

Aus dem Departement für Interdisziplinäre Lebenswissenschaften
der Veterinärmedizinischen Universität Wien

Konrad-Lorenz-Institut für Vergleichende Verhaltensforschung
(Leiter: Univ.-Prof. Dr. Leonida Fusani)

**Vergleichende Studie über das Lernverhalten
zweier Buntbarscharten**
(Neolamprologus pulcher und Neolamprologus caudopunctatus)

Diplomarbeit

Veterinärmedizinische Universität Wien

vorgelegt von
Lisa Valenta

Wien, im Juni 2020

BetreuerIn: Univ.-Prof. Dr. Leonida Fusani
Dr. Franziska C. Schädelin

Konrad-Lorenz-Institut für Vergleichende Verhaltensforschung
Department für Interdisziplinäre Lebenswissenschaften
Veterinärmedizinische Universität Wien

BegutachterIn:

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung	4
1.1 Aufwachsen in komplexen sozialen Systemen bzw. Familienverbänden	6
1.1.1 Definition Familienverband	6
1.1.2 Familienverbände und die Auswirkung auf soziale und kognitive Kompetenzen	6
1.1.3 Die Relevanz der Ontogenese bei Fischen	8
1.2 Theoretische Grundlagen zum Thema Lernen und Umkehrlernen („Reversal Learning“)	9
1.2.1 Kognition und Lernen	9
1.2.2 Umkehr-Lernexperimenten in der Kognitionsforschung	10
1.2.3 Lernen bei Fischen	11
1.3 <i>Neolamprologus pulcher</i> und <i>Neolamprologus caudopunctatus</i>	12
2. Material und Methode	15
2.1 Apparat	16
2.2 Vortraining	18
2.3 Diskriminationslernen mit Farbunterscheidung – „Discrimination Learning“	19
2.4 Umkehrlernen – „Reversal Learning“	20
2.5 Überblick der Auswahlkriterien bzw. Ergebnisoptionen des Fisches	20
2.6 Statistische Auswertung	21
3. Ergebnis	22
4. Diskussion	26
5. Zusammenfassung	32
6. Summary	33
7. Danksagung	34
8. Literaturverzeichnis	35

1. Einleitung

Seit Jahrzehnten beschäftigen sich zahlreiche Forscher und Forscherinnen mit der Frage der Wechselwirkung zwischen einem komplexen Sozialgefüge und den kognitiven Fähigkeiten im Tierreich. Führt ein komplexes Sozialverhalten, wie wir es zum Beispiel in einem vielschichtigen Gruppengefüge mit vielen Mitgliedern verschiedenen Ranges basierend auf Verwandtschaft finden, zu einer höheren kognitiven Leistung? Oder sind herausragende kognitive Fähigkeiten die Bedingung, damit sich ein stabiles, komplexes Sozialgefüge herausbilden kann? Und inwieweit werden welche Fähigkeiten gefördert, wenn die Ontogenese von einem komplexen Sozialsystem geprägt ist?

Für die Untersuchung, ob das Sozialsystem die kognitiven Leistungen beeinflusst, haben wir uns einen Vergleich zwischen zwei Arten, deren Ökologie, Habitat und Lebensweise sehr ähnlich sind, die sich jedoch in der Komplexität ihres Sozialsystems unterscheiden, vorgenommen. Dies ist bei den Buntbarscharten *Neolamprologus pulcher* und *Neolamprologus caudopunctatus* der Fall. Während *N. caudopunctatus* seinen Nachwuchs in einer monogamen Paarbeziehung aufzieht, lebt *N. pulcher* in einem komplexen Familiengefüge aus einem dominanten Brutpärchen sowie mehreren Bruthelferfischen, welche das Pärchen bei der Aufzucht unterstützen. Letztere stehen aber auch in Konkurrenz um die Position des Brutpaares. Im Tierreich zeigen Fische wohl die größte Vielfalt bezogen auf die Elternpflege (Amundsen 2003), welches eine günstige Ausgangslage darstellt, um Vergleiche zwischen Arten zu ziehen (Gross und Sargent 1985).

Unsere Wahl für diese Fragestellungen Buntbarsche hinzu zu ziehen, liegt daran, dass Buntbarsche, ebenso wie Fische im Allgemeinen, mit ihrer kürzeren Reproduktionsspanne, einfacherer Haltung und vergleichsweise kleinem Lebensraum einfacher zu beobachten sind, als Vögel oder Säugetiere. Das bietet einem die Chance alle möglichen Einflussfaktoren auf die Fitness, sowohl der Helfer, als auch der Eltern zu beobachten und zu erforschen (Taborsky 1984).

Eng verwandte Fischarten, die sich nur in ihrer Ökologie unterscheiden, eignen sich besonders gut, um spezifische Fragestellungen, wie unterschiedliche kognitive Fähigkeiten, zu vergleichen. Die kognitive Forschung profitiert auf vielfältige Weise von Studien an Fischen. So sind Fische in ihren ökologischen Ansprüchen überaus vielfältig, wodurch ökologische Faktoren, die zur Entwicklung bestimmter kognitiver Faktoren führen können oder dafür eine Voraussetzung sind, einfacher zu identifizieren. Resultate aus solchen

Studien mit Fischen erlauben dann auch Rückschlüsse über ähnliche Mechanismen in anderen Arten oder sogar beim Menschen (Bshary et al. 2002). Bshary et al. (2002) vertreten sogar die Meinung, dass in der Gesamtheit aller Fischarten, inklusive der ostafrikanischen Buntbarsche, sämtliche Phänomene die bei Primaten zu beobachten sind auch an einer geeigneten Fischart untersucht werden können. Insbesondere die Wechselwirkungen zwischen sozialer und ökologischer Komplexität sind bei Fischen wesentlich einfacher zu untersuchen als bei Primaten (Bshary et al. 2002).

Unsere Hypothese war, dass jene Art, die in einem komplexeren Sozialsystem mit Helfern lebt, bei einer Lernaufgabe besser abschneiden wird, da die soziale Komplexität des Bruthelfersystems kognitive Fähigkeiten fördert (Humphrey 1976).

Um das Lernvermögen der zwei Fischarten zu testen, wurde eine Diskriminierungs- und eine Umkehrlernaufgabe verwendet. Die Fische mussten zuerst lernen, zwischen zwei Chips unterschiedlicher Farbe zu unterscheiden, um die Belohnung unter einem Chip einer bestimmten Farbe zu erreichen. Sobald der Fisch diesen Schritt gelernt hatte, wurde der Stimulus umgedreht und der Fisch musste die Belohnung mit dem Chip der anderen Farbe verknüpfen. So konnten wir beobachten, wie die zwei unterschiedlichen Buntbarscharten einerseits auf den Versuchsaufbau generell reagierten und andererseits wie viele Versuche nötig waren, um sowohl die Aufgabenstellung der Diskriminierung als auch der Umkehrlernaufgabe zu erlernen.

Das entscheidende Merkmal einer Umkehraufgabe ist, dass die Bedingungen der Verstärkung geändert werden, ohne dass sich die Umweltreize entsprechend ändern. Es gibt demnach keinen Hinweis darauf, dass sich der positive Stimulus geändert hat. Der einzige Leitfaden für das Tier, welche Wahl es treffen wird, sind die vorangegangenen Verstärkungen (North 1950).

Unser Versuchsaufbau orientierte sich an einem Lernexperiment von Buechel (2018), bei dem der Einfluss der relativen Gehirngröße bei Guppies untersucht wurde. Sie beschreiben, dass eine Farbunterscheidung eher die grundlegende Lernfähigkeit untersucht, während das Umkehrlernen ein Maßstab für die kognitive Flexibilität ist (Buechel et al. 2018). Im selben Artikel wird auch beschrieben, dass das Umkehrlernen einen höheren Schwierigkeitsgrad aufweist als eine Diskriminierungsaufgabe, da die Aufmerksamkeit von dem vormals richtigen Stimulus weg, zu einem neuen, nun richtigen Stimulus hingelenkt werden muss. Dieser Schritt erfordert ein Umlernen von der zuvor gelernten Information (Buechel et al.

2018). Jedoch scheint diese Aufgabe nicht für alle Tiere unbedingt schwieriger zu sein. So waren bei einem von Harlow durchgeführten Experiment mit Affen die anfängliche Diskriminierung schwieriger zu erlernen als das spätere Umkehrlernen (Harlow 1949).

Für den Vergleich der kognitiven Fähigkeiten beider Fischarten im Zusammenhang mit ihrem Sozialgefüge ist es notwendig, die für die Arten *N. caudopunctatus* und *N. pulcher* geltenden Sozialsysteme folgend kurz zu erläutern und auf deren Ontogenese einzugehen, sowie auch die Begrifflichkeiten der Kognition und des Lernens genauer zu definieren.

1.1 Aufwachsen in komplexen sozialen Systemen bzw. Familienverbänden

1.1.1 Definition Familienverband

Um von einem komplexen sozialen System sprechen zu können, stellte Humphrey (1976) folgende Bedingungen auf: einerseits muss es eine Periode der Abhängigkeit der Jungtiere geben, in denen sie sich nicht selbst versorgen müssen, frei sind zu experimentieren und zu erforschen. Andererseits müssen sie die Gelegenheit haben, regelmäßig mit älteren Mitgliedern der Gemeinschaft, die nicht unbedingt ihre Eltern sind, zu kommunizieren, bei denen sie zum Beispiel durch Nachahmung lernen können (Humphrey 1976).

Familienverbände sind in der Natur relativ selten, da sie dazu führen, dass es zu einer zeitlich verzögerten Reproduktion des Nachwuchses kommt, da sich die nicht dominanten Familienmitglieder nicht selber fortpflanzen, sondern nur indirekt an der Reproduktion des dominanten Brutpaares beteiligt sind, welches sie durch Hilfestellung unterstützen (Emlen 1995).

Vergleicht man die Vor- und Nachteile eines Bruthelfersystems, verlässt entweder der Nachwuchs die Eltern früh um dadurch eher selbst Nachwuchs zu zeugen, oder sie bleiben bei den Eltern um Brutpflegeerfahrung zu sammeln und dadurch bessere Überlebenschancen zu bekommen, was jedoch bedeutet die eigenen Fortpflanzung auf später zu verschieben (Emlen 1995).

1.1.2 Familienverbände und die Auswirkung auf soziale und kognitive Kompetenzen

Humphrey (1976) beschäftigte sich mit der Frage, inwieweit soziale Komplexität die kognitiven Fähigkeiten eines Individuums beeinflusst. Er stellte die Hypothese auf, dass die zahlreichen sozialen Interaktionen in einer Gruppe eine größere kognitive Herausforderung darstellen, als die Futtersuche und das Vermeiden von Räubern. Er vermutet daher, dass die hohe soziale Komplexität des Zusammenlebens in größeren Verbänden zu höheren

kognitiven Fähigkeiten führt. Dies würde heißen, dass die kognitive Leistung sich nicht durch eine Anpassung an die unbelebte Umwelt oder den Raubdruck, sondern durch die Herausforderungen, die mit dem sozialen Leben verbunden sind, entwickelt hat. Das bedeutet, dass sich Anlagen, die sich im sozialen Umgang entwickelt haben, auch auf anderen Gebieten bewährten. Höhere soziale Fähigkeiten führen demnach zu einer größeren biologischen Fitness und somit dazu, dass sie sich über den Genpool ausbreiteten (Humphrey 1976).

Die Größe einer sozialen Gruppe bestimmt weitestgehend die soziale Komplexität. Mit zunehmender sozialer Komplexität steigen auch die kognitiven Anforderungen an die Tiere, in deren Interesse es ist, die funktionierende Gruppe stabil zu halten (Dunbar 2001). Es konnte nachgewiesen werden, dass Tiere, die stabile Paarbeziehungen leben, deutlich größere Gehirne in Relation zu ihrer Körpergröße haben als Tiere, die als Einzelgänger leben (Shultz und Dunbar 2007). Es bestätigt auch Humphrey's Hypothese (1976), dass Paarbeziehungen anspruchsvoller sind als das Leben als solitär lebendes Tier. Individuen in einer Paarbeziehung müssen die Fähigkeit erlernen, unpassende Partner auszusortieren und mit gewählten Partnern erfolgreich zusammen zu leben. Des Weiteren müssen sie gemeinsam ihre Ressourcen einteilen, aber auch das Verhalten von ihrem Partner und anderen Artgenossen interpretieren können (Shultz und Dunbar 2007).

Die Gruppengröße scheint Auswirkungen auf die Fähigkeit der Tiere zu haben, konkrete und abstrakte Zusammenhänge herzustellen, jedoch bestimmt nicht die reine Anzahl der Tiere einer Gruppe die kognitiven Fähigkeiten, sondern ausschlaggebend sind die Chancen zu vermehrten Interaktionen oder Beobachtungen, welche durch eine größere soziale Gruppe ermöglicht werden (Croney und Newberry 2007).

So möchte ein Tier durch sein Verhalten eine Verhaltensänderung eines anderen erreichen. Da das zweite Tier auch reaktiv und kompetent ist, wird diese Interaktion dann zu einer Wechselwirkung bei dem jeder Teilnehmer bereit sein muss, seine Taktik und Ziele anzupassen (Humphrey 1976). Soziale Kompetenz ist die Fähigkeit des Einzelnen, sein Verhalten zu optimieren, je nachdem auf welche soziale Situation er gerade reagiert. Soziale Kompetenz basiert demnach auf Flexibilität im Verhalten (Taborsky und Oliveira 2012). Bond et al. (2007) konnten in einem Versuch mit drei Rabenarten, die sich primär nur in der Komplexität ihres Sozialsystems unterscheiden, zeigen, dass Verhaltensflexibilität möglicherweise stärker mit sozialer Komplexität als mit ökologischer oder räumlicher

Komplexität assoziiert ist. Sie begründen es damit, dass Tiere in komplexeren Gesellschaften mit ständig wechselnden sozialen Gegebenheiten umgehen müssen (Bond et al. 2007).

Werden die Möglichkeiten sozialer Interaktionen während der Ontogenese (Individualentwicklung) manipuliert, kann dies auch sozial unabhängige Verhaltensweisen beeinflussen wie Aktivitätslevel, Ängstlichkeit, explorative Tendenzen und räumliche Lernfähigkeit (Taborsky 2016). Dies macht deutlich, wie wichtig die Ontogenese für die Entwicklung von verschiedenen Fähigkeiten ist. Es konnte gezeigt werden, dass soziale Kompetenz die Leistungsfähigkeit in verschiedenen sozialen Kontexten formt. Individuen mit einer etwas besseren Sozialkompetenz, neigen dazu, sich häufiger an sozialen Interaktionen zu beteiligen, sie können dadurch mehr profitieren und schneiden dadurch besser ab als Individuen mit weniger Kompetenz (Taborsky und Oliveira 2012). In einer Studie von Schürch und Heg (2010) wurde verschiedene Individuen von *N. pulcher* auf ihre Motivation zur Exploration, Mut und Aggression in Bezug auf ihr Geschlecht getestet. Beim Männchen ändert sich nach der Geschlechtsreife lediglich das Explorationsverhalten, beim Weibchen erhöht sich etwas die Motivation zum Helfen (Schürch und Heg 2010).

1.1.3 Die Relevanz der Ontogenese bei Fischen

In verschiedenen Studien konnte auch bei Fischen gezeigt werden, dass die Gegebenheiten während der Ontogenese das Verhalten beeinflussen. Fischer et al. (2015) konnten zeigen, dass die Gruppengröße während des Aufwachsens die sozialen Fähigkeiten im späteren Leben beeinflusst. Fische der Gattung *N. pulcher*, die in einem Familienverband aufwachsen und erst später von ihrer sozialen Gruppe isoliert wurden, zeigten weniger aggressives und weniger submissives Verhalten - also weniger extreme Schwankungen in ihrem Verhalten. *N. pulcher*, die in einer größeren Gruppe aufgewachsen sind, hatten mehr angepasstes Sozialverhalten gezeigt, d.h. sie konnten ihr Verhalten angemessener dosieren und anwenden. Fische, die in kleineren Gruppen aufwachsen, hatten ein größeres Aggressionspotential. Dies macht deutlich, dass das Aufwachsen in einer größeren Gruppe einen Vorteil für die Individualentwicklung mit sich bringt, da diese Fische dadurch ein größeres Spektrum an sozialen Interaktionen bespielen können (Fischer et al. 2015). In einer Studie von Arnold et al. (2010) konnte nachgewiesen werden, dass soziale Erfahrungen in der frühen Lebensphase die Reaktionen in Konflikt- beziehungsweise Stresssituationen in späteren Lebensphasen prägen. Allerdings sind diese Effekte nicht durch direkte Interaktion mit den Elterntieren entstanden, da Arnold und Taborsky (2010) beobachtet hatten, dass die

Jungtiere nur mit ihren Geschwistern direkt interagierten. Es wird vermutet, dass die aufwachsenden Fische fähig sind, sich gegenseitig zu beobachten und dadurch ihr Verhaltensspektrum erweitern. Die Fähigkeit das Sozialverhalten anzupassen, ermöglicht es Konflikte durch adäquates Verhalten schneller zu lösen (Arnold und Taborsky 2010). Tiere, die in großen, stabilen sozialen Gruppen leben, profitieren davon ihre Mitglieder zu erkennen und sie je nach dem Rang in der Hierarchie, Alter, Geschlecht, Reproduktionssituation sowie Verwandtschaft einer Position in der Gruppe zuzuordnen. Dies ermöglicht ihnen das Sozialverhalten zu lesen, die Futtersuche zu koordinieren und sich an solche Informationen erinnern zu können (Bond et al. 2003).

Laland und Williams (1997) konnten in einem Experiment mit Guppies die Bedeutung des Weitergebens von Information innerhalb eines Schwarmes zeigen: weibliche unerfahrene Fische konnten durch Beobachten eines erfahrenen Guppies in einem Futtersuch-Experiment Informationen erwerben und diese danach nutzen. Sie konnten somit zeigen, dass die Fische demnach ihre Umgebung nicht durch aufwändiges selbstständiges erforschen kennenlernen mussten, sondern dass sie von den Erfahrungen ihrer Artgenossen in kürzerer Zeit mit weniger Aufwand profitiert haben (Laland und Williams 1997).

1.2 Theoretische Grundlagen zum Thema Lernen und Umkehrlernen („Reversal Learning“)

1.2.1 Kognition und Lernen

Kognition kann definiert werden als die Gesamtheit der neuronalen Prozesse, die sich mit der Erfassung, Speicherung und Nutzung von Informationen befassen (Dukas 2004). Kognition umfasst alle Wege, auf denen Tiere Informationen über ihre Sinne aufnehmen, verarbeiten, speichern und entscheiden, darauf zu reagieren. Kognition spielt eine große Rolle bei der Nahrungssuche, der Entscheidungsfindung bei der Partnersuche und einer Vielzahl anderer Verhaltensweisen (Shettleworth 2001).

Humphrey (1976) bezeichnete ein Tier dann als kognitiv begabt, wenn es sein Verhalten auf der Grundlage einer gültigen Schlussfolgerung aus Beweisen ändert (Humphrey 1976). In diesem Sinne definiert Dill (1983) Lernen als Verhaltensänderung durch Erfahrung. Er beschreibt Lernen als einen wichtigen Mechanismus für die Anpassung an eine unberechenbare Umwelt (Dill 1983). Um diesen Lernerfolg in einem Experiment feststellen zu können, sind Beobachtungen von Verhaltensänderungen nötig. Allerdings kann sich eine

solche Verhaltensänderung auch in einer fehlenden beobachtbaren Handlung äußern (Rumbaugh et al. 1996).

In den letzten Jahrzehnten hat die artübergreifende Erforschung der kognitiven Fähigkeiten immer mehr an Bedeutung gewonnen. Eine beliebte Methode sind diverse Versuche mit Lernexperimenten.

1.2.2 Umkehr-Lernexperimenten in der Kognitionsforschung

Umkehr-Lernexperimente gehören zu den am weitesten verbreiteten Tests für kognitive Flexibilität. Umkehrlernen erfordert, dass ein Subjekt sein Verhalten flexibel anpasst (Izquierdo et al. 2017). Beim seriellen Umkehrlernen lernen Probanden differenziert auf zwei Reize zu reagieren. Durch das Umkehren der Belohnung müssen sie die Fähigkeit haben, neue Assoziationen zu knüpfen. Einer Spezies, die diese Situation meistert, wird die Fähigkeit der Verhaltensflexibilität zugesprochen (Bond et al. 2007).

Rajalakshmi et al. (1965) argumentieren, dass man gerade beim Umkehrlernen eine Verbesserung des Lernerfolges beobachten kann. Die Fähigkeit des Umkehrlernens ist ein guter Beweis kognitiver Fähigkeiten, da sie zeigt, dass das Versuchstier fähig ist, die Aufmerksamkeit von einem Reiz bewusst zu einem andern zu lenken, was eine höhere kognitive Leistung charakterisiert. Des Weiteren haben sie festgestellt, dass die relative Schwierigkeit des Umkehrlernens im Vergleich zu der des ursprünglichen Lernens unabhängig von der Schwierigkeit der ursprünglichen Aufgabe ist und daher sehr gut als Maß für den Vergleich zwischen Arten und Individuen dienen kann (Rajalakshmi und Jeeves 1965).

Im Jahr 1958 führte Reid ein serielles Umkehrlernexperiment mit Tauben durch, wobei er beobachten konnte, dass es im Laufe des Experiments bei jedem weiteren Umkehrlernen zu weniger Fehlern, d.h. einer verbesserten Leistung gekommen ist. Je mehr Durchgänge durchgeführt wurden, desto schneller haben sie den neuen Stimulus angenommen. Des Weiteren machten Vögel, denen es bei Fehlversuchen erlaubt war, ihren Fehler sofort zu korrigieren und auf den anderen Stimulus zu wechseln, weniger Fehler. Er konnte damit zeigen, dass die Tauben die Fähigkeit haben, von einem Stimulus zu einem anderen zu wechseln (Reid 1958).

Kay et al. (1962) untersuchten das Lernverhalten von älteren und jüngeren Ratten in einem Diskriminierungs- und Umkehrlernexperiment. Sie mussten Lernen zwischen einem Kreis und einem Dreieck zu unterscheiden. Das erste Umkehrlernen hat den Ratten mehr

Schwierigkeiten bereitet als das initiale Lernen am Beginn des Experiments, wobei sich im Laufe des Experiments herausgestellt hat, dass ein Stimulus weniger gerne ausgewählt wurde als der andere und dies die Ergebnisse beeinflusst hat (Kay und Sime 1962). Dies macht deutlich, dass die Auswahl der Stimuli eine wichtige Rolle spielt, da es zu Präferenzen kommen kann. Jedoch nicht nur der Stimulus, sondern auch der Versuchsaufbau kann ein Lernexperiment beeinflussen. Kirk und Bitterman (1963) konnten in einem Versuch mit Schildkröten in einem T-Labyrinth zeigen, dass der Versuchsaufbau eine entscheidende Rolle spielt. Tritt keine Verbesserung im Lernerfolg auf, kann dies bedeuten, dass die Trainingsbedingungen nicht geeignet sind, um einen Fortschritt zu erreichen. Sie haben in diesem Fall die Verwendung eines T-Labyrinths als unpassend empfunden (Kirk und Bitterman 1963). Auch O'Hara et al. (2015) betonten nach einer Studie mit Keas, dass die Methodik eine wichtige Rolle spielt. Sie kritisierten, dass Forscher häufig Studien miteinander vergleichen, ohne jedoch die methodischen Unterschiede zu berücksichtigen. Zum Beispiel wird die Leistung eines Lernexperiments bezogen auf feste Objekte mit einem Versuch mit einem Touchscreen verglichen. Die Keas in ihrem Experiment schnitten jedoch deutlich besser bei der Verwendung von festen Objekten ab. O'Hara et al. (2015) begründeten diese Ergebnisse damit, dass bei der Verwendung eines Touchscreens die räumliche und taktile Komponente gefehlt hat. Diese Ergebnisse implizieren, dass es nicht zulässig ist, Dinge wie Schnelligkeit beim Lernen über unterschiedliche Methoden miteinander zu vergleichen (O'Hara et al. 2015). Das macht deutlich, dass man, wenn man verschiedene Arten miteinander vergleicht, dieselbe passende Methode verwenden sollte, damit es hierbei zu keiner Beeinflussung der Ergebnisse kommen kann.

1.2.3 Lernen bei Fischen

Auch bei Fischen spielt Lernen eine große Rolle in ihrem Leben, insbesondere bei der Anpassung ihres Verhaltens an eine neue Lebens- und Umweltsituation (Kieffer und Colgan 1992). Um ihr Verhalten zu verfeinern und zu verbessern, haben sie gezielte Verhaltensmechanismen bzw. das Lernen entwickelt. Bei der Futtersuche ist Flexibilität bei Fischen eine wichtige Strategie, da ihr natürlicher Lebensraum eine große Variation an Verfügbarkeit von Nahrung aufweist. Bei weniger Nahrung müssen sie ihre Strategie ändern und anpassen – Lernen ist hierbei ein wichtiger Mechanismus (Dill 1983). Insofern wird bei Lernexperimenten mit Fischen oft Futter zur Verstärkung benutzt. Verstärkung ist ein Mittel, welches die Wahrscheinlichkeit und Stärke von Antworten erhöht und üblicherweise die Voraussetzung für das Lernen ist. Sie kann einen großen Einfluss auf das Verhalten haben,

da sie in der Regel notwendig ist, wenn ein bestimmtes Verhalten aufrechterhalten werden soll (Rumbaugh et al. 1996).

1.3 *Neolamprologus pulcher* und *Neolamprologus caudopunctatus*

Beide Cichlidenarten sind im Afrikanischen Tanganjika See endemisch und besiedeln den gleichen Lebensraum. Sie leben auf engstem Raum miteinander, haben eine ähnliche Körpergröße, dieselben Fressfeinde, sind beides Substratbrüter und bevorzugen dieselbe Nahrung. Jedoch unterscheiden sich die beiden untersuchten Arten in ihrem Brutpflegeverhalten wesentlich. Während *N. caudopunctatus* eine bi-parentale Aufzucht betreibt – also sich beide Eltern um den Nachwuchs kümmern, lebt *N. pulcher* in einem komplexen sozialen Gefüge aus einem Elternpaar und Bruthelfern (Schädelin et al 2012, Taborsky 1984). Es konnte jedoch gezeigt werden, dass ein junger *N. caudopunctatus* Fisch von einer *N. pulcher* Familie akzeptiert wird, welches einerseits von der Ähnlichkeit zwischen den beiden Arten, andererseits von einer gewissen sozialen Flexibilität zeugt (Mazza 2017).

Neolamprologus caudopunctatus lebt in Aggregationen von kleinerer Größe von 5-10 Pärchen, bis zu größeren Gruppen von mehr als 100 Paaren zusammen, wobei die Nachbarn weniger als einen Meter voneinander entfernt sind (Schädelin et al. 2012). Die Eltern betreiben eine bi-parentale Aufzucht. Das Paar entfernt Sand unter einem Stein oder zwischen Steinen, um eine Bruthöhle für ihre Eier zu schaffen. Beide Elternteile verteidigen sowohl die Eier, als auch die später freischwimmenden Nachkommen für bis zu 40 Tage (Ochi et al. 1999). Bei Buntbarschen verteidigen zwar beide Elternteile die Brut indem sie Artgenossen, andere Fische und Fressfeinde attackieren, aber das Weibchen befindet sich fast immer näher an der Brut als das Männchen (Kuwamura 1986). Bei *N. caudopunctatus* kümmern sich die Elterntiere als Paar um ihre Nachkommen, doch zusätzlich konnte in einem Laborversuch gezeigt werden, dass Paare ein Nest nahe neben einem anderen Pärchen bevorzugen (Schädelin et al. 2012). So konnte die Investition der einzelnen Paare in die Verteidigung bei gleichbleibender Attackehäufigkeit gegen Räuber reduziert werden, was weniger Energieaufwand in die Verteidigung gegen Räuber nötig machte (Schädelin et al. 2012).

Wie bei *N. caudopunctatus*, tritt Monogamie bei Fischen meist zusammen mit dem elterlichen Bewachen der freischwimmenden Nachkommen auf (Wittenberger und Tilson 1980). Der Schutz der Nachkommen stellt sich als deutlich effektiver heraus, wenn er von beiden Elternteilen betrieben wird, da gerade freischwimmende Nachkommen sehr gefährdet

sind, zumal die Angriffe von allen Seiten erfolgen können. Es besteht demnach wohl die unbedingte Notwendigkeit, dass die freischwimmenden Fische von beiden Eltern bewacht werden und deshalb bedingt diese Brutfürsorge die Monogamie (Wittenberger und Tilson 1980). Doch ähnlich erfolgreich dürfte auch ein Bruthelfersystem sein, wie wir es bei *Neolamprologus pulcher* finden.

Neolamprologus pulcher, der meist untersuchte Buntbarsch mit Bruthelfersystem, zeigt ein hoch entwickeltes Sozialsystem, ist ebenfalls ein Substratbrüter und lebt gleichermaßen im Tanganyikasee in der Tiefe von 3-45m (Taborsky 1984). Diese Fische leben in sozialen Gruppen aus einem dominanten Brutpaar und verwandten und unverwandte Helfern beiderlei Geschlechts. Die Gruppengröße variiert zwischen 1-14 Helfern (im Durchschnitt sind es 5 Helfer). Die Gruppengröße korreliert mit der Größe des Territoriums und der Anzahl der Unterschlüpfen bzw. Versteckmöglichkeiten (Balshine et al. 2001). Die Helfer sind im Allgemeinen mit dem Weibchen des Brutpaares verwandt, wobei der Grad der Verwandtschaft dem des ersten Cousins entspricht (Stiver et al. 2005). Bei kooperativ brütenden Tieren kümmern sich Gruppenmitglieder, deren eigene Fortpflanzung unterdrückt wird, um den Nachwuchs, und verzichten so einstweilen auf eigene Reproduktion (Balshine et al. 2001). Die Helfer verbleiben im elterlichen Territorium und investieren sowohl in die Brutpflege ihrer Geschwister als auch in die Pflege und Verteidigung des Territoriums. Sie reinigen die Eier und Larven, entfernen Sand aus der Bruthöhle, entfernen Schnecken und verteidigen die Bruthöhle gegenüber Artgenossen und Fressfeinden (Taborsky 1984).

Feldbeobachtungen haben gezeigt, dass Helfer stets kleiner sind als das Brutpaar, meist übersteigt auch nur ein sehr geringer Prozentsatz an Helfern eine Körpergröße von 5cm (Taborsky 1985). Welche Körpergröße des Helfers ein Brutpaar noch akzeptiert, hängt vom Wettbewerbsdruck, dem Reproduktionszyklus und dem Bedarf an Helfern ab (Taborsky 1985). Bei einem Bruthelfersystem haben die Helfer die Möglichkeit bei dem dominanten Brutpaar und ihrem gewohnten Territorium zu bleiben und Erfahrungen zu gewinnen, während sie darauf warten sich selbst fortpflanzen zu können, wodurch sie einen allgemeinen Wettbewerbsvorteil haben, bis sie dann schlussendlich selbst zur Fortpflanzung kommen (Emlen 1995). Auch für *N. pulcher* konnte Dierkes (1999) in einer Studie einen potenziellen Fitnessvorteil für Bruthelfer nachweisen, da sie einerseits von den Erfahrungen, die sie als Helfer machen und andererseits von manchmal der Möglichkeit simultan mit dem Brutpaar zu laichen und somit schon als Helfer Nachwuchs zu zeugen, profitieren können (Dierkes 1999). Vorteile für die Helfer sind neben der Erhöhung der inklusiven Fitness, die

Erhöhung der Chance auf Übernahme des Territoriums sowie Brutparasitismus beim Laichvorgang und Kannibalismus von Eiern, Larven und kleinen Jungfischen (Taborsky 1984). So konnte in einer Studie nachgewiesen werden, dass in 44,2% der Fälle das aktuelle Männchen der Familie nicht der Vater der aktuellen Jungtiere war (Dierkes et al. 2008). Mögliche Ursachen hierfür waren, dass nach dem Ablachen das dominante Männchen gestorben ist und ersetzt wurde oder dass es zu sogenanntem Brutparasitismus gekommen ist (Dierkes et al. 2008). So können sich zum Beispiel große Helfer (über 4,5cm Standardlänge) fortpflanzen, indem sie in ihrem Territorium simultan mit dem Pärchen laichen, doch dominante Männchen reagieren auf dieses Schmarotzerverhalten mit erhöhter Aggression, welches zum Ausschluss des Helfers aus der Gruppe führen kann (Dierkes 1999).

Wenn die Nachkommen von Eltern und Helfern betreut werden, sinkt die Gefahr, dass Jungtiere Fressfeinden zum Opfer fallen. Da die Sterblichkeitsrate durch viele Helfer gesenkt wird, haben Weibchen die Option weniger Ressourcen in die Fortpflanzung zu investieren. Taborsky et al. (2007) konnten nachweisen, dass die Anzahl der Eier sinkt, wenn viele Helfer anwesend sind, jedoch war kein direkter Effekt auf die tatsächliche Eigröße zu beobachten (Taborsky et al. 2007). Die eingesparten Ressourcen konnten so in das Überleben und spätere Bruten investiert werden. Diese flexible Anpassung der Eizahl an die Helferanzahl ist möglicherweise eine wichtige Strategie der kooperativ brütenden Buntbarsche (Taborsky et al. 2007).

Die Helfer hingegen bevorzugen die Möglichkeit sich zu verbreiten und selbst fortzupflanzen, sobald es sich ergibt (Bergmüller et al. 2005). Wenn mehr Bruthabitate zur Verfügung stehen, haben Helfer mehr Zeit außerhalb des Territoriums verbracht und auch weniger unterwürfiges Verhalten dem Zuchtpaar gegenüber gezeigt (Bergmüller et al. 2005). Das zeigt, dass unter anderem die ökologischen Begebenheiten darüber entscheiden, ob ein Helfer bleibt oder sich fortpflanzt. Auch Stiver et al. (2005) konnten zeigen, dass viele unterschiedliche Faktoren, nicht nur der Grad der Verwandtschaft, kooperative Verhaltensmuster prägen (Stiver et al. 2005). All diese Faktoren und Entscheidungsmöglichkeiten, denen die Helfer ausgesetzt sind, zeigen, dass es zu einer hohen Flexibilität bei der Anpassung der Hilfe bei der Brutpflege kommt, sowohl kurz- als auch langfristig (Kasper et al. 2017).

2. Material und Methode

Für unseren Versuch wurden Fische aus der F1 Generation genommen, die Elterntiere dieser Zuchtreihe wurden im Tanganjika See in Afrika gefangen. Das Brutschema wurde im Herbst des Jahres 2017 für eine übergeordnete Versuchsreihe über die Effekte von frühen sozialen Erfahrungen am Konrad-Lorenz-Institut in Wien ins Leben gerufen. Die Gruppenvergleiche mit T1 und T2 werden in einer zweiten Diplomarbeit untersucht und beschrieben.

Unsere vier Vergleichsgruppen bestanden aus jeweils 20 Tieren:

- 1) Gruppe C1: *Neolamprologus pulcher*, welche mit ihren Geschwistern und Sichtkontakt zu ihren eigenen Eltern aufgewachsen sind.
- 2) Gruppe T1: Aufzucht in einer gemischten Brut aus *Neolamprologus pulcher* und *Neolamprologus caudopunctatus* mit Sichtkontakt zu den Eltern der Art *N. pulcher*.
- 3) Gruppe T2: Aufzucht in einer gemischten Brut aus *Neolamprologus pulcher* und *Neolamprologus caudopunctatus* mit Sichtkontakt zu den Eltern der Art *Neolamprologus caudopunctatus*.
- 4) Gruppe C2: *Neolamprologus caudopunctatus*, welche zusammen mit ihren Geschwistern und mit Sichtkontakt zu ihren eigenen Eltern aufgewachsen sind.

Die jungen Fische der Art *N. caudopunctatus* aus den Gruppen T1 und T2 konnten aufgrund des Konkurrenzdruckes in dieser Konstellation nicht erfolgreich zu der von uns benötigten Größe für diesen Versuch aufgezogen werden. Aus diesem Grund sind die *N. caudopunctatus*, die für die Fragestellung des Artenvergleiches herangezogen wurden, alle aus der Gruppe C2.

Die 20 Fische pro Vergleichsgruppe für den Lernversuch entstammen aus mehreren unterschiedlichen Aufzuchtbecken. Bei der Besetzung der Versuchsbecken wurde darauf geachtet, dass keine untereinander bekannten Fische - also Fische, die die aus demselben Becken entstammen - nebeneinander platziert werden. Des Weiteren wurde gewährleistet, dass es zu keinem Sichtkontakt zwischen den beiden Fischarten kommt, um einer möglichen Beeinflussung des Versuchs und dessen Ergebnis vorzubeugen.

Die Fische wurden nach dem Zufallsprinzip händisch mit zwei Netzen unter möglichst großer Stressvermeidung aus ihrem Aufzuchtbecken gefangen sowie gewogen und gemessen, bevor sie in das Versuchsbecken transferiert wurden. Nach Ende des Versuchs wurden die

Tiere erneut gewogen und gemessen, um bestätigen zu können, dass die Tiere während des Versuchs ausreichend mit Nahrung versorgt waren. Alle Tiere haben entweder ihr Gewicht gehalten oder sind schwerer geworden. Die sexuelle Reife der *N. pulcher* wird ab 3,5cm erreicht (Dierkes 1999) und da einige unserer Versuchsfische diese Größe noch nicht erreichten, war es uns nicht möglich eine korrekte Geschlechtsbestimmung durchzuführen. Keine unserer Fische hat Brutverhalten oder ähnliches Verhalten der Geschlechtsreife gezeigt.

2.1 Apparat

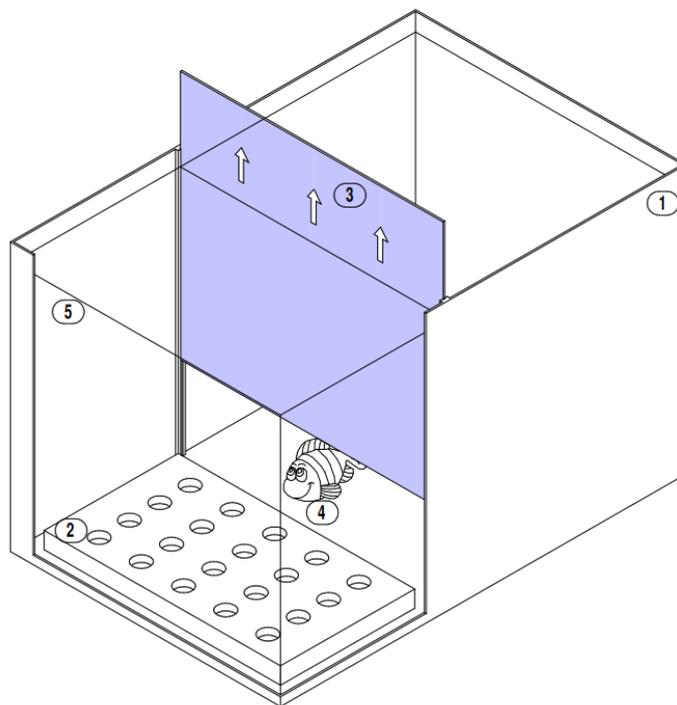


Abbildung 1: Aufbau des Versuchsbeckens während des Versuchs mit Lochplatte und Funktionsmechanismus der Trennscheiben.

Legende:

- 1: Wand des „Wohnbereiches“, transparent
- 2: Lochplatte, die für den Versuch manuell ins Becken gelegt wurde
- 3: blickdichte Trennwand, welche während dem Versuch manuell geöffnet wurde
- 4: Versuchsfisch
- 5: Wand des Versuchsbereichs, blickdicht (mit Sichtschutz)

Das Versuchsbecken bestand aus zwei Kompartimenten. Einerseits der „Wohnbereich“, andererseits der Versuchsbereich. Diese Kompartimente waren mittels zweier Scheiben, einer transparenten und einer nicht-transparenten, getrennt. Zwischen den Wohnbereichen nebeneinanderstehender Becken war der Sichtkontakt möglich, zwischen den

Versuchsbereichen allerdings nicht. Durch den Sichtkontakt zwischen den Wohnbereichen war es den Fischen möglich, weiterhin soziale Interaktionen auszuführen, wovon sie auch Gebrauch gemacht haben. Dies sollte einerseits den sozialen Stress reduzieren, da die Fische in ihren Versuchsbecken einzeln gehalten werden mussten, andererseits vermeiden, dass die Fische voneinander lernen könnten (Buechel et al. 2018).

Wie im erfolgreichen Versuch von Parker et al. hatten die Fische vor der Trainingsphase einen Tag Gelegenheit sich an das Versuchsbecken zu akklimatisieren, was ihnen die Möglichkeit gab in stress- und reizfreier Atmosphäre die Umgebung zu erkunden (Parker et al. 2012).

Der Boden des Beckens war mit 2-5cm hellem Sand bedeckt, des Weiteren gehörten zur Ausstattung ein Heizstab und ein luftbetriebener Schwammfilter. Die Wassertemperatur wurde konstant auf $26 \pm 1^\circ\text{C}$ gehalten und der Nitratgehalt wöchentlich kontrolliert. Am Ende des Versuchs, nachdem der Fisch entfernt wurde, wurde das Becken und dessen Ausstattung gründlich gereinigt und die Hälfte des Wassers gewechselt. Der Lichtzyklus war, wie schon bei den Aufzuchtbecken, auf 12 Stunden Tag und 12 Stunden Nacht eingestellt.

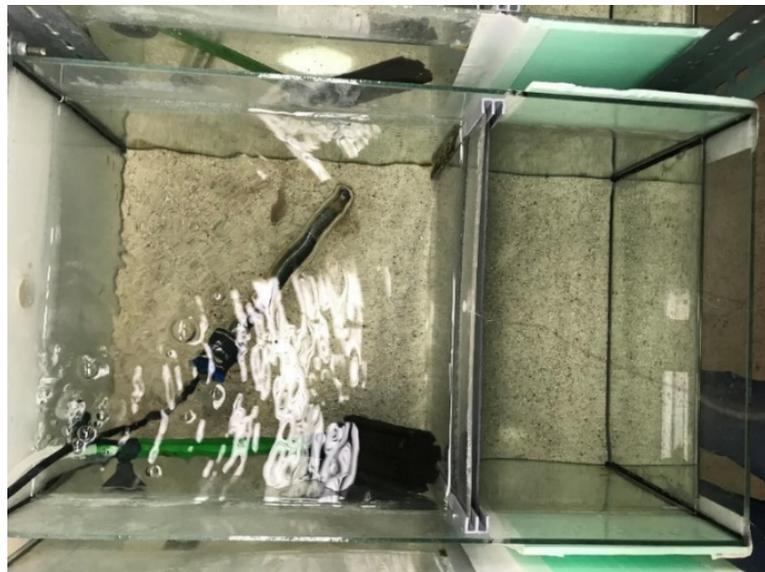


Abbildung 2: Ausstattung und Aufbau des Versuchsbeckens.

Der Versuchsbereich war, außerhalb der unmittelbaren Versuche, bis auf den Sand am Boden, leer und durch die Trennwände abgetrennt, erst wenn der Versuch gestartet wurde,

wurde eine Lochplatte hineingelegt, in dessen Löchern das Futter unter einem Chip versteckt wurde.

Die Lochplatte hatte insgesamt 20 Löcher (4x5), zu 5 Reihen. Die Mittlere Reihe (Nummern 9-12) war die gedachte Mittellinie und wurde nicht zum Verstecken des Futters benutzt. Damit eine Seitenpräferenz ausgeschlossen werden konnte, wurde nach jedem Durchgang ein Seitenwechsel vorgenommen.

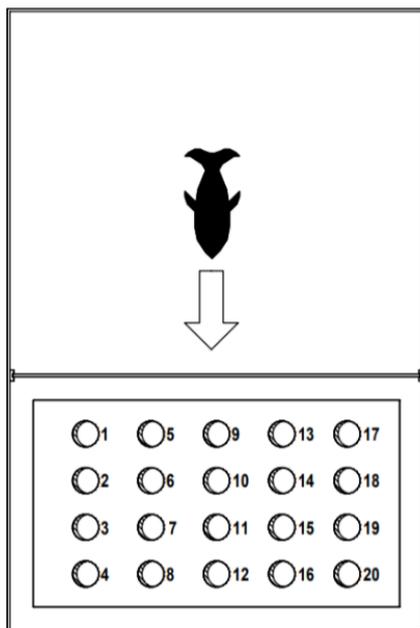


Abbildung 4: Aufbau und Nummerierung der Lochplatte.

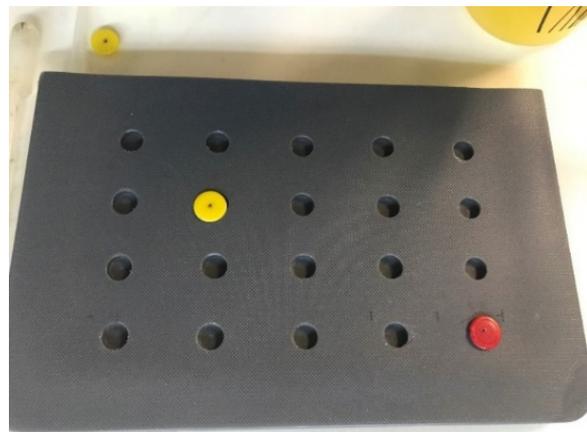


Abbildung 3 Lochplatte mit den farbigen Chips.

Als Belohnungsfutter dienten rote Mückenlarven, die von allen Fischen im Test sehr gerne gefressen wurden und den Fischen auch bereits als Futter bekannt war. Die Fische erhielten während des Versuches kein zusätzliches Futter zum Belohnungsfutter, da durch die mehrmaligen Durchgänge die Tiere ausreichend mit Nahrung versorgt waren und deutliche Anzeichen von Sättigung gezeigt haben.

2.2 Vortraining

Im Vortraining wurden die Fische darauf trainiert, einen verschiebbaren Chip mit darunter liegendem Futter zu assoziieren und das Futter freizulegen (Buechel et al. 2018).

Um den Fischen die Prozedur und Funktionsweise des Versuches beizubringen, wurde ein Chip einer Farbe, die später bei den eigentlichen Versuchen nicht benutzt wurde, grün, verwendet. Für alle Fische war das Hochziehen der Absperrungen, das Schwimmen zur Lochplatte und das Fressen von dieser, eine Herausforderung. Zuvor mussten die Fische an das Handling mit der Ausrüstung gewöhnt werden. Dafür wurden beide Trennwände geöffnet und Futter deutlich sichtbar auf die Platte gelegt. Sobald die Fische beim Eintreten in den Versuchsbereich und Fressen von der Platte Sicherheit gezeigt haben, wurde das Futter in ein Loch, ohne von einem Chip bedeckt zu werden, gelegt.

In einem nächsten Schritt bedeckte der Chip das Loch nur zum Teil und das Futter war noch sichtbar. Dieser Spalt wurde bei den folgenden Durchgängen immer mehr minimiert, damit die Fische lernten den Chip mit dem Futter zu verknüpfen und beiseitezuschieben.

Die Fische haben im Vortraining unterschiedlich schnelle Fortschritte gezeigt. Bei Tieren, die ängstlich waren und längere Zeit ihre Angststarre nicht überwinden konnten, wurden die Trennwände über Nacht geöffnet, um es dem Fisch zu ermöglichen, die Platte mit Futter über eine längere Zeit zu erkunden. Dies hat zu deutlichen Fortschritten geführt. Das Vorgehen macht deutlich, dass beim Vortraining für den eigentlichen Versuch sehr individuell auf jeden Fisch eingegangen werden musste, um sie an das Handling und die Vorgangsweise zu gewöhnen.

Assoziiertes Lernen ist bei Fischen von der räumlichen und zeitlichen Kontinuität von Ereignissen abhängig (Warburton 2003). Aus diesem Grund haben wir darauf geachtet, dass unter dem Chip ausreichend deutlich auffindbar und genügend Futter liegt, damit der Fisch beim Beiseiteschieben des Chips prompt bestätigt wurde und keinen scheinbaren Fehlversuch hatte.

Wenn die Fische sechs erfolgreiche Futterfindungen unter dem grünen Chip in sechs Versuchen an einem Tag, die jeweils nicht länger als 30 Sekunden dauern durften, erreicht hatten, sind sie in den eigentlichen Versuch gestartet.

2.3 Diskriminationslernen mit Farbunterscheidung – „Discrimination Learning“

Wir untersuchten dann die grundlegenden Diskriminationslernfähigkeiten mit einem Farbunterscheidungstest. Dem Fisch wurde die Wahl zwischen zwei unterschiedlich farbigen Chips angeboten. Nur der Chip mit der richtigen Farbe konnte bewegt werden, der andere wurde mit einem angeklebten Knopf fixiert, damit er vom Fisch nicht beiseite bewegt werden

konnte. Um olfaktorische Einflüsse zu vermeiden, wurde unter beiden Chips Futter platziert. Die Fische haben pro Tag 6 Durchgänge absolviert. Die Position der Chips wurde zufällig via Zufallsgenerator zugewiesen. Die eine Hälfte der Fische lernte zuerst das Futter mit einem gelben Chip zu verknüpfen, die andere Hälfte mit einem roten (Buechel et al. 2018, Parker et al. 2012). Auch die Farbwahl wurde durch Zufall innerhalb der Gruppen individuell bestimmt, um auszuschließen, dass eventuell mögliche Farbpräferenzen einen Einfluss auf die Ergebnisse des Diskriminierungs- bzw. Umkehrlernens haben.

Wenn der Fisch wieder das zuvor bestimmte Lernkriterium erreicht hatte (sechs richtige aus sechs Versuchen an einem Tag), ist er in die nächste Phase des Versuchs gekommen. Ein Versuch zählte dann als richtig, wenn der jeweilige Chip innerhalb von 30 Sekunden beiseitegeschoben und das Futter gefressen wurde. Ist dies nicht erfolgt, wurde dem Fisch bis zu fünf Minuten Zeit pro Versuch gegeben, um die Belohnung zu erreichen. Wurde dies ebenfalls nicht erreicht, wurde das mit dem richtigen Chip bedeckte Loch aufgedeckt und der Fisch konnte das Futter fressen.

2.4 Umkehrlernen – „Reversal Learning“

Wenn das prädefinierte Kriterium erreicht wurde, wurde der Stimulus für die Belohnung am nächsten Tag umgedreht. War vorher gelb der richtige und damit bewegliche Chip, war es in dieser Phase der rote und umgekehrt.

Die verlangten Fertigkeiten im zweiten Teil waren komplexer, da der Fisch den vorher bestätigten Chip ignorieren und die Belohnung nun mit dem vorher nicht bestätigtem Chip assoziieren musste. Dabei wird speziell die kognitive Flexibilität trainiert (Buechel et al. 2018).

2.5 Überblick der Auswahlkriterien bzw. Ergebnisoptionen des Fisches

Jedem Fisch wurde pro Tag 6 Versuche pro Testdurchgang und Tag angeboten. Pro Versuch hatte der Fisch fünf Minuten Zeit seine Auswahl zu treffen. Zu einer korrekten Auswahl ist es gekommen, wenn er innerhalb von 30 Sekunden den korrekten Chip beiseitegeschoben und das Futter erreicht hatte. Hat er eine falsche Wahl getroffen, war es ihm nicht möglich, den Chip zu bewegen, da dieser fixiert war. Er hatte dann bis zu fünf Minuten Zeit seine Auswahl zu korrigieren und das Futter zu fressen. Ist dies nicht erfolgt, wurde der richtige Chip aufgedeckt und dem Fisch dann die Gelegenheit gegeben das Futter zu fressen. Wurde das Futter nicht gefressen, wurde der Versuch für diesen Tag

abgebrochen, da der Fisch anscheinend nicht ausreichend motiviert war an diesem Tag die Tests mitzumachen. Er ist dann am Folgetag wieder getestet worden.

2.6 Statistische Auswertung

Für die statistische Auswertung der Kenngröße wie viele Durchgänge nötig waren um das Lernkriterium (6 richtige aus 6 Versuchen) zu erreichen, wurde ein General Linear Model mit einer quasiposson Fehlerverteilung benutzt. Die Statistik wurde mit R (Version 3.6.3) ausgeführt.

3. Ergebnis

Die Verteilung der Daten wies eine überproportional hohe Anzahl an kleinen Werten auf (links verschobene Verteilung), wofür eine quasi-poisson Fehlerverteilung die geeignetste Analysemethode darstellt, da es sich um Zufallsereignisse in einer bestimmten Zeitspanne handelt.

N. pulcher Fische haben signifikant schneller das Lernkriterium erreicht ($N_{N. pulcher} = 60$, $N_{N. caudopunctatus} = 20$; t-value = - 4; $p > 0.001$, Tabelle 1, Abbildung 5). Sie haben im Mittel 18 Durchgänge gebraucht, (18; 42; 6 [Median; Maximum; Minimum]). *N. caudopunctatus* benötigten dafür im Schnitt 21 Durchgänge (21; 96; 6 [Median; Maximum; Minimum]). *N. pulcher* brauchten im Mittel also 3 Tage, während *N. caudopunctatus* 3.5 Tage benötigten.

Dieser Unterschied existierte nicht mehr im Umkehrlernen ($N_{N. pulcher} = 60$, $N_{N. caudopunctatus} = 20$; t-value = -1.42; $p = 0.16$, Tabelle 2, Abbildung 6). Hierbei haben beide Arten im Durchschnitt 24 Durchgänge benötigt, um das Kriterium zu erreichen, (*N. pulcher*: 24; 46; 12; *N. caudopunctatus*: 24; 72; 12 [Median; Maximum; Minimum]).

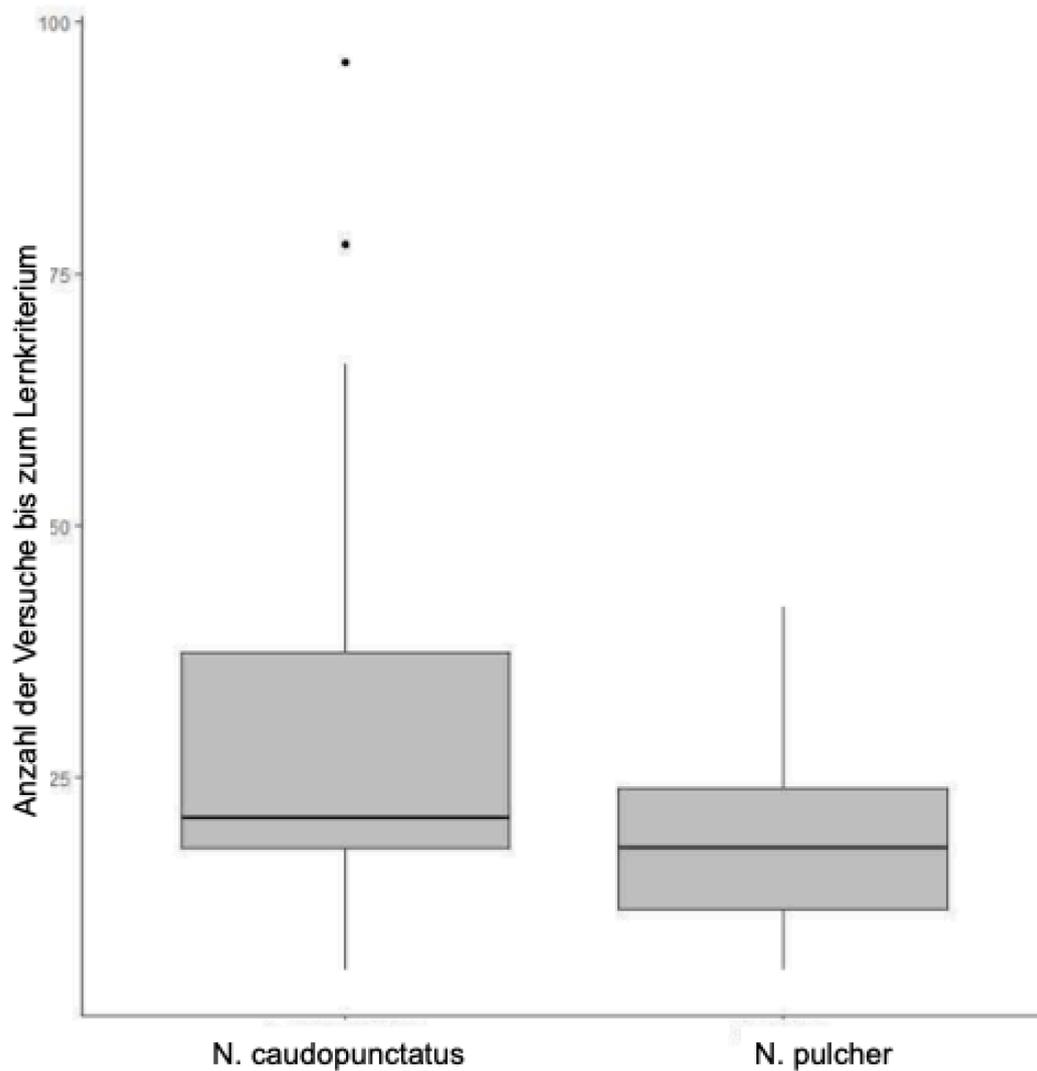


Abbildung 5: In dieser Grafik des Diskriminationstests werden die Anzahl der Durchgänge die nötig waren bis die Fische das Lernkriterium (6 richtige aus 6 Versuchen) erreicht hatten aufgeteilt nach den zwei untersuchten Fischarten, gezeigt. Der Boxplot bildet den Median als Mittellinie, 1. und 3. Quartil als Viereck und die Antenne zeigt den 1.5 Interquartilabstand an, die Punkte zeigen die Ausreißer.

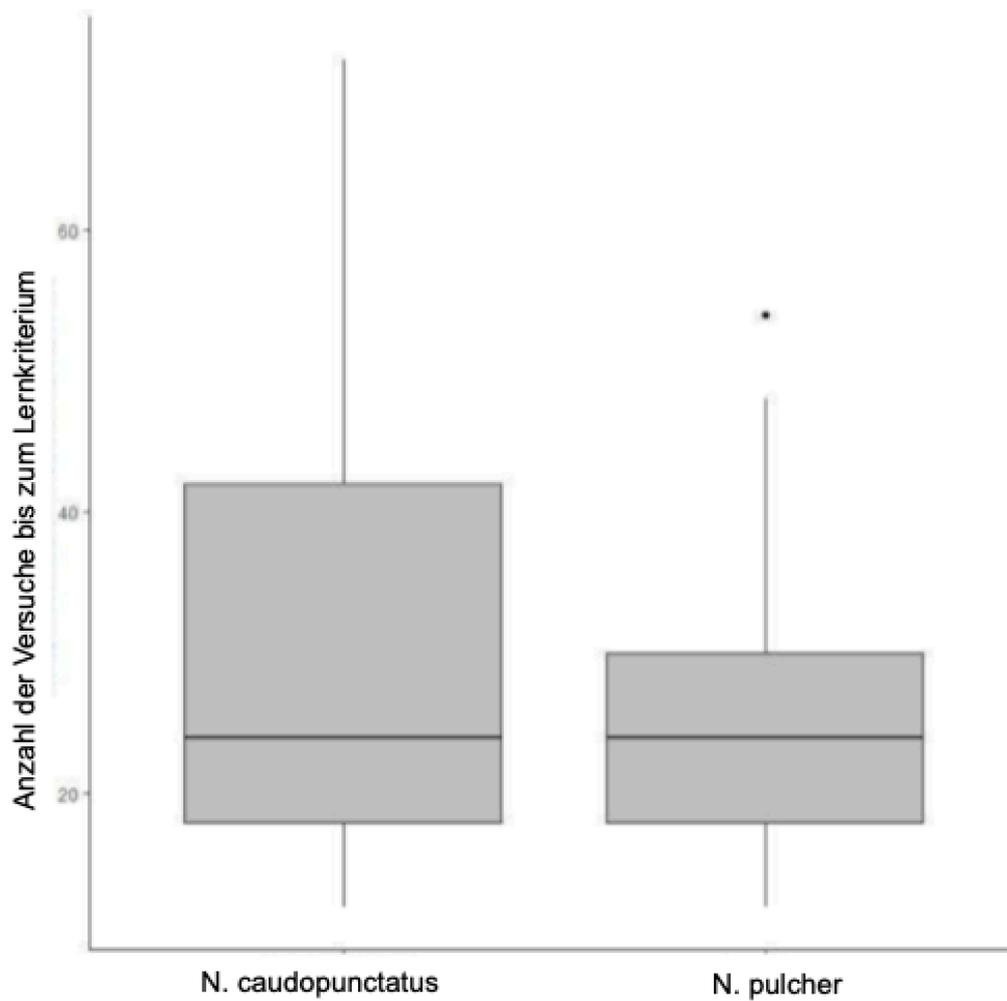


Abbildung 6: In dieser Grafik des Umkehrerntests werden wie im Diskriminationstest (siehe Abb. 5) die Anzahl der Durchgänge, die nötig waren bis die Fische das Lernkriterium (6 richtige aus 6 Versuchen) erreicht hatten, aufgeteilt nach den zwei untersuchten Fischarten, gezeigt. Der Boxplot bildet den Median als Mittellinie, 1. und 3. Quartil als Viereck und die Antenne zeigt den 1.5 Interquartilabstand an, die Punkte zeigen die Ausreißer.

Table 1: General linear Model mit einer quasipoisson Fehlerverteilung im Diskriminationstest.
 N *N. pulcher* = 60, N *N. caudopunctatus* = 20.

Factors	Estimate ± SE	t-value	P-value
Intercept	3.47 ± 0.1	33.7	<0.01
Species	-0.51 ± 0.13	-4.0	<0.01

Table 2: General linear Model mit einer quasipoisson Fehlerverteilung im Umkehrerntest. N
N. pulcher = 60, N *N. caudopunctatus* = 20.

Factors	Estimate ± SE	t-value	P-value
Intercept	3.42 ± 0.1	35.11	<0.01
Species	-0.16 ± 0.11	-1.42	0.16

Bei dem Intercept Wert handelt es sich um den Achsenabschnitt, das heißt auf welcher Höhe die Regressionslinie die Achse schneidet, d.h. auf welcher Höhe die ausgerechnete Regressionslinie die Achse schneidet. Für die Auswertung unserer Hypothese hat dieser Wert keine Bedeutung.

4. Diskussion

Wir haben das Lernverhalten zweier Buntbarscharten, die sich bis auf das Sozialsystem sehr ähnlich sind, in einem Diskriminierungs- und Umkehrlernexperiment untersucht. Unsere Hypothese, dass jene Art, die in einem komplexeren Sozialsystem mit Helfern lebt, bei einer Lernaufgabe besser abschneiden wird, konnten wir nur teilweise bestätigen.

Im natürlichen Lebensraum beeinflussen zahlreiche soziale und nicht-soziale ökologische Faktoren das Leben der Tiere, es ist allerdings noch unzureichend erforscht, welchen Einfluss dies auf das Lernverhalten haben könnte (Banner et al. 2017). Unsere Versuchstiere sind unter identen Bedingungen aufgewachsen, sodass ausgeschlossen werden konnte, dass Umweltfaktoren oder Geschehnisse während der Ontogenese die Ergebnisse beeinflussen könnten.

Unser Versuch bestand aus zwei Teilen: erstens dem Diskriminierungsteil, bei welchem die Tiere zwischen zwei unterschiedlich farbigen Stimuli unterscheiden mussten und zweitens dem darauffolgenden Umkehrlernexperiment. Hierbei wurde der zuvor positive Stimulus zum nicht erfolgreichen Stimulus umgedreht.

Beim ersten Teil des Versuchs, der Diskriminierungsaufgabe, hat *N. pulcher*, jene Art mit dem komplexeren Sozialverhalten, signifikant besser abgeschnitten als *N. caudopunctatus*. Beim zweiten Teil des Versuches, dem Umkehrlernexperiment, waren beide Arten gleich gut, das heißt, sie haben im Mittel genauso viele Durchgänge benötigt, bis sie das Kriterium erreicht hatten. Interessanterweise haben sich *N. pulcher* in ihrer Leistung verschlechtert, *N. caudopunctatus* waren in beiden Durchgängen gleich gut.

Bereits 2017 wurde von Banner et al. einen Lernversuch mit *N. pulcher* durchgeführt, bei dem sie Verhaltensflexibilität mittels assoziativen Lernens, Umkehrlernen und Reaktionen auf ein neues Objekt untersucht haben. Sie erwarteten, dass Tiere, die in einem komplexeren sozialen Umfeld (mit Familie) aufgewachsen sind, flexibler sind und dadurch bessere Lernergebnisse und weniger Angst vor Neuem haben werden. Sie erwarteten auch, dass Tiere, die mit der Anwesenheit von Feinden aufgewachsen sind, sowohl mehr Angst vor Neuem als auch schlechtere Ergebnisse beim Lernen haben werden (Banner et al. 2017). Bei den Ergebnissen von Banners Experiment (2017) stellte sich heraus, dass Tiere, die während der Ontogenese Erfahrung mit einem Fressfeind gemacht haben, aber ohne

Familie aufgewachsen sind, bessere Ergebnisse beim Umkehrlernen gezeigt haben. Sie betonten, dass Stressoren je nach Dauer und Intensität entweder einen positiven oder einen negativen Effekt haben können. Andererseits haben Fische, die mit Familienmitgliedern aufgewachsen sind, in ihrem Versuch weniger Angst vor einem neuen Objekt gezeigt, vor allem wenn sie mit älteren Artgenossen und nicht nur mit ihren Geschwistern Kontakt hatte. Sie konnten somit bereits zeigen, dass die Erfahrungen in der Aufzucht sowohl die kognitive Flexibilität als auch die Antwort auf neue Objekte bei *N. pulcher* beeinflusst. Auch in diesem Versuch war das spätere Umkehrlernen für die meisten Gruppen anspruchsvoller als das Diskriminierungslernen (Banner et al. 2017).

In unserem Versuch hat sich die Leistung vom grundlegenden Lernexperiment zu dem Umkehrlernen in *N. pulcher* verschlechtert, welches die These bestätigt, dass das Umkehrlernen kognitiv anspruchsvoller ist und bedeutet, dass *N. pulcher* schneller bei der Fähigkeit des grundlegenden Lernens, jedoch vielleicht kognitiv nicht unbedingt flexibler als *N. caudopunctatus* sind.

Die gleichbleibende Leistung der *N. caudopunctatus* beim Umkehrlernen könnte darauf zurückzuführen sein, dass sich diese durch einen Misserfolg stärker beeindruckt zeigten und so im Vergleich zur Diskriminierungsaufgabe im Umkehrlernen schneller den richtigen Schluss gezogen haben. So mögen sie zwar durch ihr weniger exploratives Verhalten länger für die Bewältigung der Diskriminierungsaufgabe brauchen, konnten aber durch das „Innehalten“ schneller eine richtige Assoziation treffen. Carere et al. (2011) beschreiben, dass sich Misserfolg auf unterschiedliche Persönlichkeiten unterschiedlich auswirkt (Carere und Locurto 2011).

Alternativ könnte sich der Zusammenhang zwischen Farbe und Belohnung durch die schwächere Lernfähigkeit der *N. caudopunctatus* weniger gefestigt haben, was das Umkehrlernen danach einfacher gestaltete.

Unser Versuchsaufbau hat nicht nur das Verknüpfen einer bestimmten Farbe mit einer Belohnung und danach die Umkehrung dieser Verknüpfung untersucht, sondern viele weitere Aspekte wie Flexibilität, Erforschungsdrang, räumliches Vorstellungsvermögen, Innovations- und Problemlösungsfähigkeit. Die Fische sind von ihren ursprünglichen Aufzuchtbecken in ein neues Versuchsbecken gekommen, wo sie sich einerseits an die neue Lebensumgebung mit Einzelhaltung und Sichtkontakt, die neue Beckengestaltung und die Abfolge des Versuchs gewöhnen mussten. Deshalb stellt sich die Frage, ob in unserem

Experiment die neue Situation und das grundlegende Erlernen des Versuchs die größere Herausforderung war als das Erlernen der Diskriminierungsaufgabe. Die Fische wurden mit vielen neuen Eindrücken konfrontiert, einer neuen Lebensumgebung, Einfangen, Isolation (aber Sichtkontakt zueinander), einer beweglichen Absperrung im Becken und vergleichsweise viel Kontakt zu Menschen. Die Fische mussten Lernen mit diesen neuen Herausforderungen zurecht zu kommen, die reine Farbunterscheidung war nur ein kleiner Teil derselben. Natürlich sind auch bei dieser Umstellung der Umwelt kognitive Flexibilität und Anpassungsvermögen gefragt und so scheint es unwahrscheinlich, dass die Versuchsergebnisse dadurch verfälscht wurden.

Neben dem reinen numerischen Zählen der Versuche und deren Zeitdauer konnte man einige interessante Aspekte beobachten, die sich nicht direkt in der Statistik widerspiegeln. Während der Versuche hat sich ein sehr deutlicher Charakterunterschied zwischen den beiden Fischarten herauskristallisiert. *N. pulcher* haben sich sehr rasch an ihre neue Lebensumgebung angepasst. Sie haben nach sehr kurzer Zeit begonnen ihr Becken zu erforschen. Auch haben sie auf das Öffnen der Klappen weniger ängstlich reagiert und waren schneller bereit den Versuchsbereich mit der Lochplatte zu betreten und den Chip zu berühren und dann beiseite zu schieben. *N. caudopunctatus* haben nach dem Umsetzen sehr lange (manchmal mehrere Stunden) erstarrt in einem Eck gesessen und eine deutliche Stressfärbung gezeigt. Sie waren deutlich weniger explorativ und hatten auch Probleme damit, wenn sich im Becken etwas bewegt hat. Sol D. et al. (2002) konnten bei einem paarweisen Versuch mit eng verwandten Vogelarten beobachten, dass Tiere, welche erfolgreich neues Terrain einnehmen konnten, auch eine größere Innovation bei der Nahrungsbeschaffung gezeigt haben (Sol et al. 2002).

Während der Gewöhnung an den Versuchsaufbau haben wir uns dazu entschlossen bei sehr ängstlichen Fischen die Lochplatte für den Versuch über Nacht im Becken zu lassen, damit sie in Ruhe Zeit hatten, dieses neue Objekt zu erforschen. Das macht deutlich, dass wir im Vorlernen vor dem eigentlichen Experiment, bei denen wir die Fische an die Ausstattung gewöhnen mussten, sehr flexibel auf die jeweilige Reaktion des Fisches reagieren mussten, um die Versuche effizient zu gestalten.

Auch in den Versuchsreihen selbst konnte man einige Unterschiede feststellen. *N. pulcher* waren um einiges forscher, wenn es um das Beiseiteschieben des Chips gegangen ist. Sie haben mehr Kraft investiert und waren nicht so schnell verunsichert, wenn der Chip sich

nicht sofort bewegt hat. Nach einigen Versuchstagen konnte man bei *N. pulcher* eine deutliche Eigenmotivation erkennen. Sobald sie bemerkt hatten, dass der Beobachter den Raum betrat und die Abdeckung der Becken entfernte, haben sie sich in richtiger Position vor die Trennwand begeben. Des Weiteren haben wir beobachtet, dass sich *N. pulcher* zwischen den Versuchsdurchgängen aktiv zu dem Versuchsbereich des Beckens gegraben haben. Dieses Verhalten war für unser Experiment kein Problem, da sich die Lochplatte nur im Becken befunden hat, wenn der Fisch getestet wurde. Ähnliches Verhalten konnte bei *N. caudopunctatus* nicht beobachtet werden, wobei diese Art generell weniger gräbt und eher Sand anhäuft. Auch konnten bei *N. caudopunctatus* längere „Denkpausen“, wie sie schon Fricke bei seinem Freiwasserversuch mit Fischen beschrieben hatte (Fricke 1975), beobachtet werden. Hierbei hat der Fisch einige Sekunden regungslos über dem Versuchsaufbau verharrt und ist dann zielstrebig zum Stimulus geschwommen um die Belohnung zu erreichen.

Bei dem eigentlichen Umkehrlernen sind die Fische der Art *N. pulcher* vermehrt zu dem vorher richtigen Chip geschwommen und haben sehr zögerlich auf den neuen richtigen Chip reagiert. Sie haben sehr oft länger gebraucht ihren Fokus umzulenken. *N. caudopunctatus* waren schneller verunsichert und haben sich weniger stark auf den neuen falschen Chip fokussiert. Sie sind dann eher wieder in eine Starre gefallen und haben weniger Aktivität gezeigt.

Insgesamt kann gesagt werden, dass *N. pulcher* Eigenschaften wie exploratives Verhalten, Mut, Neophilie und Innovationsfähigkeit deutlicher gezeigt haben. *N. caudopunctatus* waren demgegenüber deutlich vorsichtiger und zurückhaltender und haben längere Zeit benötigt, um sich zu akklimatisieren und mit der neuen Situation zurecht zu kommen. Sie haben nach einiger Zeit dann ebenso motiviert mitgearbeitet, waren aber von Fehlversuchen schneller verunsichert und sind dann passiver geworden. Auch Auersperg et al. haben vorangehend beschrieben, dass Unterschiede in der Motivation, Achtsamkeit und Angst Ergebnisse bei der Erforschung von Intelligenz und Kognition verändern können (Auersperg et al. 2012). Ebenso haben Carere und seine Mitarbeiter (2011) beschrieben, dass schüchterne oder ängstliche Tiere in Lernexperimenten schlechter abschneiden, nicht wegen ihrer tatsächlichen Unfähigkeit, sondern wegen ihrer Hemmung diese Leistung zu erbringen (Carere und Locurto 2011). Auch Trompf und Brown (2014) konnten in ihrem Versuch mit Guppies beobachten, dass kühne Fische dazu neigten, sich eher mit dem Apparat des Versuchs zu befassen. In ihrem Versuch stellte sich heraus, dass sowohl Sozialität als auch

Kühnheit dabei helfen Informationen zu nutzen (Trompf und Brown 2014). Sneddon führte diese Verbindung von Kühnheit und Kognition darauf zurück, dass mutigere Tiere sich schneller Informationen über die neue Situation beschaffen können und dadurch die Anforderungen an die neuartige Aufgabe schneller als scheue Tiere erfassen können (Sneddon 2003).

Es zeigt sich im Experiment, dass sich *N. pulcher*, der in einem komplexen System aufwächst, wesentlich mutiger verhält und stressresistenter ist, was ihm durch die schnelle Bewältigung in einer neuen Situation im Diskriminierungslernen einen Vorteil bringt. Das zeugt von einer höheren kognitiven Leistung im Sinne der Anpassung an eine neue Situation, als bei *N. caudopunctatus*, der nur von den Eltern betreut aufwächst.

Interessant ist auch festzuhalten, dass sich oft „bessere“ oder „schlechtere“ Fische nebeneinander befunden haben. Die zwei unterschiedlichen Arten hatten niemals Blickkontakt zueinander, aber es konnte beobachtet werden, dass sich Fische, die sich sehen konnten, aneinander orientiert haben. Zwar war der jeweilige Versuchsbereich für die Fische nicht einsehbar, aber wenn der „Nachbarfisch“ aktiv vor zum Versuchsbereich geschwommen ist, hatte es den Anschein, dass der beobachtende Nachbar dann ebenfalls aktiver war.

Im Laufe des Experiments haben sich folgende mögliche Verbesserungsvorschläge herauskristallisiert: aus technischen Gründen konnte der gesamte Versuchsablauf nicht automatisiert werden. Das Befüllen der Futtervertiefungen unter den Chips und das Öffnen der Klappen wurde manuell von den Experimentatorinnen durchgeführt. Das führte dazu, dass es unabsichtlich und unbewusst zu einer geringgradig unterschiedlichen Dauer zwischen den Versuchsdurchgängen gekommen ist. Des Weiteren ist fraglich, ob nicht das Hineinlangen mit den Händen zu einem zu einem höheren Stressfaktor oder einer olfaktorischen Beeinflussung der Fische führt.

Bei einer Wiederholung des Versuches ist es auch anzuraten, eine erneute Umkehrung der Farben durchzuführen. In dieser Weise kann man vermehrtes Hauptaugenmerk auf das Umkehrlernen legen, da sich unsere Hypothese darauf stützt, dass eine höhere Leistung im Umkehrlernen auf eine höhere kognitive Flexibilität schließen lässt.

Des Weiteren wäre es interessant den Faktor des „Vergessens“ miteinzubauen. Eine interessante Frage wäre, wie lange sich die Fische an die Aufgabe erinnern können und ob es hierbei einen Unterschied zwischen den Arten gibt. In unserer Studie haben wir

beobachtet, dass es zwischen den Arten einen Unterschied in der Anpassungsfähigkeit an die neue Situation gab. Dieser Faktor sollte in einer Wiederholung mitberücksichtigt werden.

Zusammenfassend kann nach diesem erfolgreichen Versuch davon ausgegangen werden, dass solche Diskriminierungs- und Umkehrlerntests ein passender Versuchsaufbau für diese zwei Buntbarscharten sind, bei denen man davon ausgehen kann, dass die Fische mitarbeiten und fähig sind die gestellten Anforderungen stressfrei zu lösen. Somit ergibt dies eine vielversprechende Option für die Zukunft, um weitere Fragestellungen zu bearbeiten.

5. Zusammenfassung

Wir haben die Auswirkungen des Sozialverhaltens auf das Lernverhalten untersucht. Dafür haben wir zwei Buntbarscharten herangezogen, welche sich bis auf das Sozialsystem sehr ähnlich sind.

Neolamprologus pulcher lebt in einem Bruthelfersystem, welches aus einem dominanten Brutpaar und sowohl verwandten als auch unverwandten Helfern besteht. *N. caudopunctatus* hingegen betreiben eine biparentale Aufzucht, es kümmern sich also die Elterntiere als Paar um die Nachkommen. Sie leben demnach in einem weniger komplexen Sozialsystem.

Die Fische für unseren Versuch wurden in einem Zuchtprogramm am Konrad-Lorenz-Institut für Vergleichende Verhaltensforschung in Wien herangezogen. Sie sind unter identen Bedingungen aufgewachsen, sodass ausgeschlossen werden konnte, dass Bedingungen während der Ontogenese die Ergebnisse verfälscht haben könnten.

Um die kognitiven Fähigkeiten der Tiere vergleichen zu können, führten wir ein Diskriminierungs- und Umkehrlernexperiment durch. Die Fische wurden darauf trainiert, einen verschiebbaren Chip einer bestimmten Farbe mit darunter liegendem Futter zu assoziieren und dieses frei zu legen. Beim ersten Diskriminierungsteil mussten demnach die Fische zwischen zwei unterschiedlich farbigen Chips unterscheiden. Sobald sie das vorher definierte Kriterium erreicht hatten, folgte der zweite Teil, das Umkehrlernexperiment. Hierbei wurden die Stimuli umgedreht.

Unsere Hypothese war, dass jene Art, die in einem komplexeren Sozialsystem lebt, besser abschneiden wird, da ein komplexeres Sozialsystem als kognitiv anspruchsvoller angesehen wird. Diese Annahme konnten wir jedoch nur teilweise bestätigen.

Unsere Annahme bestätigte sich soweit, dass *N. pulcher*, der in einem komplexeren Sozialsystem aufwächst, die Diskriminierungsaufgabe leichter meistert als der von zwei Elterntieren großgezogene *N. caudopunctatus*, da ersterer sich von neuen (Umwelt)Herausforderungen weniger beeindruckt zeigt. Bei der Umkehraufgabe zeigen die Arten jedoch keinen Unterschied. Unsere Vermutung ist, dass *N. pulcher* hier eine schlechtere Leistung erbracht hat, da die Anzahl der Durchgänge die nötig waren um das Lernkriterium zu erreichen zwar für beide Arten gestiegen sind, doch bei *N. pulcher* wesentlich mehr als bei *N. caudopunctatus*.

6. Summary

In our experiments we investigated the effect that sociality might have on cognitive abilities. Therefore, we tested two different species of cichlids which differ in their social system, but are apart from that very similar to one another.

Neolamprologus pulcher grows in a complex nursing system, consisting of a dominant breeding pair and relative and non-relative helpers. *N. caudopunctatus* on the other hand have a bi-parental rearing, which results in a less complex social system during growing up.

The fish in our experiment were bred in a breeding program by the Konrad Lorenz Institute of Ethology and grew up in identical surroundings so that it was guaranteed that conditions in their ontogenesis won't bias the experiment.

To compare the cognitive abilities of the animals we undertook a discrimination and reversal learning experiment. The fish were trained to associate a removable chip in a specific colour with food underneath and to remove the chip to get the food. For the discrimination learning the fish had to distinguish between two different coloured chips. As soon they were successful in this first part of the experiment, they progressed to the reversal learning, where the stimuli (the colours of the chips over the food) were reversed.

We hypothesized that the species with the more complex social system is more likely to be successful as a complex social system is considered to be more cognitively challenging. In our experiment we could only partly confirm this hypothesis. *N. pulcher*, who grows up in a complex social structure, is more successful in discrimination learning than *N. caudopunctatus*, who grows up in a bi-parental system, probably because *N. pulcher* is less impressed by new environmental challenges. However, there was no difference between the species in the reverse learning task. We assume that *N. pulcher* did worse rather than *N. caudopunctatus* improved because both species needed more trials than in the discrimination test, but the increase was higher in *N. pulcher*.

7. Danksagung

Danke an meine Betreuerin Dr. Franziska C. Schädelin für die anregenden Diskussionen, lehrreichen Gespräche und vielen Denkanstöße. Danke an sie und ihr Team, welche mich mit viel Geduld und Begeisterung an die Verhaltensbeobachtung bei Fischen und dem damit verbundenen Handling herangeführt haben.

Danke auch an Dr. Stefan Fischer, welcher mir mit viel Know-How und Durchhaltevermögen bei der statistischen Auswertung der Daten geholfen hat.

Ein besonderer Dank gilt meinen Eltern und Freunden, die mich mein gesamtes Studium unterstützt haben. Ohne sie wäre dies alles nicht möglich gewesen.

8. Literaturverzeichnis

- Amundsen T. 2003. Fishes as models of sexual selection and parental care. *Journal of Fish Biology*, 63: 17–52. DOI 10.1111/j.1095-8649.2003.00219.x.
- Arnold C, Taborsky B. 2010. Social experience in early ontogeny has lasting effects on social skills in cooperatively breeding cichlids. *Animal Behaviour*, 79 (3): 621–630. DOI 10.1016/j.anbehav.2009.12.008.
- Auersperg AMI, Gajdon GK, Bayern AMP von. 2012. A new approach to comparing problem solving, flexibility and innovation. *Communicative & integrative biology*, 5 (2): 140–145. DOI 10.4161/cib.18787.
- Balshine S, Leach B, Neat F, Reid H, Taborsky M, Werner N. 2001. Correlates of group size in a cooperatively breeding cichlid fish (*Neolamprologus pulcher*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 50 (2): 134–140. DOI 10.1007/s002650100343.
- Bannier F, Tebbich S, Taborsky B. 2017. Early experience affects learning performance and neophobia in a cooperatively breeding cichlid. *Ethology*, 123 (10): 712–723. DOI 10.1111/eth.12646.
- Bond AB, Kamil AC, Balda RP. 2003. Social complexity and transitive inference in corvids. *Animal Behaviour*, 65 (3): 479–487. DOI 10.1006/anbe.2003.2101.
- Bond AB, Kamil AC, Balda RP. 2007. Serial reversal learning and the evolution of behavioral flexibility in three species of North American corvids (*Gymnorhinus cyanocephalus*, *Nucifraga columbiana*, *Aphelocoma californica*). *Journal of comparative psychology (Washington, D.C. : 1983)*, 121 (4): 372–379. DOI 10.1037/0735-7036.121.4.372.
- Bshary R, Wickler W, Fricke H. 2002. Fish cognition: a primate's eye view. *Animal cognition*, 5 (1): 1–13. DOI 10.1007/s10071-001-0116-5.
- Buechel SD, Boussard A, Kotrschal A, van der Bijl W, Kolm N. 2018. Brain size affects performance in a reversal-learning test. *Proceedings. Biological sciences*, 285 (1871). DOI 10.1098/rspb.2017.2031.
- Carere C, Locurto C. 2011. Interaction between animal personality and animal cognition. *Current Zoology*, 57 (4): 491–498. DOI 10.1093/czoolo/57.4.491.
- Croney CC, Newberry RC. 2007. Group size and cognitive processes. *Applied Animal Behaviour Science*, 103 (3-4): 215–228. DOI 10.1016/j.applanim.2006.05.023.
- Dierkes P. 1999. Reproductive parasitism of broodcare helpers in a cooperatively breeding fish. *Behavioral Ecology*, 10 (5): 510–515. DOI 10.1093/beheco/10.5.510.
- Dierkes P, Taborsky M, Achmann R. 2008. Multiple paternity in the cooperatively breeding fish *Neolamprologus pulcher*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62 (10): 1581–1589. DOI 10.1007/s00265-008-0587-3.
- Dill LM. 1983. Adaptive Flexibility in the Foraging Behavior of Fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 40 (4): 398–408. DOI 10.1139/f83-058.

- Dukas R. 2004. Evolutionary Biology of Animal Cognition. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35 (1): 347–374.
DOI 10.1146/annurev.ecolsys.35.112202.130152.
- Dunbar RIM. 2001. *Brains on two legs: group size and the evolution of intelligence*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Emlen ST. 1995. An evolutionary theory of the family. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 92 (18): 8092–8099.
DOI 10.1073/pnas.92.18.8092.
- Fischer S, Bessert-Nettelbeck M, Kotrschal A, Taborsky B. 2015. Rearing-group size determines social competence and brain structure in a cooperatively breeding cichlid. *The American naturalist*, 186 (1): 123–140. DOI 10.1086/681636.
- Fricke HW. 1975. Lösen einfacher Probleme bei einem Fisch; (Freiwasserversuche an *Batistes fuscus*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 38 (1): 18–33. DOI 10.1111/j.1439-0310.1975.tb01989.x.
- Gross MR, Sargent RC. 1985. The Evolution of Male and Female Parental Care in Fishes. *American Zoologist*, 25 (3): 807–822. www.jstor.org/stable/3883036.
- Harlow HF. 1949. The formation of learning sets. *Psychological review*, 56 (1): 51–65.
DOI 10.1037/h0062474.
- Humphrey NK. 1976. The social function of intellect. *Growing Points in Ethology*, ed. PPG. Bateson & RA Hinde: 303-317, Cambridge University Press
- Izquierdo A, Brigman JL, Radke AK, Rudebeck PH, Holmes A. 2017. The neural basis of reversal learning: An updated perspective. *Neuroscience*, 345: 12–26.
DOI 10.1016/j.neuroscience.2016.03.021.
- Kasper C, Kölliker M, Postma E, Taborsky B. 2017. Consistent cooperation in a cichlid fish is caused by maternal and developmental effects rather than heritable genetic variation. *Proceedings. Biological sciences*, 284 (1858). DOI 10.1098/rspb.2017.0369.
- Kay H, Sime ME. 1962. Discrimination learning with old and young rats. *Journal of gerontology*, 17: 75–80. DOI 10.1093/geronj/17.1.75.
- Kirk KL, Bitterman ME. 1963. Habit Reversal in the Turtle. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 15 (1): 52–57. DOI 10.1080/17470216308416551.
- Kuwamura T. 1986. Parental care and mating systems of cichlid fishes in Lake Tanganyika: a preliminary field survey. *Journal of Ethology*, 4 (2): 129–146. DOI 10.1007/bf02348115.
- Laland, Williams. 1997. Shoaling generates social learning of foraging information in guppies. *Animal Behaviour*, 53 (6): 1161–1169. DOI 10.1006/anbe.1996.0318.
- Mazza A. 2017. Can *Neolamprologus caudopunctatus* be integrated in a heterospecific social group? [Internship thesis]. Université de Bourgogne.
- North AJ. 1950. Improvement in successive discrimination reversals. *Journal of comparative and physiological psychology*, 43 (6): 442–460. DOI 10.1037/h0061372.

- Ochi H, Sato Y, Yanagisawa Y. 1999. Obligate feeding of cichlid eggs by *Caecomastacembelus zebratus* in Lake Tanganyika. *Journal of Fish Biology*, 54 (2): 450–459. DOI 10.1111/j.1095-8649.1999.tb00843.x.
- O'Hara M, Huber L, Gajdon GK. 2015. The advantage of objects over images in discrimination and reversal learning by kea, *Nestor notabilis*. *Animal Behaviour*, 101: 51–60. DOI 10.1016/j.anbehav.2014.12.022.
- Parker MO, Gaviria J, Haigh A, Millington ME, Brown VJ, Combe FJ, Brennan CH. 2012. Discrimination reversal and attentional sets in zebrafish (*Danio rerio*). *Behavioural brain research*, 232 (1): 264–268. DOI 10.1016/j.bbr.2012.04.035.
- Rajalakshmi R, Jeeves MA. 1965. The relative difficulty of reversal learning (reversal index) as a basis of behavioural comparisons. *Animal Behaviour*, 13 (2-3): 203–211. DOI 10.1016/0003-3472(65)90035-7.
- Reid RL. 1958. Discrimination-reversal learning in pigeons. *Journal of comparative and physiological psychology*, 51 (6): 716–720. DOI 10.1037/h0039021.
- Rumbaugh DM, Savage-Rumbaugh ES, Washburn DA. 1996. Toward a new outlook on primate learning and behavior: complex learning and emergent processes in comparative perspective. *The Japanese psychological research*, 38 (3): 113–125. DOI 10.1111/j.1468-5884.1996.tb00016.x.
- Schädelin FC, Fischer S, Wagner RH. 2012. Reduction in predator defense in the presence of neighbors in a colonial fish. *PLoS one*, 7 (5): e35833. DOI 10.1371/journal.pone.0035833.
- Schürch R, Heg D. 2010. Life history and behavioral type in the highly social cichlid *Neolamprologus pulcher*. *Behavioral Ecology*, 21 (3): 588–598. DOI 10.1093/beheco/arq024.
- Shettleworth SJ. 2001. Animal cognition and animal behaviour. *Animal Behaviour*, 61 (2): 277–286. DOI 10.1006/anbe.2000.1606.
- Shultz S, Dunbar RIM. 2007. The evolution of the social brain: anthropoid primates contrast with other vertebrates. *Proceedings. Biological sciences*, 274 (1624): 2429–2436. DOI 10.1098/rspb.2007.0693.
- Sneddon LU. 2003. The bold and the shy: individual differences in rainbow trout. *Journal of Fish Biology*, 62 (4): 971–975. DOI 10.1046/j.1095-8649.2003.00084.x.
- Sol D, Timmermans S, Lefebvre L. 2002. Behavioural flexibility and invasion success in birds. *Animal Behaviour*, 63 (3): 495–502. DOI 10.1006/anbe.2001.1953.
- Stiver KA, Dierkes P, Taborsky M, Gibbs HL, Balshine S. 2005. Relatedness and helping in fish: examining the theoretical predictions. *Proceedings. Biological sciences*, 272 (1572): 1593–1599. DOI 10.1098/rspb.2005.3123.
- Taborsky B. 2016. Opening the Black Box of Developmental Experiments: Behavioural Mechanisms Underlying Long-Term Effects of Early Social Experience. *Ethology*, 122 (4): 267–283. DOI 10.1111/eth.12473.
- Taborsky B, Oliveira RF. 2012. Social competence: an evolutionary approach. *Trends in ecology & evolution*, 27 (12): 679–688. DOI 10.1016/j.tree.2012.09.003.

Taborsky B, Skubic E, Bruintjes R. 2007. Mothers adjust egg size to helper number in a cooperatively breeding cichlid. *Ethology*, 18 (4): 652–657. DOI 10.1093/beheco/arm026.

Taborsky M. 1984. Broodcare helpers in the cichlid fish *Lamprologus brichardi*: Their costs and benefits. *Animal Behaviour*, 32 (4): 1236–1252. DOI 10.1016/S0003-3472(84)80241-9.

Taborsky M. 1985. Breeder-Helper Conflict in a Cichlid Fish with Broodcare Helpers: An Experimental Analysis. *Behaviour*, vol. 95 (No. 1/2): pp. 45-75.
<http://www.jstor.org/stable/4534474>.

Trompf L, Brown C. 2014. Personality affects learning and trade-offs between private and social information in guppies, *Poecilia reticulata*. *Animal Behaviour*, 88: 99–106.
DOI 10.1016/j.anbehav.2013.11.022.

Warburton K. 2003. Learning of foraging skills by fish. *Fish and Fisheries*, 4 (3): 203–215.
DOI 10.1046/j.1467-2979.2003.00125.x.

Wittenberger JF, Tilson RL. 1980. The Evolution of Monogamy: Hypotheses and Evidence. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11 (1): 197–232.
DOI 10.1146/annurev.es.11.110180.001213.