ganzzahligen Approximation der Funktion:

$$h(i) = e^{\frac{i-1}{1.5}} \quad (4.8)$$

Hierbei entspricht h der Anzahl an Mausclicks, die zum Erhalten der i -ten Belohnung am selben Patch erforderlich sind. Belohnungen erfolgen somit jeweils nach 1, dann nach 2, nach 4, nach 7, nach 14, nach 28, ... weiteren Mausclicks. Die Reisezeit ist als Reisekosten (Mausclicks) operationalisiert. Ausgehend von diesen Parametern ist die optimale Strategie im Sinne des Grenzertragstheorems nach jeweils drei Sammeldurchgängen zum nächsten Patch zu wechseln.

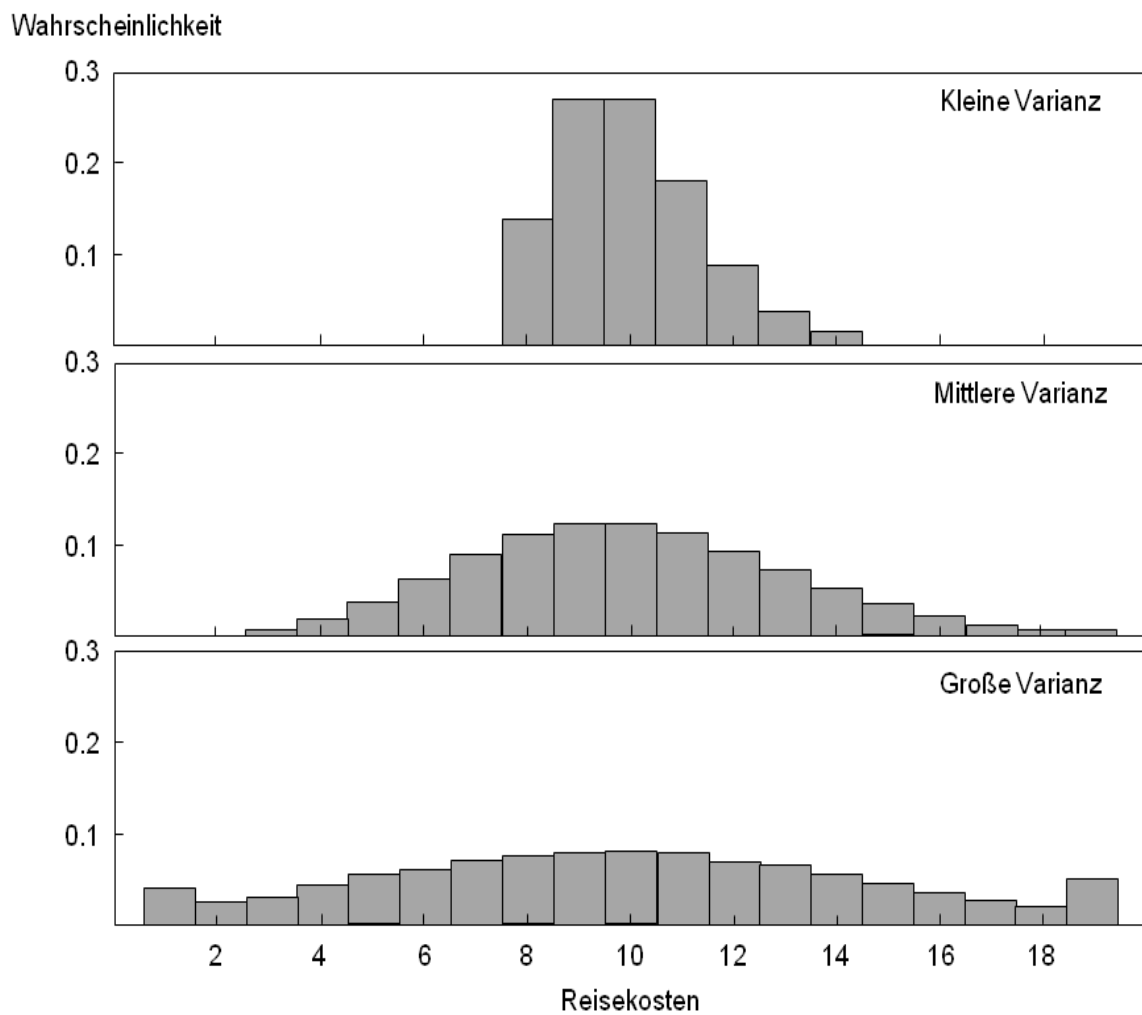


Abbildung 4-27: Poisson-verteilte Wahrscheinlichkeitsfunktionen der Experimentalbedingungen mit Begrenzung auf den Wertebereich [1,19] . Die Reisekosten sind in Mausklicks angegeben.

Ausgehend vom Grenzertragstheorem, der Hypothese der begrenzten Gedächtnisspanne sowie der *Scalar Expectancy Theory* lassen sich die in Tabelle 4-10 dargestellten Vorhersagen ableiten. Ergänzend werden die beobachteten mittleren Verweildauern mit den optimalen Verweildauern gemäß dem Grenzertragstheorem verglichen.

Tabelle 4-10: Zusammenfassung der Vorhersagen von Grenzertragstheorem, der Theorie der begrenzten Gedächtnisspanne und Scalar Expectancy Theory.

Art der Analyse	Grenzertragstheorem	Begrenzte Gedächtnisspanne	Scalar Expectancy Theory
Einfluss der Varianz der Reisezeiten			
Vergleich der Bedingungen bzgl. Verweildauer	Kein Unterschied in der mittleren Verweildauer.	Unterschied in der mittleren Verweildauer.	Unterschied in der mittleren Verweildauer.
Vergleich der Bedingungen bzgl. der Varianz der Verweildauer	Kein Zusammenhang zwischen Varianz der Reisezeiten und Varianz der Verweildauer.	Positiver Zusammenhang zwischen Varianz der Reisezeiten und Varianz der Verweildauer.	Positiver Zusammenhang zwischen Varianz der Reisezeiten und Varianz der Verweildauer.
Einfluss der Reisezeithistorie			
Vergleich der Verweildauern nach unterschiedlichen Reisezeiten (within conditions)	Keine Korrelation zwischen Reisezeithistorie und Verweildauer.	Positive Korrelation zwischen Reisezeithistorie und Verweildauer.	Keine Korrelation zwischen Reisezeithistorie und Verweildauer.
Einfluss der Reisezeitverteilung			
Vergleich der Verweildauern in Trials mit derselben nächsten Reisezeit (between conditions)	Kein Unterschied in der Verweildauer.	Kein Unterschied in der Verweildauer.	Unterschied in der Verweildauer.

Stichprobe: Die finale Stichprobe umfasste 30 Probanden (26 Frauen, 4 Männer) im Alter von 18 bis 25 (Mittelwert 20.8). Alle Teilnehmer verfügten über normale (16 Personen) oder auf normal korrigierte (14 Personen) Sehfähigkeit, hatten keine neurologischen oder psychiatrischen Vorerkrankungen und nahmen keine psychoaktiven Medikamente ein. Zwei Probanden waren Linkshänder. Im Zuge der Ausreißerbereinigung (siehe Abschnitt 2.3) wurden drei Probanden ausgeschlossen, für die Analyse der Varianz weitere vier Probanden.

Versuchsaufbau: Das Experiment wurde mittels eines Fujitsu ESPRIMO P756/E90+ Computers mit Windows 8.1. und einem Display++ LCD-Monitor (Cambridge Research Systems, UK) mit einer Bildschirmdiagonale von 32'' und einer Bildwiederholfrequenz von 120 Hz in einem abgedunkelten Testraum durchgeführt. Die Probanden saßen mit einem Abstand von ca. 60 cm vor dem Monitor. Das Experiment wurde in PsychoPy v.1.83.04 (Peirce, 2007, 2008) programmiert und durchgeführt.

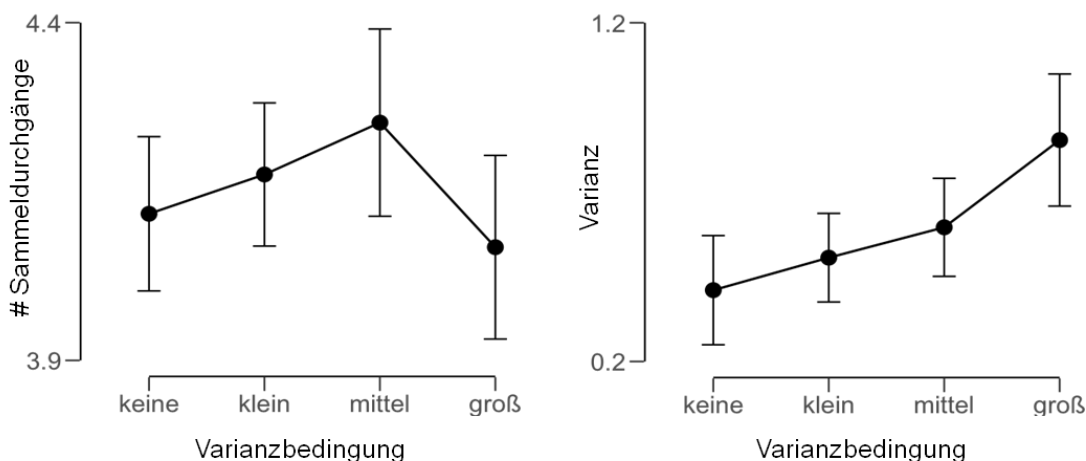
Versuchsablauf: Die Probanden durchliefen in randomisierter Reihenfolge vier Experimentalblöcke. Diese waren jeweils in einen einminütigen Trainingsteil und einen zehnminütigen Experimentalteil untergliedert. Zu Beginn des Experiments erläuterte der Versuchsleiter den Probanden mittels einer schriftlichen Instruktion den Ablauf des Experiments. Sie wurden instruiert, dass das Ziel sei, in jeweils zehn Minuten in einer Serie von Patches so viele Punkte zu sammeln wie möglich. Weiterhin wurden sie vorab aufgeklärt, dass die Anzahl an Mausklicks, die für einen konstanten Gewinn von 50 Punkten erforderlich waren, mit jedem weiteren Sammeldurchgang am selben Patch steigen werde. Die zentrale Entscheidung wurde explizit dargelegt: Nach jedem Sammeldurchgang müssten die Probanden entscheiden, ob sie am selben Patch verweilen und dort weiter Punkte sammeln oder ob sie wechseln und zu einem neuen, unverbrauchten Patch reisen möchten. Der Wechsel zu einem neuen Patch sei mit gewissen Reisekosten verbunden und erfordere eine bestimmte Anzahl an Mausklicks, die nicht mit Punkten belohnt wurden. Die Probanden wurden auch informiert, dass die Reisekosten je nach Experimentalbedingung mehr oder weniger variieren könnten. Vor dem Experiment absolvierten die Probanden eine zweiminütige Übung unter Aufsicht des Versuchsleiters.

Versuchsprotokoll: Studie 2.2 folgte demselben Protokoll wie Studie 1.3 (siehe Abschnitt 4.2.5) aus Experimentalserie 1. Die Reisekosten waren jedoch nicht konstant, sondern variierten entsprechend der zugrundeliegenden Verteilung.

4.3.6.2 Auswertung und Ergebnisse

Statistische Auswertung: Die Datenanalyse in Studie 2.2 erfolgt mittels Bayesianischer Varianz- und Korrelationsanalysen. Das Vorgehen und die Ergebnisse werden im Folgenden beschrieben.

Vergleich der mittleren Verweildauern: Die beobachteten mittleren Verweildauern sind in Abbildung 4-28a dargestellt. In allen Bedingungen zeigen die Bayes Factors starke Evidenz für die H_1 , dass die beobachtete Verweildauer von der optimalen Verweildauer von drei Sammeldurchgängen abweicht (Tabelle 4-11).



(a) Mittlere Anzahl der Sammeldurchgänge pro Bedingung

(b) Mittlere Varianz der Sammeldurchgänge pro Bedingung

Abbildung 4-28: a) Mittlere Anzahl der Sammeldurchgänge pro Bedingung. b) Mittlere Varianz der Sammeldurchgänge pro Bedingung. Die Fehlerbalken bezeichnen jeweils die 95%-Credible Intervals der Posteriori-Verteilung.

Tabelle 4-11: Zusammenfassung der Ergebnisse zur Verweildauer aus Studie 2.1.

Bedingung	Optimum	Mean	BF ₁₀	error %	δ	95% HDI von δ	
						Lower	Upper
Keine Varianz	3	4.12	5.69 x 10 ¹⁰	< 0.01	2.60	1.90	3.47
Kleine Varianz	3	4.18	2.69 x 10 ¹¹	< 0.01	2.81	2.25	3.51
Mittlere Varianz	3	4.25	7.48 x 10 ¹⁰	< 0.01	2.63	2.07	3.27
Große Varianz	3	4.07	2.06 x 10 ⁹	< 0.01	2.28	1.58	3.16

Anmerkung. BFs stammen aus Bayesianischen One-Sample *t*-Tests. Für alle Tests ist die Hypothese *H*₁, dass sich der Populationsmittelwert von 3 unterscheidet.

Für den Vergleich der mittleren Verweildauern zwischen den Bedingungen wurde mittels JASP eine Bayesianische ANOVA mit Bedingung als Messwiederholungsfaktor sowie den Default Priors (*r* = 0.5 für Fixed Effects) berechnet. Es zeigte sich schwache Evidenz für die *H*₀, dass kein Unterschied in der mittleren Verweildauer zwischen den Bedingungen vorliegt (*BF*₁₀ = 0.36) (Tabelle 4-12a). Dies legen auch die Post Hoc-Vergleiche der Bedingungen nahe (Tabelle 4-12b).

Tabelle 4-12: a) Bayesianische ANOVA mit Bedingung als Messwiederholungsfaktor und mittlerer Verweildauer als Zielvariable. b) Post Hoc-Vergleiche.

a) Model Comparison

Models	P(M)	P(M data)	BF _M	BF ₁₀	error %
Null model (incl. subject)	0.50	0.74	2.79	1.00	
Varianzbedingung	0.50	0.26	0.36	0.36	6.90

Note. All models include subject.

b) Post Hoc Comparisons

		Prior Odds	Posterior Odds	BF _{10,U}	error %
keine	klein	0.41	0.12	0.30	0.03
	mittel	0.41	0.22	0.54	< 0.01
	groß	0.41	0.10	0.24	0.02
klein	mittel	0.41	0.12	0.29	0.03
	groß	0.41	0.17	0.41	< 0.01
mittel	groß	0.41	0.44	1.06	< 0.01

Note. The posterior odds have been corrected for multiple testing by fixing to 0.5 the prior probability that the null hypothesis holds across all comparisons (Westfall, Johnson, & Utts, 1997). Individual comparisons are based on the default t-test with a Cauchy (0, $r = 1/\sqrt{2}$) prior. The "U" in the Bayes factor denotes that it is uncorrected.

Vergleich der mittleren Varianz der Verweildauern: In Abbildung 4-28b ist die mittlere Varianz der Sammeldurchgänge pro Bedingung dargestellt. Die Bedingung *Keine Varianz* wies eine mittlere Varianz in der Verweildauer von 0.41 Sammelvorgängen ($SD = 0.37$) auf, die Bedingung *Kleine Varianz* eine mittlere Varianz von 0.51 Sammelvorgängen ($SD = 0.30$), die Bedingung *Mittlere Varianz* eine mittlere Varianz von 0.60 Sammelvorgängen ($SD = 0.33$) und in der Bedingung *Große Varianz* zeigte sich eine mittlere Varianz von 0.85 Sammelvorgängen ($SD = 0.45$). Anhand einer Bayesianischen ANOVA mit Bedingung als Messwiederholungsfaktor und den Default Priors ($r = 0.5$ für Fixed Effects) wurde die mittlere Varianz in der Verweildauer zwischen den Bedingungen verglichen. Es zeigte sich starke Evidenz für die H_1 , dass ein Unterschied in der mittleren Varianz der Verweildauer zwischen den Bedingungen vorliegt ($BF_{10} = 50.87$) (Tabelle 4-13a). Wie die Post Hoc-Tests zeigen (Tabelle 4-13b), sind Unterschiede insbesondere zwischen den Bedingungen *Große Varianz* und *Keine Varianz* ($BF_{10} = 11.89$) sowie den Bedingungen *Große Varianz* und *Kleine Varianz* ($BF_{10} = 8.82$) evident.

Tabelle 4-13: a) Bayesianische ANOVA mit Bedingung als Messwiederholungsfaktor und mittlerer Varianz der Verweildauer als Zielvariable. b) Post Hoc-Vergleiche.

a) Model Comparison

Models	P(M)	P(M data)	BF _M	BF ₁₀	error %
Null model (incl. subject)	0.50	0.02	0.02	1.000	
Varianzbedingung	0.50	0.98	50.87	50.87	0.49

Note. All models include subject.

b) Post Hoc Comparisons

		Prior Odds	Posterior Odds	BF _{10,U}	error %
keine	klein	0.41	0.15	0.37	< 0.01
	mittel	0.41	0.42	1.01	0.01
	groß	0.41	4.93	11.89	< 0.01
klein	mittel	0.41	0.13	0.32	0.04
	groß	0.41	3.65	8.82	< 0.01
mittel	groß	0.41	0.69	1.66	< 0.01

Note. The posterior odds have been corrected for multiple testing by fixing to 0.5 the prior probability that the null hypothesis holds across all comparisons (Westfall, Johnson, & Utts, 1997). Individual comparisons are based on the default t-test with a Cauchy (0, $r = 1/\sqrt{2}$) prior. The "U" in the Bayes factor denotes that it is uncorrected.

Einfluss der Reisezeithistorie: Anhand von Bayesianischen Korrelationsanalysen wurde geprüft, ob ein Zusammenhang zwischen der Reisezeithistorie und der mittleren Verweildauer besteht. Dazu wurden Pearson-Korrelationen zwischen der Verweildauer und der jeweils nächsten (d.h. der aktuell angezeigten) sowie den vorangegangenen Reisezeiten betrachtet. Die Default Priors (gestreckte Beta-Verteilung mit Weite = 1) entsprechend einer uniformen Priori-Verteilung von Pearson's ρ wurden beibehalten. Zum Zweck der Hypothesenprüfung wurden für jede Korrelation Bayes Factors zugunsten eines positiven Zusammenhangs (einseitige Alternativhypothese) ermittelt. Für die Schätzung der Höhe der Korrelationskoeffizienten wurden die Korrelationen (zweiseitig) gegen 0 getestet. Wie in Tabelle 4-14 ersichtlich, zeigten sich positive Korrelationen von geringer bis mittlerer Höhe zwischen der Verweildauer und der Reisezeithistorie. Am höchsten war die Korrelation der Verweildauer mit der aktuell angezeigten Reisezeit ($r = .30$), am geringsten die Korrelation mit der vorvorletzten Reisezeit ($r = .08$). Die Bayes Factors zeigten durchgängig starke Evidenz zugunsten positiver Korrelationen. Betrachtet man die Höhe der Korrelationen nach Bedingung (Tabelle 4-15), so wird deutlich, dass der Einfluss der Reisezeithistorie umso stärker war, je mehr die Reisezeiten streuten. Entsprechend war der Einfluss der Reisezeithistorie in der Bedingung *Große Varianz* besonders ausgeprägt ($r_{max} = .40$), während in der Bedingung *Keine Varianz* die Korrelationen nur eine Höhe bis $r_{max} = .16$ erreichten.

Tabelle 4-14: Bayesianische Produkt-Moment-Korrelationen nach Pearson zwischen Verweildauer und Reisezeithistorie.

		r	BF ₊₀	95% Credible interval	
				Lower	Upper
Verweildauer	- Nächste Reisezeit	0.30	7.71 x 10 ⁵⁹	0.27	0.34
	- Letzte Reisezeit	0.20	4.44 x 10 ²³	0.16	0.23
	- Vorletzte Reisezeit	0.15	3.98 x 10 ¹²	0.11	0.18
	- Vorvorletzte Reisezeit	0.08	294.50	0.04	0.11

Note. For hypothesis test, the alternative hypothesis specifies that the correlation is positive. For estimation of r and the credible intervals, the alternative hypothesis specifies that the correlation is not null.

Tabelle 4-15: Bayesianische Produkt-Moment-Korrelationen nach Pearson zwischen Verweildauer und Reisezeithistorie nach Experimentalbedingung.

Bed.		r	BF ₊₀	95% Credible interval		
				Lower	Upper	
Kleine Varianz	Verweildauer -	Nächste Reisezeit	0.16	37066.04	0.10	0.22
		Letzte Reisezeit	0.06	0.52	0.00	0.12
		Vorletzte Reisezeit	0.06	0.53	0.00	0.13
		Vorvorletzte Reisezeit	0.01	0.05	-0.06	0.07
Mittlere Varianz	Verweildauer -	Nächste Reisezeit	0.25	7.03 x 10 ¹¹	0.19	0.31
		Letzte Reisezeit	0.16	9270.44	0.09	0.22
		Vorletzte Reisezeit	0.12	55.53	0.05	0.18
		Vorvorletzte Reisezeit	0.05	0.23	0.01	0.11
Große Varianz	Verweildauer -	Nächste Reisezeit	0.414	1.14 x 10 ³⁹	0.36	0.46
		Letzte Reisezeit	0.283	4.73 x 10 ¹⁶	0.22	0.34
		Vorletzte Reisezeit	0.208	2.07 x 10 ⁸	0.15	0.27
		Vorvorletzte Reisezeit	0.124	159.50	0.06	0.19

Note. For hypothesis test, the alternative hypothesis specifies that the correlation is positive. For estimation of r and the credible intervals, the alternative hypothesis specifies that the correlation is not null.

Einfluss der Reisezeitverteilung: Um den Einfluss der Reisezeitverteilung über den der Reisezeithistorie hinaus zu evaluieren, wurde die mittlere Verweildauer in Durchgängen mit derselben nächsten Reisezeit von 10 zwischen den Bedingungen verglichen. Wie in Abbildung 4-29 dargestellt, wies die Bedingung *Keine Varianz* in Durchgängen mit nächster Reisezeit von 10 eine mittlere Verweildauer von 4.12 Sammeldurchgängen ($SD = 0.33$) auf, die Bedingung *Kleine Varianz* von 4.23 Sammeldurchgängen ($SD = 0.32$), die Bedingung *Mittlere Varianz* von 4.35 Sammeldurchgängen ($SD = 0.46$) und die Bedingung *Große Varianz* von 4.20 Sammeldurchgängen ($SD = 0.64$). In der Bayesianischen ANOVA mit Bedingung als Messwiederholungsfaktor und den Default Priors ($r = 0.5$ für Fixed Effects) zeigt sich moderate Evidenz für die H_0 , dass kein Unterschied in der Verweildauer zwischen den Bedingungen besteht ($BF_{10} = 0.20$) (Tabelle 4-16).

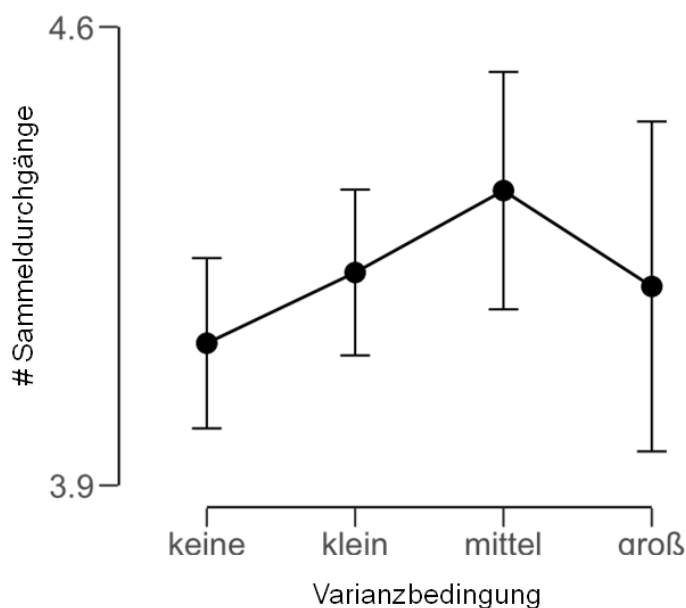


Abbildung 4-29: Mittlere Anzahl der Sammeldurchgänge pro Bedingung in Durchgängen mit derselben nächsten Reisezeit von 10. Die Fehlerbalken bezeichnen die 95%-Credible Intervals der Posteriori-Verteilung.

Tabelle 4-16: a) Bayesianische ANOVA mit Bedingung als Messwiederholungsfaktor und mittlerer Verweildauer als Zielvariable bei Durchgängen mit nächster Reisezeit von 10. b) Post Hoc-Vergleiche.

a) Model Comparison

Models	P(M)	P(M data)	BF _M	BF ₁₀	error %
Null model (incl. subject)	0.50	0.84	5.11	1.00	
Varianzbedingung	0.50	0.16	0.20	0.20	0.49

Note. All models include subject.

b) Post Hoc Comparisons

		Prior Odds	Posterior Odds	BF _{10,U}	error %
keine	klein	0.41	0.21	0.51	< 0.01
	mittel	0.41	0.90	2.17	< 0.01
	groß	0.41	0.10	0.24	0.02
klein	mittel	0.41	0.19	0.46	< 0.01
	groß	0.41	0.09	0.21	0.01
mittel	groß	0.41	0.12	0.29	0.02

Note. The posterior odds have been corrected for multiple testing by fixing to 0.5 the prior probability that the null hypothesis holds across all comparisons (Westfall et al., 1997). Individual comparisons are based on the default t-test with a Cauchy (0, $r = 1/\sqrt{2}$) prior. The "U" in the Bayes factor denotes that it is uncorrected.

4.3.6.3 Diskussion

Ziel von Studie 2.2 war es, die Vorhersagen des Grenzertragstheorems, der Hypothese der begrenzten Gedächtnisspanne sowie der *Scalar Expectancy Theory* für Situationen mit variierenden Reisezeiten vergleichend zu prüfen. Während das Grenzertragstheorem annimmt, dass die Verweildauer ausschließlich von der mittleren Reisezeit abhängig ist, gehen sowohl die Hypothese der begrenzten Gedächtnisspanne als auch die *Scalar Expectancy Theory* davon aus, dass die Verweildauer durch die Varianz der Reisezeitverteilung beeinflusst ist. Bei der Hypothese der begrenzten Gedächtnisspanne wird davon ausgegangen, dass die Ertragsrate nicht über die gesamte Zeitdauer maximiert wird, sondern nur über einen begrenzten Zeitraum – im Extremfall über jeweils einen Patch-Zyklus. Ausgehend von der Hypothese der begrenzten Gedächtnisspanne wird daher ein starker Einfluss der Reisezeithistorie, d.h. der aktuellen sowie der vorangegangenen Reisezeiten, auf die Verweildauer erwartet – im Gegensatz zum klassischen Grenzertragstheorem und der *Scalar Expectancy Theory*. Letztere basiert auf dem Grundgedanken einer konstanten, jedoch verzerrten Gedächtnisrepräsentation der erlebten Reisezeitenverteilung. Sie nimmt daher keinen Einfluss einzelner Reisezeiten auf die Verweildauer an, sondern der zugrundeliegenden Reisezeitverteilung insgesamt.

Modellvergleich: Um die Vorhersagen von Grenzertragstheorem, *Scalar Expectancy Theory* und der Hypothese der begrenzten Gedächtnisspanne vergleichend zu prüfen, wurde in einem abstrakten Patch-Foraging Experiment die Varianz der Reisezeiten über vier Bedingungen variiert. Die zentralen Ergebnisse sind in Tabelle 4-17 zusammengefasst.

Tabelle 4-17: Zusammenfassung der Ergebnisse aus Studie 2.2

Art der Analyse	Ergebnis	MVT	LMS	SET
Einfluss der Varianz der Reisezeiten				
Vergleich der Bedingungen bzgl. der mittleren Verweildauer	Kein Unterschied in der Verweildauer.	+	-	-
Vergleich der Bedingungen bzgl. Varianz der Verweildauer	Positiver Zusammenhang zwischen Varianz der Reisezeiten und Varianz der Verweildauer.	-	+	+
Einfluss der Reisezeithistorie				
Vergleich der Verweildauern nach unterschiedlichen Reisezeiten (within conditions)	Positive Korrelation zwischen Reisezeithistorie und Verweildauer. Je aktueller die Reisezeit, desto stärker der Einfluss.	-	+	-
Einfluss der Reisezeitverteilung				
Vergleich der Verweildauern in Trials mit derselben nächsten Reisezeit (between conditions)	Kein Unterschied in der Verweildauer.	+	+	-

Diese Befunde deuten darauf hin, dass eine Ertragsmaximierung über eine begrenzte Gedächtnisspanne stattfindet. So zeigte sich zum einen ein deutlicher Einfluss der Varianz der Reisezeitverteilung auf die Varianz der Verweildauer und zum anderen ein Effekt der Reisezeithistorie einschließlich der aktuellen Reisezeit auf die mittlere Verweildauer. Dieser war umso ausgeprägter, je größer die Varianz der Reisezeitverteilung war und je aktueller eine erlebte Reisezeit war. Schwanken die Reisezeiten und in Reaktion darauf auch die jeweiligen Verweildauern, so wären nach der *Jensenschen Ungleichung* (Jensen, 1906) aufgrund des konkaven Verlaufs der Ertragskurve mit zunehmender Varianz der Reisezeiten niedrigere mittlere Verweildauern und zunehmende Ertragseinbußen zu erwarten. Es wurde jedoch kein substanzieller Unterschied in der Verweildauer zwischen den Bedingungen gefunden. Es ist aber nicht ausgeschlossen, dass sich ein entsprechender Effekt zeigen würde, wenn die Varianz der Reisezeiten zwischen den Bedingungen noch stärker variieren würde. Wie in vergleichbaren Studien mit Tieren zeigte sich ein starker Einfluss der letzten erlebten Reisezeit (Cuthill et al., 1990; Kacelnik & Todd, 1992) sowie auch weiter zurückliegender Reisezeiten. Die Zeitspanne, über die eine Ertragsmaximierung stattfindet, scheint somit nicht nur einen Patch-Zyklus, sondern einen längeren Zeitraum zu umfassen. Weiterhin zeigte sich keine Evidenz für einen Einfluss der Reisezeitverteilung, der über den Einfluss der Reisezeithistorie hinausgeht. Die jeweils nächste Reisezeit war aber durchgängig über die Anzeige eines schwarzen Balkens visualisiert, sodass Verzerrungen in der Gedächtnisrepräsentation möglicherweise weniger wahrscheinlich waren als wenn die Reisezeiten rein anhand der subjektiv erlebten Zeitspanne geschätzt und erinnert werden hätten müssen.

Insgesamt stützen die Befunde die Hypothese der begrenzten Gedächtnisspanne und damit eine Ertragsmaximierung über einen begrenzten Zeitraum. Dieser scheint aber beim Menschen nicht nur einen Patch-Zyklus zu umfassen, sondern auch weiter zurückliegende Erfahrungen.

Bayesianisches Foraging – ein alternativer Erklärungsansatz: In der Hypothese der begrenzten Gedächtnisspanne werden internale Modelle und explizites Wissen nicht berücksichtigt, obwohl ein breiter Forschungsbestand deren Rolle beim Treffen von Entscheidungen verdeutlicht (siehe z.B. Daw, Gershman, Seymour, Dayan, & Dolan, 2011; Dayan & Berridge, 2014). Eine alternative Erklärung der Befunde, die auch vereinbar ist mit der Bedeutung von internalen Modellen bzw. Vorwissen, lässt sich aus der Idee des Bayesianischen Foragings ableiten. Hierbei wird angenommen, dass das Entscheidungsverhalten auf einem bayesianischen Prinzip basiert und von a priori-Erwartungen (*Priors*) abhängig ist, die anhand von aktueller Erfahrung bzw. Information kontinuierlich aktualisiert werden, um zu einer a posteriori-Einschätzung (*Posterior*) zu gelangen (McNamara, Green, & Olsson, 2006; Olsson & Brown, 2006). Der zentrale Unterschied zur klassischen Foraging-Theorie ist somit, dass von einer variablen – und nicht fixen – mentalen Repräsentation der Umgebungsparameter ausgegangen wird, die sich im Zuge der individuellen Erfahrung verändern kann. Die *Priors* eines Tieres bei der Nahrungssuche können z.B. aus zwei Quellen stammen – aus der Erfahrung beim eigenen Erleben der Umwelt oder aus einer genetischen Adaptation basierend auf dem Erleben der Umwelt durch frühere Generationen (McNamara et al., 2006). Daher sollte man in der Natur häufig Bayesianisches Entscheidungsverhalten beobachten können (McNamara et al., 2006). Zudem konnte mathematisch gezeigt werden, dass ein Bayesianischer Update auf neuronaler Ebene auf überraschend einfache Weise erfolgen kann (siehe Bogacz, 2017).

Geht man in der vorliegenden Studie von einem Bayesianischen Update aus, so sollte die geschätzte mittlere Reisezeit der Umgebung in jedem Patch-Zyklus anhand der Information über die aktuelle Reisezeit aktualisiert werden. Basierend auf der aktualisierten Schätzung der mittleren Reisezeit (*Posterior*) wird dann die Entscheidung über die Verweildauer gemäß den Prinzipien des Grenzertragstheorems getroffen. Schwanken nun die erlebten Reisezeiten, so schwankt auch die jeweilige Schätzung der mittleren Reisezeit der Umgebung und damit die jeweilige Verweildauer. Je größer die Varianz der Reisezeiten ist, desto größer sollte somit auch die Varianz der Verweildauer sein - so wie es in der vorliegenden Studie beobachtet wurde. Im Zuge des Bayesianischen Updates kann neuer Information mehr oder weniger Bedeutung zugesprochen werden. In einer wenig variablen Umgebung sollte eine einzige abweichende Reisezeit die Schätzung der mittleren Reisezeit nicht zu stark beeinflussen. In einer stark fluktuierenden Umgebung dagegen sollte die aktuelle Information einen höheren Stellenwert haben und die Schätzung der mittleren Reisezeit stärker beeinflussen. Auch in der vorliegenden Studie war die Korrelation zwischen der Verweildauer und der nächsten bzw. letzten Reisezeit umso höher, je höher die Varianz der Reisezeit war. Ausgehend von der Idee der natürlichen Selektion ist anzunehmen, dass sich Spezies im Zuge der Evolution so entwickelt haben, dass ihr Verhalten in ihrem natürlichen Umfeld annähernd optimal ist (McNamara, Green & Olsson, 2006). Dass bei menschlichen Probanden bei

variierenden Reisezeiten im Gegensatz zu Vögeln (Cuthill et al., 1990; Kacelnik & Todd, 1992) insgesamt kein Effekt auf die mittlere Verweildauer gefunden wurde, könnte somit darauf basieren, dass das Entscheidungsverhalten von Vögeln eher an eine stark fluktuierende Umgebung angepasst ist, bei der eine Hochgewichtung der aktuellen Information sinnvoll ist, während der Mensch im Zuge seiner evolutionären Geschichte möglicherweise eine Strategie ausgebildet hat, die stärker vom bestehenden Wissen und der längerfristigen Erfahrung geprägt ist. Ein Einfluss der Reisezeitverteilung, der über den Effekt der Reisezeithistorie hinausgeht, wäre bei zufällig variierenden Reisezeiten wie in der vorliegenden Studie auch vor dem Hintergrund des Bayesianischen Foragings nicht zu erwarten. Da die Reisezeitverteilungen aller Experimentalbedingungen denselben Mittelwert aufwiesen, sollte die im Zuge des Bayesianischen Updates geschätzte mittlere Reisezeit jeweils um denselben mittleren Wert schwanken.

Die Befunde der vorliegenden Studie sind auch vor dem Hintergrund Bayesianischen Foragings plausibel. Das Prinzip des Bayesianischen Updates stellt somit eine vielversprechende Alternative zur Hypothese der begrenzten Gedächtnisspanne dar. In weiterführenden Studien ist eine Prüfung des Bayesianischen Foragings gegen alternativen Theorien wie die Hypothese der begrenzten Gedächtnisspanne, *Future Discounting*-Modelle (z.B. Kagel, Green, & Caraco, 1986; Mazur & Vaughan, 1987) oder *Linear-Operator*-Modelle (LINOP) (Review in Kacelnik et al., 1986) anzustreben. Dabei bestehen jedoch verschiedene Herausforderungen (McNamara et al., 2006), spezifische und prüfbare Vorhersagen abzuleiten, die es erlauben alternative Modelle gegeneinander zu testen. Um Bayesianisches Verhalten nachzuweisen, muss darüber hinaus gezeigt werden, dass das Verhalten sowohl von bestehendem Wissen bzw. früherer Erfahrung (*Prior*) als auch der aktuellen Information abhängig ist. Eine experimentelle Manipulation bzw. Konstanthaltung von *Priors* ist jedoch nur schwer bzw. nicht zu realisieren, wenn sich *Priors* im Zuge der Evolution entwickelt haben.

4.3.7 Studie 2.3 – Der Effekt von Feedback

Ziel von Studie 2.3 ist es, Lernprozesse im Rahmen von abstrakten Foraging-Situationen näher zu betrachten. Dazu wird untersucht, welchen Effekt korrekatives Feedback auf das Entscheidungsverhalten in abstrakten Foraging-Situationen hat. In den bisher durchgeführten Studien zeigten sich häufig Abweichungen von der gemäß dem Grenzertragstheorem optimalen Entscheidungsstrategie. In der Regel verweilten die Probanden länger an den Patches als optimal, um die Ertragsrate langfristig zu maximieren. Eine mögliche Ursache hierfür könnte sein, dass die Probanden keine Rückmeldung zu ihrer Leistung erhielten, sodass es ihnen schwerfiel, die Güte ihrer Entscheidungsstrategie einzuschätzen und ihr Verhalten langfristig zu optimieren. Tiere auf Nahrungssuche können ihre aktuelle Leistung jederzeit anhand ihres körperlichen Zustands und Wohlbefindens beurteilen, indem sie ein Gefühl von Hunger bzw. Sättigung und körperlicher Schwäche bzw. Fitness erleben - und ihr Verhalten entsprechend anpassen. Daher stellt sich die Frage, ob Menschen ihre Leistung in abstrakten Foraging-Situationen optimieren können, wenn sie regelmäßig korrekatives Feedback erhalten.

Feedback gilt seit Langem als entscheidende Einflussgröße im Kontext des Lernens und wurde vielfach empirisch untersucht (z.B. Ammons, 1956; Thorndike, 1919; Review in Kluger & DeNisi, 1996). Es kann den Fähigkeiten- und Wissenserwerb unterstützen (Hattie & Timperley, 2007; Shute, 2008), zu einer Leistungsverbesserung führen (Shute, 2008) und die Optimierung von Strategien zur Aufgabebearbeitung begünstigen (Ammons, 1956). Oft wird Feedback in Relation zu einem erwarteten Standard oder einer vorangegangenen Leistung gegeben (z.B. Butler, Karpicke, & Roediger, 2007; Hattie & Timperley, 2007; Herzog & Fahle, 1997). Dabei signalisiert es eine Abweichung der aktuellen Leistung von einem erwarteten Ziel (Shute, 2008) und kann durch kognitive Umstrukturierung zu einer Leistungsverbesserung führen (Hattie & Timperley, 2007). Aufgabenbezogenes Feedback - häufig auch als korrekatives Feedback oder *Knowledge of Results* bezeichnet - stellt eine Rückmeldung dar, wie gut eine Aufgabe erfüllt wurde und kann sich z.B. auf die Richtigkeit oder die Sorgfalt der Aufgabebearbeitung beziehen (Hattie & Timperley, 2007). Viele Studien konnten den Erfolg von korrektivem Feedback hinsichtlich einer Verbesserung der Aufgabebearbeitung zeigen (z.B. Corbett & Anderson, 2001; Hattie & Timperley, 2007; Morrison, Ross, Gopalakrishnan, & Casey, 1995). Generell ist einfaches, aufgabenbezogenes Feedback wirkungsvoller als komplexes Feedback (Hattie & Timperley, 2007).

Angesichts dieser Befunde ist die Annahme naheliegend, dass Feedback auch in abstrakten Foraging-Situationen zu einer Optimierung der Entscheidungsstrategie führen kann. Um dies zu prüfen, wurde in Studie 2.3 korrekatives Feedback sowohl in Hinblick auf die Abweichung vom optimalen Ergebnis als auch in Hinblick auf den Verlauf der Leistung gegeben und der Effekt auf das Entscheidungsverhalten untersucht.

4.3.7.1 Methode

Design und Hypothesen: Abbildung 4-30 zeigt einen schematischen Überblick des Versuchsdesigns. Die Probanden werden randomisiert einer von zwei Gruppen zugeteilt. Jede Gruppe bearbeitet drei Experimentalteile, deren Ablauf grundsätzlich dem von Studie 1.1 (siehe Abschnitt 4.2.3) entspricht. Als experimentelles Paradigma wird das Setting Continuous Foraging aus Studie 1.1 verwendet, da hier das Potenzial einer Optimierung durch Feedback als besonders groß eingeschätzt wurde. Teil 1 stellt die Baseline-Messung dar, in Teil 2 erhalten die Probanden in regelmäßigen Abständen (6 Blöcke) Feedback zu ihrer Leistung und in Teil 3 wird die Leistung bei veränderten Umgebungsparametern (Reisezeit, Patch-Qualität) untersucht. In Teil 1 und Teil 2 sind die Patch-Umgebungen innerhalb jeder Gruppe identisch, in Teil 3 erlebt jede Gruppe eine Patch-Umgebung, die sich hinsichtlich Reisezeit und Patch-Qualität von der ursprünglichen unterscheidet. Für Gruppe A entspricht die Transfer-Umgebung der Baseline-Umgebung der Gruppe B und umgekehrt. Die Reisezeit- und Qualitätsparameter ebenso wie die optimalen Verweildauern für die beiden Patch-Umgebungen sind in Tabelle 4-18 dargestellt.

Tabelle 4-18: Reisekosten, Patch-Qualität und optimale Verweildauern für die zwei verschiedenen Patch-Umgebungen.

Umgebung	Reisezeit	Patch -Qualität	Optimale Verweildauer
Umgebung 1 (= Baseline A, Transfer B)	1s	0.00018	3s
Umgebung 2 (= Baseline B, Transfer A)	1.5s	0.00035	2.5s

Anmerkung. Patch-Qualität als Anteil der noch am Patch verfügbaren Punkte, der pro Sekunde gesammelt wird.

Ziel der Studie ist zu prüfen, ob Feedback zu einer Optimierung der Leistung erfolgt und ob ein Transfer des Gelernten stattfindet. Konkret sollen folgende Hypothesen geprüft werden:

- 1) **Optimierung durch Feedback:** Die Probanden können ihr Entscheidungsverhalten von Block 1 zu Block 6 im Feedback-Teil optimieren (Vergleich der mittleren Verweildauer in Block 1 und Block 6 je Gruppe).
- 2) **Abstraktion und Transfer:** Die Probanden zeigen nach Durchlaufen des Feedback-Teils in einer neuen Umgebung eine geringere Abweichung von der optimalen Entscheidungsstrategie als ohne Durchlaufen des Feedback-Teils (Vergleich der mittleren Verweildauer in Teil 3 mit Teil 1 der jeweils anderen Gruppe).

Unter der Optimierung des Verhaltens wird dabei die Reduktion der mittleren Verweildauer als Annäherung an die optimale Verweildauer gemäß dem Grenzertragstheorem verstanden.

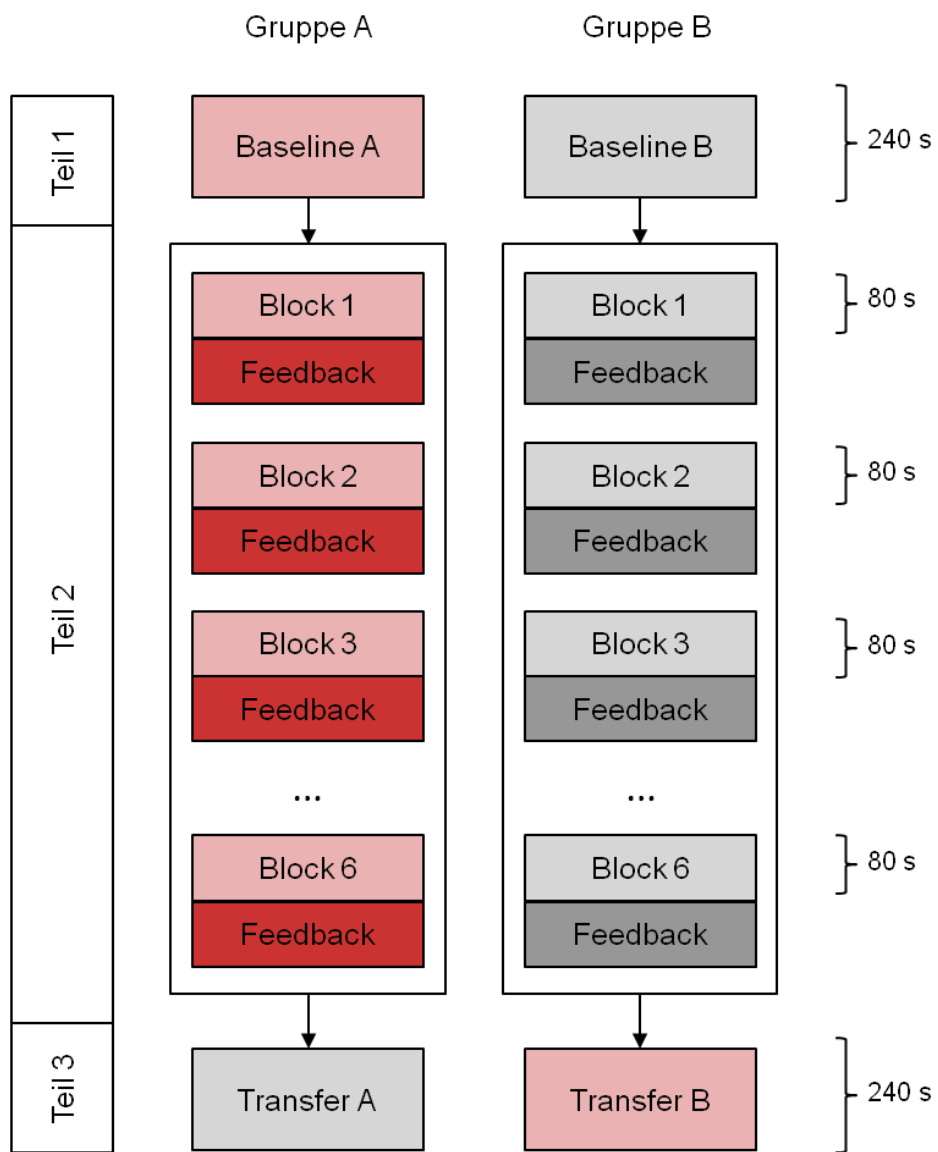


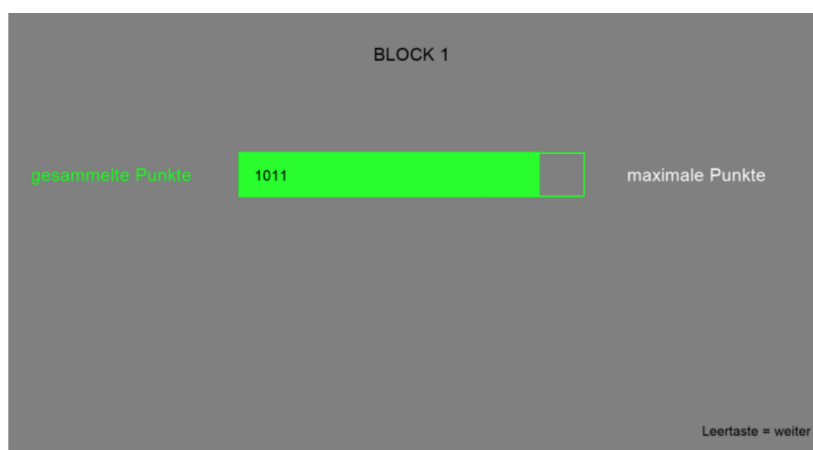
Abbildung 4-30: Schematische Darstellung des Versuchsdesigns von Studie 2.3. Eine identische Färbung der Boxen entspricht identischen Parametern der Patch-Umgebung (Reisezeit, Patch-Qualität) in den jeweiligen Experimentalblöcken.

Stichprobe: Die finale Stichprobe umfasste 44 Probanden (39 Frauen, 5 Männer) im Alter von 18 bis 36 (Mittelwert 21.4) Jahren. Fünf Teilnehmer waren Linkshänder. Ein Proband wies eine unkorrigierte Weitsichtigkeit auf und wurde daher aus der Stichprobe ausgeschlossen. Alle übrigen Teilnehmer verfügten über normale (22 Personen) oder auf normal korrigierte (21 Personen) Sehfähigkeit. Kein Teilnehmer hatte eine neuropsychologische oder psychiatrische Vorerkrankung oder nahm psychoaktive Medikamente ein. Zwei Probanden wurden im Zuge der Datenbereinigung (siehe Abschnitt 2.3) aus der Stichprobe ausgeschlossen.

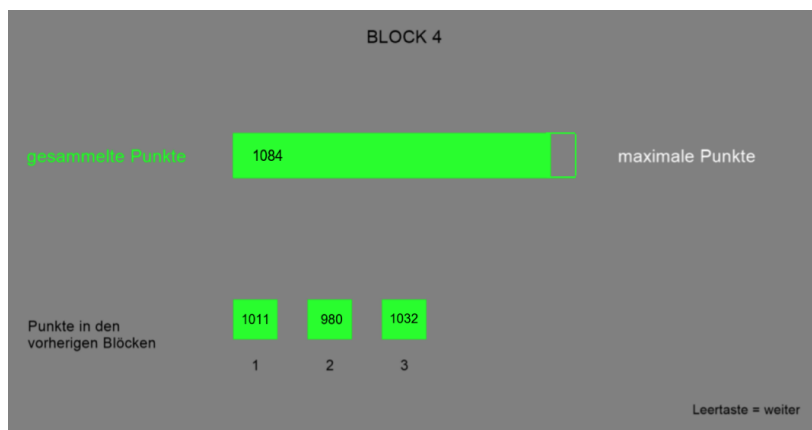
Versuchsaufbau: Das Experiment wurde mittels eines Fujitsu ESPRIMO P756/E90+ Computers mit Windows 8.1. und einem Display++ LCD-Monitor (Cambridge Research Systems, UK) mit einer Bildschirmdiagonale von 32'' und einer Bildwiederholfrequenz von 120 Hz in einem abgedunkelten Testraum durchgeführt. Die Probanden saßen mit einem Abstand von ca. 60 cm vor dem Monitor. Das Experiment wurde in PsychoPy v.1.83.04 (Peirce, 2007, 2008) programmiert und durchgeführt.

Feedback: In Teil 2 erhielten die Probanden in regelmäßigen Abständen ein grafisches, zielbezogenes Feedback mit korrektivem Fokus. Feedback erfolgte jeweils nach einem Block von 80 Sekunden, was bei optimaler Entscheidungsstrategie 20 Durchgängen entsprach. Dabei wurde eine Feedback-Anzeige eingeblendet, die die innerhalb eines Blocks gesammelten Punkte in Relation zu den maximal möglichen Punkten bei optimalem Verhalten zeigte. Die maximale Punktzahl pro Block betrug 840 Punkte in Gruppe A und 1180 Punkte in Gruppe B. Die Visualisierung erfolgte in Form eines Balkendiagramms: Je mehr der Balken gefüllt war, desto näher war der Ertrag an der maximalen Anzahl an Punkten. Ab dem zweiten Feedback-Block wurde auch die Leistung in den vorangegangenen Feedback-Blöcken dargestellt, um die zeitliche Entwicklung der eigenen Leistung (Verbesserung, Verschlechterung) zu verdeutlichen. Nach dem letzten Feedback-Block wurde zusätzlich eine Gesamtübersicht über die in Teil 2 gesammelten Punkte präsentiert. Beispiele für die Feedback-Anzeigen sind in Abbildung 4-31 dargestellt. Die Feedback-Anzeigen konnten frühestens nach drei Sekunden geschlossen werden.

a)



b)



c)

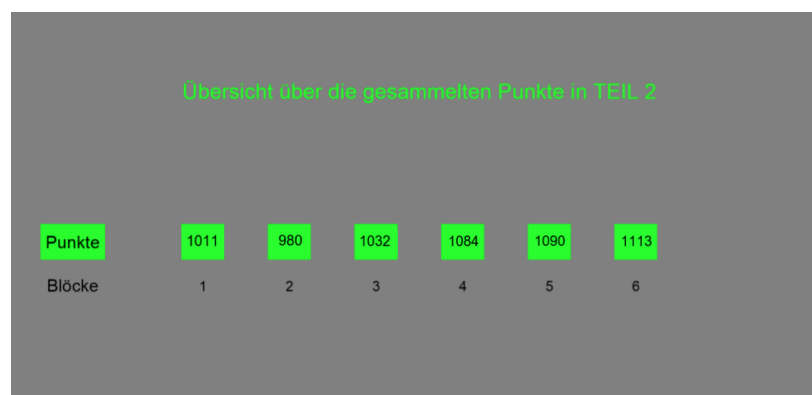


Abbildung 4-31: Beispiele für die Feedback-Anzeigen in Studie 2.3. a) Anzeige nach dem ersten Feedback-Block. b) Anzeige nach mehreren Feedback-Blöcken: Es wird zusätzlich die Leistung in allen vorangegangenen Blöcken dargestellt. c) Gesamtübersicht: Nach dem letzten Feedback-Block wird zusätzlich eine Übersicht über die Leistung in Teil 2 dargestellt.

Versuchsablauf: Die Probanden wurden randomisiert einer von zwei Gruppen zugeteilt. In jeder Gruppe wurden nacheinander drei Experimentalteile - eine *Baseline* (Block 0), ein *Feedback*-Teil (Blöcke 1 bis 6) und ein *Transfer*-Teil (Block 7) - durchlaufen. Vor Beginn des Experiments erläuterte der Versuchsleiter den Probanden mittels einer schriftlichen Instruktion den Ablauf des Experiments sowie die verschiedenen Feedback-Anzeigen. Sie wurden instruiert, dass das Ziel sei in jedem Block in einer Serie von Patches so viele Punkte wie möglich zu sammeln. Weiterhin wurden sie vorab aufgeklärt, dass jeder Patch eine begrenzte Anzahl von Punkten enthalte und somit die Anzahl an gesammelten Punkten sinken werde, je länger sie am selben Patch verweilten. Die Probanden könnten zu jeder Zeit entscheiden, den aktuellen Patch zu verlassen und zu einem neuen, unverbrauchten Patch zu wechseln, indem sie die Maustaste drücken. Dies sei mit einer gewissen Wartezeit verbunden, während der keine Punkte gesammelt werden könnten. Die zentrale Entscheidung wurde explizit dargelegt: An jedem Patch müssten die Probanden entscheiden, wann sie wechseln und zu einem neuen, unverbrauchten Patch reisen. Die Probanden wurden außerdem informiert, dass sie in einem Teil des Experiments nach jedem Block Feedback zu ihrer Leistung bekommen würden. Dabei würden die gesammelten Punkte in den einzelnen Blöcken im Verhältnis zur maximal möglichen Anzahl an Punkten dargestellt. Vor dem Experiment absolvierten die Probanden einen Übungsblock von 45 Sekunden unter Aufsicht des Versuchsleiters.

Versuchsprotokoll: Studie 2.3 folgte demselben Protokoll wie Studie 1.1 (siehe Abschnitt 4.2.3) aus Experimentalserie 1, wobei nach den einzelnen Experimentalblöcken visuelles Feedback zur Leistung dargeboten wurde (Abbildung 4-31).

4.3.7.2 Auswertung und Ergebnisse

Ein Überblick über die Ergebnisse sowie die optimale Verweildauer gemäß dem Grenzertragstheorem ist in Tabelle 4-19 dargestellt. In Abbildung 4-32 sind die beobachteten sowie die optimalen Verweildauern je Block und Gruppe visualisiert.

Tabelle 4-19: Vergleich der mittleren Verweildauern mit den optimalen Verweildauern gemäß MVT.

Gruppe	Block	Optimum	Mean	BF ₁₀	error %	δ	95% HDI von δ	
							Lower	Upper
A	0	3	5.12	16032.00	< 0.01	1.41	0.81	2.04
	1	3	5.27	667095.00	< 0.01	1.83	1.22	2.58
	6	3	4.40	938.10	< 0.01	1.09	0.51	1.67
	7	2.5	3.68	284.00	< 0.01	0.97	0.46	1.52
B	0	2.5	3.41	28.70	< 0.01	0.81	0.29	1.37
	1	2.5	3.19	72.29	< 0.01	0.92	0.34	1.51
	6	2.5	2.88	5.22	< 0.01	0.60	0.14	1.12
	7	3	3.62	5.90	< 0.01	0.61	0.09	1.12

Anmerkung. BFs stammen aus Bayesianischen One-Sample *t*-Tests. Für alle Tests ist die Hypothese H_1 , dass sich der Populationsmittelwert vom Optimum unterscheidet.

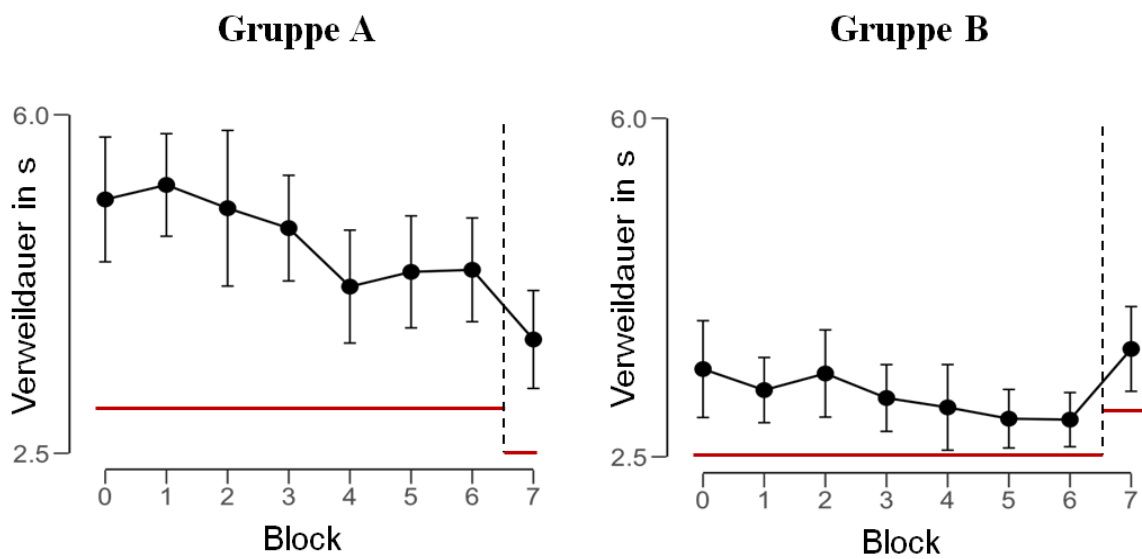


Abbildung 4-32: Beobachtete und optimale Verweildauer je Gruppe und Block. Die rote Linie kennzeichnet die optimale Verweildauer gemäß dem Grenzertragstheorem. Von Block 6 auf Block 7 (Transfer-Teil) erfolgt eine Anpassung der Umgebungsparameter, die eine Änderung der optimalen Entscheidungsstrategie impliziert. Die Fehlerbalken markieren die 95%-Credible Intervals der Posteriori-Verteilungen.

Optimierung durch Feedback: Um zu prüfen, ob die Probanden ihr Entscheidungsverhalten anhand von korrektivem Feedback optimieren konnten, wurde die mittlere Verweildauer in Block 1 vor der Darbietung von Feedback mit der mittleren Verweildauer in Block 6 nach 6-maliger Darbietung von Feedback verglichen. Dazu wurde eine Bayesianische ANOVA mit Block als Messwiederholungsfaktor, Gruppe als Zwischensubjektfaktor sowie den Default Priors ($r = 0.5$ für Fixed Effects) berechnet. In Abbildung 4-33 ist die mittlere Verweildauer nach Gruppe und Blöcken dargestellt. In Gruppe A sank die mittlere Verweildauer von 5.27 Sekunden ($SD = 1.03$) in Block 1 auf 4.40 Sekunden ($SD = 0.71$) in Block 6, in Gruppe B sank sie von 3.19 Sekunden ($SD = 0.40$) auf 2.88 Sekunden ($SD = 0.50$). Es zeigte sich starke Evidenz für einen Haupteffekt der Gruppe ($BF_{10} = 445159.51$) sowie starke Evidenz für einen Haupteffekt des Blocks ($BF_{10} = 15.98$) (Tabelle 4-20). Es gab keine Evidenz für eine Interaktion ($BF_{10} = 8.94 \times 10^6 / 1.04 \times 10^7 = 0.89$). Ein Post Hoc Vergleich der mittleren Verweildauern in Block 1 und 6 je Gruppe mittels Bayesianischer t -Tests zeigte in Gruppe A starke Evidenz für die H_1 zugunsten einer Reduktion der Verweildauer in Block 6 im Vergleich zu Block 1 ($BF_{-0} = 11.64$; 95% HDI von δ : 0.17, 1.41). In Gruppe B war das Ergebnis nicht konklusiv ($BF_{-0} = 1.60$; 95% HDI von δ : -0.14, 1.12).

Tabelle 4-20: Bayesianische ANOVA mit Block als Messwiederholungsfaktor, Gruppe als Zwischensubjektfaktor und mittlerer Verweildauer als Zielvariable.

Model Comparison

Models	P(M)	P(M data)	BF _M	BF ₁₀	error %
Null model (incl. subject)	0.20	5.07×10^{-8}	2.03×10^{-7}	1.00	
Block	0.20	8.09×10^{-7}	3.24×10^{-6}	15.98	0.79
Gruppe	0.20	0.02	0.09	445159.51	1.06
Block + Gruppe	0.20	0.53	4.41	1.04×10^7	2.68
Block + Gruppe + Block * Gruppe	0.20	0.45	3.31	8.94×10^6	3.30

Note. All models include subject.

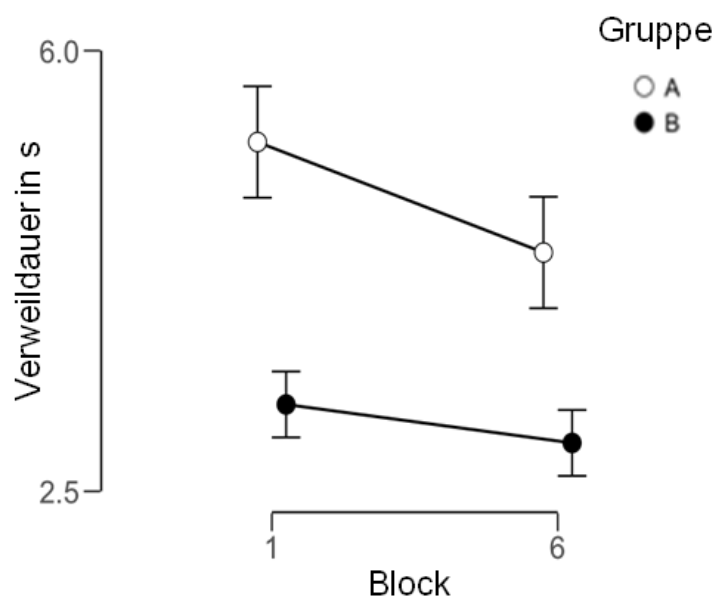


Abbildung 4-33: Mittlere Verweildauer pro Block. Die Fehlerbalken zeigen die 95%-Credible Intervals der Posteriori-Verteilungen.

Abstraktion und Transfer: Um zu prüfen, ob die Probanden das Gelernte abstrahieren konnten und nach Durchlaufen des Feedback-Teils in einer neuen Umgebung eher der optimalen Strategie folgten als ohne Durchlaufen des Feedback-Teils, wurde die mittlere Verweildauer in Block 7 (Teil 3) mit der in Block 0 (Teil 1) der jeweils anderen Gruppe verglichen. Für den kreuzweisen Vergleich wurde eine Bayesianische ANOVA mit Experimentalteil und Gruppe als Zwischensubjekt-faktoren unter Beibehaltung der Default Priors ($r = 0.5$ für Fixed Effects) berechnet. Während es starke Evidenz für einen Haupteffekt der Gruppe auf die mittlere Verweildauer gab ($BF_{10} = 13.18$), war die Evidenz zugunsten eines Haupteffekts des Blocks nicht substanziell ($BF_{10} = 2.53$). Es zeigte sich jedoch starke Evidenz für einen Interaktionseffekt ($BF_{10} = 890.78 / 28.36 = 31.41$) (Tabelle 4-21). Ein Post Hoc Vergleich der mittleren Verweildauern in Block 0 und 7 je Gruppe mittels Bayesianischer t -Tests zeigte in Gruppe B starke Evidenz für die H_1 zugunsten einer Reduktion der Verweildauer ($BF_{-0} = 139.90$; 95% HDI von δ : 0.41, 1.82). In Gruppe A dagegen zeigte sich moderate Evidenz zugunsten der H_0 ($BF_{-0} = 0.120$; 95% HDI von δ : -0.78, 0.37), dass kein Unterschied in der Verweildauer vorliegt.

Tabelle 4-21: Bayesianische ANOVA mit Block als Messwiederholungsfaktor, Gruppe als Zwischensubjektfaktor und mittlerer Verweildauer als Zielvariable.

Model Comparison

Models	P(M)	P(M data)	BF _M	BF ₁₀	error %
Null model	0.20	0.00	0.00	1.00	
Gruppe	0.20	0.01	0.06	13.18	< 0.01
Block	0.20	0.00	0.01	2.53	< 0.01
Gruppe + Block	0.20	0.03	0.13	28.36	3.67
Gruppe + Block + Gruppe * Block	0.20	0.95	79.07	890.78	2.61

Note. All models include subject.

4.3.7.3 Diskussion

Ziel von Studie 2.3 war es, den Einfluss von korrektivem Feedback auf die Leistung in einer abstrakten Patch-Foraging-Aufgabe zu untersuchen. Dabei sollte zum einen geprüft werden, ob die Entscheidungsstrategie anhand von Feedback optimiert werden kann, und zum anderen, ob das Gelernte abstrahiert und auf Patch-Situationen mit anderen Parametern (Reisezeit, Patch-Qualität) übertragen werden kann. Es zeigte sich ein deutlicher Effekt des Feedbacks: Die Probanden konnten in beiden Gruppen die Verweildauer reduzieren und die Differenz zur optimalen Entscheidungsstrategie verringern. Dennoch wich die beobachtete Verweildauer auch nach wiederholter Darbietung von Feedback deutlich von der optimalen Verweildauer im Sinne des Grenzertrags-theorems ab. In der Transfer-Bedingung zeigte sich nur in einer der beiden Gruppen eine Verbesserung der Entscheidungsstrategie im Vergleich zur Baseline, während in der anderen Gruppe kein Unterschied festzustellen war.

Effekt des Feedbacks: Der Befund, dass regelmäßiges korrekatives Feedback zu einer Leistungssteigerung führt, ist konsistent mit dem breiten Wissensbestand aus der Lernforschung (Review z.B. in Kluger & DeNisi, 1996) und auch plausibel vor dem Hintergrund der evolutionären Entwicklung von Entscheidungsmechanismen im Kontext der Nahrungssuche. Denn nahrungssuchende Tiere können die Güte ihrer Entscheidungsstrategie jederzeit anhand ihres körperlichen Zustands und Wohlbefindens evaluieren und ihr Verhalten entsprechend anpassen. Jedoch lässt sich nicht eindeutig beurteilen, ob die gefundene Optimierung der Entscheidungsstrategie auf einem spezifischen Effekt des Feedbacks oder auf einem allgemeinen Trainingseffekt über die Zeit beruht. Wenn vorhanden scheint der Effekt des Feedbacks nicht besonders stark ausgeprägt zu sein, da trotz eines angenommenen, parallel wirkenden Trainingseffekts auch nach mehreren Feedback-Durchgängen größere Abweichungen von der optimalen Entscheidungsstrategie bestehen bleiben.

Transfer: Eine Verbesserung der Entscheidungsstrategie in der Transfer-Bedingung wurde nur in einer der beiden Gruppen beobachtet, während in der anderen kein entsprechender Effekt auftrat.

Es ist nicht auszuschließen, dass eine Interaktion zwischen dem Lerneffekt und dem Effekt der Reisezeit wirksam wurde, denn für die Gruppe, in der sich ein Transfer-Effekt in Form einer Verkürzung der Verweildauer zeigte, wurde die Reisezeit von Teil 1 und 2 zu Teil 3 kürzer, während für die andere Gruppe, in der kein vergleichbarer Effekt gefunden wurde, die Reisezeit von Teil 1 und 2 zu Teil 3 länger wurde. In vielen verhaltensökologischen Studien (Review in Nonacs, 2001; Stephens & Krebs, 1986) ebenso wie auch in den im Rahmen dieser Dissertation durchgeführten Studien wurden starke Effekte der Reisezeit auf die Verweildauer gefunden. So kam es in der vorliegenden Studie möglicherweise zu einer Interaktion des Lerneffekts und des Effekts der Reisezeit, sodass in der Gruppe, in der beide Effekte dieselbe Richtung aufwiesen, ein deutlicher Unterschied zwischen den Bedingungen auftrat, während in der Gruppe, in der beide Effekte gegenläufig waren, kein substanzieller Unterschied festzustellen war. Ob der Reisezeit-Effekt einen möglichen Transfer-Effekt in der einen Gruppe unterdrückte oder in der anderen Gruppe suggerierte, kann anhand der vorliegenden Daten nicht abschließend beurteilt werden. Da der Effekt des Feedbacks jedoch wie oben beschrieben nur schwach ausgeprägt war, scheint es plausibler, dass die deutliche Verkürzung der Verweildauer, die für Gruppe A beobachtet wurde, auf die Verkürzung der Reisezeit im Vergleich zu den ersten beiden Experimentalteilen zurückzuführen ist.

Insgesamt scheint korrekatives Feedback – zumindest in diesem experimentellen Paradigma – nur bedingt zu einer Optimierung der Entscheidungsstrategie zu führen. Die Annahme, dass durch die Bereitstellung von korrekativem Feedback das Erlernen relevanter Parameter der Entscheidungssituation gefördert wird, sodass dieses Wissen auch für vergleichbare, neue Situationen angewandt werden kann, wird nicht gestützt. Dabei ist es jedoch nicht ausgeschlossen, dass dies auf das spezielle experimentelle Setting zurückzuführen ist. Es ist denkbar, dass das hier verwendete Foraging-Paradigma basierend auf kontinuierlichen Ertragskurven so weit entfernt von den natürlichen Entscheidungssituation ist, für die die Entscheidungsmechanismen Adaptionen darstellen, dass auch durch die Gabe von Feedback kaum eine Leistungsoptimierung erreicht werden kann. In weiterführenden Studien sollten daher auch andere abstrakte Foraging-Paradigmen sowie verschiedene Arten des Feedbacks betrachtet werden. Um einen möglichen Transfer-Effekt von einem Effekt der Reisezeit abzugrenzen, sollten zudem verschiedene Parameter-Kombinationen betrachtet und geprüft werden, ob eine Optimierung in der neuen Situation auch dann auftritt, wenn die Reisezeit nicht zwischen den Vergleichsbedingungen variiert bzw. der Effekt der Reisezeit gegenläufig zum erwarteten Transfer-Effekt ist.

4.3.8 Zusammenfassung und Diskussion

Tiere auf Nahrungssuche bewegen sich in einer Umgebung, die stetigen Veränderungen unterworfen ist, wie z.B. dem Tag-Nacht-Rhythmus, jahreszeitlichen und saisonalen Schwankungen oder Veränderungen der Beutestruktur durch Zu- und Abwanderung. Die Fähigkeit zu lernen und Erlerntes im Gedächtnis zu verankern spielt somit eine wichtige Rolle. Ebenso zentral ist die Entscheidung, wie vorhandenes Wissen bei der Ausbeutung von Ressourcen genutzt wird. Ziel von

Experimentalserie 2 war es daher zu prüfen, inwieweit Menschen ihre Entscheidungsstrategie anpassen, wenn sie mit sich verändernden Umgebungen konfrontiert sind.

Ertragsmaximierung über einen begrenzten Zeitraum: Erleben Probanden wie in Studie 2.1 abstrakte Foraging-Situationen, in denen sich eine kurze und eine lange Reisezeit zufällig abwechseln, so wählen sie offenbar eine Entscheidungsstrategie, die an der mittleren Reisezeit orientiert ist (*Averaging*) und scheinen weder in suboptimaler Weise Gebrauch von der Information über die letzte erlebte Reisezeit (*Backward-Cue*) noch von der Information über die nächste Reisezeit (*Forward-Cue*) zu machen. Die Befunde aus Studie 2.2, in der Probanden mit unterschiedlich stark variierenden Reisezeiten konfrontiert wurden, deuten darauf hin, dass im Sinne der *Hypothese der begrenzten Gedächtnisspanne* eine Ertragsmaximierung über einen begrenzten Zeitraum stattfindet. So zeigte sich ähnlich wie in vergleichbaren Studien mit Tieren ein starker Einfluss der Reisezeithistorie auf die Verweildauer, insbesondere wenn die Varianz der Reisezeit groß war. Die Zeitspanne, über die eine Ertragsmaximierung stattfindet, scheint dabei nicht nur einen Patch-Zyklus zu umfassen, sondern auch weiter zurückliegende Erfahrungen. Je länger dabei der Zeitraum ist, über den Information integriert wird, desto eher würde sich in einem Setting wie in Studie 2.1 die jeweils nächste bzw. letzte Reisezeit „ausmitteln“ und kein Zusammenhang zur aktuellen Verweildauer beobachtbar sein. Evidenz für einen Einfluss der Reisezeitverteilung, der über den Einfluss der Reisezeithistorie hinausgeht, wurde nicht gefunden.

Bayesianisches Foraging: Die Befunde von Studie 2.1 und 2.2 sind auch im Rahmen eines alternativen Erklärungsansatzes, dem *Bayesianischen Foraging*, plausibel. Hierbei wird angenommen, dass das Entscheidungsverhalten auf einem bayesianischen Prinzip basiert und von a-priori-Erwartungen (*Priors*) abhängig ist, die anhand von aktueller Erfahrung bzw. Information kontinuierlich aktualisiert werden, um zu einer a-posteriori-Einschätzung (*Posterior*) zu gelangen (McNamara et al., 2006; Olsson & Brown, 2006). Es wird somit im Gegensatz zu klassischen Foraging-Modellen von einer variablen Repräsentation der Umgebungsparameter ausgegangen, die sich im Zuge der individuellen Erfahrung verändern kann. Auch ausgehend von Bayesianischem Foraging wäre daher - wie in Studie 2.2 beobachtet - zu erwarten, dass die Varianz der Verweildauer umso größer ist, je größer die Varianz der Reisezeit ist, und dass die Reisezeit die Verweildauer umso stärker beeinflusst, je aktueller sie ist. Die spezifische Gewichtung von *Prior* und aktueller Information in der *Posterior* kann auch dazu führen, dass bei zwei zufällig abwechselnden Reisezeiten wie in Studie 2.1 die aktuelle bzw. letzte Reisezeit die Posteriori-Schätzung und damit die Verweildauer jeweils nur geringfügig beeinflusst, während die Reisezeithistorie bei einer größeren Anzahl verschiedener Reisezeiten einen beobachtbaren Einfluss auf die aktuelle Verweildauer hat.

Effekt von Feedback: Die Befunde aus Studie 2.3 legen nahe, dass korrekatives Feedback – zumindest in dem verwendeten experimentellen Paradigma – nur bedingt zu einer Optimierung der Entscheidungsstrategie führt. So zeigten sich auch nach wiederholtem Feedback deutliche Abweichungen von der optimalen Entscheidungsstrategie. Die Annahme, dass durch die Gabe von korrekativem Feedback das Erlernen relevanter Parameter der Entscheidungssituation gefördert wird, sodass dieses Wissen auch für vergleichbare, neue Situationen angewandt werden kann, wird nicht gestützt. Inwieweit Feedback einen Einfluss über die Effekte von Merkmalen der Foraging-Situation (Reisezeit, Patch-Qualität) hinaus hat, bleibt in weiterführenden Studien - auch unter Verwendung anderer Foraging-Paradigmen sowie verschiedener Arten von Feedback - zu prüfen.

5 Prey Choice

Die frühesten Studien der *Optimal Foraging Theory* beschäftigen sich mit dem Problem der *Prey Choice*, d.h. der Entscheidung für oder gegen eine bestimmte Beute (z.B. MacArthur & Pianka, 1966). *Prey Choice Models* werden daher oft auch als *Optimal Diet Models* oder *Optimal Diet Theory* bezeichnet. Während *Patches* in der Verhaltensökologie Anhäufungen von Ressourcen beschreiben (z.B. Beerensträucher, Herden von Beutetieren), werden mit dem Begriff *Prey* üblicherweise diskrete Elemente bezeichnet, die vollständig verbraucht werden (z.B. einzelne Beutetiere). Der grundlegende Unterschied zwischen *Patch* und *Prey* besteht dabei in der Art der Entscheidung, die getroffen werden muss: Bei einem *Patch* kann entschieden werden, *wie* er ausgebeutet wird (z.B. wie lange), bei einer *Prey* dagegen nur, *ob* sie ausgebeutet wird (Stephens & Krebs, 1986).

5.1 Das klassische Prey Model

Bei den meisten *Prey Choice Models* handelt es sich wie bei den klassischen *Patch Exploitation Models* um *Average Rate Maximizing Models* (Stephens & Krebs, 1986), wobei als Zielfunktion die langfristige Maximierung der mittleren Ertragsrate (*Long-Term Average-Rate Maximization*) zugrunde gelegt wird (Stephens & Dunlap, 2008; Stephens & Krebs, 1986). In klassischen *Prey Choice Models* steht somit die Frage im Vordergrund, ob ein Forager, der eine bestimmte Beute antrifft, diese Beute akzeptieren oder ignorieren sollte, um seine Ertragsrate langfristig zu maximieren. Eines der bekanntesten *Prey Choice Models* - im Folgenden als das klassische *Prey Model* benannt - stammt von Charnov and Orians (1973). Dasselbe Modell bzw. Teile dessen wurden auch von Schoener (1971), Emlen (1973), Charnov (1976) und weiteren präsentiert.

5.1.1 Holling's Disc Equation

Die mittlere Ertragsrate im klassischen *Prey Model* wird über *Holling's Disc Equation* (Holling, 1959) ermittelt. Diese basiert auf den Prämissen, dass die Suche nach und das Ausbeuten von Nahrungsressourcen sich wechselseitig ausschließen und dass die erwartete Anzahl von Begegnungen mit Beutetieren eine lineare Funktion der Suchzeit darstellt. Zudem wird davon ausgegangen, dass Nahrungsressourcen zufällig und sequenziell, d.h. nicht simultan angetroffen werden. *Holling's Disc Equation* lässt sich folgendermaßen ableiten (vgl. Charnov & Orians, 1973; Stephens & Krebs, 1986):

Sei T_s definiert als der Zeitaufwand für die Suche und T_h als der Zeitaufwand für das Handling der Prey, sodass $T_s + T_h = T$, wobei T dem Gesamtzeitaufwand entspricht. Sei außerdem E die Summe der aufgenommenen Energie in der Zeit T und s die Kosten der Suche (Energieverlust) pro Zeiteinheit. Dann ist die Netto-Ertragsrate (R_n):

$$R_n = \frac{E}{T_s + T_h} - s \quad (5.1)$$

Unter der Prämisse, dass die Begegnungen mit Nahrungsressourcen linear mit T_s zusammenhängen, lassen sich E und T_h als Linearfunktion von T_s darstellen. Ist λ die Rate des Antreffens von Nahrungsressourcen (λ hat die Einheit Prey/Zeit bzw. Patches/Zeit), dann ist λT_s die Anzahl der angetroffenen Nahrungsressourcen. Entspricht s den Kosten der Suche pro Zeiteinheit, so bildet sT_s die Gesamtkosten der Suche ab. Werden nun der mittlere Netto-Energiegewinn pro Begegnung mit einer Nahrungsressource als \bar{e} mit $\lambda T_s \bar{e} = E$ und die mittlere Handling-Zeit als \bar{h} mit $\lambda T_s \bar{h} = T_h$ dargestellt und diese Beziehungen in die Formel (5.1) integriert, so resultiert:

$$R_n = \frac{\lambda T_s \bar{e}}{T_s + \lambda T_s \bar{h}} - s \quad (5.2)$$

Durch Kürzen von T_s ergibt sich:

$$R_n = \frac{\lambda \bar{e}}{1 + \lambda \bar{h}} - s \quad (5.3)$$

Da s als konstant angenommen wird, kann die Gleichung (5.3) folgendermaßen umgeschrieben werden:

$$R = R_n + s = \frac{\lambda \bar{e}}{1 + \lambda \bar{h}} \quad (5.4)$$

Die Darstellung in (5.4) entspricht *Holling's Disc Equation*.

Seien nun in einer Foraging-Umgebung n verschiedene Ressourcentypen vorhanden, wobei diese durch folgende Variablen charakterisiert sind:

h_i = der Zeitaufwand für das Konsumieren einer Ressource des Typs i , falls sie akzeptiert wird (*Handling Time*)

e_i = der Energiegewinn aus dem Konsumieren einer Ressource des Typs i (*Ertrag*)

λ_i = die Wahrscheinlichkeit eine Ressource des Typs i bei der Suche anzutreffen (*Encounter Rate*)

p_i = die Wahrscheinlichkeit, dass eine Ressource des Typs i akzeptiert wird (*Akzeptanzrate*)

Dann lässt sich *Holling's Disc Equation* ausdrücken als:

$$R = \frac{\sum_i p_i \lambda_i e_i}{1 + \sum_i p_i \lambda_i h_i} \quad (5.5)$$

Ziel ist es nun, die Akzeptanzraten für jeden Ressourcentyp so zu wählen, dass die mittlere Ertragsrate in (5.5) maximiert wird.

5.1.2 Qualitative und quantitative Vorhersagen

Es lässt sich zeigen (siehe z.B. Stephens & Krebs, 1986), dass für eine Maximierung der Ertragsrate wie in (5.5) dargestellt die Akzeptanzraten p_i stets entweder den Wert 0 oder den Wert 1 an-

nehmen sollten. Ressourcen eines bestimmten Typs sollten somit entweder stets akzeptiert oder stets abgelehnt werden. Dieses Alles-oder-Nichts-Prinzip ist eine der zentralen Vorhersagen des klassischen Prey Models. Ob ein bestimmter Ressourcentyp akzeptiert oder abgelehnt werden sollte, ist abhängig von (1) dem jeweiligen *Ertrag* der verfügbaren Ressourcen, (2) dem Aufwand, der erforderlich ist, um die Ressourcen zu konsumieren (*Handling Time*) und (3) der Wahrscheinlichkeit die jeweiligen Ressourcen anzutreffen (*Encounter Rate*). Zunächst werden die verschiedenen Ressourcentypen entsprechend ihrer *Profitabilität*, d.h. dem Verhältnis von Ertrag zu Handling Time in eine Rangfolge gebracht. Der Ressourcentyp mit der höchsten Profitabilität ist in jedem Fall zu akzeptieren. Um zu entscheiden, ob weitere Ressourcentypen akzeptiert werden sollten, wird die Ertragsrate aus der bisherigen Ressourcen-Auswahl mit der Profitabilität der in Frage stehenden Ressource verglichen. Ist die Profitabilität der fraglichen Ressource kleiner als die bisherige Ertragsrate, so würde eine Akzeptanz die mittlere Ertragsrate langfristig reduzieren. Es ist somit ökonomisch sinnvoller, den Ressourcentyp nicht zu akzeptieren. Ist die Profitabilität der Ressource dagegen größer oder gleich der bisherigen Ertragsrate, so sollte sie akzeptiert werden. Basierend auf dieser Regel werden alle vorhandenen Ressourcentypen der Reihe nach evaluiert und es resultiert eine Menge an Ressourcen, die stets akzeptiert werden sollten, und eine Menge an Ressourcen, die stets abgelehnt werden sollten.

Ausgehend von dieser Akzeptanzregel lassen sich auch qualitative Vorhersagen ableiten. So ist eine positive Korrelation der Akzeptanzrate einer Ressource mit ihrer Profitabilität zu erwarten. Außerdem sollte die Akzeptanz von ertragsarmen Ressourcen abnehmen, je häufiger reichhaltigere Ressourcen angetroffen werden. Gleichzeitig sollte die Akzeptanz der ertragsarmen Ressourcen nicht von ihrer eigenen *Encounter Rate* abhängig sein. Dies mag überraschen, folgt jedoch unmittelbar aus *Holling's Disc Equation* und den Überlegungen zur Maximierung der Ertragsrate. Denn ist eine Umgebung so reichhaltig, dass es sich im Sinne der Ertragsmaximierung nicht auszahlt, eine bestimmte weniger profitable Ressource zu akzeptieren, dann gilt dies unabhängig davon, ob man diese Ressource häufig oder selten antrifft. Für konkrete Foraging-Umgebungen können aus dem *Prey Model* somit spezifische qualitative und quantitative Vorhersagen abgeleitet werden.

5.2 Der Einfluss von Encounter Rate und Profitabilität

5.2.1 Aktueller Forschungsstand

Entsprechend der Popularität des *Prey Models* wurde seine Gültigkeit in einer Vielzahl verhaltensökologischer Studien geprüft. Aus der Übersichtsarbeit von Stephens and Krebs (1986) geht hervor, dass 70% der bis zu diesem Zeitpunkt durchgeführten Studien das klassische *Prey Model* quantitativ bzw. zumindest qualitativ stützen (Stephens & Krebs, 1986, Tabelle 9.1 und 9.2). Die große Mehrheit der Befunde ist kongruent mit den qualitativen Vorhersagen des Modells. Doch entgegen der Alles-oder-Nichts-Regel wurden häufig partielle Präferenzen beobachtet. Nur 18% der Studien stehen in klarem Widerspruch zu den zentralen Vorhersagen des *Prey Models* (die Ergebnisse der verbleibenden neun Studien konnten nicht evaluiert werden). In einer erweiterten

Betrachtung des Forschungsbestandes einschließlich der Studien von 1986 bis 1995 (Sih & Christensen, 2001) zeigte sich ein ähnliches Bild. Insbesondere wurde deutlich, dass sich bei Tieren, die unbewegliche Nahrung (z.B. Blätter, Samen, Nektar, Mehlwürmer, Zooplankton relativ zu Fischen) konsumieren, sowohl Nahrungspräferenzen als auch deren Veränderungen gut durch das klassische *Prey Model* vorhersagen lassen. Dagegen scheiterte das klassische *Prey Model* häufig bei der Vorhersage der Präferenzen von Jägern, die sich von beweglicher Beute ernähren (z.B. von kleinen Säugetieren, Fischen, Zooplankton relativ zu räuberischen Insekten). Sih and Christensen (2001) diskutieren zwei mögliche Erklärungsansätze:

Beutepräferenzen vs. Akzeptanzraten: Der Prozess des Jagens und Erlegens von Beute besteht aus mehreren Schritten (Abbildung 5-1). In Studien zur *Diet Choice* wird häufig die Anzahl konsumierter Individuen eines bestimmten Beutetyps im Verhältnis zur Anzahl von Individuen des jeweiligen Beutetyps in der Umgebung betrachtet. Unter Beutepräferenz wird die Tendenz verstanden, manche Beutetypen häufiger zu konsumieren als angesichts der relativen Häufigkeit in der Umgebung erwartet. Nicht zufällige Beutepräferenzen können das Ergebnis von Jäger- und Beuteverhalten in jedem Schritt der gesamten Jäger-Beute-Interaktion sein. Dagegen beziehen sich die Vorhersagen des klassischen *Prey Models* auf einen spezifischen Schritt der Jäger-Beute-Interaktion, nämlich die Angriffs- bzw. Akzeptanzraten. Sie spiegeln die Tendenz eines Jägers wider manche Beutetypen öfters zu akzeptieren als andere, sofern sie angetroffen werden, und bilden somit aktives Entscheiden des Jägers ab. Bei unbeweglicher Beute bilden Beutepräferenzen in der Regel zugleich das Entscheidungsverhalten der Jäger ab, bei beweglicher Beute unterscheiden sie sich meist.

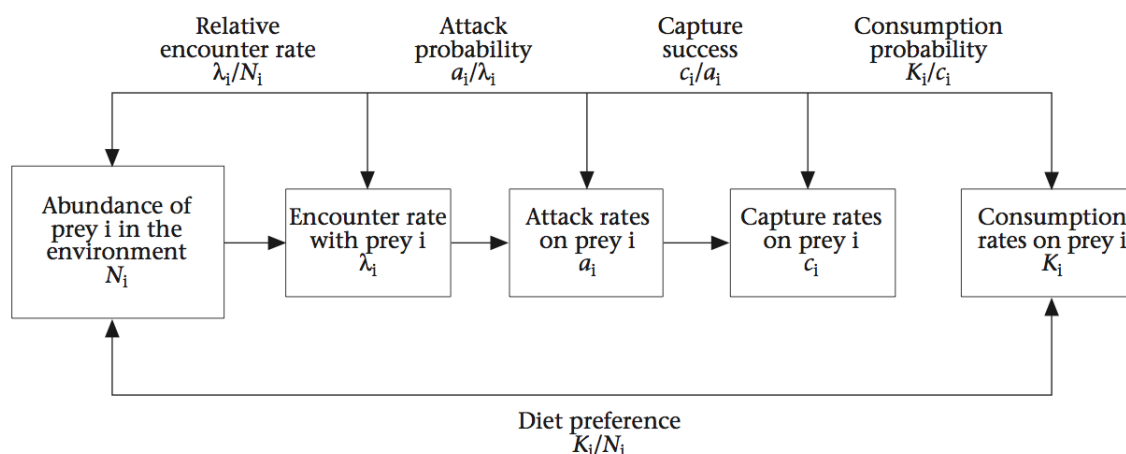


Abbildung 5-1: Die Phasen einer Jäger-Beute-Interaktion gemäß Sih and Christensen (2001). Nicht-zufällige Diäten können durch Variation der Parameter in jeder Phase entstehen. Die *Optimal Foraging Theory* trifft Vorhersagen über die Entscheidungen des Foragers in der Angriffsphase (Angriffs- bzw. Akzeptanzraten).

Fehlende Kenntnis relevanter Parameter: In den meisten Studien zur Beutepräferenz werden nicht alle Parameter erfasst, die für die Ableitung spezifischer Vorhersagen aus dem klassischen *Prey Model* erforderlich wären. Während das optimale Entscheidungsverhalten für unbewegliche Beute dennoch oft adäquat abgeleitet werden kann, kommt es bei beweglicher Beute meist zu

ungenauen Vorhersagen (z.B. aufgrund von Variationen in der Fangrate, dem Energieaufwand bei der Jagd oder dem Zeitaufwand bis zum Erlegen). Für eine Prüfung der quantitativen Vorhersagen des *Prey Models* müssen insbesondere auch die *Encounter Rates* jedes Beutetyps bekannt sein. Diese werden häufig über die relativen Häufigkeiten der einzelnen Beutetypen geschätzt. Bei unbeweglicher und nicht verborgener Beute kann dies eine gute Approximation der tatsächlichen *Encounter Rates* sein. Unterscheiden sich die Beutetypen jedoch bezüglich Beweglichkeit, Tarnung oder Nutzung des Mikrohabitats, so können die tatsächlichen *Encounter Rates* deutlich von der relativen Häufigkeit der Beutetypen abweichen (z.B. Christensen, 1996; Osenberg & Mittelbach, 1989). Folglich können *Optimal Diets* basierend auf relativen Häufigkeiten deutlich von solchen basierend auf tatsächlichen *Encounter Rates* abweichen (Mittelbach, 1981; Osenberg & Mittelbach, 1989; Persson & Greenberg, 1990; Werner & Hall, 1974).

Insgesamt lässt sich festhalten: Die qualitativen Vorhersagen des *Prey Models* wurden in verhaltensökologischen Studien überwiegend gestützt, sofern die Voraussetzungen für die Anwendbarkeit erfüllt waren und eine korrekte Operationalisierung erfolgte. Die quantitative Alles-oder-Nichts-Regel in Reinform hielt der Prüfung selten stand. Stattdessen wurden meist Abweichungen in Form partieller Präferenzen gefunden. Sehr selten standen Beobachtungen in Widerspruch zu den Vorhersagen des *Prey Models*.

Inwieweit das *Prey Model* geeignet ist abstraktes menschliches Entscheidungsverhalten vorherzusagen, wurde bislang kaum untersucht. Ethnologen (z.B. Dwyer, 1985; Hawkes, O'Connell, & Jones, 1991; Hill, Kaplan, Hawkes, & Hurtado, 1987; Smith, 1991) und Archäologen (z.B. Broughton & Grayson, 1993) konnten das *Prey Model* erfolgreich anwenden, um die selektive Ausbeutung von Ressourcen bei Urvölkern zu beschreiben. Doch gibt es bislang - soweit wir wissen - keine experimentellen Studien, die die Anwendbarkeit des *Prey Models* in den Kognitions- oder Neurowissenschaften empirisch prüfen. Vor einigen Jahren wurde ein Prey Choice Game namens Pursuit für den Einsatz in Lehre und Forschung entwickelt (Wood & Jones, 2015). Dabei werden in einer Dschungelszene sequenziell verschiedene Beutetiere eingeblendet, die der Spieler entweder erlegen oder ignorieren kann. Ziel ist es, innerhalb eines bestimmten Zeitrahmens so viel Beute (in Kilo Körpermasse) zu machen wie möglich. Uns ist jedoch keine Studie bekannt, in der mit Hilfe der Software die Gültigkeit des *Prey Models* beim Menschen experimentell geprüft wurde.

5.2.2 Studie 3 – Prey Choice

Ziel der Studie ist es zu prüfen, inwieweit menschliches Verhalten in abstrakten Entscheidungssituationen durch das *Prey Model* beschrieben werden kann. Dazu wurde ein abstraktes Foraging-Paradigma konzipiert, bei dem die Probanden sequenziell auf virtuelle Beute treffen und entscheiden müssen, ob sie diese akzeptieren oder ignorieren, um innerhalb eines bestimmten Zeitrahmens so viele Punkte zu sammeln wie möglich. Über Variation der *Encounter Rates* zweier Ressourcentypen - einer hoch profitablen und einer wenig profitablen Ressource - werden verschiedene Foraging-Umgebungen realisiert. Für diese lassen sich aus dem *Prey Model* spezifische qualitative und quantitative Vorhersagen ableiten und prüfen.

5.2.2.1 Methode

Design und Hypothesen: Die Studie folgt einem *Within-Subject-Design* mit sechs Experimentalbedingungen, die in randomisierter Reihenfolge dargeboten und in vier Experimenten paarweise verglichen werden. Zwischen den Bedingungen werden die *Encounter Rates* mit einer oder beiden Ressourcentypen variiert und der Effekt auf die Akzeptanz beider Ressourcentypen untersucht. In Experiment 1 und 2 werden die *Encounter Rates* beider Ressourcentypen simultan variiert, indem die Suchkosten (Experiment 1) bzw. die relativen Häufigkeiten der Ressourcen (Experiment 2) manipuliert werden. In Experiment 3 und 4 wird jeweils selektiv die *Encounter Rate* eines Ressourcentyps variiert – die der hoch profitablen Ressource in Experiment 3 und die der wenig profitablen Ressource in Experiment 4.

Für jede Experimentalbedingung und jeden Ressourcentyp wird die mittlere Akzeptanzrate bestimmt. Dazu wird die Häufigkeit der Fälle, in denen der jeweilige Ressourcentyp akzeptiert wird, relativ zur Häufigkeit der Begegnungen mit dem jeweiligen Ressourcentyp berechnet. Die optimale Entscheidungsstrategie lässt sich für jede Experimentalbedingung ermitteln, indem die Ertragsrate, die bei Akzeptanz ausschließlich der hoch profitablen Ressource resultiert, mit der Profitabilität der wenig profitablen Ressource verglichen wird. Ist erstere höher, so ist die optimale Strategie, ausschließlich die hoch profitable Ressource zu akzeptieren und die wenig profitable Ressource zu ignorieren (*Specialist Behavior*). Andernfalls ist es optimal, beide Ressourcentypen zu akzeptieren (*Generalist Behavior*). Die Parameterspezifikationen der einzelnen Experimentalbedingungen sowie die jeweils optimale Entscheidungsstrategie können Tabelle 5-1 entnommen werden.

Tabelle 5-1: Parameterspezifikationen der einzelnen Experimentalbedingungen und optimale Entscheidungsstrategie.

Bedingung	Suchkosten	p(rich)	Encounter Rate Rich	Encounter Rate Poor	Ertragsrate Rich	Profitabilität Poor	Optimale Strategie
Experiment 1							
1.1	2	0.5	0.25	0.25	0.125	0.0714	Specialist
1.2	10	0.5	0.05	0.05	0.0416	0.0714	Generalist
Experiment 2							
2.1	4	0.8	0.2	0.05	0.1111	0.0714	Specialist
2.2	4	0.2	0.05	0.2	0.0416	0.0714	Generalist
Experiment 3							
3.1	2	0.8	0.4	0.1	0.1538	0.0714	Specialist
3.2	8	0.2	0.025	0.1	0.0227	0.0714	Generalist
Experiment 4							
1.2	10	0.5	0.05	0.05	0.0416	0.0714	Generalist
2.2	4	0.2	0.05	0.2	0.0416	0.0714	Generalist

Anmerkung. Die Suchkosten sind in Tastenklicks angegeben. Die Kosten für das Handling der Beute waren jeweils konstant 4 Klicks für die hoch profitable Beute und 14 Klicks für die wenig profitable Beute.

Ausgehend von den Parameterunterschieden zwischen den Experimentalbedingungen lassen sich aus dem klassischen *Prey Model* folgende Vorhersagen ableiten:

- 1) Nimmt die *Encounter Rate* der hoch profitablen Ressource ab, so sollte die Akzeptanzrate der wenig profitablen Ressource steigen.
 - a) Dies gilt bei Manipulation der *Encounter Rate* über die Suchkosten (Experiment 1).
 - b) Dies gilt bei Manipulation der *Encounter Rate* über die relative Häufigkeit der Ressourcen (Experiment 2).
 - c) Dies gilt auch, wenn die *Encounter Rate* der wenig profitablen Ressource konstant ist (Experiment 3).
- 2) Die Akzeptanzrate der wenig profitablen Ressource sollte unabhängig von ihrer eigenen *Encounter Rate* sein (Experiment 4).
- 3) Die Akzeptanzrate der hoch profitablen Beute sollte sich nicht zwischen den Bedingungen unterscheiden.

- 4) Die Probanden sollten die optimale Entscheidungsstrategie wählen, um ihren Gesamtertrag über die Zeit zu maximieren.
 - a) Die hoch profitable Ressource sollte stets akzeptiert werden.
 - b) Die Akzeptanz der wenig profitablen Ressource sollte dem Alles-oder-Nichts-Prinzip folgen. D.h. abhängig von der *Encounter Rate* der hoch profitablen Ressource sollte die wenig profitable Ressource entweder stets akzeptiert (*Generalist Behavior*) oder stets abgelehnt werden (*Specialist Behavior*).

Stichprobe: Insgesamt nahmen 20 Probanden (19 weiblich, 1 männlich) im Alter von 19 bis 30 Jahren (Mittelwert 21.1) an der Studie teil. Alle Probanden verfügten über normale (10 Personen) oder auf normal korrigierte (10 Personen) Sehfähigkeit, hatten keine neurologischen oder psychiatrischen Vorerkrankungen und nahmen keine psychoaktiven Medikamente ein. 19 Teilnehmer waren Rechtshänder. Drei Probanden wurden im Zuge der Datenbereinigung (siehe Abschnitt 2.3) ausgeschlossen.

Versuchsaufbau: Das Experiment wurde mittels eines Fujitsu ESPRIMO P756/E90+ Computers mit Windows 8.1. und einem Display++ LCD-Monitor (Cambridge Research Systems, UK) mit einer Bildschirmdiagonale von 32'' und einer Bildwiederholfrequenz von 120 Hz in einem abgedunkelten Testraum durchgeführt. Die Probanden saßen mit einem Abstand von ca. 60 cm vor dem Monitor. Das Experiment wurde in PsychoPy v.1.83.04 (Peirce, 2007, 2008) programmiert und durchgeführt.

Versuchsablauf: Die Probanden durchliefen in randomisierter Reihenfolge sechs Experimentalbedingungen. Jede Bedingung war in einen halbminütigen Trainingsteil und einen fünfminütigen Experimentalteil untergliedert. Vor Beginn des Experiments erläuterte der Versuchsleiter den Probanden mittels einer schriftlichen Instruktion den Ablauf des Experiments. Sie wurden instruiert, dass das Ziel sei, in jeweils fünf Minuten so viele Punkte wie möglich zu sammeln. Weiterhin wurden sie vorab aufgeklärt, dass sie nacheinander verschiedene Kästchen antreffen würden. Einige der Kästchen – die farbigen – enthielten Punkte, die grauen Kästchen dagegen nicht. Sie wurden informiert, dass es zwei Arten farbiger Kästchen gebe – blaue und gelbe. Beide enthielten dieselbe Anzahl an Punkten (50 Punkte), unterschieden sich aber in der Anzahl an Mausklicks, die absolviert werden müssten, um die Punkte zu erhalten. Wie oft geklickt werden musste, wurde durch die Länge eines schwarzen Balkens angezeigt. Die zentrale Entscheidung wurde explizit dargelegt: Immer wenn die Probanden auf ein farbiges Kästchen treffen, müssen sie entscheiden, ob sie dort Punkte sammeln oder ob sie es ignorieren und direkt zum nächsten Kästchen weitergehen. Vor Beginn des ersten Experiments absolvierten die Probanden eine zweiminütige Übung unter Aufsicht des Versuchsleiters.

Versuchsprotokoll: Das Response-Mapping sowie ein beispielhafter Handlungsablauf sind in Abbildung 5-2 und Abbildung 5-3 dargestellt. Die Probanden trafen in einer Serie aus grauen Kästchen, die die Suchkosten repräsentierten, sequenziell auf virtuelle Beute in Form gelber und blauer Kästchen. Gelbe Kästchen repräsentierten den Ressourcentyp mit hoher Profitabilität, blaue Kästchen repräsentierten den Ressourcentyp mit geringer Profitabilität. Gelbe und blaue Kästchen enthielten dieselbe Anzahl an Punkten (50 Punkte), unterschieden sich aber in der Anzahl an Mausklicks, die erforderlich waren, um die Punkte zu erhalten. Wie oft geklickt werden musste, wurde durch die Länge eines schwarzen Balkens angezeigt. Immer wenn die Probanden auf ein gelbes oder blaues Kästchen trafen, mussten sie entscheiden, ob sie dort Punkte sammelten oder das Kästchen ignorierten. Um das Kästchen zu ignorieren, mussten sie die linke Pfeiltaste drücken. Um die Punkte zu sammeln, mussten sie wiederholt die Pfeiltaste nach oben (blaues Kästchen) bzw. nach unten (gelbes Kästchen) drücken bis die erforderliche Anzahl an Mausklicks (4 für das gelbe Kästchen, 14 für das blaue Kästchen) abgeleistet war. Mit jedem Mausklick wurde die Länge des schwarzen Balkens proportional verkürzt und der Gesamtpunktstand entsprechend erhöht. Nach dem letzten erforderlichen Mausklick zum Sammeln der Punkte wurde das nächste Kästchen angezeigt. Entschied der Proband die Punkte an einem Kästchen nicht zu sammeln (linke Pfeiltaste), wurde das Kästchen übersprungen und unmittelbar das nächste Kästchen angezeigt. Bei grauen Kästchen mussten die Probanden die Leertaste drücken, um weiterzugehen.

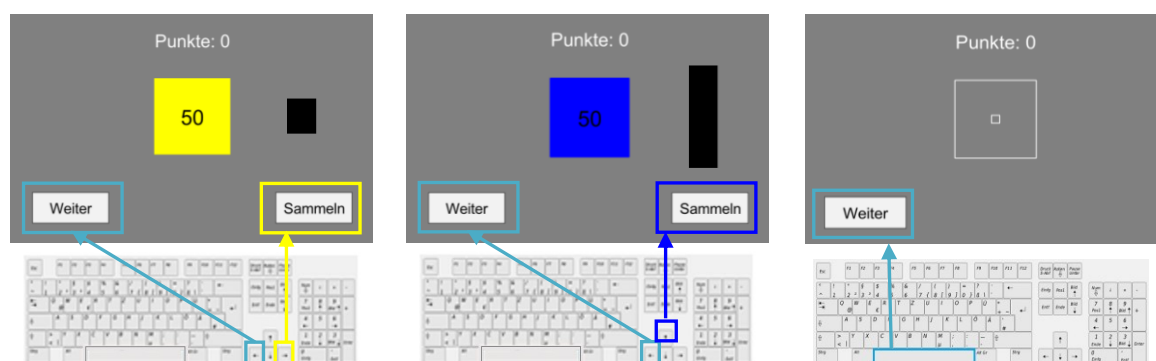


Abbildung 5-2: Darstellung des Response-Mappings und eines Mock-ups der Anzeige. Das Quadrat in der Mitte des Bildschirms repräsentiert die Beute: gelb entspricht hoch profitabler Beute, blau wenig profitabler Beute. Die Zahl in der Mitte der farbigen Quadrate zeigt die Anzahl verfügbarer Punkte, die Länge des schwarzen Balkens die erforderliche Anzahl an Tastenklicks, um die Punkte zu erhalten. Über dem Quadrat ist der Punktstand angezeigt. Durch Drücken der linken Pfeiltaste wird eine Beute abgelehnt (übersprungen), durch wiederholtes Drücken der rechten Pfeiltaste (profitable Beute) bzw. der Pfeiltaste nach oben (wenig profitable Beute) wird sie angenommen und Punkte gesammelt. Graue Quadrate repräsentieren die Suchkosten und erfordern das Drücken der Leertaste.

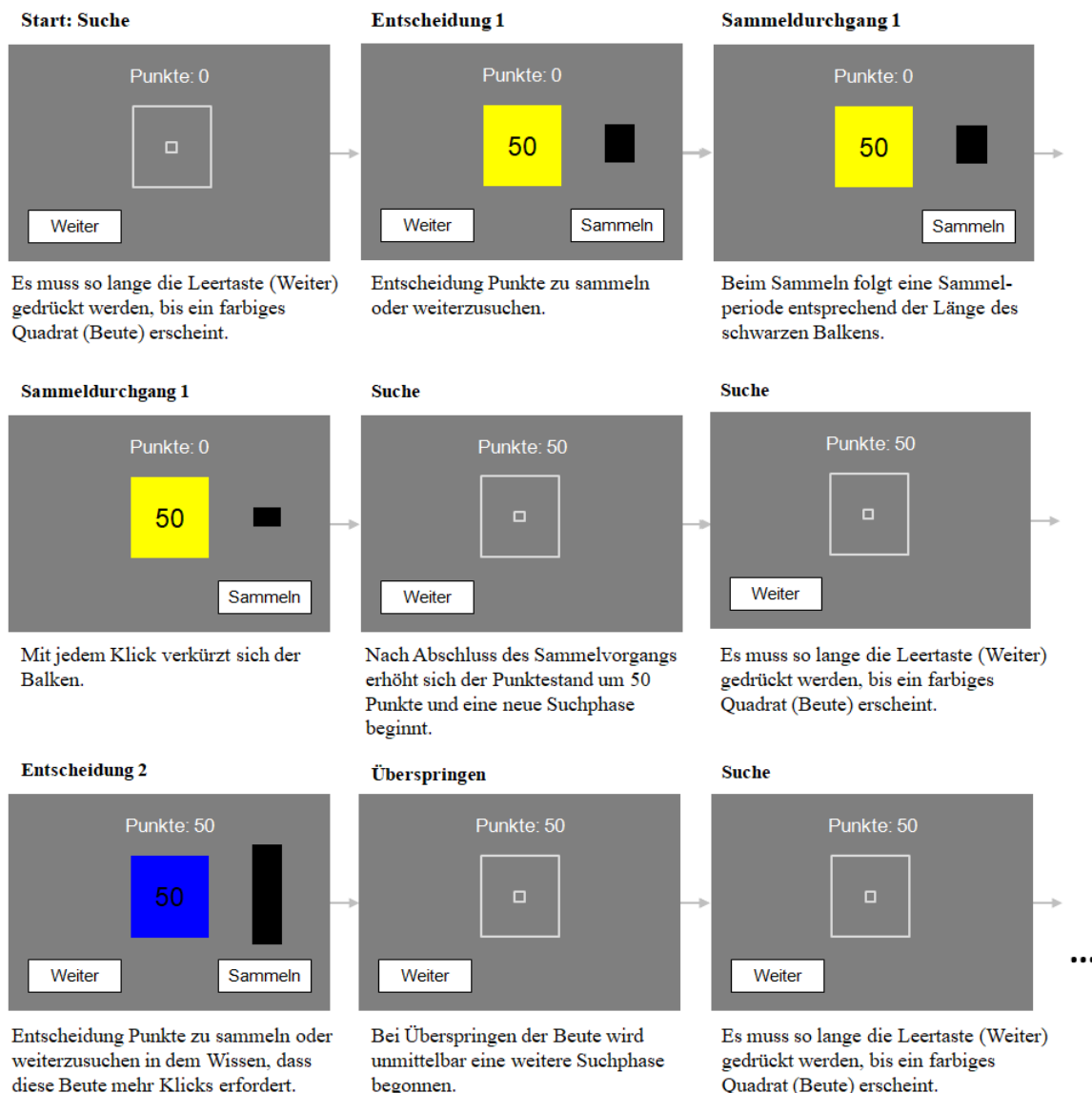


Abbildung 5-3: Eine beispielhafte Handlungsabfolge in Studie 3.

5.2.2.2 Auswertung und Ergebnisse

Prüfung der qualitativen Vorhersagen: Um die qualitativen Vorhersagen des *Prey Models* zu prüfen, werden die Akzeptanzraten paarweise *within-subject* verglichen. Dazu wird die *Savage-Dickey-Ratio-Methode* (Dickey, 1971) basierend auf einem Modell von Wagenmakers et al. (2010) (wie beschrieben in (Lee & Wagenmakers, 2013); Zeelenberg-Data, p. 134) angewandt. Eine graphische Veranschaulichung des Modells einschließlich der zugrundeliegenden Priors findet sich in Abbildung 5-5 (S. 109). Es wird angenommen, dass interindividuelle Unterschiede in der Akzeptanz in Experimentalbedingung 1 einer Standardnormalverteilung folgen, wobei die Raten wie in Abbildung 5-4 dargestellt einer Probit-Transformation unterzogen werden. Eine Probit-Rate von $\phi = 0$ entspricht dabei beispielsweise einer Rate $\theta = \Phi(0) = 0.5$ und eine Pro-

bit-Rate von $\phi = 1.96$ einer Rate $\theta = \Phi(1.96) = 0.975$. Die Standardnormalverteilung auf der Probit-Skala, $\phi \approx N(0,1)$, entspricht einer Gleichverteilung auf der Ratenskala, $\theta \approx \text{Uniform}(0,1)$. Der Proband i hat formal die Probit-Akzeptanzrate $\phi_i^n \approx N(\mu, 1/\sigma^2)$, welche der Akzeptanzrate $\theta_i^n = \Phi(\phi_i^n)$ entspricht. Die Abweichung der Bedingung 2 zur Bedingung 1 wird für jeden Probanden i aus einer Normalverteilung mit Mittelwert μ_α und Standardabweichung σ_α gezogen. Aus dieser Abweichung sowie der Probit-Akzeptanzrate in Bedingung 1 resultiert additiv die Akzeptanzrate in Bedingung 2 auf der Probit-Skala, sodass $\phi_i^b = \phi_i^n + \alpha_i$. Die Größe des Effekts spiegelt der Parameter $\delta = \mu_\alpha/\sigma_\alpha$ wider. Als Prior für δ wird eine Standardnormalverteilung zugrundegelegt. Als Nullhypothese wird jeweils angenommen, dass es keinen Unterschied zwischen den Bedingungen gibt, d.h. $H_0: \delta = 0$. Diese wird gegen die gerichtete Alternativhypothese $H_+: \delta > 0$ (Es liegt ein Unterschied mit positiver Effektstärke vor) bzw. gegen die ungerichtete Alternativhypothese $H_1: \delta \neq 0$ (Es liegt ein Unterschied zwischen den Bedingungen vor) geprüft. Entsprechend werden die Bayes Factors BF_{10} bzw. BF_{+0} zugunsten der Alternativhypothese berichtet. Als Maße der Effektstärke werden der Median und das zweiseitige (unbegrenzte) 95%-Highest Posterior Density Interval (HDI) von δ berichtet.

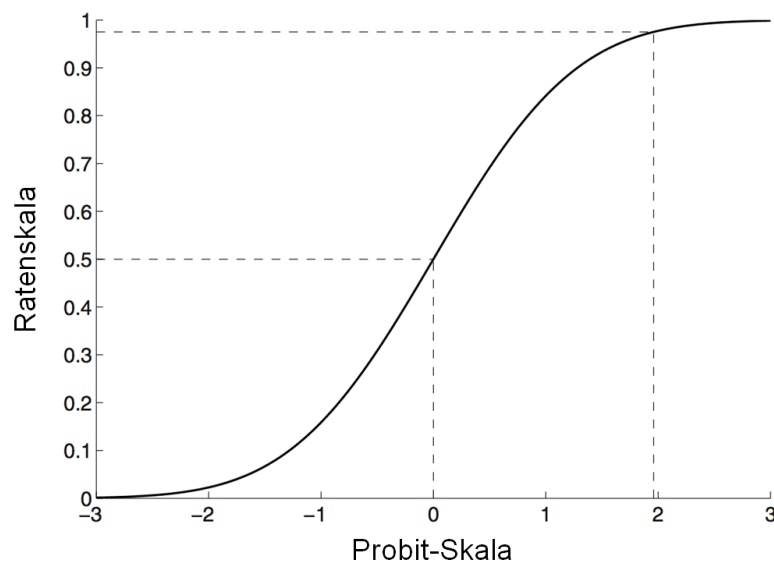


Abbildung 5-4: Probit-Transformation (nach Lee & Wagenmakers, 2013).

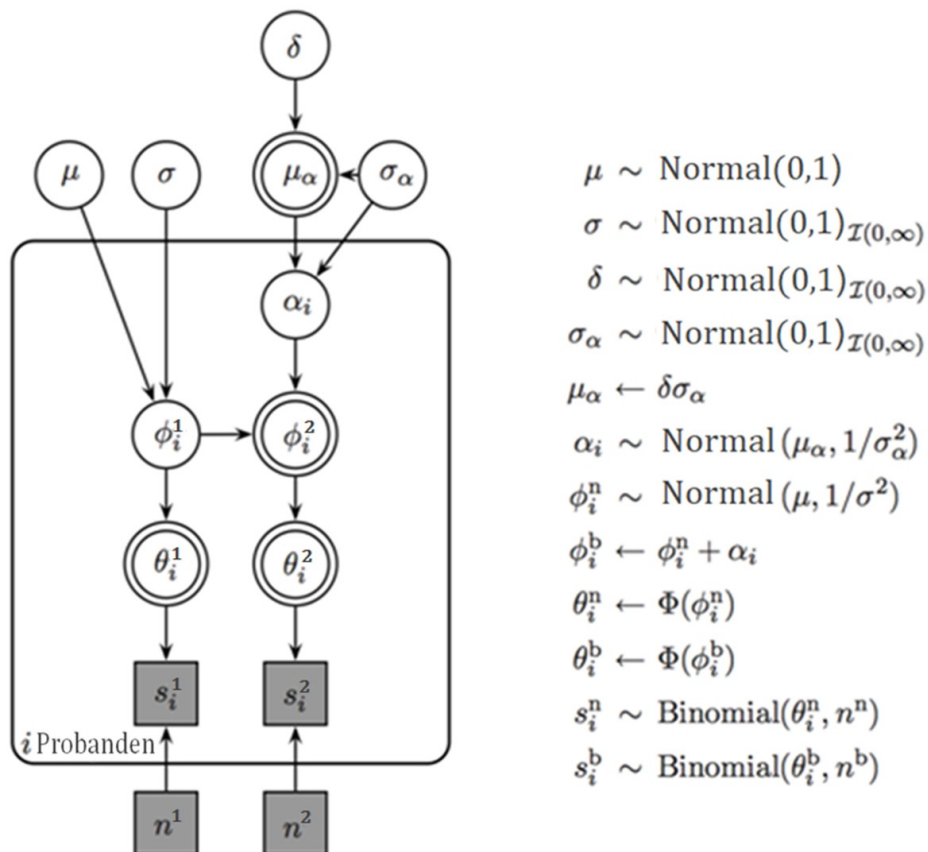


Abbildung 5-5: Graphisches Modell für die Analyse der Akzeptanzraten der Poor Prey in Experiment 1, 2 und 3. Einschränkung von Delta auf den positiven Wertebereich. Für die Analyse der Akzeptanzraten der Rich Prey sowie der Poor Prey in Experiment 4 wird ein analoges Modell ohne Einschränkung des Wertebereichs der Prior von Delta herangezogen. In Anlehnung an Wagenmakers et al. (2010).

Effekt der Encounter Rate der hoch profitablen Ressource: Einen graphischen Überblick über die Ergebnisse bietet Abbildung 5-6. In den Experimenten 1 bis 3 sollten sich die Akzeptanzraten der wenig profitablen Beute aufgrund der Manipulation der *Encounter Rate* der reichhaltigen Beute zwischen den Bedingungen unterscheiden. Im Speziellen wird erwartet, dass die Akzeptanzrate der wenig profitablen Beute in Experimentalbedingung 2 höher ist als in Experimentalbedingung 1. In Experiment 1 wurde die *Encounter Rate* der reichhaltigen Beute über die Suchkosten manipuliert. In Bedingung 1.1 betrug die mittlere Akzeptanzrate der wenig profitablen Beute 0.18 (95% HDI: 0.01 - 0.20), in Bedingung 1.2 dagegen wurde eine Akzeptanzrate von 0.64 (95% HDI: 0.14 - 1.00) beobachtet.

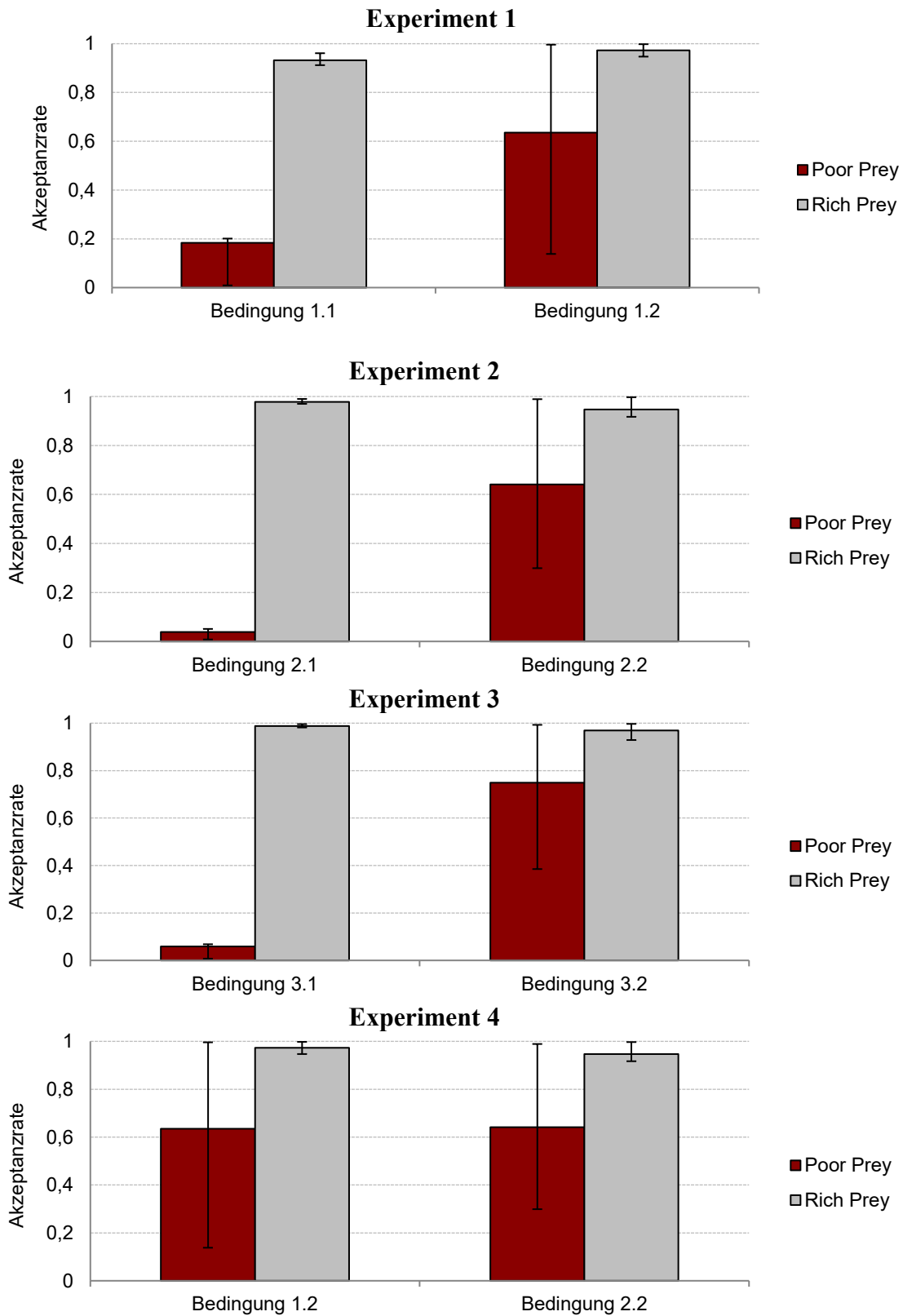


Abbildung 5-6: Überblick über die Ergebnisse der Studie 3 zur Prey Choice mit paarweisem Vergleich der Experimentbedingungen. Dargestellt sind die mittleren Akzeptanzraten der beiden Beutetypen. Fehlerbalken bezeichnen die 95%-Credible Intervals der Posteriori-Verteilungen.

In Experiment 2, in dem die *Encounter Rate* der reichhaltigen Beute über die Variation ihrer relativen Häufigkeit manipuliert wurde, zeigte sich ein Anstieg der mittleren Akzeptanzrate der wenig profitablen Beute von 0.04 (95% *HDI*: 0.01 - 0.05) in Bedingung 2.1 auf 0.64 (95% *HDI*: 0.30 - 0.99) in Bedingung 2.2. In Experiment 3 wurden sowohl die Suchkosten als auch die relative Häufigkeit der reichhaltigen Beute variiert, um eine Reduktion der *Encounter Rate* der reichhaltigen Beute von Bedingung 3.1 zu Bedingung 3.2 zu erzielen. Auch in diesem Fall wurde ein deutlicher Anstieg der mittleren Akzeptanzrate der wenig profitablen Beute beobachtet: In Bedingung 3.1 betrug die mittlere Akzeptanzrate 0.06 (95% *HDI*: 0.01 - 0.07), in Bedingung 3.2 dagegen 0.75 (95% *HDI*: 0.39 - 0.99). In allen drei Experimenten zeigen die Bayes Factors starke Evidenz für die H_1 , dass die wenig profitable Beute häufiger akzeptiert wird, wenn die *Encounter Rate* der reichhaltigen Beute geringer ist. Die Posteriori-Verteilungen der Effektstärken weisen auf starke Effekte hin (Tabelle 5-2, Abbildung 5-7).

Tabelle 5-2: Zusammenfassung der Ergebnisse zur Akzeptanzrate der Poor Prey (Exp. 1-3).

Experiment	Rate _{poor} 1	Rate _{poor} 2	BF ₊₀	δ	95% HDI von δ	
					Lower	Upper
1	0.18	0.64	548.92	1.16	0.54	1.89
2	0.04	0.64	1386.61	1.57	0.87	2.36
3	0.06	0.75	15852.84	1.86	1.09	2.76

Anmerkung. Mittlere Akzeptanzraten der Poor Prey, Bayes Factor zugunsten der Hypothese, dass die Akzeptanzrate höher ist, wenn die *Encounter Rate* der Rich Prey niedriger ist. Bayesianisches Maß der Effektstärke (Median und 95% HDI der Posteriori-Verteilung der Effektstärke).

Effekt der *Encounter Rate* der wenig profitablen Ressource: In Experiment 4 wurde die Akzeptanzrate der wenig profitablen Beute in den Experimentalbedingungen 1.2 und 2.2 verglichen. Hier sollte sich kein Unterschied zwischen den Bedingungen zeigen, da die *Encounter Rate* der wenig profitablen Beute bei konstanter *Encounter Rate* der reichhaltigen Beute keinen Einfluss auf die eigene Akzeptanzrate haben sollte. In beiden Bedingungen wurde eine mittlere Akzeptanzrate der wenig profitablen Beute von 0.64 beobachtet (95% *HDI*: 0.14 - 1.00 bzw. 0.30 - 0.99). Der BF₁₀ von 0.35 zeigt schwache Evidenz für die H_0 , dass kein Unterschied in der Akzeptanzrate der wenig profitablen Beute zwischen den Bedingungen vorliegt (Tabelle 5-3, Abbildung 5-7).

Tabelle 5-3: Zusammenfassung der Ergebnisse zur Akzeptanzrate der Poor Prey (Exp. 4).

Experiment	Rate _{poor} 1	Rate _{poor} 2	BF ₁₀	δ	95% HDI von δ	
					Lower	Upper
4	0.64	0.64	0.35	0.21	-0.25	0.71

Anmerkung. Mittlere Akzeptanzraten der Poor Prey, Bayes Factor zugunsten der Hypothese, dass ein Unterschied in den mittleren Akzeptanzraten vorliegt. Bayesianisches Maß der Effektstärke (Median und 95% HDI der Posteriori-Verteilung der Effektstärke).

Akzeptanz der hoch profitablen Ressource: Die Akzeptanzrate der reichhaltigen Beute sollte sich gemäß den Vorhersagen des *Prey Models* in allen 4 Experimenten nicht zwischen den Bedingungen unterscheiden. In Bedingung 1.1 zeigte sich eine mittlere Akzeptanzrate von 0.93 (95% HDI: 0.91 - 0.96) im Vergleich zu einer mittleren Akzeptanzrate von 0.97 (95% HDI: 0.95 - 1.00) in Bedingung 1.2. In Bedingung 2.1 wurde die reichhaltige Beute zu einem Anteil von 0.98 (95% HDI: 0.97 - 0.99) der Begegnungen akzeptiert, in Bedingung 2.2 zu einem Anteil von 0.95 (95% HDI: 0.92 - 1.00). In Experiment 3 zeigten sich mittleren Akzeptanzraten von 0.99 bzw. 0.97 (95% HDI: 0.98 - 1.00 bzw. 0.93 - 1.00). In den Experimenten 2 und 4 zeigte sich mit Bayes Factors von $BF_{10} = 0.26$ bzw. 0.23 moderate Evidenz für die H_0 , dass kein Unterschied in der Akzeptanzrate vorliegt. In Experiment 3 wurde schwache Evidenz für die Gültigkeit der H_0 gefunden. In Experiment 1 dagegen zeigte sich starke Evidenz für die H_1 , dass ein Unterschied in der Akzeptanzrate der reichhaltigen Beute zwischen den Bedingungen vorliegt (Tabelle 5-4, Abbildung 5-8).

Tabelle 5-4: Zusammenfassung der Ergebnisse zur Akzeptanzrate der Rich Prey.

Experiment	Rate _{rich} 1	Rate _{rich} 2	BF ₁₀	δ	95% HDI von δ	
					Lower	Upper
1	0.93	0.97	131.12	1.42	0.52	4.08
2	0.98	0.95	0.26	-0.19	-1.35	0.52
3	0.99	0.97	0.62	-0.72	-3.94	0.33
4	0.97	0.95	0.23	-0.06	-0.98	0.62

Anmerkung. Mittlere Akzeptanzraten der Rich Prey, Bayes Factor zugunsten der Hypothese, dass ein Unterschied in den mittleren Akzeptanzraten vorliegt. Bayesianisches Maß der Effektstärke (Median und 95% HDI der Posteriori-Verteilung der Effektstärke).

Effektstärken (zweiseitige Analyse) – Poor Prey

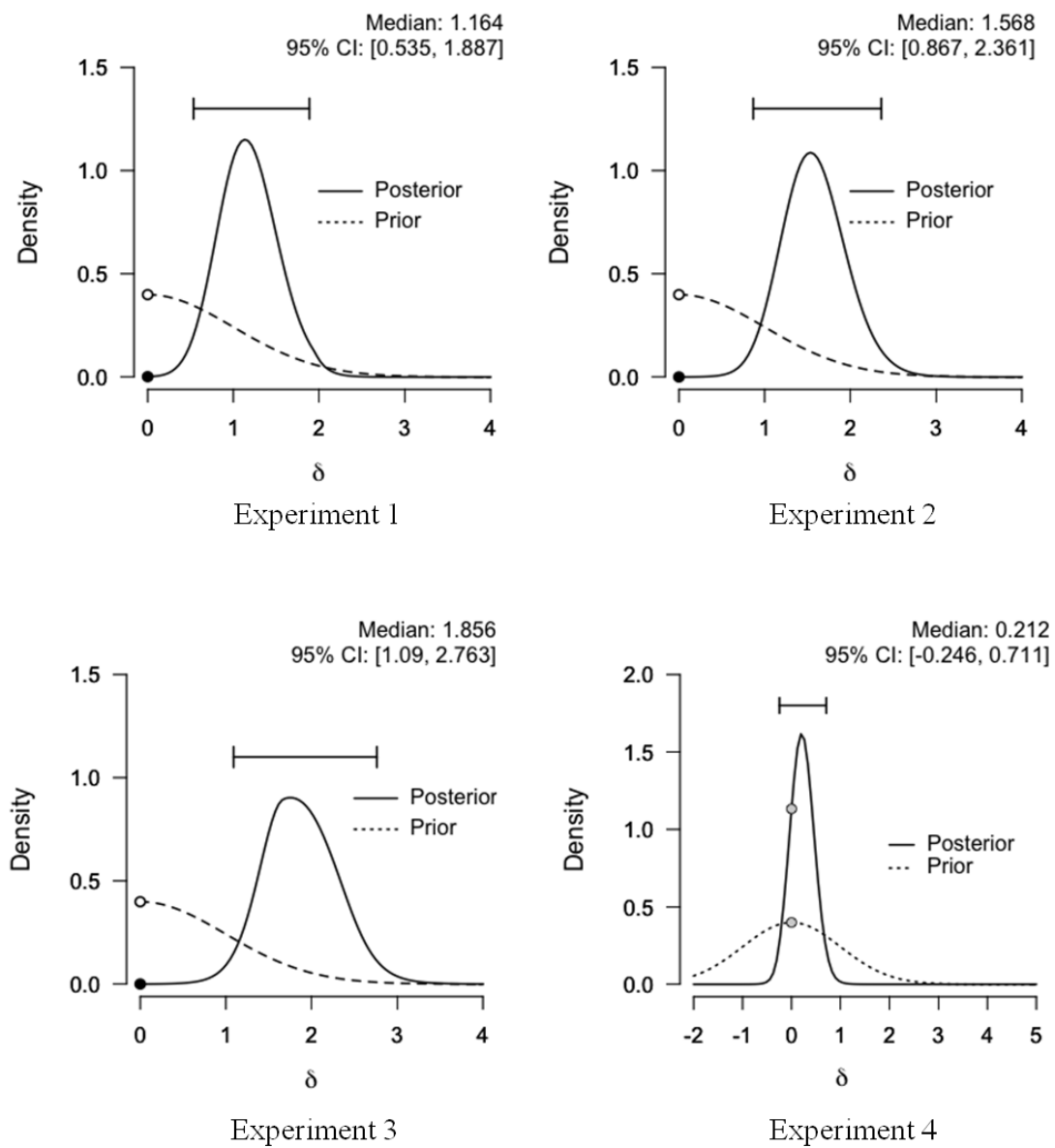


Abbildung 5-7: Effektstärken für den Vergleich der Akzeptanzraten der Poor Prey je Experiment. Median und 95% HDI der Posteriori-Verteilungen.

Effektstärken (zweiseitige Analyse) – Rich Prey

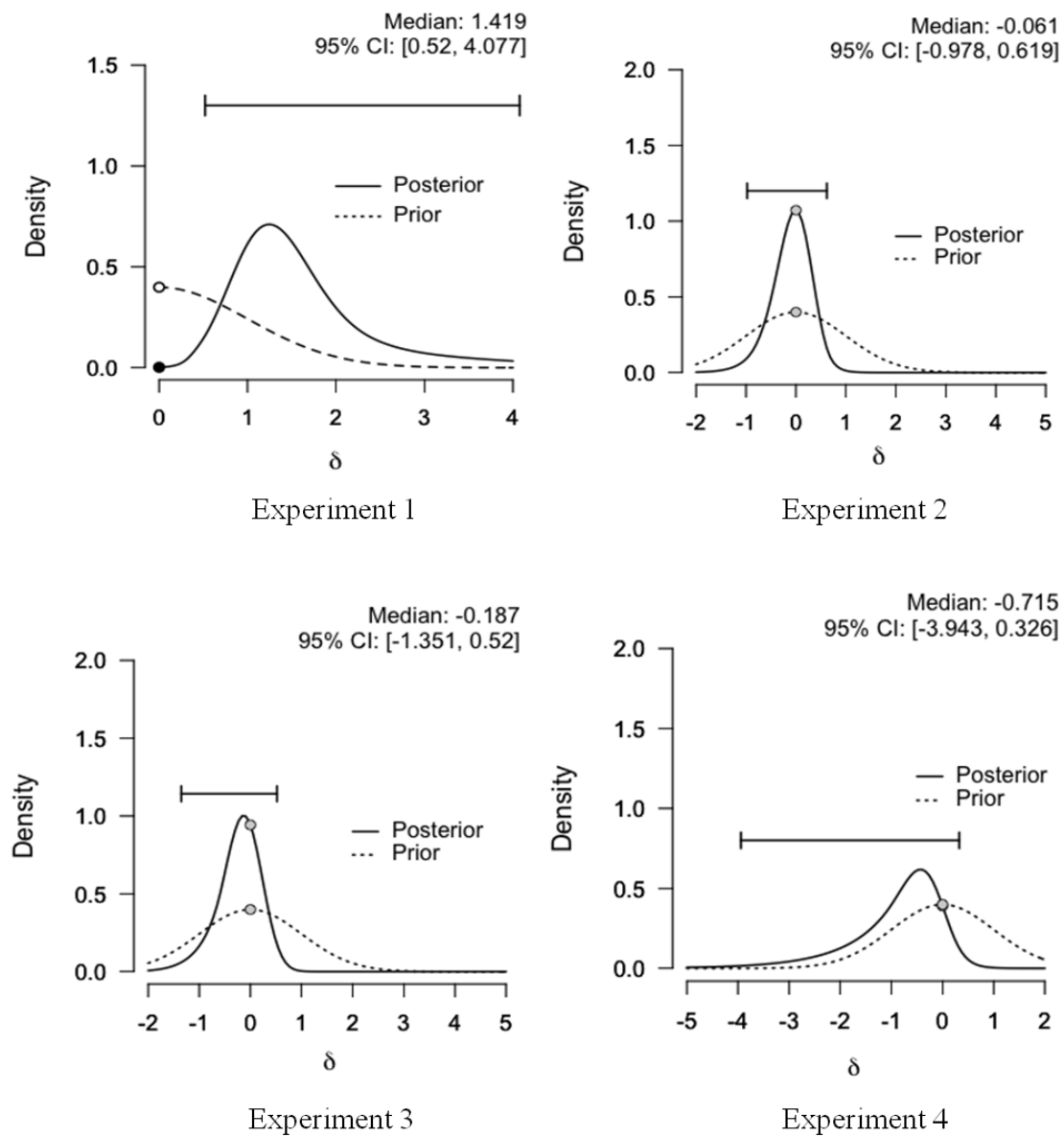


Abbildung 5-8: Effektstärken für den Vergleich der Akzeptanzraten der Rich Prey je Experiment. Median und 95% HDI der Posteriori-Verteilungen.

Prüfung der quantitativen Vorhersagen: Ausgehend vom *Prey Model* wird erwartet, dass die Probanden eine optimale Entscheidungsstrategie anwenden, um ihre Ertragsrate langfristig zu maximieren. Im Sinne der Alles-oder-Nichts-Regel sollte die Akzeptanzrate der reichhaltigen Beute stets gleich 1 und die Akzeptanzrate der wenig profitablen Beute abhängig von der jeweiligen Umgebung entweder gleich 0 (*Specialist Behavior*) oder gleich 1 (*Generalist Behavior*) sein (siehe Tabelle 5-1). Um die beobachteten Akzeptanzraten mit den vorhergesagten Raten von 0 bzw. 1 zu vergleichen, wird die *HDI+ROPE-Methode* (Kruschke & Liddell, 2018b; Kruschke & Liddell, 2018a) angewandt. Werte im Bereich von 0.9 bis 1 werden dabei als praktisch äquivalent zu einer Akzeptanzrate von 1 betrachtet, Werte im Bereich von 0 bis 0.1 als praktisch äquivalent zu einer Akzeptanzrate von 0. Liegt das 95%-Credible Interval der Posteriori-Verteilung vollständig außerhalb des entsprechenden *ROPE*-Intervalls, so wird die Gleichheitsannahme verworfen. Liegt das 95%-Credible Interval der Posteriori-Verteilung vollständig innerhalb des entsprechenden *ROPE*-Intervalls, so wird die Gleichheitsannahme unter praktischen Gesichtspunkten beibehalten. Andernfalls wird das Ergebnis als nicht eindeutig beurteilt.

Tabelle 5-5: Vergleich der 95%-Credible Intervals mit den vorab spezifizierten ROPEs.

Bedingung	Beutetyp	Optimum	Mean	95% HDI von θ		Within ROPE
				lower	upper	
1.1	poor	0	0.18	0.01	0.20	?
1.2	poor	1	0.64	0.14	0.10	?
2.1	poor	0	0.04	0.01	0.05	✓
2.2	poor	1	0.64	0.30	0.99	?
3.1	poor	0	0.06	0.01	0.07	✓
3.2	poor	1	0.75	0.39	0.99	?
1.1	rich	1	0.93	0.91	0.96	✓
1.2	rich	1	0.97	0.95	1.00	✓
2.1	rich	1	0.98	0.97	0.99	✓
2.2	rich	1	0.95	0.92	1.00	✓
3.1	rich	1	0.99	0.98	1.00	✓
3.2	rich	1	0.97	0.93	1.00	✓

Anmerkung. ✓ vollständig innerhalb, - vollständig außerhalb, ? teilweise außerhalb

Wie in Tabelle 5-5 ersichtlich liegen die beobachteten mittleren Akzeptanzraten der reichhaltigen Beute in allen Experimentalbedingungen sehr nahe bei 1. Die 95%-HDI_s liegen alle vollständig innerhalb des vorab definierten ROPEs, sodass für die reichhaltige Beute von Akzeptanzraten ausgegangen wird, die praktisch äquivalent mit 1 sind. Bei der wenig profitablen Beute zeigt sich ein weniger klares Bild. Bei den Experimentalbedingungen, in denen für die wenig profitable

Beute Akzeptanzraten von 0 erwartet wurden, liegen zwei von drei der 95%-*HDI*s vollständig innerhalb des definierten *ROPE*s, sodass in diesen beiden Fällen von praktischer Äquivalenz mit 0 ausgegangen wird. In der dritten Bedingung ebenso wie in den drei Bedingungen mit erwarteten Akzeptanzraten der wenig profitablen Beute von 1 liegen die 95%-*HDI*s teilweise außerhalb des *ROPE*s. In diesen Fällen ist das Ergebnis als nicht eindeutig zu beurteilen.

5.2.2.3 Diskussion

Ziel von Studie 3 war es zu prüfen, ob das klassische *Prey Model* auf abstraktes menschliches Entscheidungsverhalten anwendbar ist. Dazu wurde ein abstraktes Foraging-Paradigma entwickelt, in dem die Probanden sequenziell auf virtuelle Beute treffen und entscheiden müssen, ob sie diese akzeptieren oder ignorieren, um ihre Ertragsrate langfristig zu maximieren. In vier Experimenten wurden die *Encounter Rates* einer hoch profitablen und einer wenig profitablen Ressource variiert und der Effekt auf die Akzeptanzraten beider Beutetypen untersucht. Das beobachtete Entscheidungsverhalten war sowohl qualitativ als auch größtenteils quantitativ in Übereinstimmung mit den Vorhersagen des *Prey Models*. So wurde die wenig profitable Beute im Sinne des *Prey Models* häufiger akzeptiert, wenn die *Encounter Rate* der reichhaltigen Beute abnahm. Dies war unabhängig davon zu beobachten, ob die *Encounter Rate* der reichhaltigen Beute über die Suchkosten (Experiment 1), die relative Häufigkeit der reichhaltigen Beute (Experiment 2) oder eine Kombination von beiden Faktoren (Experiment 3) manipuliert wurde. Die Akzeptanzrate der wenig profitablen Beute war zudem, wie vom *Prey Model* vorhergesagt, unabhängig davon, ob deren *Encounter Rate* niedrig oder hoch war. Die Akzeptanzraten der reichhaltigen Beute wiesen in drei von vier Experimenten keine substanziellen Unterschiede zwischen den Experimentalbedingungen auf. Der in Experiment 1 gefundene, geringfügige Unterschied lässt sich mit hoher Wahrscheinlichkeit darauf zurückführen, dass in diesem Experiment aufgrund der geringen Suchkosten sehr häufig Beute angetroffen wurde und es dadurch häufiger zu einer unbeabsichtigten Ablehnung der reichhaltigen Beute kam. Wie vom *Prey Model* vorhergesagt, wurde die reichhaltige Beute stets (d.h. im Rahmen einer gewissen Fehlerrate menschlichen Verhaltens) akzeptiert. Die mittleren Akzeptanzraten der wenig profitablen Beute bewegten sich je nach Experimentalbedingung zwischen 0 und 0.1 bzw. zwischen 0.8 und 0.9. Damit zeigten sich entgegen der Alles-oder-Nichts-Regel partielle Präferenzen in dem Sinne, dass die wenig profitable Beute partiell auch dann akzeptiert wurde, wenn sie ignoriert werden sollte bzw. abgelehnt wurde, wenn sie akzeptiert werden sollte.

Diese Ergebnisse stehen in Einklang mit den Befunden aus der Verhaltensökologie. In einem Review von Stephens and Krebs (1986) zeigten 70% der Studien eine quantitative oder zumindest qualitative Übereinstimmung mit den Vorhersagen des *Prey Models*, während nur in 12.5% der Studien die Befunde in Widerspruch zum *Prey Model* standen. Die Alles-oder-Nichts-Regel wurde jedoch quantitativ nie völlig gestützt. Stattdessen wurden häufig partielle Präferenzen beobachtet. Ein aktuellerer Review von 134 Studien (Sih & Christensen, 2001) weist vergleichbare Resultate aus. Mögliche Ursachen für die häufig gefundenen partiellen Präferenzen wurden in der Tier-

forschung bereits vielfach diskutiert. So argumentieren Stephens and Krebs (1986), dass die in der Alles-oder-Nichts-Regel angenommene Stufenfunktion der Akzeptanzrate gleichbedeutend ist mit der Annahme einer Null-Varianz in der Akzeptanzschwelle (Abbildung 5-9a). Dies ist in biologischen Kontexten jedoch unrealistisch. Unter natürlichen Bedingungen kann die Akzeptanzschwelle z.B. aufgrund von Diskriminationsfehlern, Lernen, inhärenter Varianz, längeren Pechsträhnen ohne Begegnung mit Beutetieren oder das gleichzeitige Antreffen mehrerer Beutetiere variieren (Krebs & McCleery, 1984). Realistischer ist es darum, von einer sigmoiden Beziehung zwischen der *Encounter Rate* der reichhaltigen Ressource und der Akzeptanzrate der wenig profitablen Ressource auszugehen (Abbildung 5-9b) (Stephens & Krebs, 1986; Box 2.3). Eine derartige Verteilung würde partielle Präferenzen implizieren, die umso höher sind, je mehr sich die *Encounter Rate* der reichhaltigen Ressource der Akzeptanzschwelle annähert.

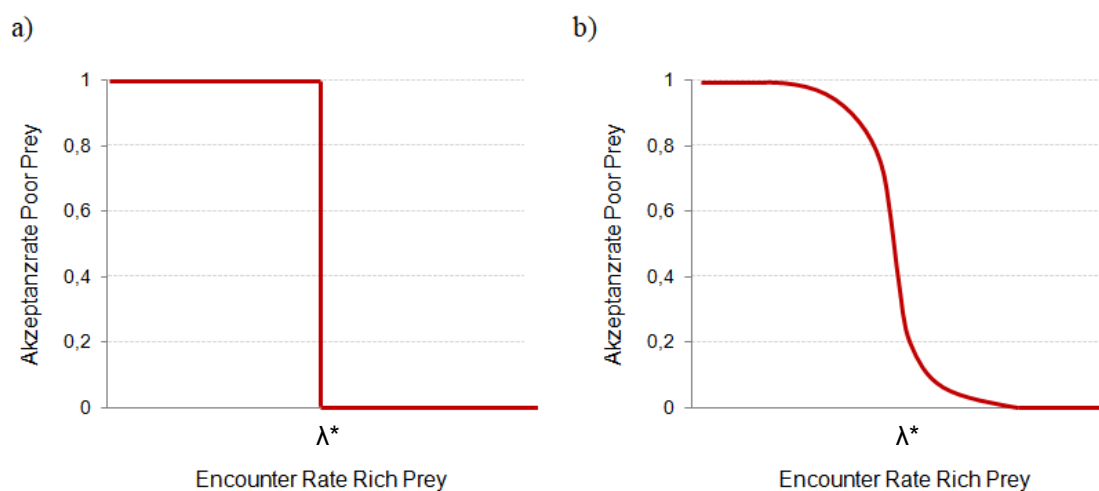


Abbildung 5-9: Der Unterschied zwischen absoluter und partieller Präferenz (in Anlehnung an Stephens & Krebs, 1986, Box 2.3). Auf der x-Achse ist die Encounter Rate mit der reichhaltigen Ressource dargestellt, auf der y-Achse die Akzeptanzrate der wenig profitablen Ressource. (a) Absolute Präferenz: Die Alles-oder-Nichts-Regel des *Prey Models* sagt vorher, dass die wenig profitable Ressource akzeptiert werden sollte, wenn die *Encounter Rate* mit der reichhaltigen Ressource kleiner ist als ein Schwellwert λ^* , und abgelehnt werden sollte, wenn die *Encounter Rate* mit der reichhaltigen Ressource größer ist als der Schwellwert λ^* . (b) Partielle Präferenz: Wird eine Varianz des Schwellwerts λ^* angenommen, so werden partielle Präferenzen in Form einer glatten, sigmoiden Verteilung erwartet.

5.2.3 Zusammenfassung und Limitationen

Die vorliegende Studie ist nach unserem Kenntnisstand die erste, die die Gültigkeit des *Prey Models* in abstrakten Entscheidungssituationen am Menschen experimentell prüft. Das beobachtete Entscheidungsverhalten war sowohl qualitativ als auch in weiten Teilen quantitativ in Übereinstimmung mit den Vorhersagen des *Prey Models*. Die Befunde sind vielversprechend, doch es besteht noch ein großer Bedarf an weiterführender Forschung, um die Belastbarkeit und die Generalisierbarkeit der Befunde zu prüfen. Um eine möglichst hohe Vorhersagbarkeit der Umgebung zu schaffen, war die Entscheidungssituation in der vorliegenden Studie stark kontrolliert. So gab

es u.a. keine Varianz in den Suchkosten, sodass das Antreffen der Beute in konstanten Abständen erfolgte. In weiterführenden Studien sollten sukzessive weitere Freiheitsgrade ergänzt werden. So könnte z.B. das Zeitintervall zwischen dem Antreffen zweier Ressourcen variabel gestaltet werden. Zudem wurden in der vorliegenden Studie die Experimentalparameter bewusst so gewählt, dass eine deutliche Distanz zur Akzeptanzschwelle gegeben war. In zukünftigen Forschungsarbeiten könnte man Parameter über die gesamte Spannweite wählen und prüfen, inwieweit sich eine sigmoide Verteilung der Akzeptanzraten zeigt. Um eine Generalisierbarkeit der gefundenen Effekte zu prüfen, sollten zukünftig auch Situationen mit mehr als zwei Beutetypen sowie andere Formen der Operationalisierung untersucht werden. Schließlich steht auch die Analyse und empirische Prüfung zugrundeliegender behavioraler Mechanismen noch aus. Einen Ausgangspunkt hierfür könnte beispielsweise das *RED-Modell* (*Recent Experience-Driven Behaviour*; Zhang & Hui, 2014) darstellen. Das *RED-Modell* geht von einer einfachen heuristischen Entscheidungsregel aus, die lediglich auf den letzten Erfahrungen der Nahrungsaufnahme und dem Vermeiden von Hunger basiert. Mit dieser Entscheidungsregel kann nicht nur eine Ertragsrate nahe der, die aus dem *Prey Model* resultiert, erzielt werden, sondern sie ermöglicht auch die flexible und schnelle Anpassung des Verhaltens bei Veränderungen der Umgebung (Zhang & Hui, 2014). Auch die häufig beobachteten partiellen Präferenzen lassen sich im Rahmen des *RED-Modells* abbilden. Die Autoren schlagen zudem verschiedene Ansätze vor, wie natürliche Selektion die Ausprägung einer derartigen Entscheidungsregel begünstigt haben könnte.

6 Zusammenfassung und Diskussion

Ziel der Dissertation war es, die Anwendbarkeit mathematischer Modelle optimaler Entscheidungen aus der Verhaltensökologie in der kognitiven Psychologie zu untersuchen. Gemäß der Hypothese der kognitiven Modularität (Barkow et al., 1992) ist zu erwarten, dass diejenigen Mechanismen, die ursprünglich im Kontext der Nahrungssuche durch natürliche Selektion optimiert wurden, auch heute noch menschliches Verhalten leiten. So sollten menschliche Entscheidungen nicht nur, wenn sie der Nahrungssuche besonders ähnlich sind, sondern generell in allen Situationen, in denen Gewinn (z.B. monetär, ideell, in Form sozialer Anerkennung) akkumuliert wird, durch biologische Optimalitätsmodelle beschreibbar sein. Doch obwohl ein Transfer naheliegt und die *Optimal Foraging Theory* in der Verhaltensökologie äußerst erfolgreich zur Vorhersage und Beschreibung tierischen Verhaltens angewandt wird (Stephens et al., 2007; Stephens & Krebs, 1986), gibt es bislang nur wenige experimentelle Studien, die Optimal Foraging Models auf das menschliche Entscheidungsverhalten anwenden. Zudem basieren viele der existierenden Studien zum Grenzertragstheorem auf Suchparadigmen und betrachten eine Form entweder der internalen Suche im Gedächtnis (Hills et al., 2012) oder der externalen visuellen Suche (z.B. Cain et al., 2012; Ehinger & Wolfe, 2016; Wolfe, 2013). Dies impliziert zwei methodische Probleme: (1) Ertragskurven, die aus Suchparadigmen resultieren, sind probabilistisch und damit nicht geeignet, um die Vorhersagen des Grenzertragstheorems zu prüfen, welches für deterministische Situationen formuliert wurde. (2) Ertragskurven aus Suchparadigmen weisen gewöhnlich interpersonelle Unterschiede auf, insbesondere hinsichtlich der Suchgeschwindigkeit. Die individuell optimalen Entscheidungsstrategien lassen sich daher meist nicht a priori berechnen, sondern müssen post hoc angenähert werden. Daher wurden im Rahmen dieser Dissertation experimentelle Foraging-Paradigmen entwickelt, die keine Suchkomponente enthalten und es erlauben, die optimale Entscheidungsstrategie a priori explizit zu berechnen. Anhand der entwickelten virtuellen Foraging-Paradigmen wurde in mehreren Studien experimentell geprüft, ob und inwieweit die Vorhersagen aus zwei zentralen Modellen der *Optimal Foraging Theory* - dem klassischen *Patch Exploitation Model* (Charnov, 1976) und dem klassischen *Prey Choice Model* (Charnov & Orians, 1973) - in abstrakten menschlichen Entscheidungssituationen gültig sind. Weiterhin wurden in drei Studien die Rolle von Lernen und Reaktion auf Veränderung in variablen Foraging-Umgebungen sowie der Effekt von korrektivem Feedback auf die Optimierung der Entscheidungsstrategie untersucht. Dabei wurden auch mögliche proximate Mechanismen bzw. Entscheidungsregeln diskutiert, die in diesem Zusammenhang zur Anwendung kommen könnten. Im Folgenden werden die zentralen Befunde der Dissertation zusammengefasst und in Hinblick auf die eingangs formulierten Forschungsfragen diskutiert.

Lässt sich menschliches Entscheidungsverhalten durch die klassischen Modelle der Optimal Foraging Theory beschreiben?

Im Rahmen dieser Dissertation wurden in mehreren Studien sowohl die qualitativen als auch die quantitativen Vorhersagen des klassischen *Patch Models* (Studie 1.1 - 1.3) sowie des *Prey Models* (Studie 3) geprüft. Es konnte gezeigt werden, dass das menschliche Entscheidungsverhalten wie vom *Patch Model* vorhergesagt zum einen abhängig ist von der zeitlichen Verfügbarkeit potenzieller Alternativen (Reisezeit bzw. Reisekosten) und zum anderen von der Qualität der Patches. Dies ist kongruent mit einer Vielzahl verhaltensökologischer Studien, in denen gefunden wurde, dass die Verweildauer von Tieren bei der Nahrungssuche sowohl mit der Patch Qualität als auch der mittleren Reisezeit korreliert (Review in Nonacs, 2001; Stephens & Krebs, 1986). Entgegen der quantitativen Vorhersagen des *Patch Models* wurden jedoch nahezu durchgängig Abweichungen von der optimalen Entscheidungsstrategie beobachtet in der Form, dass die Probanden eine längere Verweildauer wählten als optimal zur Maximierung der Ertragsrate. Diese blieben auch bei korrektivem Feedback bestehen, bewegten sich aber stets in einer Größenordnung, die langfristig nur geringfügige Ertragseinbußen nach sich zog. Daneben zeigten sich auch Effekte einer suboptimalen Anpassung des Entscheidungsverhaltens in Reaktion auf die Variation der Reisezeit zwischen Durchgängen. Wie in vielen verhaltensökologischen Studien gefunden (siehe z.B. Nonacs, 2001; Stephens & Krebs, 1986), scheinen Menschen ihre Entscheidungsstrategie offenbar zwar adaptiv an die Merkmale der Entscheidungssituation anzupassen, jedoch nicht in einer gemäß dem Grenzertragstheorem quantitativ optimalen Weise. Verschiedene Erklärungsansätze für die Beobachtung von Abweichungen von der optimalen Entscheidungsstrategie – die spezifische experimentelle Operationalisierung, *State-dependent Behavior* (Nonacs, 2001) und die Anwendung von Entscheidungsregeln mit kürzerem Zeithorizont (Cuthill et al., 1990; Kacelnik & Todd, 1992) – lassen sich in diesem Zusammenhang diskutieren.

Die Gültigkeit des *Prey Models* wurde nach unserem Kenntnisstand in dieser Arbeit erstmalig in einer abstrakten Entscheidungssituation am Menschen experimentell geprüft. Das beobachtete Entscheidungsverhalten war sowohl qualitativ als auch in weiten Teilen quantitativ in Übereinstimmung mit den Vorhersagen des *Prey Models*. So zeigte sich ein starker Einfluss der *Encounter Rate* der reichhaltigen Ressource auf die Entscheidungsstrategie. Dieser wurde unabhängig davon beobachtet, ob die *Encounter Rate* der reichhaltigen Ressource über die Suchkosten, die relative Häufigkeit der reichhaltigen Beute oder eine Kombination beider Faktoren manipuliert wurde. Im Sinne des *Prey Models* gab es keinen Effekt der *Encounter Rate* der wenig profitablen Ressource auf die Entscheidungsstrategie. Die quantitative Vorhersage, dass Ressourcen eines bestimmten Typs entweder stets akzeptiert oder stets abgelehnt werden (*Alles-oder-nichts-Regel*), wurde - wie auch in vielen verhaltensökologischen Studien (siehe z.B. Sih & Christensen, 2001; Stephens & Krebs, 1986) - nicht vollumfänglich gestützt. So zeigten sich partielle Präferenzen in dem Sinne, dass die wenig profitable Ressource partiell auch dann akzeptiert wurde, wenn sie ignoriert werden sollte bzw. abgelehnt wurde, wenn sie akzeptiert werden sollte. Dies kann ein Indikator dafür sein, dass die Akzeptanzraten der weniger profitablen Ressourcen nicht einer

strikten Stufenfunktion folgen wie es im klassischen *Prey Model* angenommen wird, sondern dass stattdessen eine sigmoide Beziehung zwischen *Encounter Rate* und Akzeptanzrate vorliegt (Stephens & Krebs, 1986), wobei sich die Akzeptanz umso mehr den Werten 0 bzw. 1 annähert, je größer die Distanz zur Akzeptanzschwelle ist.

Zusammenfassend lässt sich ausgehend von den Befunden dieser Dissertation festhalten, dass das *Patch Model* sowie das *Prey Model* durchaus Potenzial in Hinblick auf die Beschreibung und Vorhersage von menschlichem Entscheidungsverhalten besitzen. Obwohl die Modelle der Optimal Foraging Theory insbesondere in Hinblick auf die Komplexität vieler komputationaler Modelle der Neurowissenschaften vergleichsweise simpel anmuten, sind mit ihnen dennoch - zumindest in diesen experimentellen Szenarien - valide Vorhersagen menschlichen Verhaltens möglich. Damit eröffnet die Optimal Foraging Theory neue Perspektiven in der Entscheidungsforschung, insbesondere in Hinblick auf die *ultimate* Frage, *warum* menschliche Entscheidungen so getroffen werden wie wir es beobachten und nicht anders (Bischof, 1998; Mayr, 1961; Scott-Phillips et al., 2011; Tinbergen, 1963). Nichtsdestotrotz steht die Forschung hier noch am Anfang. Weiterführende Studien unter Berücksichtigung verschiedener Entscheidungssituationen mit mehr Freiheitsgraden und anderen Operationalisierungen sowie weiteren Modellen der Optimal Foraging Theory sind hier anzustreben, um eine Replizierbarkeit und Generalisierbarkeit der in dieser Arbeit gefundenen Effekte zu prüfen. Von besonderem Interesse sind hierbei insbesondere das *Potential Value Theorem* (McNamara, 1982; Olsson & Brown, 2006), eine probabilistische Erweiterung des Grenzertragstheorems, sowie *Dynamic State Variable Models* (Clark & Mangel, 2000; Nonacs, 2001). In diesen wird das Entscheidungsverhalten als zustandsabhängige Reaktion auf physiologische Parameter, Reisekosten, Prädationsrisiko und Beutedichte in Hinblick auf verschiedene Fitness-Ziele modelliert (Nonacs, 2001). Die optimale Entscheidung ist zu jedem Zeitpunkt von der aktuellen Kombination aus Zustand und Handlungsoptionen abhängig. Das *Potential Value Theorem* und *Dynamic State Variable Models* erlauben die Ermittlung optimaler Entscheidungsstrategien in Szenarien, die flexibler und in natürlichen Umgebungen realistischer sind als solche, die durch das Grenzertragstheorem beschreibbar sind.

Welche Rolle spielen Lernen und die Anpassung des Verhaltens in Reaktion auf Veränderungen?

Im Rahmen von zwei Studien wurde untersucht, welchen Effekt sich verändernde Umgebungen auf das Verhalten bei sequenziellen Entscheidungen haben. Während die Probanden in der ersten Studie (Studie 2.1), in der sich eine kurze und eine lange Reisezeit zufällig abwechselten, eine an der mittleren Reisezeit orientierte und damit optimale Entscheidungsstrategie (*Averaging*) wählten, wurde in der zweiten Studie (Studie 2.2), in der die Reisezeiten aus verschiedenen Verteilungen mit identischem Mittelwert gezogen wurden, ein Einfluss der Reisezeithistorie auf die Entscheidungsstrategie beobachtet, der umso ausgeprägter war, je stärker die Reisezeiten variierten und je aktueller eine erlebte Reisezeit war. Dies deutet darauf hin, dass in diesem Szenario ein *Tracking* der Historie sowie eine kontinuierliche Anpassung des Entscheidungsverhaltens statt-

fanden. Dennoch wurden auch hier Strategien gewählt, die langfristig nur geringfügige Leistungseinbußen im Vergleich zum *Averaging* nach sich zogen. Insgesamt legen die Befunde nahe, dass ein *Tracking* der Historie stattfindet, das Informationen über einen längeren Zeitraum integriert, sodass Entscheidungsstrategien realisiert werden können, die die mittlere Ertragsrate langfristig annähernd maximieren. Eine Integration von Information über einen längeren Zeitraum ist auch kongruent mit den Befunden der ersten Studie: Bei zufälligem Wechsel zweier Reisezeiten würde eine Integration von Information zur Schätzung der mittleren Reisezeit der Umgebung zu einem Ergebnis nahe der tatsächlichen mittleren Reisezeit der Umgebung führen, sofern die Zeitspanne der Integration über den aktuellen Patch-Zyklus hinausgeht. Damit könnte auch eine zugrundeliegende Strategie des *Trackings* der Veränderung zu einem Verhalten des *Averagings* führen wie in Studie 2.1 beobachtet.

Ebenfalls betrachtet wurde die Frage, ob Entscheidungsstrategien im Rahmen sequenzieller Entscheidungen durch korrektives Feedback optimiert werden können (Studie 2.3). Da nahrungssuchende Tiere ihre Leistung jederzeit anhand ihres körperlichen Zustands und Wohlbefindens (Hunger bzw. Sättigung, körperliche Schwäche bzw. Fitness) evaluieren können, scheint diese Annahme plausibel. Aus den Befunden der durchgeführten Studie wird jedoch deutlich, dass korrektives Feedback – zumindest in dem betrachteten experimentellen Paradigma – nur bedingt zu einer Optimierung der Entscheidungsstrategie führt. Die Annahme, dass durch die Darbietung von korrektivem Feedback das Erlernen relevanter Parameter der Entscheidungssituation gefördert wird, sodass dieses Wissen auch für vergleichbare, neue Situationen angewandt werden kann, konnte in diesem experimentellen Setting nicht gestützt werden. Weiterführende Studien unter Verwendung anderer experimenteller Paradigmen und unterschiedlicher Formen von Feedback sind erforderlich, um die Frage konklusiv zu beantworten.

Da die meisten Umgebungen sowohl zyklischen als auch unvorhersehbaren Veränderungen unterworfen sind, ist es für die Nahrungssuche essenziell Charakteristika der Umgebung zu erlernen, Wissen zu aktualisieren und Gelerntes anzuwenden. Insofern scheint es nicht überraschend, dass anders als in klassischen Foraging-Modellen angenommen, in der vorliegenden Arbeit - ebenso wie in vielen verhaltensökologischen Studien (z.B. Cuthill et al., 1994; Cuthill et al., 1990; Hayden et al., 2011; Kacelnik & Todd, 1992) und auch in einigen der wenigen kognitionspsychologischen Studien (z.B. Fougine et al., 2016; Zhang et al., 2015) - eine Anpassung des Verhaltens in Reaktion auf Veränderungen der Umgebung gefunden wurde. Ansätze dazu, wie vergangene und aktuelle Information integriert wird, liefern u.a. die Theorie der begrenzten Gedächtnisspanne (Cuthill et al., 1990) oder die Annahme eines Bayesianischen Updates (McNamara et al., 2006).

Über welche proximatzen Mechanismen wird die Entscheidung getroffen?

Die klassischen Optimal Foraging Modelle und darunter auch das *Patch Model* sowie das *Prey Model* beantworten die *ultimate* Frage nach dem Ziel bestimmter Verhaltensmuster, indem sie von einer Maximierung der Ertragsrate bzw. der Maximierung der Überlebenswahrscheinlichkeit ausgehen. Die *proximate* Frage, wie Organismen derartige Verhaltensmuster mechanistisch umset-

zen, bleibt in den klassischen Foraging-Modellen jedoch offen. Viele Verhaltensmuster sowohl beim Menschen als auch im Tierreich lassen sich durch einfache algorithmische Prozessmodelle (Heuristiken) beschreiben. Durch den Einsatz von Heuristiken ist es in einer Vielzahl von Situationen möglich, gute Ergebnisse bei geringem Aufwand kognitiver Ressourcen zu erzielen (Gigerenzer et al., 1999; Gigerenzer, 2000). Dennoch ist nicht grundlegend davon auszugehen, dass Organismen einfache Daumen-Regeln anwenden, um eine Annäherung an die optimale Lösung von Entscheidungsproblemen im Kontext der Nahrungssuche zu erreichen, sondern vielmehr ist anzunehmen, dass komplexe und hochentwickelte Mechanismen zum Einsatz kommen, die auf spezifischen sensorischen, neuronalen, endokrinen und kognitiven Strukturen basieren (Stephens, 2007). Verschiedene mechanistische Ansätze wurden in der Verhaltensökologie bereits vorgeschlagen (z.B. im Patch-Kontext Hypothese der begrenzten Gedächtnisspanne (Cuthill et al., 1990), Future Discounting-Modelle (z.B. Kagel et al., 1986), Linear-Operator-Modelle (Review in Kacelnik et al., 1986) und im Prey-Kontext das RED-Modell (Zhang & Hui, 2014)) und teilweise in Tierstudien empirisch untersucht. Besonders vielversprechend erscheint ausgehend von den Befunden der im Rahmen dieser Dissertation durchgeführten Studien das Prinzip des Bayesianischen Updates (McNamara et al., 2006). Hierbei wird angenommen, dass das Entscheidungsverhalten von a priori-Erwartungen (*Priors*) abhängig ist, die anhand von aktueller Information kontinuierlich aktualisiert werden. Der zentrale Unterschied zu klassischen Optimal Foraging Modellen besteht somit darin, dass von einer variablen – und nicht fixen – mentalen Repräsentation der Umgebungsparameter ausgegangen wird, die sich im Zuge der individuellen Erfahrung verändern kann.

Eine direkte Prüfung des bayesianischen Ansatzes gegenüber alternativen Theorien stellt große Herausforderungen an die experimentelle Umsetzung (vgl. McNamara et al., 2006). Nichtsdestotrotz konnte mathematisch gezeigt werden, dass eine Bayesianische Ableitung sensorischer Stimulus-Eigenschaften wie beispielsweise der Größe von Objekten auf neuronaler Ebene auf überraschend einfache Weise erfolgen kann (siehe Bogacz, 2017). Zudem finden sich in neurowissenschaftlichen Studien (vgl. Aston-Jones & Cohen, 2005) auch Indizien, dass Ertragsraten neuronal abgebildet werden können. Die *Adaptive Gain Theory* (Aston-Jones & Cohen, 2005) nimmt eine spezifische Rolle des Locus-Coeruleus-Norepinephrine-Systems (LC-NE-System) bei der Regulation des *Exploration-Exploitation Trade-Offs* an. Dabei wird davon ausgegangen, dass das LC-NE-System auf Veränderungen der Ertragsrate reagiert, indem es adaptiv die Responsivität kortikaler Neuronen moduliert, die für die Leistung bei der Bearbeitung einer Aufgabe verantwortlich sind. Die Theorie basiert v.a. auf der Beobachtung von zwei verschiedenen Aktivitätsmodi des Locus Coeruleus: einem phasischen und einem tonischen Modus (Usher, 1999). Gemäß der *Adaptive Gain Theory* begünstigt der phasische Modus die Ausbeutung vorhandener Ressourcen (*Exploitation*), während der tonische Modus die Loslösung von der aktuellen Aufgabe zugunsten der Exploration von Alternativen (*Exploration*) fördert (Aston-Jones & Cohen, 2005). Übergänge zwischen dem phasischen und dem tonischen Modus werden durch kontinuierliche Bewertungen der Ertragsrate in ventralen und medialen Hirnstrukturen gesteuert (Aston-Jones & Cohen, 2005).

Es erscheint daher durchaus plausibel anzunehmen, dass mittels Bayesianischen Updates eine Schätzung der mittleren Ertragsrate der Umgebung erfolgt, welche über neuronale Strukturen wie das LC-NE-System kontinuierlich mit der aktuellen bzw. aktuell erwarteten (potenziellen) Ertragsrate verglichen wird, und schließlich über Modulation der neuronalen Responsivität das Entscheidungsverhalten reguliert.

7 Ausblick

Obwohl mathematische Modelle optimaler Entscheidungen in der Verhaltensökologie äußerst erfolgreich zur Beschreibung und Vorhersage von tierischem Verhalten angewandt werden (Stephens et al., 2007; Stephens & Krebs, 1986), spielen sie in der kognitiven Psychologie und den Neurowissenschaften bislang kaum eine Rolle. Wie die Befunde der vorliegenden Arbeit verdeutlichen, ist die Anwendung biologischer Modelle optimaler Entscheidungen in der kognitiven Psychologie jedoch vielversprechend und heuristisch fruchtbar, insbesondere in Hinblick auf die ultimate Frage, warum Entscheidungen so getroffen werden wie wir es beobachten und nicht anders. So konnte im Rahmen dieser Dissertation gezeigt werden, dass abstraktes menschliches Entscheidungsverhalten durch dieselben Modelle beschreibbar ist, die ursprünglich zur Vorhersage von tierischem Verhalten bei der Nahrungssuche entwickelt wurden. Verhalten in abstrakten Entscheidungssituationen scheint somit auch heute noch auf denselben Mechanismen zu basieren, die sich ursprünglich im Kontext der Nahrungssuche durch natürliche Selektion entwickelt haben. Angesichts der evolutionären Geschichte des Menschen ist dies wenig überraschend, denn auch der Mensch verbrachte den größten Teil seiner phylogenetischen Entwicklung als Jäger und Sammler, sodass Entscheidungen im Kontext der Nahrungssuche zu den prägendsten für die Spezies gehörten. Im Rahmen dieser Dissertation wurden zwei zentrale Modelle der *Optimal Foraging Theory* - das klassische *Patch Exploitation Model* (Charnov, 1976) und das klassische *Prey Choice Model* (Charnov & Orians, 1973) - in ihrer basalen Form auf Gültigkeit beim Menschen geprüft. Doch das breite Spektrum und die Vielschichtigkeit dieses Forschungsgebiets sind damit bei weitem noch nicht erschlossen. Ausgehend von den klassischen *Patch* und *Prey Models* wurden im Rahmen der *Optimal Foraging Theory* eine Vielzahl weiterer Modelle entwickelt, um die verschiedensten Szenarien und Herausforderungen der Nahrungssuche abzudecken. Zukünftige Forschungsarbeiten auf diesem Gebiet könnten z.B. zusätzliche Faktoren wie das Risiko von Fressfeinden oder den Energieverbrauch während der Nahrungssuche berücksichtigen oder auch eine Variation der Zielfunktion vornehmen. Da viele Entscheidungssituationen keine deterministischen, sondern probabilistische Ertragskurven aufweisen, besteht auch hier Potenzial für zukünftige Forschung durch Prüfung der Anwendbarkeit des *Potential Value Theorems* (McNamara, 1982; Olsson & Brown, 2006) oder von *Dynamic State Variable Models* (Clark & Mangel, 2000; Nonacs, 2001). Weitere Studien sind auch anzustreben, um mögliche proximate Mechanismen bzw. Entscheidungsregeln zu identifizieren und zu prüfen und eine mögliche Beteiligung des Locus-Coeruleus-Norepinephrine-Systems zu untersuchen. Vielfältige Ansätze für weiterführende Forschung sind denkbar, doch auch die Bedeutsamkeit von Replikationsstudien zur Sicherstellung der Belastbarkeit und Generalisierbarkeit der Befunde ist nicht zu vernachlässigen. Die vorliegende Arbeit ist an dieser Stelle nur ein erster Schritt in der interdisziplinären Vernetzung von Verhaltensökologie und kognitiver Psychologie.

Literaturverzeichnis

Retrieved from <http://curatescience.org/#about-section>

- Addicott, M. A., Pearson, J. M., Kaiser, N., Platt, M. L., & McClernon, F. J. (2015). Suboptimal foraging behavior: A new perspective on gambling. *Behavioral Neuroscience, 129*(5), 656–665. <https://doi.org/10.1037/bne0000082>
- Agetsuma, N. (1998). Simulation of patch use by monkeys using operant conditioning. *Journal of Ethology, 16*(2), 49–55. <https://doi.org/10.1007/bf02769282>
- Ammons, R. B. (1956). Effects of Knowledge of Performance: A Survey and Tentative Theoretical Formulation. *The Journal of General Psychology, 54*(2), 279–299. <https://doi.org/10.1080/00221309.1956.9920284>
- Anderson, O. (1984). Optimal Foraging by Largemouth Bass in Structured Environments. *Ecology, 65*(3), 851–861. <https://doi.org/10.2307/1938059>
- Armitage, P., McPherson, C. K., & Rowe, B. C. (1969). Repeated Significance Tests on Accumulating Data. *Journal of the Royal Statistical Society. Series A (General), 132*(2), 235. <https://doi.org/10.2307/2343787>
- Asendorpf, J. B., Conner, M., Fruyt, F. de, Houwer, J. de, Denissen, J. J. A., Fiedler, K., . . . Wicherts, J. M. (2013). Recommendations for Increasing Replicability in Psychology. *European Journal of Personality, 27*(2), 108–119. <https://doi.org/10.1002/per.1919>
- Aston-Jones, G., Rajkowski, J., Lu, W., Zhu, Y., Cohen, J. D., & Morecraft, R. J. (2002). Prominent projections from the orbital prefrontal cortex to the locus coeruleus in monkey. *Social Neuroscience, 28*, 86–89.
- Aston-Jones, G., & Cohen, J. D. (2005). An integrative theory of locus coeruleus-norepinephrine function: Adaptive gain and optimal performance. *Annual Review of Neuroscience, 28*, 403–450. <https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.28.061604.135709>
- Aswani, S. (1998). Patterns of marine harvest effort in southwestern New Georgia, Solomon Islands. *Ocean & Coastal Management, 40*(2-3), 207–235. [https://doi.org/10.1016/s0964-5691\(98\)00047-7](https://doi.org/10.1016/s0964-5691(98)00047-7)
- Bakker, M., van Dijk, A., & Wicherts, J. M. (2012). The Rules of the Game Called Psychological Science. *Perspectives on Psychological Science : a Journal of the Association for Psychological Science, 7*(6), 543–554. <https://doi.org/10.1177/1745691612459060>
- Barkow, J. H., Cosmides, L., & Tooby, J. (Eds.) (1992). *The adapted mind: Evolutionary psychology and the generation of culture*. New York: Oxford University Press.
- Bateson, M., & Kacelnik, A. (1996). Rate currencies and the foraging starling: The fallacy of the averages revisited. *Behavioral Ecology, 7*(3), 341–352. <https://doi.org/10.1093/beheco/7.3.341>

- Berger, J. (2006). The case for objective Bayesian analysis. *Bayesian Analysis*, 1(3), 385–402. <https://doi.org/10.1214/06-BA115>
- Bischof, N. (1998). *Struktur und Bedeutung: Eine Einführung in die Systemtheorie*. Bern: Hans Huber.
- Bogacz, R. (2017). A tutorial on the free-energy framework for modelling perception and learning. *Journal of Mathematical Psychology*, 76(Pt B), 198–211. <https://doi.org/10.1016/j.jmp.2015.11.003>
- Botvinick, M. M. (2007). Conflict monitoring and decision making: Reconciling two perspectives on anterior cingulate function. *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, 7, 356–366.
- Brandt, M. J., IJzerman, H., Dijksterhuis, A., Farach, F. J., Geller, J., Giner-Sorolla, R., . . . van 't Veer, A. (2014). The Replication Recipe: What makes for a convincing replication? *Journal of Experimental Social Psychology*, 50, 217–224. <https://doi.org/10.1016/j.jesp.2013.10.005>
- Broughton, J. M., & Grayson, D. K. (1993). Diet breadth, adaptive change, and the White Mountain faunas. *Journal of Archaeological Science*, 20, 321–329.
- Brown, J. S. (1988). Patch use as an indicator of habitat preference, predation risk, and competition. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 22(1), 37–47. <https://doi.org/10.1007/BF00395696>
- Butler, A. C., Karpicke, J. D., & Roediger, H. L. (2007). The effect of type and timing of feedback on learning from multiple-choice tests. *Journal of Experimental Psychology. Applied*, 13(4), 273–281. <https://doi.org/10.1037/1076-898X.13.4.273>
- Cain, M. S., Vul, E., Clark, K., & Mitroff, S. R. (2012). A bayesian optimal foraging model of human visual search. *Psychological Science*, 23(9), 1047–1054. <https://doi.org/10.1177/0956797612440460>
- Charnov, E. L. (1976). Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, 9(2), 129–136. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(76\)90040-X](https://doi.org/10.1016/0040-5809(76)90040-X)
- Charnov, E. L., & Orians, G. H. (1973). *Optimal foraging: some theoretical explorations*. Unpublished manuscript.
- Christensen, B. (1996). Predator Foraging Capabilities and Prey Antipredator Behaviours: Pre-versus Postcapture Constraints on Size-Dependent Predator-Prey Interactions. *Oikos*, 76(2), 368. <https://doi.org/10.2307/3546209>
- Clark, C. W., & Mangel, M. (2000). *Dynamic State Variable Models in Ecology: Methods and Applications*. New York: Oxford University Press.
- Cohen, J. D., McClure, S. M., & Yu, A. J. (2007). Should I stay or should I go? How the human brain manages the trade-off between exploitation and exploration. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 362(1481), 933–942. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2098>

- Corbett, A. T., & Anderson, J. R. (2001). Locus of feedback control in computer-based tutoring. In J. Jacko & A. Sears (Eds.), *Proceedings of the SIGCHI conference on Human factors in computing systems - CHI '01* (pp. 245–252). New York, New York, USA: ACM Press.
<https://doi.org/10.1145/365024.365111>
- Cowie, R. J. (1977). Optimal foraging in great tits (*Parus major*). *Nature*, *268*(5616), 137–139.
<https://doi.org/10.1038/268137a0>
- Crowley, P. H., DeVries, D. R., & Sih, A. (1990). Inadvertent errors and error-constrained optimization: Fallible foraging by bluegill sunfish. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *27*(2), 135–144. <https://doi.org/10.1007/BF00168457>
- Cumming, G. (2014). The new statistics: Why and how. *Psychological Science*, *25*(1), 7–29.
<https://doi.org/10.1177/0956797613504966>
- Cuthill, I. C., Haccou, P., & Kacelnik, A. (1994). Starlings (*Sturnus vulgaris*) exploiting patches: Response to long-term changes in travel time. *Behavioral Ecology*, *5*(1), 81–90.
<https://doi.org/10.1093/beheco/5.1.81>
- Cuthill, I. C., Kacelnik, A., Krebs, J. R., Haccou, P., & Iwasa, Y. (1990). Starlings exploiting patches: The effect of recent experience on foraging decisions. *Animal Behaviour*, *40*(4), 625–640. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80692-X](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80692-X)
- Dall, S. R. X., Giraldeau, L.-A., Olsson, O., McNamara, J. M., & Stephens, D. W. (2005). Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, *20*(4), 187–193. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.01.010>
- Danchin, E., Giraldeau, L.-A., & Cézilly, F. (2008). *Behavioural ecology*. Oxford: Oxford Univ. Press.
- Darwin, C. (1859). *On the origin of species*. London: John Murray.
- Daw, N. D., Gershman, S. J., Seymour, B., Dayan, P., & Dolan, R. J. (2011). Model-based influences on humans' choices and striatal prediction errors. *Neuron*, *69*(6), 1204–1215.
<https://doi.org/10.1016/j.neuron.2011.02.027>
- Dayan, P., & Berridge, K. C. (2014). Model-based and model-free Pavlovian reward learning: Revaluation, revision, and revelation. *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, *14*(2), 473–492. <https://doi.org/10.3758/s13415-014-0277-8>
- Dickey, J. M. (1971). The Weighted Likelihood Ratio, Linear Hypotheses on Normal Location Parameters. *The Annals of Mathematical Statistics*, *42*(1), 204–223.
<https://doi.org/10.1214/aoms/1177693507>
- Dickey, J. M., & Lientz, B. P. (1970). The Weighted Likelihood Ratio, Sharp Hypotheses about Chances, the Order of a Markov Chain. *The Annals of Mathematical Statistics*, *41*(1), 214–226. <https://doi.org/10.1214/aoms/1177697203>

- Dienes, Z. (2008). Subjective measures of unconscious knowledge. *Progress in Brain Research*, 168, 49–64. [https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(07\)68005-4](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(07)68005-4)
- Dwyer, P. D. (1985). A Hunt in New Guinea: Some Difficulties for Optimal Foraging Theory. *Man*, 20(2), 243. <https://doi.org/10.2307/2802383>
- Ehinger, K. A., & Wolfe, J. M. (2016). When is it time to move to the next map? Optimal foraging in guided visual search. *Attention, Perception, and Psychophysics*, 78(7), 2135–2151.
- Emlen, J. M. (1966). The Role of Time and Energy in Food Preference. *The American Naturalist*, 100(916), 611–617. <https://doi.org/10.1086/282455>
- Emlen, J. M. (1973). An Evolutionary Approach, 48(4), 648–649. <https://doi.org/10.1086/407867>
- Fougnie, D., Cormiea, S. M., Zhang, J., Alvarez, G. A., & Wolfe, J. M. (2016). Winter is coming: How humans forage in a temporally structured environment. *Journal of Vision*, 15(11), 1–11.
- Gibbon, J. (1977). Scalar expectancy theory and Weber's law in animal timing. *Psychological Review*, 84(3), 279–325. <https://doi.org/10.1037/0033-295X.84.3.279>
- Gibbon, J., Church, R. M., Fairhurst, S., & Kacelnik, A. (1988). Scalar expectancy theory and choice between delayed rewards. *Psychological Review*, 95(1), 102–114. <https://doi.org/10.1037/0033-295X.95.1.102>
- Gigerenzer, G. (2000). *Adaptive thinking: Rationality in the real world*. New York: Oxford University Press.
- Gigerenzer, G., Todd, P. M., & the ABC Research Group (1999). *Simple heuristics that make us smart*. New York: Oxford University Press.
- Gilzenrat, M. S., Nieuwenhuis, S., Jepma, M., & Cohen, J. D. (2010). Pupil diameter tracks changes in control state predicted by the adaptive gain theory of locus coeruleus function. *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, 10(2), 252–269. <https://doi.org/10.3758/CABN.10.2.252>
- Gupta, A. K., Smith, K. G., & Shalley, C. E. (2006). The interplay between exploration and exploitation. *The Academy of Management Journal*, 49(9), 693–706.
- Hattie, J., & Timperley, H. (2007). The Power of Feedback. *Review of Educational Research*, 77(1), 81–112. <https://doi.org/10.3102/003465430298487>
- Hawkes, K., O'Connell, J. F., & Jones, N. G. (1991). Hunting income patterns among the Hadza: Big game, common goods, foraging goals and the evolution of the human diet. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 334(1270), 243–50; discussion 250–1. <https://doi.org/10.1098/rstb.1991.0113>
- Hayden, B. Y., Pearson, J. M., & Platt, M. L. (2011). Neuronal basis of sequential foraging decisions in a patchy environment. *Nature Neuroscience*, 14(7), 933–939.

- Herzog, M. H., & Fahle, M. (1997). The role of feedback in learning a vernier discrimination task. *Vision research*, 37(15), 2133–2141. [https://doi.org/10.1016/S0042-6989\(97\)00043-6](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(97)00043-6)
- Hill, K., Kaplan, H., Hawkes, K., & Hurtado, A.M. (1987). Foraging decisions among Aché hunter-gatherers: New data and implications for optimal foraging models. *Ethology and Sociobiology*, 8(1), 1–36. [https://doi.org/10.1016/0162-3095\(87\)90055-0](https://doi.org/10.1016/0162-3095(87)90055-0)
- Hills, T. T., & Hertwig, R. (2010). Information search in decisions from experience. Do our patterns of sampling foreshadow our decisions? *Psychological Science*, 21(12), 1787–1792.
- Hills, T. T., Jones, M. N., & Todd, P. M. (2012). Optimal foraging in semantic memory. *Psychological Review*, 119(2), 431–440.
- Hirvonen, H., Ranta, E., Rita, H., & Peuhkuri, N. (1999). Significance of memory properties in prey choice decisions. *Ecological Modelling*, 115(2-3), 177–189. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(98\)00191-4](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(98)00191-4)
- Holling, C. S. (1959). Some Characteristics of Simple Types of Predation and Parasitism. *The Canadian Entomologist*, 91(07), 385–398. <https://doi.org/10.4039/Ent91385-7>
- Houston, A. I., & McNamara, J. M. (1986). The Influence of Mortality on the Behaviour That Maximizes Reproductive Success in a Patchy Environment. *Oikos*, 47(3), 267. <https://doi.org/10.2307/3565436>
- Hutchinson, J. M., Wilke, A., & Todd, P. M. (2008). Patch leaving in humans: Can a generalist adapt its rules to dispersal of items across patches? *Animal Behaviour*, 75(4), 1331–1349. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.09.006>
- JASP Team (2020). JASP (Version 0.8.5.1) (Version 0.8.5.1) [Computer software].
- Jeffreys, H. (1961). *Theory of Probability* (3rd ed.). Oxford: Oxford University Press.
- Jensen, J. L. W. V. (1906). Sur les fonctions convexes et les inégalités entre les valeurs moyennes. *Acta Mathematica*, 30(0), 175–193. <https://doi.org/10.1007/BF02418571>
- John, L. K., Loewenstein, G., & Prelec, D. (2012). Measuring the prevalence of questionable research practices with incentives for truth telling. *Psychological Science*, 23(5), 524–532. <https://doi.org/10.1177/0956797611430953>
- Kacelnik, A., & Todd, I. A. (1992). Psychological mechanisms and the Marginal Value Theorem: Effect of variability in travel time on patch exploitation. *Animal Behaviour*, 43(2), 313–322. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80226-X](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80226-X)
- Kacelnik, A., Krebs, J. R., & Ens, B. (1986). Foraging in a changing environment: an experiment with starlings (*Sturnus vulgaris*). In M. L. Commons, A. Kacelnik, & S. J. Shettleworth (Eds.), *Quantitative Analyses of Behavior: Foraging*. Hillsdale, New Jersey: Lawrence Erlbaum.

- Kagel, J. H., Green, L., & Caraco, T. (1986). When foragers discount the future: Constraint or adaptation? *Animal Behaviour*, *34*, 271–283. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(86\)90032-1](https://doi.org/10.1016/0003-3472(86)90032-1)
- Kass, R. E., & Raftery, A. E. (2012). Bayes Factors. *Journal of the American Statistical Association*, *90*(430), 773–795.
- Kluger, A. N., & DeNisi, A. (1996). The effects of feedback interventions on performance: A historical review, a meta-analysis, and a preliminary feedback intervention theory. *Psychological bulletin*, *119*(2), 254–284. <https://doi.org/10.1037/0033-2909.119.2.254>
- Kolling, N., Behrens, T. E., Mars, R. B., & Rushworth, M. F. (2012). Neural mechanisms of foraging. *Science*, *336*(6077), 95–98.
- Kramer, D. L., & Weary, D. M. (1991). Exploration versus exploitation: A field study of time allocation to environmental tracking by foraging chipmunks. *Animal Behaviour*, *41*(3), 443–449. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80846-2](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80846-2)
- Krebs, J. R., & McCleery, R. H. (1984). Optimization in behavioural ecology. In J. R. Krebs & N. B. Davies (Eds.), *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Kruschke, J. K., & Liddell, T. M. (2018a). The Bayesian New Statistics: Hypothesis testing, estimation, meta-analysis, and power analysis from a Bayesian perspective. *Psychonomic Bulletin & Review*, *25*(178).
- Kruschke, J. K. (2013). Bayesian estimation supersedes the t test. *Journal of Experimental Psychology. General*, *142*(2), 573–603. <https://doi.org/10.1037/a0029146>
- Kruschke, J. K., & Liddell, T. M. (2018b). Bayesian data analysis for newcomers. *Psychonomic Bulletin & Review*, *25*(1), 155–177. <https://doi.org/10.3758/s13423-017-1272-1>
- Lee, M. D., & Wagenmakers, E.-J. (2013). *Bayesian Cognitive Modeling*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Liang, F., Paulo, R., Molina, G., Clyde, M. A., & Berger, J. O. (2008). Mixtures of g Priors for Bayesian Variable Selection. *Journal of the American Statistical Association*, *103*(481), 410–423. <https://doi.org/10.1198/016214507000001337>
- Lima, S. L., & Dill, L. M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: A review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, *68*(4), 619–640. <https://doi.org/10.1139/z90-092>
- Lykken, D. T. (1968). Statistical significance in psychological research. *Psychological Bulletin*, *70*(3), 151–159. <https://doi.org/10.1037/h0026141>
- MacArthur, R. H., & Pianka, E. R. (1966). On Optimal Use of a Patchy Environment. *The American Naturalist*, *100*(916), 603–609. <https://doi.org/10.1086/282454>

- Marlowe, F. W. (2005). Hunter-gatherers and human evolution. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 14(2), 54–67. <https://doi.org/10.1002/evan.20046>
- Mata, R., Wilke, A., & Czienskowski, U. (2009). Cognitive aging and adaptive foraging behavior. *The Journals of Gerontology. Series B, Psychological Sciences and Social Sciences*, 64(4), 474–481. <https://doi.org/10.1093/geronb/gbp035>
- Mayr, E. (1961). Cause and Effect in Biology. *Science*, 134(3489), 1501–1506.
- Mazur, J. E., & Vaughan, W. (1987). Molar optimization versus delayed reinforcement as explanations of choice between fixed-ratio and progressive-ratio schedules. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 48(2), 251–261. <https://doi.org/10.1901/jeab.1987.48-251>
- McCleery, R. H. (1978). Optimal behavior sequences and decision making. In J. R. Krebs & N. B. Davies (Eds.), *Behavioral Ecology: An Evolutionary Approach*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- McNamara, J. M. (1982). Optimal patch use in a stochastic environment. *Theoretical Population Biology*, 21, 269–288.
- McNamara, J. M., & Houston, A. I. (1997). Currencies for foraging based on energetic gain. *The American Naturalist*, 150(5), 603–617. <https://doi.org/10.1086/286084>
- McNamara, J. M., Green, R. F., & Olsson, O. (2006). Bayes' theorem and its applications in animal behaviour. *Oikos*, 112(2), 243–251. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2006.14228.x>
- McNamara, J. M., & Houston, A. I. (1987). Starvation and Predation as Factors Limiting Population Size. *Ecology*, 68(5), 1515–1519. <https://doi.org/10.2307/1939235>
- Mehlhorn, K., Newell, B. R., Todd, P. M., Lee, M. D., Morgan, K., Braithwaite, V. A., . . . Gonzalez, C. (2015). Unpacking the exploration–exploitation tradeoff: A synthesis of human and animal literatures. *Decision*, 2(3), 191–215.
- Mellgren, R. L. (1982). Foraging in a simulated natural environment: There's a rat loose in the lab. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 38(1), 93–100. <https://doi.org/10.1901/jeab.1982.38-93>
- Metcalfe, D., & Barlow, K. R. (1992). A Model for Exploring the Optimal Trade-off between Field Processing and Transport. *American Anthropologist*, 94(2), 340–356. <https://doi.org/10.1525/aa.1992.94.2.02a00040>
- Mittelbach, G. G. (1981). Foraging Efficiency and Body Size: A Study of Optimal Diet and Habitat Use by Bluegills. *Ecology*, 62(5), 1370–1386. <https://doi.org/10.2307/1937300>
- Morey, R. D. (2018). Computation of Bayes Factors for Common Designs: Function anovaBF. Retrieved from <https://www.rdocumentation.org/packages/BayesFactor/versions/0.9.12-4.2/topics/anovaBF>

- Morey, R. D., & Rouder, J. N. (2011). Bayes factor approaches for testing interval null hypotheses. *Psychological Methods, 16*(4), 406–419. <https://doi.org/10.1037/a0024377>
- Morey, R. D., & Rouder, J. N. (2015). *BayesFactor: Computation of Bayes factors for common designs*. R package version 0.9.10-1.
- Morrison, G. R., Ross, S. M., Gopalakrishnan, M., & Casey, J. (1995). The Effects of Feedback and Incentives on Achievement in Computer-Based Instruction. *Contemporary Educational Psychology, 20*(1), 32–50. <https://doi.org/10.1006/ceps.1995.1002>
- Müller, H. J., Krummenacher, J., & Schubert, T. (2015). Neurokognitive Mechanismen der exekutiven Kontrolle. In H. J. Müller, J. Krummenacher, & T. Schubert (Eds.), *Aufmerksamkeit und Handlungssteuerung* (pp. 171–194). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-41825-9_15
- Newman, J. A. (1991). Patch Use under Predation Hazard: Foraging behavior in a Simple Stochastic Environment. *Oikos, 61*(1), 29. <https://doi.org/10.2307/3545404>
- Nonacs, P. (2001). State dependent behavior and the Marginal Value Theorem. *Behavioral Ecology, 12*(1), 71–83. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.beheco.a000381>
- Nonacs, P., & Dill, L. M. (1990). Mortality Risk vs. Food Quality Trade-Offs in a Common Currency: Ant Patch Preferences. *Ecology, 71*(5), 1886–1892. <https://doi.org/10.2307/1937596>
- Nuijten, M. B., Wetzels, R., Matzke, D., Dolan, C. V., & Wagenmakers, E.-J. (2015). A default Bayesian hypothesis test for mediation. *Behavior Research Methods, 47*(1), 85–97. <https://doi.org/10.3758/s13428-014-0470-2>
- Olsson, O., & Brown, J. S. (2006). The foraging benefits of information and the penalty of ignorance. *Oikos, 112*, 260–273.
- Osenberg, C. W., & Mittelbach, G. G. (1989). Effects of Body Size on the Predator-Prey Interaction Between Pumpkinseed Sunfish and Gastropods. *Ecological Monographs, 59*(4), 405–432. <https://doi.org/10.2307/1943074>
- Parker, G. A., & Stuart, R. A. (1976). Animal Behavior as a Strategy Optimizer: Evolution of Resource Assessment Strategies and Optimal Emigration Thresholds. *The American Naturalist, 110*(976), 1055–1076. <https://doi.org/10.1086/283126>
- Peirce, J. W. (2007). PsychoPy--Psychophysics software in Python. *Journal of Neuroscience Methods, 162*(1-2), 8–13. <https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2006.11.017>
- Peirce, J. W. (2008). Generating Stimuli for Neuroscience Using PsychoPy. *Frontiers in Neuroinformatics, 2*, 10. <https://doi.org/10.3389/neuro.11.010.2008>
- Persson, L., & Greenberg, L. A. (1990). Optimal Foraging and Habitat Shift in Perch (*Perca fluviatilis*) in a Resource Gradient. *Ecology, 71*(5), 1699–1713. <https://doi.org/10.2307/1937579>

- Pirolli, P., & Card, S. (1999). Information foraging. *Psychological Review*, *106*(4), 643–675.
<https://doi.org/10.1037/0033-295X.106.4.643>
- Pirolli, P. L. T. (2007). *Information Foraging Theory*: Oxford University Press.
- Pyke, G. H. (1979). Optimal foraging in bumblebees: Rule of movement between flowers within inflorescences. *Animal Behaviour*, *27*, 1167–1181. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(79\)90064-2](https://doi.org/10.1016/0003-3472(79)90064-2)
- R Core Team (2014). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Wien: R Foundation for Statistical Computing.
- Rajkowski, J., Lu, W., Zhu, Y., Cohen, J., & Aston-Jones, G. (2000). Prominent projections from the anterior cingulate cortex to the locus coeruleus (LC) in Rhesus monkey. *Society for Neuroscience Abstracts*, *26*, 838–845.
- Ridderinkhof, K. R., Ullsperger, M., Crone, E. A., & Nieuwenhuis, S. (2004). The role of the medial frontal cortex in cognitive control. *Science*, *306*(5695), 443–447.
<https://doi.org/10.1126/science.1100301>
- Rouder, J. N. (2014). Optional stopping: No problem for Bayesians. *Psychonomic Bulletin & Review*, *21*(2), 301–308. <https://doi.org/10.3758/s13423-014-0595-4>
- Rouder, J. N., Morey, R. D., Speckman, P. L., & Province, J. M. (2012). Default Bayes factors for ANOVA designs. *Journal of Mathematical Psychology*, *56*(5), 356–374.
<https://doi.org/10.1016/j.jmp.2012.08.001>
- Rouder, J. N., Speckman, P. L., Sun, D., Morey, R. D., & Iverson, G. (2009). Bayesian t tests for accepting and rejecting the null hypothesis. *Psychonomic Bulletin & Review*, *16*(2), 225–237.
<https://doi.org/10.3758/PBR.16.2.225>
- Schoener, T. W. (1971). Theory of Feeding Strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *2*(1), 369–404. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.02.110171.002101>
- Schönbrodt, F. D., Wagenmakers, E.-J., Zehetleitner, M., & Perugini, M. (2017). Sequential hypothesis testing with Bayes factors: Efficiently testing mean differences. *Psychological Methods*, *22*(2), 322–339. <https://doi.org/10.1037/met0000061>
- Scott-Phillips, T. C., Dickins, T. E., & West, S. A. (2011). Evolutionary Theory and the Ultimate-Proximate Distinction in the Human Behavioral Sciences. *Perspectives on Psychological Science*, *6*, 38–47.
- Shettleworth, S. J., Krebs, J. R., Stephens, D. W., & Gibbon, J. (1988). Tracking a fluctuating environment: A study of sampling. *Animal Behaviour*, *36*(1), 87–105.
[https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(88\)80252-5](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(88)80252-5)
- Shute, V. J. (2008). Focus on Formative Feedback. *Review of Educational Research*, *78*(1), 153–189. <https://doi.org/10.3102/0034654307313795>

- Sih, A., & Christensen, B. (2001). Optimal diet theory: When does it work, and when and why does it fail? *Animal Behaviour*, *61*(2), 379–390. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1592>
- Simonsohn, U., Nelson, L. D., & Simmons, J. P. (2014). p-Curve and Effect Size: Correcting for Publication Bias Using Only Significant Results. *Perspectives on Psychological Science : a Journal of the Association for Psychological Science*, *9*(6), 666–681. <https://doi.org/10.1177/1745691614553988>
- Smith, E. A. (1991). *Inujjamiut foraging strategies: Evolutionary ecology of an arctic hunting economy. Foundations of human behavior*. New York: de Gruyter.
- Smith, E. A., & Wishnie, M. (2000). Conservation and Subsistence in Small-Scale Societies. *Annual Review of Anthropology*, *29*(1), 493–524. <https://doi.org/10.1146/annurev.anthro.29.1.493>
- Stephens, D. W., & Anderson, D. (2001). The adaptive value of preference for immediacy: When shortsighted rules have farsighted consequences. *Behavioral Ecology*, *12*(3), 330–339. <https://doi.org/10.1093/beheco/12.3.330>
- Stephens, D. W. (2007). Models of Information Use. In D. W. Stephens, J. S. Brown, & R. C. Ydenberg (Eds.), *Foraging: Behavior and ecology*. Chicago: University of Chicago Press.
- Stephens, D. W., Brown, J. S., & Ydenberg, R. C. (Eds.) (2007). *Foraging: Behavior and ecology*. Chicago: University of Chicago Press. Retrieved from <http://site.ebrary.com/lib/academiccompletetitles/home.action>
- Stephens, D. W., & Dunlap, A. S. (2008). Foraging ☆. In J. H. Byrne (Ed.), *Learning and memory: A comprehensive reference* (pp. 237–253). Oxford, UK, San Diego, CA: Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809324-5.21014-6>
- Stephens, D. W., & Krebs, J. R. (1986). *Foraging theory. Monographs in behavior and ecology*. Princeton, NJ: Princeton Univ. Pr.
- Tamm, S. (1987). Tracking varying environments: Sampling by hummingbirds. *Animal Behaviour*, *35*(6), 1725–1734. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(87\)80065-9](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(87)80065-9)
- Thorndike, E. L. (1919). *Educational psychology, Vol 1: The original nature of man*. New York: Teachers College.
- Tinbergen, N. (1963). On aims and methods of ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, *20*, 410–433.
- Tschirk, W. (2014). *Statistik: Klassisch oder Bayes: Zwei Wege im Vergleich. Springer-Lehrbuch*. Berlin: Springer Spektrum. Retrieved from <http://dx.doi.org/10.1007/978-3-642-54385-2>
- Usher, M. (1999). The Role of Locus Coeruleus in the Regulation of Cognitive Performance. *Science*, *283*(5401), 549–554. <https://doi.org/10.1126/science.283.5401.549>

- Van Doorn, J., van den Bergh, D., Boehm, U., Dablander, F., Derks, K., Draws, T., Evans, N. J., Gronau, Q. F., Hinne, M., Kucharsky, S., Ly, A., Marsman, M., Matzke, D., Komarlu Narendra Gupta, A. R., Sarafoglou, A., Stefan, A., Voelkel, J. G., & Wagenmakers, E.-J. (2019). *The JASP guidelines for conducting and reporting a Bayesian analysis*.
- Van Gils, J. A., Schenk, I. W., Bos, O., & Piersma, T. (2003). Incompletely informed shorebirds that face a digestive constraint maximize net energy gain when exploiting patches. *The American Naturalist*, *161*(5), 777–793. <https://doi.org/10.1086/374205>
- Wagenmakers, E.-J., Lodewyckx, T., Kuriyal, H., & Grasman, R. (2010). Bayesian hypothesis testing for psychologists: A tutorial on the Savage-Dickey method. *Cognitive Psychology*, *60*(3), 158–189. <https://doi.org/10.1016/j.cogpsych.2009.12.001>
- Wajnberg, E., Fauvergue, X., & Pons, O. (2000). Patch leaving decision rules and the Marginal Value Theorem: An experimental analysis and a simulation model. *Behavioral Ecology*, *11*(6), 577–586. <https://doi.org/10.1093/beheco/11.6.577>
- Werner, E. E., & Hall, D. J. (1974). Optimal Foraging and the Size Selection of Prey by the Bluegill Sunfish (*Lepomis Macrochirus*). *Ecology*, *55*(5), 1042–1052. <https://doi.org/10.2307/1940354>
- Westfall, P. H., Johnson, W. O., & Utts, J. M. (1997). A Bayesian perspective on the Bonferroni adjustment. *Biometrika*, *84*(2), 419–427. <https://doi.org/10.1093/biomet/84.2.419>
- Wilcox, R. R., & Keselman, H. J. (2003). Modern robust data analysis methods: Measures of central tendency. *Psychological Methods*, *8*(3), 254–274. <https://doi.org/10.1037/1082-989X.8.3.254>
- Wolfe, J. M. (2013). When is it time to move to the next raspberry bush? Foraging rules in human visual search. *Journal of Vision*, *13*(3), 10. <https://doi.org/10.1167/13.3.10>
- Wood, B. M., & Jones, J. H. (2015). Pursuit. *Evolutionary Psychology*, *13*(4), 147470491562473. <https://doi.org/10.1177/1474704915624738>
- Ydenberg, R. C. (1984). Great Tits and Giving-Up Times: Decision Rules for Leaving Patches. *Behaviour*, *90*(1-3), 1–24. <https://doi.org/10.1163/156853984X00533>
- Zhang, F., & Hui, C. (2014). Recent experience-driven behaviour optimizes foraging. *Animal Behaviour*, *88*, 13–19. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.11.002>
- Zhang, J., Gong, X., Fougny, D., & Wolfe, J. M. (2015). Using the past to anticipate the future in human foraging behavior. *Vision Research*, *111*(Pt A), 66–74. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2015.04.003>
- Zhu, Y., Iba, M., Rajkowski, J., & Aston-Jones, G. (2004). Projection from the orbitofrontal cortex to the locus coeruleus in monkeys revealed by anterograde tracing. *Society for Neuroscience Abstracts*, *30*, 211–213.

Danksagung

Die vorliegende Arbeit entstand während meiner Tätigkeit als wissenschaftliche Mitarbeiterin am Lehrstuhl für Allgemeine Psychologie der Katholischen Universität Eichstätt-Ingolstadt und den darauffolgenden Jahren. Allen, die mich in dieser Zeit unterstützt und so zum erfolgreichen Abschluss dieser Arbeit beigetragen haben, möchte ich herzlich danken.

Besonderer Dank gilt meinem Doktorvater Prof. Dr. Michael Zehetleitner, der mir die Möglichkeit und den Freiraum gegeben hat, meine Forschungsinteressen und Ideen in dieser Arbeit zu verwirklichen. Die konstruktiven Gespräche und richtungsweisenden Ratschläge waren stets eine Inspiration.

Großen Dank möchte ich auch Dr. Manuel Rausch aussprechen. Er hat diese Arbeit mit regem Interesse begleitet und stand mir jederzeit mit praktischen Ratschlägen und hilfreichen Anregungen zur Seite.

Ein herzliches Dankeschön geht auch an die fleißigen Studentinnen und Studenten, die mich im Rahmen ihrer Studien- und Abschlussarbeiten bei der Datenerhebung unterstützt haben.

Nicht zuletzt möchte ich meiner Familie danken, die stets an mich geglaubt und mir Vieles ermöglicht hat. Ein ganz besonderer Dank geht dabei an meinen Verlobten Michael für die moralische und emotionale Unterstützung in all den Jahren. Ohne ihn wäre diese Arbeit nicht möglich gewesen.