

Gruppenlernen und Einzellernen bei Schwarmfischen (Rotfeder; *Scardinius erythrophthalmus* L.)

Irmtraud Beyer

Max-Planck-Institut für Hirnforschung,
Frankfurt/M.-Niederrad*, Bundesrepublik Deutschland

The Effect of Grouping and Isolation on the Learning Process of a Schooling Fish (*Scardinius erythrophthalmus* L.)

Summary. 1. In order to learn food-rewarded color discrimination in groups or as individuals, the fish clearly perform better with shorter reaction-time during the training period when in groups than when isolated.

2. The non-rewarded test trials in both social situations show that the best performance occurs when training and test situation are identical: fish trained in groups make fewer errors when tested in groups, whereas retention in the individual learners is best when tested alone (“situation”-dependent interpretation).

3. The influence of trained leaders increases slightly as social stimulation only at the beginning of the learning period, but later also there is no evidence of the untrained followers having acquired influence.

4. The situation-dependent means of interpretation consists of a learning set, that is the signal (red or green color) and the social situation (grouped or isolated): training sessions where color discrimination and corresponding social situation are changed daily and test trials (both colors offered, test in both situations) lead to a color choice which is qualified as “grouped” or “isolated”.

5. Social facilitation possibly plays a role during the food-rewarded training trials. In conditioning and retention, however, the actual social situation is of decisive importance.

Zusammenfassung. 1. Lernen Rotfedern in Gruppen- oder Einzelversuchen, eine Futterfarbe von einer unbelohnten Gegenfarbe zu unterscheiden, so erreichen sie in der Gruppendressur schneller ein höheres Niveau der Richtigwahrheit, und die Reaktionszeit ist stets geringer als in den Einzelversuchen.

* Inaugural-Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades im Fachbereich Biologie der Universität Frankfurt/M.

2. Unbelohnte Testversuche in beiden Sozialsituationen zeigen, daß die Fische am besten wählen, wenn Dressur- und Testsituation übereinstimmen: Tiere, die in der Gruppe lernen, wählen beim Test in der Gruppe besser; Fische, die einzeln dressiert werden, wählen im Einzeltest richtiger („situationsgebundene Erinnerung“).

3. Der Einfluß bereits dressierter Leittiere beschränkt sich auf eine Erhöhung der gegenseitigen Stimulierung, die jedoch nur zu Beginn der Lernperiode nachzuweisen ist; im weiteren Verlauf ergibt sich hierdurch keine Verbesserung des Lernprozesses der naiven Tiere.

4. Die „situationsgebundene Erinnerung“ ist darauf zurückzuführen, daß das Farbsignal und die Sozialsituation eine Lerneinheit bilden: täglich abwechselnde Dressur mit einer entgegengesetzten Zuordnung der Farbsignale zu den Sozialsituationen und Testversuche (beide Farben vorhanden, Tiere werden in beiden Situationen getestet) beweisen, daß die Sozialsituation als Vorhinweis wirkt.

5. In den belohnten Dressurversuchen ist der Einfluß einer „social facilitation“ nicht auszuschließen, bei der Merkmalseinspeicherung bzw. Abrufung kommt aber der mitgelernten Sozialsituation eine vorrangige Bedeutung zu.

Einleitung

In einer Tiergemeinschaft können Lernvorgänge in der besonderen Form des *sozialen Lernen* auftreten. Der Lernprozeß des einzelnen Tieres wird durch die Anwesenheit anderer – die das gleiche tun – beeinflusst („social facilitation“, vgl. Chapman, 1974), sei es als Erleichterung (Simmel, 1968) oder als Hemmung (Wiest, 1969) der individuellen Reaktionen.

Lernt eine Gruppe unerfahrener Tiere gemeinsam, so können alle Individuen den gleichen Lernerfolg oder einzelne Tiere überdurchschnittliche Leistungen erreichen (Box, 1970). Letzteres führt dann zur Frage, ob der Rest der Gruppe das Verhalten solcher Vorbilder nur nachahmt – etwa im Sinne einer Stimungsübertragung (Tinbergen, 1972, p. 135) – oder ob *alle* Tiere dieses Verhalten wirklich *erlernen* (Kawai, 1965). In diesem Fall müßte das Individuum dann auch in der Lage sein, das in der Gemeinschaft Gelernte selbständig, d.h. ohne die Anwesenheit der Artgenossen, wiederzugeben.

In diesem Problemkreis lag der Ausgangspunkt meiner Untersuchungen. Die Lernfähigkeit von Fischen ist vielfach erwiesen (vgl. Gleitman, 1971) und zahlreiche Komponenten des Schwarmverhaltens sind bei verschiedenen Fischarten untersucht (vgl. Herter, 1953; Shaw, 1970). Somit läßt sich das Lernen in der Gruppe als eigene soziale Leistung klar isolieren. Die Auswahl der Rotfeder (*Scardinius erythrophthalmus*) als Versuchstier hatte folgende Gründe: Rotfedern leben das ganze Jahr über nur in lockeren Schwärmen; die Isolierung eines Fisches – wie es für Kontrollversuche notwendig ist – beeinträchtigt das Normalverhalten nicht. Außerdem können zahlreiche Tiere auf geringem Raum gehalten und dressiert werden.

Einige Hinweise zum Einfluß der Gruppe auf das Lernverhalten von Fischen ergaben sich bereits durch frühere Arbeiten: Welty (1934) kam aufgrund von

Reaktionszeitmessungen zur Ansicht, daß Fische in der Gruppe besser lernen als isolierte Tiere; Wijffels et al. (1967/1969) führten dies jedoch nur auf eine gegenseitige Stimulierung zurück. Nach Hale (1956) wirkt sich auch zusätzlich der Gruppenzusammenhalt aus, das „beste“ Tier bedingt hier die besseren Leistungen der Gruppe. O'Connell (1960) vermutete, daß Neulinge in einer Gruppe die Erfahrungen der übrigen Artgenossen von Anbeginn nutzen. Hunter and Wisby (1964) hingegen fanden kein derartiges Verhalten bei Karpfen. Rohn (1948) wies nach, daß die Bereitschaft, auf die Artgenossen zu reagieren, von Art zu Art verschieden ist.

Diese Arbeiten beziehen sich aber nur auf die *Reaktionsbereitschaft*, lediglich Wijffels (1967) vermutete, daß auch Unterschiede im Lernerfolg bestehen könnten. Durch die Verwendung einer Labyrinthanordnung ließen sich Lernerfolg und Reaktionsbereitschaft jedoch nicht eindeutig trennen.

Die vorliegenden Untersuchungen sollten daher klären, ob der *Lernerfolg* eines Schwarmfisches – gemessen an der Richtigwahl in einer Farbunterscheidungsdressur – durch das Zusammenwirken von Tieren in einer Gruppe beeinflußt wird. Besonderer Wert wurde dabei auf den Vergleich mit der Einzelsituation gelegt. Folgende Fragen standen im Vordergrund:

1. Ergeben Gruppen- und Einzeldressur einen unterschiedlichen Lernerfolg?
2. Welche Faktoren können daran beteiligt sein?
3. Welche Auswirkungen hat die Dressursituation auf die Gedächtnisbildung?

Material und Methoden

Versuchstiere. Nach dem Bezug aus dem Zoofachhandel wurden die zwei- bis dreijährigen Rotfedern (Körperlänge ca. 5 cm) an den Aufenthalt in kleinen Aquarien gewöhnt. Als Futter an dressurfreien Tagen diente überwiegend Tetramin, teilweise auch Tetraphyll und Animin.

Dressuranordnung (Abb. 1). Von einem zentralen Startraum (d) aus erreichen die Tiere sechs Wahlkompartimente (g) durch verschließbare Öffnungen (e; $1,8 \times 2,5$ cm). In den Kompartimenten (g) wird das Signal durch die Beleuchtungseinheit (c) gesetzt, die das Licht gleichmäßig verteilt. Sie besteht in der Andressurphase aus 12 zusammengeschalteten, farblosen Niedervoltbirnen (W&S, R 10 E 10, 24 V 5 W), in der Hauptdressur aus sechs roten (a) bzw. grünen (b) Lampen. Die Lichtsignale der sechs Kompartimente können über ein Schaltpult (s. Lehr, 1972) unabhängig voneinander geschaltet werden.

Die radialen Wandungen (h) der Belohnungskompartimente (g) sind aus undurchsichtigem, weißem Plexiglas (0,3 cm Stärke), ebenso die über Fäden bewegliche Schieber zum Öffnen der Zugänge. Die Wände (f) des Zentralraumes (d) bestehen hingegen aus schwarzem Material gleicher Stärke, so daß sich der Startraum und Wahlkompartimente optisch unterscheiden.

Die Außenwand und der Boden des Rundbeckens, jeweils aus transparentem Plexiglas (0,6 cm Stärke), wurden durch Aufrauhn mattiert, so daß das seitlich einfallende Signallicht die Belohnungskompartimente diffus ausleuchtete. Auch alle anderen Wände wurden aufgeraut, um die Reaktionen der Fische auf ihre Spiegelbilder zu verhindern. Derartige Verhaltensweisen beeinträchtigen, besonders in Einzelversuchen, die Signalbeantwortung (Schmidt-Colerus, mündl. Mitteilung).

In Voruntersuchungen mit den von Lehr (1972) beschriebenen Versuchsanordnungen hatte sich gezeigt, daß man bei der Dressur nicht nur *ein* Tier der Gruppe, sondern alle richtig wählenden Tiere belohnen muß. Daher dienten in den Gruppenversuchen zerkleinerte *Tubifex* zur Belohnung, die mit einer Spritze eingetropt wurden. In Einzelversuchen bekam der Fisch nach erfolgter Wahl ein Würmchen mit der Pinzette.

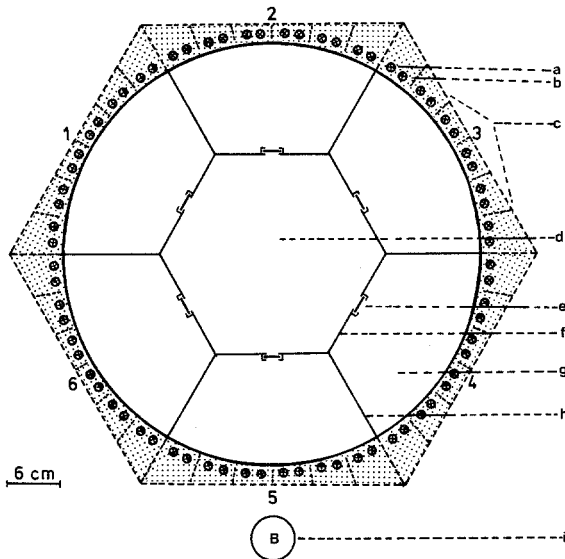


Abb. 1. Apparatur zur 6fach-Wahl für Gruppen- und Einzelversuche (s. Text)

Weitere Vorversuche ergaben eindeutig, daß die Versuchsanordnung nicht optisch gegen den Beobachter abgeschirmt werden muß; seine Position (i) hatten keinen Einfluß auf die Wahlverteilung.

Individuelle Markierung der Fische. Um auch in der Gruppe den Lernerfolg des einzelnen Tieres festzustellen, mußten die Fische eindeutig gekennzeichnet werden. Entsprechend der geringen Größe der Rötfedern wurde die von Fiedler (mündl. Mitteilung) angewandte Methode abgewandelt: statt Glasperlen bilden Paare 1–2 mm langer Stücke von Schaltlitzenisolierung den Farbcode. Diese Markierung – an 0,2 mm dickem V 2A-Stahldraht befestigt und durch die dorsale Muskulatur vor der Rückenflosse gestochen – schließt eine gegenseitige Verletzung der Tiere aus und beeinträchtigt das Normalverhalten nicht, wie Aktivitätsmessungen und Beobachtungen während der Versuche zeigten. Hält man die Fische in klarem, stark durchlüftetem Leitungswasser, so nehmen sie schon wenige Stunden nach der Markierung wieder Futter an.

Dressur- und Testablauf. 2–3 Wochen nach der Markierung wurden die Tiere zur Eingewöhnung in die Apparatur gesetzt und bekamen dort ohne vorangehende Signalsetzung in allen Kompartimenten Trockenfutter. Nach der zweiwöchigen Eingewöhnungsphase setzten dann die Dressur- und Testversuche entsprechend den einzelnen Serien ein.

In diesen Versuchen wurde nicht nur die Richtig- oder Falschwahl jedes Tieres registriert, sondern auch die Reaktionszeit bestimmt. Deren Messung erfolgte vom Öffnen der Wahlkompartimente – dem die Signalsetzung voranging – bis zum vollständigen Durchschwimmen der Türöffnung. In Gruppenversuchen war dabei die Zeit des letzten Tieres maßgebend – unabhängig davon, ob dieses Tier falsch oder richtig wählte; in Einzelversuchen wurde die längste Zeit von je 10 Tieren zur Berechnung der Mittelwerte herangezogen.

Auswertung. Die Reaktionszeiten der in jedem Versuch zuletzt wählenden Tiere ergaben pro Versuchsreihe (Gruppe oder Einzelsituation) die unabhängigen Einzelwerte und konnten so über einen Versuchstag gemittelt werden. In die Abbildungen ist stets die Standardabweichung des Mittelwertes $s_{\bar{x}}$ aufgenommen, da nicht die Unterschiede zwischen den Reaktionsweisen der einzelnen Tiere, sondern die gegenseitige Beeinflussung in der Gruppe von Interesse ist. Ein Maß hierfür stellen die angegebenen Zeiten dar.

Die Mittelwerte der Richtigwahrraten wurden pro Dressurtag wie folgt gewonnen: Für jedes Tier erhält man aus den 15 Dressur- bzw. 5 Testversuchen einen Wert der Richtigwahl in Prozent.

Aus diesen unabhängigen „Tierwerten“ einer Versuchsreihe (jeweils Gruppen- oder Einzelsituation) wird der Mittelwert für den Dressur- oder Testtag errechnet. In alle Abbildungen wurde hier ebenfalls das Intervall $\bar{x} \pm s_x$ aufgenommen, da nicht die Steuerung der Einzeltierwerte, sondern die Untersuchungen zum Einfluß der Sozialsituation im Vordergrund stehen.

Mit Ausnahme der Nähe der Extrembereiche von 0% und 100% Richtigwahl, in denen nie eine statistische Sicherung notwendig wurde, konnte demnach aufgrund der unabhängigen und in den untersuchten Bereichen normalverteilten Einzelwerte der t-Test angewandt werden. Irrtumswahrscheinlichkeiten zu diesem Prüfverfahren wurden den Tabellen von Sachs (1969) entnommen; als Signifikanzgrenze der zweiseitigen Fragestellung galt stets $p < 0,02$.

Ergebnisse

I. Der Lernerfolg in Abhängigkeit von der Sozialsituation

Zunächst wurden Vorversuche mit dem von Lehr (1970/1972) und Wenzel (1972) angewandten Dressurverfahren durchgeführt, wobei immer nur jenes Individuum belohnt werden konnte, das als erstes richtig gewählt hatte. Jedes Tier wurde also – auch bei richtiger Wahl – nur gelegentlich belohnt. Dies führte – wie Kontrollversuche zeigten – zu einem geringeren Lernerfolg, als wenn jedes Tier für jede richtige Wahl belohnt wurde.

In den folgenden Versuchsserien erfolgte die Dressur daher ausschließlich nach der oben beschriebenen Methode, wobei alle richtig wählenden Tiere in der Gruppendressur eine Belohnung erhielten.

In der ersten Untersuchung wurden 60 Tiere nach der Eingewöhnung mit dem Signal Licht(+)/dunkel(-) adressiert (dieses Verfahren wurde dann in den weiteren Versuchsserien aufgegeben, da es offensichtlich die spontane Farbwahl beeinflusste). Nach dem anschließenden Farbbevorzugungstest bildeten je 30 Tiere die beiden Versuchsreihen: Die eine Hälfte der Tiere lernte die Farbunterscheidung grün(+)/rot(-) in Zehnergruppen; die anderen 30 Tiere lernten diese einzeln, wurden aber in den Aufenthaltsaquarien ebenfalls zu je 10 gehalten. Zwischen die belohnten Dressurversuche wurde nach je drei Dressurtagen mit 15 Versuchen pro Tier bzw. Gruppe jeweils ein Testtag eingeschoben, um den Lernerfolg *aller* Tiere sowohl in der Gruppen- wie auch in der Einzelsituation zu vergleichen.

Die belohnten Dressurversuche und die unbelohnten Testversuche führen zu zwei – scheinbar widersprüchlichen – Ergebnissen: in der Gruppensituation lernen die Tiere schneller und besser und haben eine kürzere Reaktionszeit als in der Einzelsituation (Abb. 2); testet man aber die unterschiedlich dressierten Tiere sowohl einzeln wie auch in der Gruppe, so wird deutlich, daß die Richtigwahl im Test von der Sozialsituation während der Dressur abhängt (Abb. 3 oben): *Tiere, die in der Gruppe lernen, wählen beim Zwischentest in der Gruppe besser, während Fische, die einzeln dressiert werden, im Einzeltest richtiger wählen.* Letzteres wird erst nach 90 Dressurversuchen am 3. Testtag deutlich und setzt sich auch dann fort, wenn man das Erinnerungsvermögen in beiden Sozialsituationen prüft (Abb. 3 unten).

Ein ähnliches Verhalten läßt sich aus den Reaktionszeitmessungen bei Wijffels (1967) ablesen. Welche Faktoren diese Unterschiede zwischen dem Lerner-

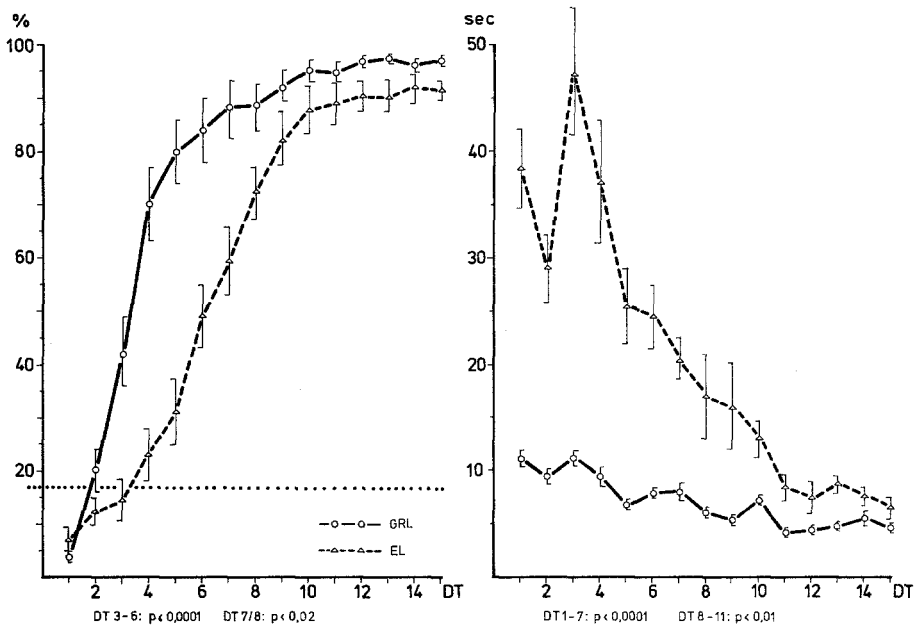


Abb. 2. Richtigwahl (links) und Reaktionszeit (rechts) in der Farbunterscheidungsdressur grün (+)/rot (-), wobei ein Kompartiment grün und fünf Kompartimente rot zeigten. *GRL*, Tiere in der Gruppe dressiert; *EL*, Tiere einzeln dressiert; %, Anzahl der Grünwahlen in Prozent der Gesamtversuchszahl; *sec*, mittlere Reaktionszeit der zuletzt wählenden Tiere; *DT*, Dressurtag. Punktiert: Zufallsverteilung der Wahlen. *p*, statistische Sicherung nach dem t-Test, Signifikanzgrenze 0,02; pro Dressurtag wurden die Mittelwerte der 30 Tiere für je 15 Versuche pro Gruppe bzw. Einzeltier berechnet und mit der Standardabweichung des Mittelwertes s_x eingezeichnet. Jedem Punkt liegen 450 Wahlentscheidungen zugrunde

folg in Gruppen- und Einzeldressur hervorrufen, konnte mit dem angewandten Dressur- und Testablauf vorläufig noch nicht geklärt werden.

Zunächst war zu prüfen, ob etwa ein besonders leistungsfähiges Leittier die Gruppe bei der Dressur anführt. Die Existenz eines *einzigen* Leittieres – das den Rest der Gruppe zu schnelleren und besseren Reaktionen stimuliert – ließ sich jedoch durch direkte Versuchsbeobachtung der markierten Tiere ausschließen. Zu Beginn einer Versuchsserie konnte man zwar noch – bedingt durch langsame Reaktionen der Fische – eine Einschwimmreihenfolge aufstellen; dabei waren auch einige Tiere häufiger in der Spitzengruppe als andere. Nach mehreren Dressurtagen jedoch gab es keine derartige Abstufung mehr.

Einzelbildanalysen von Filmaufnahmen einiger Versuche ergaben keinerlei Hinweise auf ein einzelnes Leittier. Eine gelegentliche Beeinflussung einiger Tiere durch augenblicklich schneller reagierende Artgenossen war jedoch nicht auszuschließen; diese könnten durchaus ein konkurrierendes Hinschwimmen zu den Belohnungskompartimenten auslösen. Wird also die bessere Lernleistung und die kürzere Reaktionszeit in der *Dressur* durch eine gelegentliche gegenseitige Stimulierung der Gruppenmitglieder hervorgerufen?

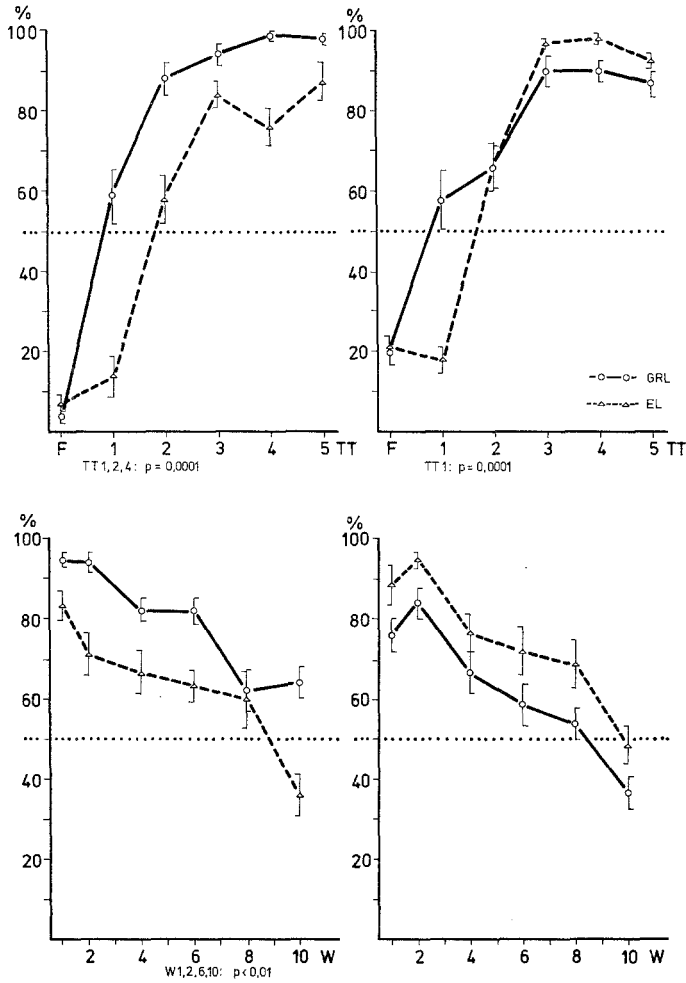


Abb. 3. Einfluß der Sozialsituation „Gruppe“ oder „Einzel“ auf das Erinnerungsvermögen. Alle Testversuche unbelohnt. *Oben:* Zwischen die Dressuren eingeschobene Testversuche (nach je 45 Dressuren pro Gruppe bzw. Einzeltier); *unten:* Gedächtnistests im Anschluß an die Lernperiode. *Links:* Test *aller* Tiere in der Gruppe; *rechts:* Test *aller* Tiere einzeln. F, Farbbevorzugungstest im Anschluß an die Andressur; TT, Testtage; W, Anzahl der Wochen nach der letzten Dressur. Punktiert: Zufallsverteilung der Wahlen. Die Tiere beginnen – vermutlich aufgrund der Andressur mit Licht(+)/dunkel(–) – mit einer starken Rotbevorzugung. *p*, statistische Sicherung nach dem t-Test. Pro Testtag wurden die Mittelwerte der 30 Tiere für je 5 Versuche pro Gruppe bzw. Einzeltier berechnet und mit $s_{\bar{x}}$ eingezeichnet. Jeder Punkt basiert auf 150 Wahlentscheidungen

II. Der Einfluß bereits dressierter Tiere

Zur Untersuchung dieser Frage, deren Schwerpunkt vorläufig auf den belohnten Dressurversuchen liegt, werden zu naiven Tieren bereits dressierte Fische (Leittiere) hinzugesetzt. Es muß sich jetzt zeigen, ob die naiven Tiere in dieser Zusammensetzung vorwiegend den schneller reagierenden Leittieren nach-

schwimmen und das Erlernen der Farbunterscheidung dadurch beeinträchtigt wird; möglicherweise könnten sie aber auch schneller einen besseren Lernerfolg aufweisen, weil die Leittiere stets die richtige Lösung anzeigen.

Parallel mitgeführte Kontrollgruppen ohne Leittiere sollen zeigen, ob allein die Gruppensituation (wichtig: Gruppengröße) schon zur fördernden, gegenseitigen Stimulierung ausreicht. Schließlich gibt der Vergleich mit einzeln dressierten Tieren Aufschluß über den individuellen Lernerfolg in den verschiedenen Situationen.

Nach der Eingewöhnung und einem Farbbevorzugungstest wurden 80 Tiere daher in folgende vier Versuchsreihen aufgeteilt: 20 Tiere lernen die Farbunterscheidung grün(+)/rot(-) einzeln; 20 Tiere werden in zwei Zehnergruppen ohne Leittiere dressiert; 20 Tiere werden zu einer „naiven“ Zwanzigergruppe zusammengefaßt; die restlichen 20 Tiere werden auf zwei Zehnergruppen aufgeteilt, die jeweils mit 10 bereits dressierten Tieren zusammen die Farbunterscheidung lernen.

Für alle Tiere werden die gleichen Testtage angesetzt: der Lernerfolg der unterschiedlich dressierten Tiere wird für *alle* Fische in den vier möglichen Sozialsituationen ermittelt und verglichen.

Aus Abbildung 4 läßt sich wiederum in der Einzeldressur eine ständig geringere Richtigwahl und eine fast stets erhöhte Reaktionszeit feststellen. In den verschiedenen Gruppendressuren unterscheidet sich die Richtigwahl nur am Anfang signifikant.

Die Leittiere (ihre Wahlen veränderten sich während der gesamten Versuchsserie nicht und lagen durchschnittlich bei 98%) bewirken also zu Beginn des Lernprozesses erhöhte Richtigwahlraten – zu einem Zeitpunkt also, wo noch keine oder geringe Eigenerfahrung der „Nachfolger“ vorliegt. Insbesondere aus dem Vergleich mit der nur aus naiven Tieren zusammengesetzten Zwanzigergruppe wird dies deutlich. Da sich die Ergebnisse der mit den Leittieren dressierten Fische aber bereits ab dem 3. Dressurtag nicht mehr von den Richtigwahlen gleich großer Gruppierungen ohne Leittiere unterscheiden, scheint dies keinen nachhaltigen Einfluß – weder einen fördernden noch einen hemmenden – auf den Lernprozeß zu haben.

Genauere Auskunft hierzu gibt das Wahlverhalten in den unbelohnten Zwischentests, die für *alle* Tiere in den vier verschiedenen Sozialsituationen durchgeführt wurden (Abb. 5): Im Test vor der Dressur (F) ergeben sich für alle Tiere signifikant bessere Wahlen, wenn die Leittiere vorhanden sind (TG_{10+10}). Aber ebenso wie in der Lernphase (Dressur) ist auch während des Erinnerungsprozesses (Test) dieser Einfluß nur auf den Beginn der Versuchsserie beschränkt.

Tiere mit keiner oder geringer Eigenerfahrung schwimmen also schneller reagierenden Fischen nach. Aber die beiden anfangs dargestellten Vermutungen treffen nicht zu: Das Erlernen der Farbunterscheidung wird durch das Mitschwimmen nicht beeinträchtigt, die mit den Leittieren dressierten Fische wählen weder in der Testsituation „Zehnergruppe ohne Leittiere“ noch in der „Zwanzigergruppe“ bedeutend schlechter als die ohne Leittiere dressierten Fische. In diesen beiden Testsituationen zeigen sie aber auch keine bessere Richtigwahl als die Tiere der anderen Gruppierungen. Durch das Mitschwimmen wird also auch kein besserer oder schnellerer Lernerfolg hervorgerufen.

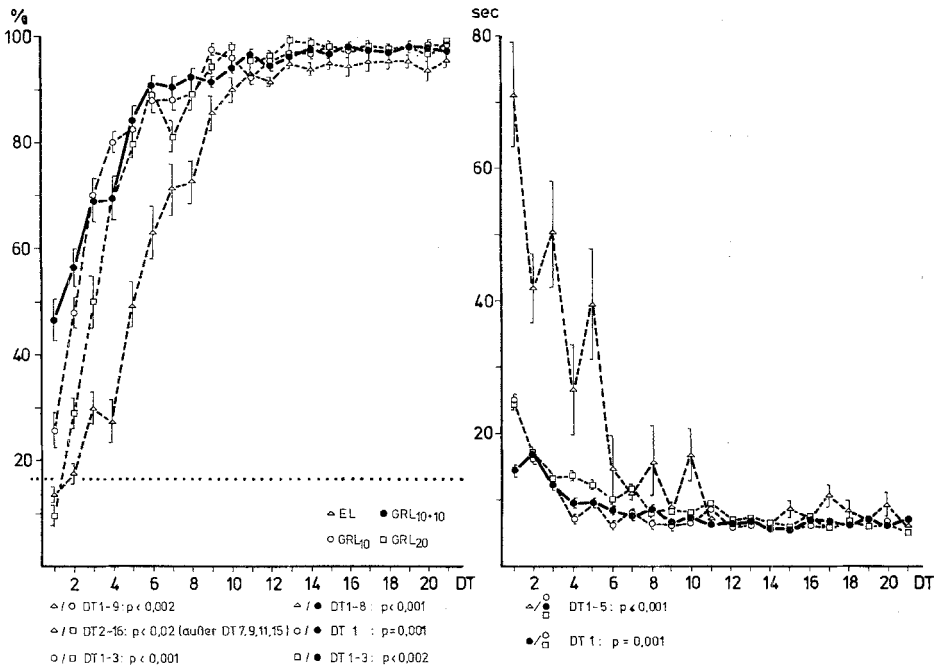


Abb. 4. Einfluß bereits dressierter Tiere auf die Richtigwahl in den belohnten Dressurversuchen. *EL*, Tiere einzeln dressiert; *GRL₁₀₊₁₀*, Dressur in Zehnergruppen mit zehn bereits dressierten Fischen; *GRL₁₀*, Dressur in Zehnergruppen ohne Leittiere; *GRL₂₀*, Dressur in der Zwanzigergruppe. %, Anzahl der Grünwahlen in Prozent der Gesamtversuchszahl; *sec*, mittlere Reaktionszeit der zuletzt wählenden Tiere; *DT*, Dressurtag. Punktiert: Zufallsverteilung der richtigen Wahlen bei der Signalverteilung grün (belohnt; 1 Kompartiment)/rot (unbelohnt; 5 Kompartimente). *Unten*: paarweise statistische Sicherung nach dem t-Test. Pro Dressurtag wurden die Mittelwerte der jeweils 20 Tiere für je 15 Versuche pro Gruppe bzw. Einzeltier berechnet und mit \bar{x} eingezeichnet. Jedem Punkt liegen 300 Wahlentscheidungen zugrunde

Wäre der Faktor „richtig-wählenden-Tieren-Nachschwimmen“ allgemein für die Gruppenversuche ausschlaggebend, so müßten die Testversuche in der Situation „Zehnergruppe mit Leittieren“ für alle Tiere die höchsten Richtigwahlraten ergeben. Die einzeln dressierten Tiere zeigen besonders deutlich, daß dies nicht der Fall ist. Die besseren Wahlen in der Gruppendressur werden also schon allein durch die Gruppensituation hervorgerufen. Leittiere, d.h. schneller und besser reagierende Tiere, sind hierfür nicht verantwortlich.

Die in der Gruppe dressierten Tiere wählen daher im Einzeltest nicht etwa deswegen schlechter, weil hier die Möglichkeit für die Nachfolgereaktion fehlt. Andere Faktoren, die im folgenden untersucht werden sollen, müssen die unterschiedlichen Testergebnisse in Einzel- und Gruppenversuchen bewirken.

Nach mehr als 90 Dressurversuchen ist gesichert, daß im Test höhere Richtigwahlen auftreten, wenn er in der dressurentsprechenden Sozialsituation durchgeführt wird. Dieser Einfluß auf die Wahlsicherheit wird auch vom Umfang der Gruppe mitbestimmt: Aus Abbildung 5 ist ersichtlich, daß in der Testsituation „Einzel“ die Tiere aus der „Zehnergruppe ohne Leittiere“ besser wählen als

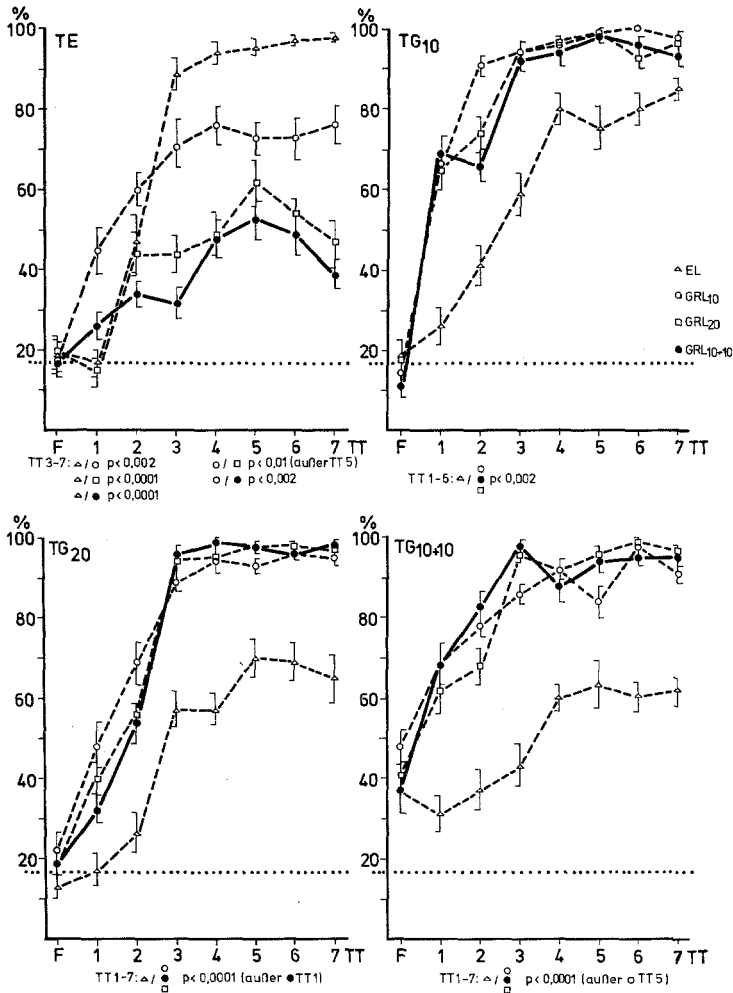


Abb. 5. Richtigwahl der verschiedenartig dressierten Tiere in gleichen Sozialsituationen (unbelohnte Testversuche, die nach jeweils 45 Versuchen pro Tier bzw. Gruppe stattfinden). Symbolverwendung für die Dressurformationen (*EL*, *GRL₁₀*, *GRL₁₀₊₁₀*, *GRL₂₀*) wie in Abbildung 4. *TE*, Testsituation einzeln, *TG₁₀*, Test aller Tiere in Zehnergruppen ohne Leittiere; *TG₂₀*, Test in Zwanzigergruppen; *TG₁₀₊₁₀*, Test in Zehnergruppen mit den zehn bereits dressierten Tieren. %, Anzahl der Grünwahlen in Prozent der Gesamtversuchszahl; *F*, Farbvorzugstest vor der Dressur (keine vorangegangene Andressur), *TT*, Testtage. Punktiert: Zufallsverteilung der Wahlen bei der Signalverteilung: grün (1 Kompartiment)/rot (5 Kompartimente). Unten jeweils: paarweise Sicherung nach dem t-Test. Pro Dressurtag wurden die Mittelwerte der jeweils 20 Tiere für je 15 Versuche pro Gruppe bzw. Einzeltier berechnet und mit $s_{\bar{x}}$ eingezeichnet. Jedem Punkt liegen 100 Wahlentscheidungen zugrunde

die Tiere aus der „Zwanzigergruppe“ oder die Fische, die in Zehnergruppen mit zehn Leittieren dressiert werden. Je größer die Gruppe ist, in der die Fische dressiert werden, desto geringer ist also die Richtigwahl der einzelnen Tiere im Test. Vergleicht man umgekehrt die Ergebnisse der einzeln dressierten Tiere in den verschiedenen Testsituationen, so zeigt sich, daß deren Wahlsicherheit

in einer Zwanzigergruppe (TG_{20} oder TG_{10+10}) geringer ist als in einer Zehnergruppe (TG_{10}).

Dies drängt den Schluß auf: nicht nur das Signal, sondern auch die Sozialsituation wird gelernt und beide Faktoren „Futtersignal und Sozialsituation“ bilden zusammen eine Lerneinheit. Wird die Einheit durch Hinzufügen oder Entfernen anderer Tiere verändert, so ergibt sich hieraus eine Leistungsminderung. Dafür spricht auch, daß sich die situationsgebundene Erinnerung in den Testversuchen nicht von Anfang an einstellt, sondern vom Lernfortschritt und den Dressurergebnissen abhängig ist. Gegen diese Schlußfolgerung wäre einzuwenden, daß die Unterschiede eventuell durch methodische Faktoren hervorgerufen werden: Die Tiere erfahren während der Dressur die Signaldarbietung immer nur einzeln oder immer nur in der Gruppe; die jeweils andere Testsituation ist „fremd“ und hieraus resultiert eine geringere Richtigwahl.

III. Gibt es eine Lerneinheit „Futtersignal und Sozialsituation“?

Um zu prüfen, ob der genannte Einwand stichhaltig ist, werden 40 Tiere wie folgt dressiert: den beiden Sozialsituationen – „Zehnergruppe“ oder „einzeln“ – wird jeweils ein anderes Signal (grün bzw. rot) zugeordnet und die Fische lernen täglich abwechselnd in der Gruppen- bzw. Einzelsituation. In der Gruppe ist also Grün das belohnte Futtersignal, in der Einzeldressur gibt es bei Rot Futter (Signaldarbietung jeweils: Farbe = 1 Kompartiment, unbeleuchtet = 5 Kompartimente). Um einen möglichen methodischen Fehler auszugleichen, beginnen 20 Tiere mit der Gruppendressur, während die zweite Hälfte mit der Einzeldressur anfängt.

Nach jeweils zwei Dressurtagen wird dann ein Testtag eingeschoben: beide Farben werden gleichzeitig angeboten (Signalverteilung: grün = 3 Kompartimente, rot = 3 Kompartimente) und alle Tiere sowohl einzeln wie auch in der Gruppe getestet. Die Verteilung der Farbwahlen muß dann eindeutig zeigen, ob die Sozialsituation allein schon einen Hinweis auf das zu wählende Signal gibt.

An den Testtagen werden die Wahlen weiterer 20 Fische überprüft, die als Kontrolle für eine mögliche Änderung der Farbbevorzugung dienen. Diese Kontrolltiere erhalten an den Dressurtagen der anderen Fische in allen Kompartimenten ohne eine Signaldarbietung Futter, um eine Wirkung der ständig unbelehnten Testversuche auszuschließen.

Die Dressurergebnisse (Abb. 6) bestätigen, daß die Rotfedern beide Signale parallel lernen können und daß die Richtigwahl in der Einzeldressur geringer, die Reaktionszeit stets etwas länger ist als in der Gruppendressur.

Die Testversuche (Abb. 7) – die nach Abschluß der Lernperiode ohne weitere Dressur auf 6 Testtage innerhalb von 7 Wochen ausgedehnt wurden – beweisen, daß die Codierung nicht nur nach dem Merkmal „Farbe“ (Anschwimmen der einzigen beleuchteten Kammer in der Dressur) erfolgt. Die Kurven weichen nach 90 Versuchen pro Tier auseinander. Dies bedeutet: Die Zusammenfassung zur Gruppe bzw. die Testsituation „einzeln“ wirkt als Vorhinweis. Während der Dressur findet also eine Differenzierung der Farbsignale nach der Sozialsitua-

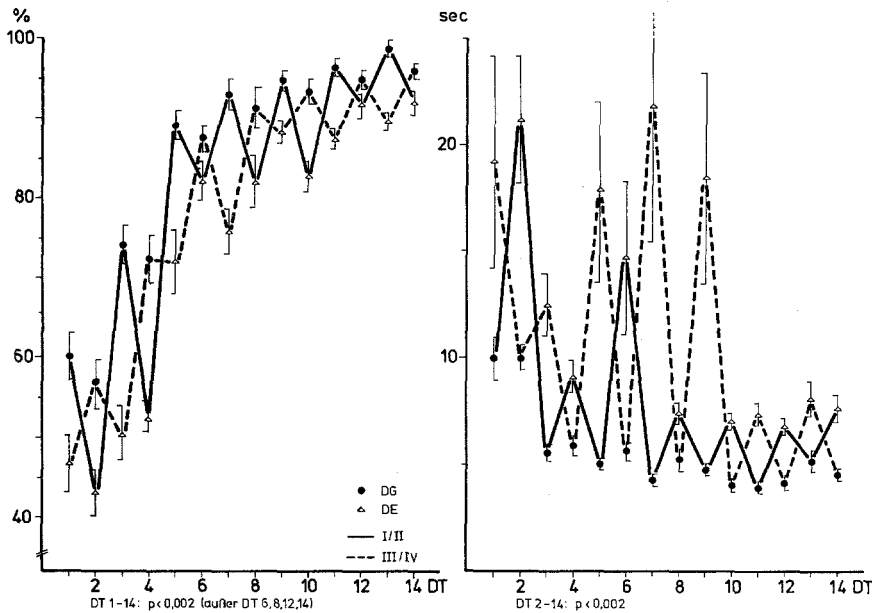


Abb. 6. Richtigwahl (*links*) und Reaktionszeit (*rechts*) bei täglich abwechselnder Dressur in der Gruppen- und Einzelsituation. Die Richtigwahl bedeutet in der Gruppendressur (DG, Signal grün(+)/dunkel(-); Verteilung 1:5) die Anzahl der Grünwahlen, in der Einzeldressur (DE, Signal rot(+)/dunkel(-); Verteilung 1:5) die Anzahl der Rotwahlen in Prozent der Gesamtversuchszahl. Die eine Hälfte der Tiere beginnt mit der Gruppendressur (I/II), die anderen 20 Tiere mit der Einzeldressur (III/IV); *sec*, mittlere Reaktionszeit der zuletzt wählenden Tiere. Die Signifikanzwerte nach dem t-Test (*p*) beziehen sich auf die Unterschiede zwischen Gruppen- und Einzeldressur an einem Dressurtag (DT). Pro Dressurtag wurden die Mittelwerte der jeweils 20 Tiere für je 15 Versuche pro Gruppe bzw. Einzeltier berechnet und mit $s_{\bar{x}}$ eingezeichnet. Jedem Punkt liegen 300 Wahlentscheidungen zugrunde

tion statt, Signal und Sozialsituation bilden eine Lerneinheit. Bemerkenswert ist, daß die Grünwahl in den Gruppenversuchen weniger von der 50%-Grenze abweicht als die Rotwahl in den Einzelversuchen, insbesondere da vor der Dressur eine Grünbevorzugung vorhanden war und die Kontrolltiere diese auch weiterhin zeigen.

Um weiteren Einblick in den Lernmechanismus zu erhalten, wird die Dressur erschwert: 40 Fische lernen täglich abwechselnd in der Gruppen- und Einzelsituation eine *Farbunterscheidungsaufgabe* (statt Farbe/dunkel zu dressieren, wird der Gruppendressur das Signal grün(+)/rot(-) und der Einzeldressur das Signal rot(+)/grün(-) zugeordnet). Außer den nicht dressierten Kontrolltieren werden noch Tiere mitgeführt, die nur eine Einheit kennenlernen: die Kontrollen für die Gruppensituation lernen *nur* die Farbunterscheidung grün(+)/rot(-), die Kontrollen für die Einzelsituation entsprechend nur die Farbunterscheidung rot(+)/grün(-).

Die Dressurergebnisse (Abb. 8) zeigen, daß die Fische, die nur eine Einheit lernen, schneller ein höheres Niveau der Richtigwahl erreichen als die täglich abwechselnd dressierten Tiere. Die alternierende Dressur scheint — nach den

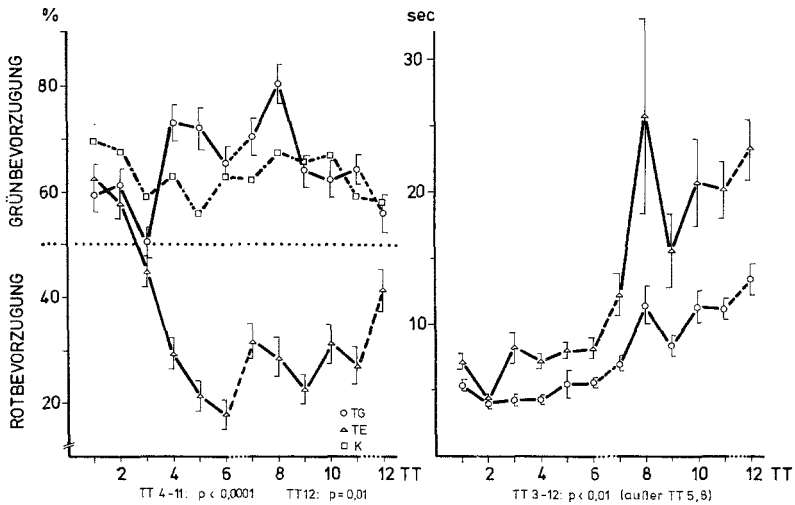


Abb. 7. Einfluß der Sozialsituation auf die Farbwahl in den Testversuchen der täglich abwechselnd dressierten Tiere. *TG*, Test aller Tiere in Zehnergruppen; *TE*, Test der gleichen Tiere einzeln. *K*, Wahlen der nicht dressierten Kontrolltiere, die zwischen diesen Tests nur Trockenfutter in der Apparatur erhielten. Punktierete Linie: Zufallsverteilung der Wahlen bei einer Signalverteilung von grün (3 Kompartimente)/rot (3 Kompartimente). %, Anzahl der Grünwahlen in Prozent der Gesamtversuchszahl. Pro Testtag wurden die Mittelwerte der 40 Tiere (Kontrollen: 20 Tiere) für je 6 Versuche pro Gruppe bzw. Einzeltier berechnet und mit s_x eingezeichnet. Die statistische Sicherung nach dem t-Test (p) bezieht sich auf die Unterschiede zwischen Gruppen- und Einzelversuchen. Jedem Punkt liegen 240 Wahlentscheidungen zugrunde. Test 1–6: zwischen den Dressurversuchen (nach jeweils 30 Dressuren pro Tier bzw. Gruppe); Test 7–11: tägliche Tests, beginnend 14 Tage nach Dressurende; Test 12: 41 Tage nach der letzten Dressur

zugrunde liegenden Einzelkurven und der daraus resultierenden starken Streuung der Mittelwerte bzw. dem unregelmäßigen Gesamtkurvenverlauf – an die Grenze der Lernleistung der Rotfedern zu führen. Aus Abbildung 8 ist aber ersichtlich, daß die Fische die täglich wechselnde Signaldarbietung parallel lernen können – die Richtiggwahl würde andernfalls überhaupt keinen Anstieg zeigen.

Lernen die Fische tatsächlich in dieser Farbumterscheidungsdressur, das entsprechende Signal mit der Sozialsituation zu verbinden?

Aufgrund der Dressurversuche allein kann diese Frage nicht entscheiden werden. Die Fische könnten auch durch die Verteilung der Farben in den Kompartimenten – jeweils ein Kompartiment zeigt die belohnte, fünf Kammern die unbelohnte Farbe – die Aufgabe dahingehend lösen, stets das einzig andere Kompartiment anzuschwimmen. Die Testversuche – in denen beide Farben gleichhäufig, d.h. in je drei Kammern angeboten und beide Sozialsituationen für alle Tiere überprüft werden – müssen hier die Entscheidung bringen.

Deren Ergebnisse (Abb. 9) beweisen, daß die Rotfedern auch unter diesen Versuchsbedingungen lernen, die Farben mit der korrelierten Sozialsituation zu verbinden: nach 120 Versuchen pro Tier wählen die Fische in der Einzelsituation überwiegend das Signal „Rot“, während dieselben Tiere bei gleicher Farb-

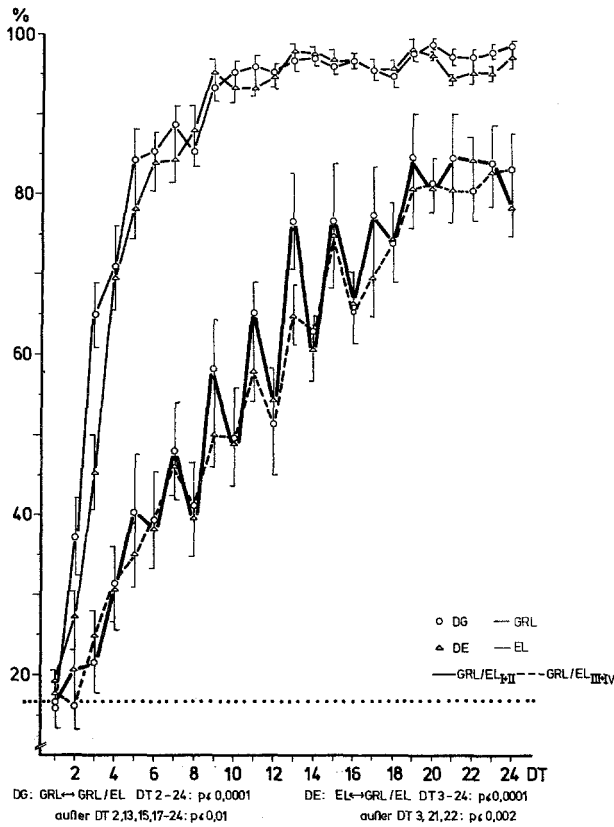


Abb. 8. Veränderung der Richtigwahlrate in der täglich abwechselnden Dressur mit entgegengesetzten Farbuordnungen zu den beiden Sozialsituationen. *DG*, Dressur in der Gruppe mit dem Signal grün(+)/rot(-); *DE*, Dressur einzeln mit dem Signal rot(+)/grün(-) jeweils mit der belohnten Farbe in einer, der Gegenfarbe in 5 Kammern. %, Anzahl der Richtigwahlen gemäß dieser Signaldarbietung, punktiert: Zufallsverteilung der Wahlen. *GRL*, Dressur *nur* in der Gruppe und *EL*, Dressur *nur* einzeln mit den Farbuordnungen der entsprechenden Sozialsituation. *GRL/EL*, Tiere lernen täglich abwechselnd beide Lerneinheiten, wobei I/II mit der Gruppentraining und III/IV mit der Einzeldressur beginnen. Pro Dressurtag wurden die Mittelwerte der 20 (Kontrollen) bzw. 40 Tiere für je 15 Versuche pro Gruppe bzw. Einzeltier berechnet und mit s_x eingezeichnet. Jedem Punkt liegen 300 Wahlentscheidungen zugrunde

verteilung in den Kompartimenten durch die Gruppensituation zu Grünwahlen veranlaßt werden!

Der Vergleich zu den Ergebnissen der mit nur einer Lerneinheit dressierten Tiere zeigt, daß dies aber wesentlich langsamer und weniger sicher erfolgt als das Erlernen nur einer Einheit; ähnliches gilt auch für die Zuordnung eines einfachen Farbsignals (rot/dunkel bzw. grün/dunkel) zu den Sozialsituationen (vgl. Abb. 7).

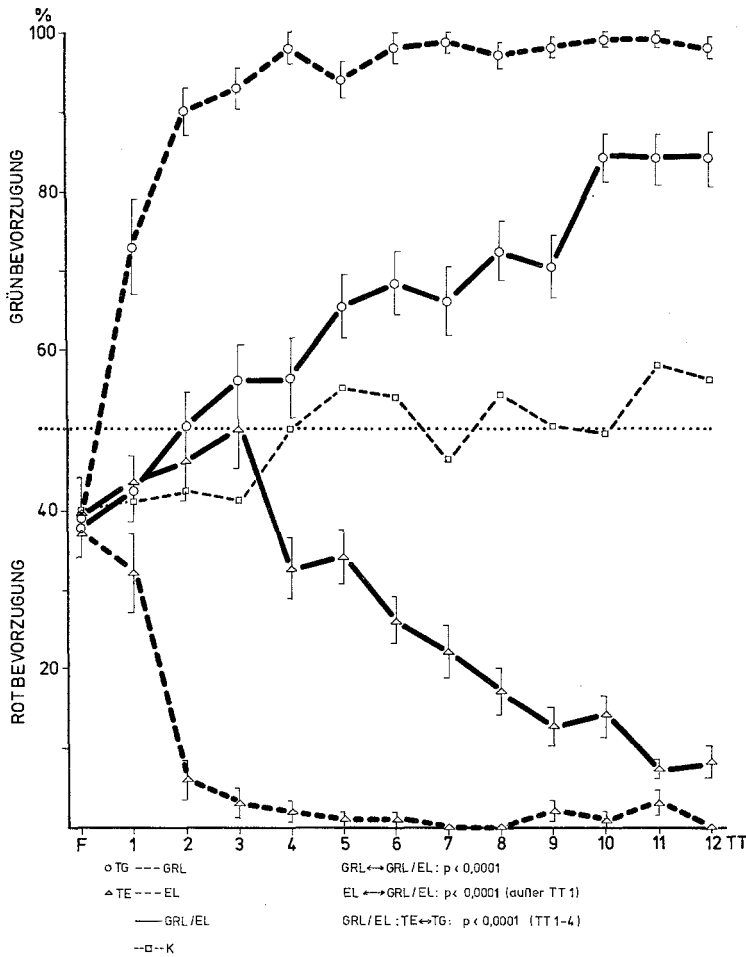


Abb. 9. Abhängigkeit der Farbwahl von der Sozialsituation und der Dressurfarbe (unbelohnte Testversuche mit der Signalverteilung grün (3 Kammern)/rot (3 Kammern)). TG, Test in der Gruppensituation; TE, Test in der Einzelsituation. Bezeichnung der Dressurformationen wie in Abbildung 8. K, nicht dressierte Kontrolltiere (Ergebnisse der Gruppen- und Einzelsituation konnten zusammengezogen werden, da keine Unterschiede vorhanden waren). Pro Testtag wurden die Mittelwerte der je 20 Tiere (GRL; EL; K) bzw. 40 Tiere (GRL/EL) für je 5 Versuche pro Gruppe bzw. Einzeltier berechnet und mit $s_{\bar{x}}$ eingetragen. Jedem Punkt liegen 200 (GRL/EL) bzw. 100 (GRL; EL; K) Wahlentscheidungen zugrunde

Diskussion

Das Zusammenwirken von mehreren Fischen in einer Farbumterscheidungsaufgabe hat nicht nur zur Folge, daß sich die Reaktionsbereitschaft erhöht — erkennbar an der Verkürzung der mittleren Reaktionszeit in der Dressur —, es findet auch eine soziale Beeinflussung des Lernerfolgs statt.

Bei erster Betrachtung der *Dressurergebnisse* kommt man zur Feststellung: Die Gruppe – insbesondere die Zehnergruppe – erleichtert das Erlernen der Farbumterscheidung bei Rotfedern. Damit scheinen sich bisherige Ergebnisse zum Einfluß der „social facilitation“ zu bestätigen (vgl. Simmel, 1968; Zajonc, 1965/1969). Mit den dazu entwickelten Hypothesen könnten die vorliegenden Versuche wie folgt zu erklären sein: Die Fische werden von augenblicklich schneller reagierenden Tieren der Gruppe auf das Signal aufmerksam gemacht (Tolman, 1968, p. 38f.; Perzeptionshypothese) und durch deren Reaktion zum Hinschwimmen auf das Belohnungskompartiment veranlaßt (Pallaud, 1971; Zajonc, 1965/1969; „Co-action“-Effekt); angeborene Mechanismen des Gruppenzusammenhalts (Keenleyside, 1955) dürften ebenso hinzukommen, wie die Auswirkungen eines „ansteckenden“ Verhaltens (Tinbergen, 1972, p. 135). Da es sich um eine futterbelohnte Aufgabe handelt, spielt möglicherweise auch noch die diesbezügliche Motivation eine Rolle: Tiere in der Gruppe fressen mehr als isolierte Tiere (vgl. Harlow, 1932; James, 1953; Welty, 1934), so daß ein „Wettstreit“ um die Nahrung die Reaktion beschleunigen (Scott, 1967) und die Richtigwahl erhöhen kann.

Dieser „Gruppeneffekt“ kann durch den Einfluß bereits dressierter Tiere nicht weiter verstärkt werden, durch sie verkürzt sich in den Dressurversuchen weder die Zeit bis zum Erreichen des Endniveaus, noch erhöht sich die Richtigwahl vor dieser Phase. Ausgenommen hiervon ist der erste Dressurtag, an dem unerfahrene Tiere (ebenso wie in Testversuchen vor der Dressur) den Leittieren häufig nachschwimmen. Diese „Nachahmung“ läßt sich vermutlich auf einen stärkeren Gruppenzusammenhalt zurückführen; trotz der Eingewöhnung ist die Signalsetzung ein neuer, damit möglicherweise furchtauslösender Faktor und in solchen Situationen kann sich die Schwarmtendenz verstärken (Breder, 1968). Hierdurch könnten auch die in den ersten drei Dressurtagen auftretenden, geringeren Richtigwahlen in der Zwanzigergruppe verständlich werden, da sich diese Tiere gegenseitig zu falschen Kompartimenten nachschwimmen.

Die in den Gruppenversuchen am Anfang der Lernperiode offenbar wirksame gegenseitige Beeinflussung tritt jedoch mit fortschreitendem Lernprozeß in den Hintergrund; besonders deutlich wird das in den unbelohnten Zwischentests: einzeln dressierte Tiere wählen beim Test in der Gruppe schlechter (sowohl im Vergleich zum Einzeltest wie auch im Vergleich zu den in der Gruppe dressierten Fischen). Da diese Tiere einen – durch die sicheren Wahlen im Einzeltest nachweisbaren – hohen Lernstand erreicht haben, wäre beim Test in der Gruppe eine mindestens ebenso sichere Leistung zu erwarten. Die negative Auswirkung der Gemeinschaft in diesen Versuchen widerspricht einer alleinigen Interpretation der Gruppenversuche auf der Basis der „social facilitation“.

Hierzu müssen insbesondere die Testergebnisse der in der Gruppe dressierten Tiere analysiert werden. Trotz einer der Dressur vergleichbaren sicheren Wahl beim Test in der Gruppe zeigen sie eine wesentlich geringere Richtigwahl im Einzeltest. Der Einwand, daß hier die Möglichkeit zu einer gegenseitigen Stimulierung fehlt, liegt auf der Hand. Er kann sich aber – aufgrund der Gruppentestergebnisse der einzeln dressierten Tiere – nur auf eine augenblickliche, den einzelnen Dressurversuch betreffende Wirkung beschränken. Das Erlernen der Aufgabe wird dadurch nicht verändert, wie die Untersuchungen mit den hinzuge-

fügten Leittieren zeigen. Die nachhaltige Beeinflussung des Lernprozesses und damit auch die nachgewiesene situationsgebundene Erinnerung wird vielmehr durch die Sozialsituation an sich hervorgerufen: sie bildet zusammen mit der Farbunterscheidung eine Lerneinheit! Stimmen Dressur- und Testsituation überein, so kann das Gelernte am besten reproduziert werden. Die Richtigwahl verschlechtert sich, wenn sich die Sozialsituation z.B. durch das Hinzufügen oder Entfernen von Artgenossen ändert.

Mit einem zustandsabhängigen Lernen und Erinnern (state-dependent-learning), das in zahlreichen pharmakologischen Untersuchungen nachgewiesen wurde (vgl. Bliss, 1974) und auch bei Fischen auftritt (Bliss, 1972; Ryback, 1969) wäre dieses Ergebnis nur dann zu vergleichen, wenn sich nachweisen läßt, daß die unterschiedliche Gruppen- oder Einzelsituation z.B. biochemische Veränderungen im nervösen System oder Unterschiede der hormonalen Grundlagen hervorruft.

Um die biologische Bedeutung der situationsgebundenen, durch die Lerneinheit von Futterfarbe und Sozialsituation hervorgerufenen Erinnerung vollständig zu erfassen, müßten weitere Versuche durchgeführt werden: die vorliegenden Ergebnisse an Rotfedern, deren Bindung an den Schwarm nur relativ schwach ist, müßten z.B. mit denen solcher Arten verglichen werden, die stets solitär oder jahreszeitlich bedingt solitär bzw. im Schwarm leben, zumal nach den vorliegenden Versuchen vermutet werden kann, daß bei den Rotfedern die in der Gruppe gelernte Aufgabe schwächer gespeichert wird, als das einzeln Gelernte. Zu bedenken wäre dabei auch, daß ein Einfluß der Fischhaltung vorliegen könnte, die in den hier durchgeführten Versuchen ausschließlich in Gemeinschaftsbecken erfolgte.

Daß die Sozialsituation entscheidend in den Lernprozeß eingreift, wird nicht zuletzt durch die Versuche zum Nachweis der „Lerneinheit von Futterfarbe und Sozialsituation“ deutlich: Obgleich in den vorliegenden Versuchen keine Wahl nach dem Oddity-Prinzip vorliegt, läßt sich doch eine auffallende Korrelation zu den Versuchen von Harlow (1951) feststellen: während dort die Farbe der Unterlage die Lösung der Aufgabe signalisiert, gibt hier die Sozialsituation den Vorhinweis, welche Farbwahl die Fische treffen. Beachtlich ist, daß die Rotfedern im täglichen Wechsel überhaupt die Einheiten Gruppe + Farbe bzw. Einzel + Gegenfarbe lernen (zur Lernkapazität von Fischen, s. Rensch, 1954; Saxena, 1960; Horio, 1938) und die Aufgabe aber nicht entsprechend einer Generalisation (Meesters, 1940; Yarczower and Bitterman, 1965) lösen. Dies belegt den tiefgreifenden Einfluß der Sozialsituation auf den Lernprozeß.

Für Versuche, in denen relativ schnell Fische mit einem hohen Lernstand zu weiteren Untersuchungen zur Verfügung stehen sollen, ergibt sich aber eine bereits jetzt abzulesende Folgerung: vorteilhaft sind bestimmt Vordressuren in der Gruppe; ihnen sollten aber stets Einzeldressuren folgen oder es sollte zumindest der individuelle Lernerfolg überprüft werden, da die Veränderung der Sozialsituation den Abruf der Information beeinflusst und dies als weitere Variable in nachfolgende Versuche eingehen kann.

Danksagung. Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. M. Lindauer, danke ich für die Themenstellung und die anregenden Gespräche zu diesen Versuchen. Herrn Dr. E. Lehr möchte ich für sein stetes Interesse und die vielseitigen Anregungen danken.

Die Promotionsarbeit wurde mit den Mitteln des Max-Planck-Instituts für Hirnforschung in Frankfurt/Niederrad durchgeführt. Mein Dank gilt dem Leiter des Instituts, Herrn Prof. Dr. med. W. Krücke und dem Leiter der Arbeitsgruppe Neurochemie, Herrn Prof. Dr. G. Werner. Für die Anfertigung der Geräte danke ich Herrn Mechanikermeister W. Seyl.

Literatur

- Bliss, D.K.: Alcohol steady state and drug-dissociated learning in the goldfish; Paper presented at the Eastern Psychol. Assoc. meeting, Boston, April 1972
- Bliss, D.K.: Theoretical explanations of drug-dissociated behaviors. *Fed. Proc.* **33**, 1787–1797 (1974)
- Box, H.O.: The behavior of laboratory rats in a social learning situation. *Acta physiol. Amsterdam* **32**, 48–64 (1970)
- Breder, C.M.: On the survival value of fish schools. *Zoologica* **52**, 25–40 (1968)
- Chapman, A.J.: An electromyographic study of social facilitation: a test of the mere presence hypothesis. *Brit. J. Psychol.* **65**, 123–129 (1974)
- Gleitman, H., Rozin, P.: Learning and memory. In: *Fish physiology* (Hoar, W.S., Randall, D.J., eds.), Vol. VI. New York: Academic Press 1971
- Hale, E.B.: Social facilitation and forebrain-function in maze performance of green sunfish (*Lepomis cyanellus*). *Physiol. Zool.* **29**, 93–102 (1956)
- Harlow, H.F.: Social facilitation of feeding in the albino rat. *J. Genet. Psychol.* **41**, 1932, 211–221
- Harlow, H.F.: Primate learning. In: *Comparative Psychology* (Stone, C.P., eds.), 3. ed., pp. 183–238. New York: Prentice-Hall 1951
- Herter, K.: *Die Fischdressuren und ihre sinnesphysiologischen Grundlagen*. Berlin: Akademie Verlag 1953
- Horio, G.: Die Farb- und Formdressur an Karpfen. *Jap. J. med. Sci. trans III, Biophys.* **4**, 395–402 (1938)
- Hunter, J.R., Wisby, W.J.: Net avoidance behavior of carp and other species of fish. *J. Fish. Res. Bd. Canada* **21**, 613–633 (1964)
- James, W.T.: Social facilitation of eating behavior in puppies after satiation. *J. comp. physiol. Psychol.* **46**, 427–428 (1953)
- Kawai, M.: Newly acquired precultural behavior of the natural troop of Japanese monkeys on Koshima Island. *Primates* **6**, 1–10 (1965)
- Keenleyside, M.H.A.: Some aspects of the schooling behavior of fish. *Behavior* **8**, 183–248 (1955)
- Lehr, E., Wenzel, M., Werner, G.: Zur Biochemie des Gedächtnisses. I. Einfluß von schwerem Wasser auf das Gedächtnis von Fischen. *Naturwissensch.* **57**, 521–524 (1970)
- Lehr, E.: Verfahren und Geräte zur Vereinfachung von Farbumterscheidungsdressuren mit Fischen. *J. comp. Physiol.* **78**, 53–59 (1972)
- Meesters, A.: Über die Organisation des Gesichtsfeldes der Fische. *Z. Tierpsychol.* **4**, 84–119 (1940)
- O'Connell, C.P.: Use of fish school for conditioned response experiments. *Anim. Behav.* **8**, 225–227 (1960)
- Pallaud, B.: Différentes hypothèses explicatives du mécanisme de la facilitation sociale. *Rev. Comp. Anim.* **5**, 57–64 (1971)
- Rensch, B.: The relation between the evolution of central nervous functions and body size of animals. In: Huxley, J., Hardy, A.C., and Ford, E.B.: *Evolution as a process*. London: Allen & Unwin 1954
- Rohn, S.: *Das Verhalten von Einzelfischen und Fischgruppen in verschiedenen Lernsituationen*. Dissertation der Nat. Fak., Erlangen 1948
- Ryback, R.S.: State-dependent or "dissociated" learning with alcohol in the goldfish. *Quart. J. Stud. Alcohol* **30**, 598–608 (1969)
- Sachs, L.: *Statistische Auswertungsmethoden*. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1969
- Saxena, A.: Lernkapazität, Gedächtnis und Transpositionsvermögen bei Forellen. *Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool.* **69**, 63–94 (1960)

- Shaw, E.: Schooling in fishes: Critique and review. In: Development and evolution of behavior (Aronson, L.R., Tobach, E., Lehrmann, D.S., Rosenblatt, J.S., eds.), pp. 452–480. San Francisco: Freeman 1970
- Simmel, E.C., Hoppe, R.A., Milton, G.A. (eds.): Social facilitation and imitative behavior. Boston: Allyn & Bacon 1968
- Tinberge, N.: Instinktlehre. Berlin: Verlag Parey 1972
- Tolman, C.W.: The role of the companion in social facilitation of animal behavior. In: Social facilitation and imitative behavior (Simmel, E.L., Hoppe, R.A., Milton, G.A., eds.). Boston: Allyn & Bacon 1968
- Welty, J.C.: Experiments in group behavior of fishes. *Physiol. Zool.* **7**, 85–127 (1934)
- Wenzel, M., Meyer, F., Lehr, E., Werner, G.: Stabilisierung biologischer Strukturen mit Deuterium – Inhibierung der Metacain-Narkose von Fischen durch D₂O. *Naturwissensch.* **59**, 316–317 (1972)
- Wiest, W.M.: Social facilitation or inhibition? *Proc. 77th Ann. Convent. Amer. Psychol. Assoc.* **4**, 837–838 (1969)
- Wijffels, H., Thines, G., Dijkgraaf, S., Verheijen, J.: Apprentissage d'un labyrinthe simple par des Téléostéens isolés ou groupés de l'espèce *Barbus ticto* (Pisces, Cyprinidae). *Arch. Néerlandaises de Zoologie, Tome XVII*, **3**, 376–402 (1967)
- Wijffels, H.J.C.: Group versus individual learning as observed in fish learning a maze. *Psychol. Belg.* **IX-2**, 141–165 (1969)
- Yarczower, M., Bitterman, M.E.: Stimulus generalization in the goldfish. In: Stimulus generalization (Mostofsky, D., ed.), pp. 179–192. Stanford: Stanford Univ. Press, 1965
- Zajonc, R.B.: Social facilitation. *Science* **149**, 269–274 (1965)
- Zajonc, R.B., Heingartner, A., Herman, E.M.: Social enhancement and impairment of performance in the cockroach. *J. Person. Soc. Psychol.* **13**, 83–92 (1969)

Eingegangen am 29. März 1976

Irmtraud Beyer
Mühlweg 22
D-6072 Dreieichenhain
Bundesrepublik Deutschland