

Aus dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Seewiesen

Ursachen und Konsequenzen von Aggressivität bei *Etroplus maculatus* (Cichlidae, Pisces)

Ein Beitrag zum Triebproblem

Von

HEINZ-ULRICH REYER

Mit 12 Abbildungen

Eingegangen am 19. 4. 1975

Abstract

Increased aggressive activity between ♂ and ♀ in isolated pairs of *Etroplus maculatus* has hitherto been explained either by the drive hypothesis or by the external stimulus hypothesis. In an attempt to investigate these two hypotheses the partners of 48 pairs were separated and their aggressiveness towards their mirrored images and their non-aggressive activities were recorded the following day and again 4 days later after 180 brief presentations of an adjacent compartment. For both sexes aggressiveness was lowered if this compartment was empty (isolation) and heightened if it held the original mate. ♂♂ also reacted more aggressively on seeing conspecific strangers of both sexes. There was no significant alteration of non-aggressive activities in any of the series. The increase of aggressiveness caused by the presence of the mate was normally offset by various investigated mechanisms preventing its eruption against the partner. Attacks only occurred if the equilibrium between aggressiveness and inhibition was disturbed. All results and those of other authors are discussed; it is concluded that the behaviour of *E. maculatus* can be better explained in terms of external stimulation than in terms of an endogenous production of aggressive drive energy.

Einleitung

Die hypothetische Annahme eines Aggressionstriebes (LORENZ 1963) wird wesentlich von Befunden am Indischen Buntbarsch (*Etroplus maculatus*, Bloch) gestützt. Nach Beobachtungen und Experimenten von LORENZ (1963) und RASA (1969) kommt es bei Paaren, die man von anderen Artgenossen isoliert, nach einiger Zeit zu Angriffen zwischen den Partnern und schließlich zum Paarbruch. Dieser Paarbruch ereignet sich im Gemeinschaftsbecken bei Anwesenheit anderer Paare nicht.

Die *Trieb-Hypothese* von LORENZ (1950, 1963) konnte dafür eine Erklärung liefern. Nach dieser Hypothese produziert eine Instanz im Zentralnervensystem unabhängig von Außenreizen (= *endogen*) ständig aggressive Triebenergie. Sie läßt die Bereitschaft für Kampfhandlungen (= *Aggressivität*) ansteigen, bis passende Reize die Endhandlung auslösen. Dadurch wird die Energie wieder verbraucht (= *Triebbefriedigung*). Das geschieht im

Rahmen von Grenzkämpfen in einem Gemeinschaftsbecken täglich viele Male, so daß die Aggressivität nie sehr hoch ansteigt. Wenn aber — wie in der Isolation — die Endhandlung länger ausbleibt, sammelt sich mehr und mehr Energie an (= *Triebstau*). Als Folge davon zeigt das Tier erstens ein *Appetenzverhalten*, das auf eine Triebbefriedigung gerichtet ist, und reagiert zweitens auf immer weniger spezifische Reize (= *Schwellensenkung*), bis es schließlich die Handlung im *Leerlauf* ausführt. Als Folge der Schwellensenkung werden vorhandene Hemmungen immer unwirksamer und schließlich — wie bei den isolierten Paaren — auch Partner angegriffen.

Die Trieb-Hypothese umfaßt Ursache und Wirkung der Aggressivität: Die Begriffe „Appetenzverhalten“, „Schwellensenkung“ und „Leerlaufhandlung“ enthalten Aussagen über mögliche Auswirkungen einer hohen und steigenden Aggressivität; der Begriff „endogene Erregungsproduktion“ (oft mit Spontaneität gleichgesetzt; vgl. aber S. 445) enthält dagegen eine Aussage über die Herkunft der wachsenden Aggressivität. Die Schwellensenkung ist mit den zitierten Versuchen nachgewiesen, die endogene Erregungsproduktion aber nicht. Die Erklärung der Befunde durch endogene Erregungsproduktion beruht nämlich auf der Annahme, die Anwesenheit des Partners sei keine äußere Ursache für Aggressivität. Eine solche Annahme erscheint jedoch erst dann gerechtfertigt, wenn auch die Isolierung von Individuen zur Schwellensenkung führt. Daher wurde in der vorliegenden Arbeit geprüft:

1. Werden isolierte Individuen von *E. maculatus* aggressiver (Abschnitt V)?

Für Einsiedlerkrebse (COURCHESNE u. BARLOW 1971), Schwertträger (FRANCK u. WILHELMI 1973; WILHELMI 1974), Korallenbarsche (RASA 1971), Kampfhähne (KRUIJT 1964) und Mäuse (GARATTINI u. SIGG 1969) konnte diese Frage positiv beantwortet werden.

An Anabantiden (LAUDIEN 1965; WARD 1967) und Cichliden (HEILIGENBERG 1964; HEILIGENBERG u. KRAMER 1972) aber wurde nach Isolation eine Schwellenerhöhung für aggressive Handlungen festgestellt. Senken ließ sich die Schwelle bei einigen dieser Arten durch Darbieten von Artgenossen, Spiegelbildern oder Attrappen. Bei männlichen *Haplochromis burtoni* mußten die Attrappen mit einem richtigen Fisch fast nur in einem einzigen Merkmal übereinstimmen: einem schwarzen Balken, der vom Auge zum Mundwinkel zieht (HEILIGENBERG, KRAMER u. SCHULZ 1972; HEILIGENBERG u. KRAMER 1972; LEONG 1969). Wenn so einfache Merkmale ausreichen, um die Aggressivität zu steigern, könnten bei einer kaum geschlechtsdimorphen Art wie *E. maculatus* (Abb. 1) von Partnern und Rivalen die gleichen Reize ausgehen, so daß auch beide die Aggressivität erhöhen. In einem solchen Fall wäre der Anstieg der Aggressivität, der zum Paarbruch führen kann, weniger endogener als vielmehr exogener Natur. Diese Möglichkeit, den Paarbruch zu erklären, ist von WICKLER (1971) und LAMPRECHT (1972) als Alternative zur Triebhypothese vorgeschlagen, aber meines Wissens bisher noch nicht experimentell überprüft worden. In der vorliegenden Arbeit wird diese Alternative *Außenreiz-Hypothese* genannt.

Es wurde untersucht:

2. Steigert der Anblick des Partners oder eines Rivalen bei männlichen und weiblichen *E. maculatus* die Aggressivität (Abschnitt V)?

Da inzwischen LAMPRECHT (1972) bei *Tilapia mariae* und BARLOW (mdl. Mitt.) bei *E. maculatus* festgestellt haben, daß selbst isolierte Paare nicht zerbrechen, wurden zwei weitere Fragen untersucht:

3. Welche Mechanismen gewährleisten Paarbildung und Paarzusammenhalt bei *E. maculatus* (Abschnitt VI, A)?

4. Unter welchen Bedingungen tritt Paarbruch bei *E. maculatus* auf (Abschnitt VI, B)?

Im letzten Abschnitt (VII) wird diskutiert, welche Bedeutung den eigenen Ergebnissen und denen anderer Autoren im Rahmen der Hypothese vom Aggressionstrieb zukommt.

Fräulein B. KNAUER, die bei der Durchführung und Auswertung einiger Versuche half und alle Zeichnungen anfertigte, danke ich für ihre gewissenhafte Mitarbeit. Ich danke ferner allen, die in Diskussionen wertvolle Hinweise lieferten — insbesondere Herrn Dr. J. LAMPRECHT, Frau Dr. U. SEIBT und Herrn Dipl.-Biol. F. TRILLMICH, die auch das Manuskript kritisch durchsahen und Verbesserungsvorschläge machten. Mein besonderer Dank aber gilt dem Leiter der Ethologischen Abteilung, Herrn Privatdozent Dr. W. WICKLER, der das Thema anregte, die Arbeit betreute und mir ein Höchstmaß an Eigenständigkeit gewährte. Er war vom Beginn der Arbeit bis zur letzten Durchsicht des Manuskriptes jederzeit bereit, Fragen und Probleme mit mir zu besprechen; seiner Förderung und hilfreichen Kritik verdanke ich viele Anregungen.

II. Material und Methoden

A. Fische und Haltung

Untersucht wurden geschlechtsreife *E. maculatus*, die aus den F_1 -, F_2 - und F_3 -Nachkommen-Generationen auf Ceylon gefangener Fische stammten. Sie wurden in 80—900 l Becken gehalten bei Temperaturen zwischen 20 und 30 °C, Karbonathärten von 7—9° dh und pH-Werten zwischen 7,6 und 7,9. In je 10 l Wasser wurde ein gehäufte Teelöffel Marosal-Seesalz gegeben. Diese chemisch-physikalischen Bedingungen entsprechen denen, die v. D. NIEUWENHUIZEN (1971) für die Tieflandsümpfe und überfluteten Reisfelder Ceylons angibt, in deren Süß- und Brackwasser *E. maculatus* lebt.



Abb. 1: Paar von *Etroplus maculatus* mit Jungen. Wie in diesem Fall ist das ♂ oft, aber nicht immer etwas größer als das ♀. Ein relativ sicheres äußeres Unterscheidungsmerkmal zwischen den Geschlechtern ist ein kleiner roter Fleck am Hinterrand des Auges beim ♂, der allen ♀♀, aber auch manchen ♂♂ fehlt (BARLOW, schriftl. Mitt.)

Die Aquarien hatten einen Bodengrund aus feinem Kies und enthielten Höhlen und Sichtblenden aus Steinen und anderen Materialien. Sie wurden über außen angebrachte Kiesbehälter gefiltert und mit Ausströmern belüftet. Neonröhren beleuchteten die Becken zwischen 7.30 und 20.30 Uhr und führten zu einer Unterwasser-Helligkeit von 50 Lux. Davor und danach lag je eine 30min. Dämmerungsphase von 1 Lux.

Die Fische erhielten Lebendfutter (*Tubifex*, Daphnien, *Cyclops*, Artemien), Tiefkühl-nahrung (*Mysis*) und verschiedene Sorten von Trockenfutter (Tetramin, Tetraphyll, Tetra-Ovin-Mikro). Während der Versuchsserien wurde ausschließlich *Tubifex* verfüttert — und zwar jeden Mittag dieselbe Menge.

B. Registrierung

Zur Registrierung diente in einigen Versuchen ein 20 Kanal Polygraph (Esterline Angus), in anderen eine elektrische Schreibmaschine (Olympia TE 811), die mit einem Lochstreifenstanzer gekoppelt war. Die Auswertung der Daten erfolgte mit Computern (IBM 1130, später PDP 11/40) und einer Rechenmaschine (DIEHL-combitronic, mit Programmstreifen).

Video-Aufzeichnungs-Anlagen (Ampex VR 7003 und Akai VT 110) wurden eingesetzt, wenn das Verhalten von zwei und mehr Fischen zu protokollieren war oder wenn es darauf ankam, schnell ablaufende Verhaltenssequenzen genau zu erfassen. Diese Geräte ermöglichten eine häufige Wiederholung des Ablaufs in normaler und verlangsamter Geschwindigkeit sowie Standbildprojektion.

Der Beobachter saß 1—2 m vor dem Aquarium und war für die Versuchstiere sichtbar (Abb. 2).



Abb. 2: Registrierung während der Versuche mit Lochstanzer und Video-Anlage

III. Beschreibung der Verhaltensweisen

Wegen der recht unterschiedlichen Benutzung einiger Begriffe in der Literatur erscheint es zweckmäßig, eingangs zu definieren, wie diese Begriffe in der vorliegenden Arbeit benutzt werden (vgl. BECKER-CARUS et al. 1972; IMMELMANN 1975).

A. Funktionelle Beschreibung

Aggressiv heißen die Verhaltensweisen eines Tieres, mit denen ein anderes verletzt, unterworfen oder vertrieben wird; ferner solche, die — bei gleichbleibender Außensituation — mit diesen Handlungen in engem zeitlichem Zusammenhang stehen.

Die Begriffe *Angriff*, *Kampfhandlung* und *Kampfverhaltensweise* werden oft synonym verwendet.

Agonistische Verhaltensweisen sind mit SCOTT und FREDERICSON (1951) solche Handlungen, die zur Beendigung von Auseinandersetzungen führen. Dazu gehören Angriff, Flucht und Drohen.

B. Formale Beschreibung

Von insgesamt 40 erfaßten Verhaltensweisen traten 16 bei fast jedem Versuchstier auf. Diese regelmäßigen Verhaltensweisen wurden ausgewertet und sind unten kurz beschrieben. Ausführlichere Darstellungen geben

BAERENDS und BAERENDS - VAN ROON (1950), SEITZ (1949) und OEHLERT (1958) für Cichliden allgemein, sowie BARLOW (1968) und WYMAN und WARD (1973) für *E. maculatus* speziell.

Die Benennung der Verhaltensweisen erfolgt in dieser Arbeit ausschließlich nach formalen Gesichtspunkten; daher weichen einige Namen von denen ab, die andere Autoren benutzen.

Unter jedem Namen steht in Klammern jeweils die später verwendete Abkürzung:

Bewegung (Bew): Körperwendungen auf der Stelle von 45° und mehr sowie Schwimmen (ohne Berücksichtigung der Geschwindigkeit).

Fressen (Frs): Der Fisch steht mit dem Kopf schräg oder senkrecht nach unten über dem Boden, nimmt etwas Substrat ins Maul, kaut es durch und spuckt den Kies aus.

Gähnen (Ghn): Das Maul wird geöffnet; gleichzeitig werden Rückenflosse und Bauchflossen etwas abgespreizt.

Flossenspreizen A (FspA): Rücken-, Schwanz- und Afterflosse, gelegentlich auch die Bauchflossen, werden gespreizt.

Scheuern (Sch): Der Fisch streift schnell mit der Körperseite über den Boden, über Steine oder an senkrechten Wänden entlang.

Diese Verhaltensweisen wurden in den Aktivitätsprotokollen (s. S. 420) registriert. Die folgenden Verhaltensweisen stammen aus den Kampfprotokollen (s. S. 420). Sie erfordern ein Gegenüber, entweder einen wirklichen Artgenossen oder ein Spiegelbild.

Spiegelrennen (Spr): Ein hastiges Hin- und Herschwimmen am Spiegel ohne jede Kampfhandlung.

Maulkampf (Mkpf): Der Fisch schwimmt frontal gegen den Gegner vor und preßt für ein bis zwei sec sein geöffnetes Maul auf das des anderen.

Maulstoß (Mst): Wie Mkpf; die Berührung dauert aber nur den Bruchteil einer sec.

Flossenspreizen: Wie FspA; dabei kann zusätzlich der Mundboden gesenkt werden. (Das vielen Cichliden eigene Aufstellen der Kiemendeckel konnte bei *E. maculatus* nicht beobachtet werden.) Das Flossenspreizen während der Kampfprotokolle wurde aufgeteilt in zwei sich in der Orientierung unterscheidende Verhaltensweisen:

Flossenspreizen B (FspB): Die Längsachse des Fischkörpers zeigt, mit dem Kopf voran, direkt auf den Gegner oder liegt in einem Bereich von $+ 45^\circ$ bis $- 45^\circ$ um diese Nullrichtung.

Flossenspreizen C (FspC): Die Längsachse liegt in einem Bereich von 45° bis 135° zu beiden Seiten der Nullrichtung.

Diese beiden Verhaltensweisen entsprechen dem „Frontaldrohen“ und „Seitwärtsdrohen“ anderer Autoren.

Schwanzschlag (Ss): Aus der Stellung des FspC wird die gespreizte Schwanzflosse seitlich zum Gegner geschlagen, ohne ihn zu berühren. Während zwei Fische dabei meistens antiparallel Kopf neben Schwanz stehen, schauen Fisch und Spiegelbild in dieselbe Richtung.

Umkreisen: Ein FspC, bei dem zwei wirkliche Gegner umeinander schwimmen, der Kopf des einen auf den Schwanz des anderen gerichtet. Umkreisen ist mit dem Spiegelbild nicht möglich. Statt dessen führt das gleiche Vorwärtsschwimmen mit gespreizten Flossen dazu, daß sich der Fisch parallel zum Spiegel fortbewegt, wobei er Kopf an Kopf mit seinem Spiegelbild liegt. Diese Verhaltensweise heißt hier

Parallelschwimmen (Psw): Sie wurde zwischen natürlichen Gegnern nicht beobachtet, ist aber bei anderen Arten ein regelmäßiger Bestandteil des Kampfes und mit Umkreisen durch Übergänge verbunden (OEHLERT 1958; WIEPKEMA 1961; LAUDIEN 1965).

Pendeln (Pnd): Die Gegner stehen sich ininigem Abstand frontal gegenüber; einer stößt etwas vor, der andere weicht zurück, stößt dann seinerseits vor, worauf der erste ausweicht. Im Gegensatz zu diesem Pendeln in derselben Richtung schwingen Fisch und Spiegelbild gegeneinander.

Ausweichen (Ausw): Der Fisch entfernt sich langsam rückwärts schwimmend vom Gegner, auf den er aber weiter ausgerichtet bleibt.

Flucht (Fl): Der Fisch wendet sich blitzschnell vom Gegner ab und schießt davon — meist in eine Höhle.

Die Verhaltensweisen Mkpf, Mst, Psw und Ss werden gelegentlich als *offene Kampfhandlungen* bezeichnet.

Obwohl sich Kämpfe mit einem wirklichen Gegner und einem Spiegelbild in den Verhaltensweisen Psw, Ss und Pnd etwas unterscheiden, erwies

sich der Spiegelkampf in Form und Intensität als ein gutes Abbild des natürlichen Kampfes (vgl. S. 439 und Abb. 11). Das wurde auch an zahlreichen anderen Arten festgestellt (GALLUP 1968).

Außer den Verhaltensweisen wurde registriert:
Zeit bis zum Kampfbeginn (= Latenzzeit) (ZbK): Zeit (min), die vom Sichtbarwerden des Spiegels bis zum Kampfbeginn verstreicht. Als Kampfbeginn wurde gewertet, wenn irgendeine der folgenden Verhaltensweisen zum ersten Mal auftrat: MkpF, Mst, Psw, Ss, FspB, FspC und Pnd.

C. Kausale Beschreibung

Die Wahrscheinlichkeit, mit der die Verhaltensweisen auftreten, wird mit HINDE (1956) als *Tendenz* bezeichnet. Die Stärke einer Verhaltenstendenz ergibt sich nach dem Prinzip der doppelten Quantifizierung aus dem Zusammenwirken von *auslösenden Reizen* und der *Bereitschaft* zu einer Handlung (SEITZ 1940; LORENZ 1950; BAERENDS et al. 1955; vgl. auch HASSENSTEIN 1973; u. HINDE 1973). Der Begriff *Trieb* wird anstelle von Bereitschaft verwendet, wenn auf eine endogene Erregungsproduktion als Ursache für die Bereitschaft hingewiesen werden soll. Der Name einer Verhaltensweise gibt an, von welcher Tendenz, Bereitschaft oder von welchem Trieb die Rede ist (z. B. Angriffsbereitschaft, Fluchtendenz usw.). Anstelle von Angriffsbereitschaft wird auch der Begriff *Aggressivität* verwendet.

IV. Bereitschaftsanalyse

Besteht bei gleichbleibender Reizsituation eine enge zeitliche Korrelation zwischen den Tendenzen zu verschiedenen Verhaltensweisen, so können diese einer gemeinsamen Bereitschaft zugeordnet werden (HINDE 1956, 1973). Dabei geht man von der Annahme aus, daß die Tendenzen sich aufgrund ihrer zusätzlichen Abhängigkeit von auslösenden Reizen schneller ändern als die Bereitschaften. Zur Feststellung solcher Korrelationen sind verschiedene Methoden geeignet (WIEPKEMA 1961; HEILIGENBERG 1964; BALTHAZART 1973). In der vorliegenden Arbeit wurden absolute Häufigkeiten der Verhaltensweisen innerhalb geeigneter Zeitintervalle miteinander korreliert (BALTHAZART 1973), um die Anzahl der Bereitschaften abzuschätzen, die den 16 oben beschriebenen Verhaltensweisen zugrunde liegen.

A. Datenerhebung und Datenauswertung

Für jedes von 37 ♂♂ und 38 ♀♀, die am Tag zuvor von ihren Partnern getrennt worden waren, wurde ein 30min Aktivitätsprotokoll erstellt und in den folgenden 30 min, in denen ein Spiegel zu sehen war, ein Kampfprotokoll. Während dieser Protokolle wurde im Takt eines akustischen Zeitgebers jede Sekunde die gerade gezeigte Verhaltensweise in die zugeordnete Taste des Olympia TE 811 getippt. Die Häufigkeiten der verschiedenen Verhaltensweisen wurden gemessen an der Zahl ihrer Symbole auf dem Lochstreifen. Dabei blieb unberücksichtigt, ob ein Symbol mehrmals auf sich selbst oder auf andere folgte.

Die Häufigkeiten der Verhaltensweisen aus den 30min Aktivitätsprotokollen sowie die des Spr wurden auf 1 min umgerechnet (= Häufigkeit/30); die Häufigkeiten der restlichen Verhaltensweisen aus den ebenfalls 30min Kampfprotokollen wurden auf eine Kampfminute normiert (= Häufigkeit/30-ZbK; vgl. S. 420).

Diese Häufigkeiten pro min bzw. pro Kampfminute aller Verhaltensweisen wurden dann in einer Rangkorrelation nach SPEARMAN miteinander korreliert. Die zunächst für ♂♂ und ♀♀ getrennt berechneten einander entsprechenden Korrelationskoeffizienten wurden auf signifikante Unterschiede getestet ($p < 0,05$; DIEHL-Programm 10 537) und, nachdem keine gefunden wurden, zum gemeinsamen Koeffizienten zusammengefaßt (Tab. 1).

B. Ergebnisse

1. Agonistische Verhaltensweisen

Die agonistischen Verhaltensweisen wurden so angeordnet, daß jeweils solche neben- bzw. untereinander stehen, zwischen denen der höchste positive

Tab. 1:

Korrelationen (nach Spearman) zwischen den Häufigkeiten der Verhaltensweisen und der Zeit bis zum Kampfbeginn (Abkürzungen s. S. 419 ff.)
Koeffizienten $> |.227|$ sind auf dem 5 %-Niveau, solche $> |.296|$ auf dem 1 %-Niveau signifikant von 0 verschieden

	ZbK	Mkpf	Mst	Psw	Ss	FspC	FspB	Pnd	Ausw	Fl	Spr	Bew	Frs	FspA	Ghn	Sch
ZbK	-															
Mkpf	-.278	-														
Mst	-.252	.629	-													
Psw	-.166	.425	.584	-												
Ss	-.136	.328	.592	.762	-											
FspC	-.046	.310	.502	.646	.632	-										
FspB	.019	.089	.108	.055	.140	.429	-									
Pnd	-.002	-.137	.017	-.005	.177	.161	.233	-								
Ausw	-.089	-.184	.093	.057	.056	.112	.254	.426	-							
Fl	.019	.089	.087	.032	.040	-.064	.049	.157	.345	-						
Spr	-.130	-.006	-.166	-.121	-.248	-.169	-.097	-.157	-.290	-.099	-					
Bew	-.375	.431	.151	.310	.170	.320	.286	.165	.106	-.292	.267	-				
Frs	-.282	.486	.054	.092	.052	-.056	-.050	.120	.174	-.078	.094	.383	-			
FspA	.271	-.436	-.130	-.244	-.273	-.082	.001	.016	-.087	.144	.029	-.391	-.132	-		
Ghn	.187	.069	-.074	.193	-.159	-.100	-.133	-.001	.084	.001	-.265	-.303	.135	.277	-	
Sch	.128	.101	.214	.100	.119	.158	-.184	.025	.182	.132	-.065	-.300	.002	-.336	.061	-

Korrelationskoeffizient gefunden wurde (Tab. 1). Diese Reihenfolge ist — ganz gleich, von welcher Verhaltensweise man ausgeht — fast widerspruchsfrei und wird außerdem durch die Korrelation dieser Verhaltensweisen mit der Zeit bis zum Kampfbeginn (ZbK) in etwa bestätigt. Die Stellung der Verhaltensweisen FspB, Pnd und Ausw zwischen denen des offenen Kampfes und der Flucht ist eindeutig, die Reihenfolge der drei untereinander nicht.

Der Befund läßt sich folgendermaßen erklären: Eine *Angriffsbereitschaft*, deren Anteil von Mkpf bis zu Fl abnimmt, und eine *Fluchtbereitschaft*, deren Anteil in derselben Richtung ansteigt, überlagern sich. An den Verhaltensweisen der mittleren Gruppe sind beide etwa gleich stark beteiligt.

Zu dieser Deutung kamen auch andere Autoren aufgrund von Faktorenanalysen (WIEPKEMA 1961; BALTHAZART 1973), Experimenten (HEILIGENBERG 1964; BLURTON-JONES 1968) und sonstigen Beobachtungen (TINBERGEN 1952; MOYNIHAN 1955; LEYHAUSEN 1956; LORENZ 1963; weitere Beispiele bei EIBL-EIBESFELDT 1967; MARLER u. HAMILTON 1972; HINDE 1973).

Die in Tab. 1 angegebene Reihenfolge stimmt im wesentlichen mit denen überein, die WIEPKEMA (1961), HEILIGENBERG (1964), OHM (1964), LAUDIEN (1965) und BALTHAZART (1973) für andere Fischarten angeben. Sie unterscheidet sich in der Stellung des FspB, das diese Autoren als „Frontal-drohen“ näher an Mkpf und Mst heranrücken, und dem sie damit eine höhere Angriffsbereitschaft zuschreiben. Für *E. maculatus* wird die hier angegebene Reihenfolge jedoch durch zwei weitere Beobachtungen gestützt, die beide auf eine geringere Angriffsbereitschaft schließen lassen: Erstens tritt FspB — ebenso wie Pnd — in größerer Entfernung vom Spiegel auf als Mkpf, Mst, Psw, Ss und FspC. Zweitens standen FspB und Pnd fast immer am Anfang eines Kampfes. Auf sie folgten FspC, Ss und Psw, die schließlich zu Mst und Mkpf überleiteten. Diese Beobachtung stützt die angegebene Reihenfolge insofern, als verschiedene Arten den Kampf mit Verhaltensweisen von schwacher Angriffsbereitschaft beginnen und sich nach und nach zu denen höchster Bereitschaft aufschaukeln (SEITZ 1940; LAUDIEN 1965; siehe auch HINDE 1973).

Ausweichen und Flucht traten bei *E. maculatus* immer erst nach den ersten offenen Kampfhandlungen auf.

2. Nicht-agonistische Verhaltensweisen

Die Korrelationen zwischen den agonistischen Verhaltensweisen und den nicht-agonistischen (Tab. 1) sind in Abb. 3 vereinfacht dargestellt. Dabei wird die Angriffsbereitschaft durch MkpF, die Fluchtbereitschaft durch FI vertreten. Berücksichtigt sind nur Korrelationen, die signifikant von Null abweichen. Aus Abb. 3 geht hervor, daß die Bewegungs- und Maulkampf-Tendenzen zwar miteinander positiv korrelieren und auch beide mit den Tendenzen zu Frs und FspA in gleicher Weise verknüpft sind, daß ihre Beziehungen zu den Tendenzen für FI, Spr, Ghn und Sch aber verschieden sind. Daher kann man MkpF und Bew nicht ohne weiteres einer gemeinsamen Bereitschaft zuordnen. Nach der gleichen Überlegung muß man schließen, daß auch an den anderen Verhaltensweisen verschiedene Bereitschaften beteiligt sind.

Besonders erwähnt werden muß FspA, welches vor allem bei beunruhigten Tieren auftritt. Zwar ist es formal dem Flossenspreizen im Kampf ähnlich (s. S. 419), ist mit ihm aber nicht signifikant korreliert und außerdem im Gegensatz zu FspB und FspC mit MkpF negativ verknüpft (Tab. 1).

Andere Beispiele für Verhaltensweisen, die formal ähnlich, aber in ihrer Motivation verschieden sind, geben HEILIGENBERG (1964) und BLURTON-JONES (1968).

Das angewandte graphische Verfahren, die Anzahl der beteiligten Bereitschaften zu ermitteln, erlaubt zwar nur eine ganz grobe Abschätzung, reicht aber für die spätere Interpretation der Ergebnisse aus.

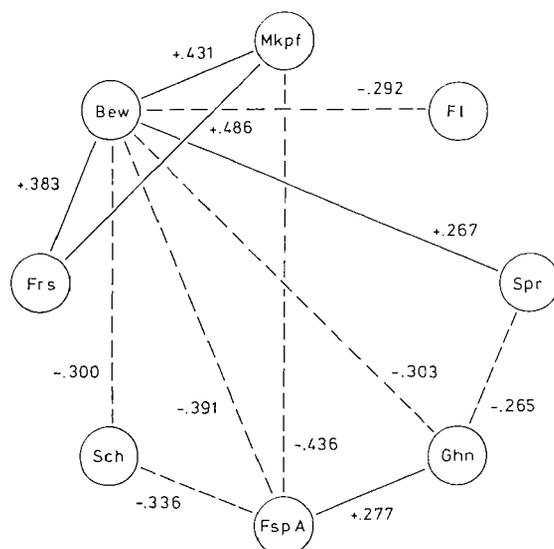


Abb. 3: Signifikante Korrelationen (nach SPEARMAN) zwischen MkpF, FI und den nicht-agonistischen Verhaltensweisen. Durchgezogene Striche bedeuten positive, gestrichelte Linien negative Korrelation (Abkürzungen s. S. 419 ff.)

V. Einfluß von Isolation und Anwesenheit von Artgenossen auf das Verhalten

A. Fragestellung

Die experimentelle Analyse der Trieb- und der Außenreiz-Hypothese (vgl. S. 416 f.) ging von folgenden Fragen aus:

1. Werden isolierte Individuen aggressiver?

2. Steigert der Anblick des Partners oder eines Rivalen bei männlichen und weiblichen *E. maculatus* die Aggressivität?

B. Versuche

1. Versuchsanordnung (Abb. 4)

Ein Aquarium (90 × 90 × 45 cm) war durch eine eingeklebte Glasscheibe in zwei gleich große Hälften unterteilt. Da außerdem zu jeder Hälfte ein eigener Filter gehörte, war ein Austausch von Geruchsstoffen zwischen den Nachbarabteilen unmöglich. Über die mittlere Glasscheibe war eine doppelwandige Manschette aus undurchsichtigem PVC gestülpt; 5 cm von den Außenwänden entfernt, befand sich in jedem Abteil eine weitere PVC-Wand. Ausgelöst durch Knopfdruck oder Schalter, konnte jede dieser PVC-Wände mit Hilfe eines Motors und einer elektronischen Schaltung um 20 cm gehoben und nach bestimmter Zeit wieder heruntergelassen werden.

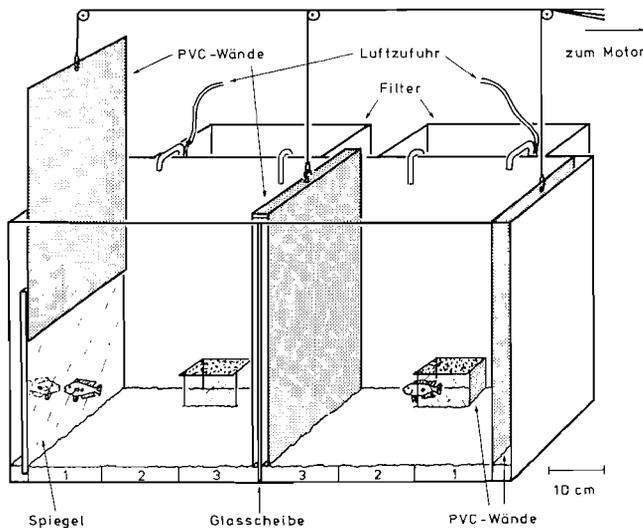


Abb. 4: Versuchsanordnung (s. Text)

In der Mitte eines jeden Abteils befand sich an der Rückwand eine Höhle, deren Vorderfront aus Glas bestand. Das Dach — ebenfalls aus Glas — wurde dicht mit Kies bestreut, so daß die Höhle den dunkelsten Bereich im Aquarium bot. Sie wurde daher von den eingesetzten Versuchstieren sofort als Zufluchtsort angenommen und auch dann beibehalten, wenn man anschließend im Verlauf von einigen Stunden den Kies so weit entfernte, daß die Höhle hell genug war, um das Verhalten des Versuchstieres in ihr zu beobachten.

Über Thermostate geregelte Heizer, die in den Filtern untergebracht waren, hielten die Wassertemperatur in allen Becken zwischen 22 und 23 °C.

2. Versuchsablauf

♂ und ♀ eines balzenden Paares, die schon mindestens fünf Tage zusammen waren (vgl. S. 438), wurden gemeinsam in ein solches Abteil gesetzt. Paare, die auch sieben Tage später noch vor dem Beobachter erschrocken, wurden vom Versuch ausgeschlossen. In der Regel unterschied sich jedoch nach ein bis drei Tagen das Verhalten der Tiere in Anwesenheit des Beobachters qualitativ nicht von dem bei Abwesenheit, was über Video-Kamera und Monitor kontrolliert wurde. Die Paare balzten meistens weiter, kamen aber wegen der niedrigen Wassertemperatur in dieser Zeit nicht zum Ablaiden.

War die Eingewöhnung abgeschlossen, wurde an einem Mittag das ♂ herausgefangen und in ein anderes Abteil gesetzt. Die erneute Eingewöhnung brauchte jetzt nur wenige Stunden — vermutlich, weil dieses Abteil genauso eingerichtet war wie das vorige.

Am folgenden Morgen (18 bis 21 Std. nach der Trennung) wurde für ♂ und ♀ je ein 30min Aktivitätsprotokoll aufgenommen. Unmittelbar an jedes Aktivitätsprotokoll schloß ein ebenfalls 30min Kampfprotokoll an. Dazu wurde — wie im linken Abteil der Abb. 4 darge-

stellt — die äußere PVC-Wand hochgezogen, so daß ein Spiegel erschien. Registriert wurde wie auf S. 420 beschrieben.

Nachdem der Spiegel wieder verdeckt war, wurde auf der ihm zugekehrten Seite der Höhle eine PVC-Wand eingesetzt (rechtes Abteil der Abb. 4). Da *E. maculatus* sich immer zum Höhlenausgang orientiert, war auf diese Weise sichergestellt, daß der Fisch in Richtung der mittleren PVC-Wand blickte. Zwei bis drei Std. nach dem Spiegelkampf ging diese PVC-Wand automatisch zum ersten Mal für 15 sec in die Höhe. Das wiederholte sich von nun an alle 15 min — am ersten Tag 30mal, an den drei folgenden Tagen je 50mal. Der Fisch konnte also 180mal für jeweils 15 sec in das — je nach Versuchsserie verschieden ausgestattete — Nachbarabteil blicken.

Hinter den folgenden Beschreibungen steht jeweils in Klammern die Anzahl der Versuchstiere:

Serie 1: Das Nachbarabteil war bis auf die Höhle leer. Die Isolation, die am Vortag mit der Trennung vom Partner begonnen hatte, wurde nach der kurzen Unterbrechung durch den Spiegelkampf weitere 4 Tage fortgesetzt (10 ♂♂, 10 ♀♀). Diese Serie bildete gleichzeitig die Kontrollserie über die Auswirkungen experimenteller Einflüsse, denn sie unterschied sich von den folgenden nur durch das Fehlen eines Artgenossen im Nachbarabteil.

Serie 2: Im Nachbarabteil befand sich ein Artgenosse: 2 a: der eigene Partner (12 ♂♂, 10 ♀♀); 2 b: ein andersgeschlechtlicher Fremder (12 ♂♂, 14 ♀♀); 2 c: ein gleichgeschlechtlicher Fremder (14 ♂♂, 12 ♀♀).

Es wurde darauf geachtet, daß die Nachbarn in der Länge nicht mehr als 10 %, im Volumen nicht mehr als 20 % voneinander abwichen (vgl. HEILIGENBERG 1964; LAUDIEN 1965; BARLOW 1969).

Am Abend des vierten Tages, nach der letzten der 180 Darbietungen wurde die PVC-Rückwand der Höhle wieder entfernt. Am nächsten Morgen wurden zur gleichen Zeit und in der gleichen Weise wie vor den Darbietungen Aktivitäts- und Kampfprotokolle aufgenommen. Die Häufigkeit der Verhaltensweisen vor und nach den Darbietungen wurde verglichen.

Vor neuen Versuchen mit neuen Fischen wurde das Wasser der Abteile gewechselt, um olfaktorische Einflüsse von den Vorgängern auszuschließen. Jeder Fisch wurde nur in einer einzigen Serie und dort nur einmal verwendet. In jeder Serie hatte die eine Hälfte der Versuchstiere Bruterfahrung, d. h. hatte schon einmal mit dem Partner abgelaicht und lebte bereits mehrere Wochen mit ihm zusammen; die andere Hälfte war brutunerfahren und erst seit 5 bis 7 Tagen verpaart. Da zwischen brutunerfahrenen und brutunerfahrenen keine Unterschiede auftraten, wurden die Ergebnisse in der Auswertung zusammengefaßt.

Tab. 2:

Mittelwerte der Zeiten bis zum Kampfbeginn (ZbK) und der Häufigkeit von Verhaltensweisen vor den 180 Darbietungen. Die Zahlen für Mkp bis Fl gelten pro Kampfminute, die für Spr bis Sch pro min (Abkürzungen s. S. 419 ff., Serienbeschreibung s. S. 424)

Verhalten	♂♂ Serie				♀♀ Serie			
	1	2 a	2 b	2 c	1	2 a	2 b	2 c
ZbK (Sek.)	374.3	354.3	635.6	304.2	279.3	753.2	486.0	614.3
Mkp	0.909	1.162	0.780	1.087	0.632	0.860	0.812	0.530
Mst	5.964	7.909	4.159	5.775	7.182	4.771	4.876	5.810
Psw	1.295	1.972	0.627	0.469	0.849	1.086	1.516	0.883
Ss	0.475	1.088	0.918	0.542	0.247	1.319	1.244	0.849
FspC	6.212	3.648	7.592	2.653	5.018	2.605	8.309	2.295
FspB	1.127	1.292	0.972	0.679	0.943	1.118	0.696	0.664
Pnd	0.214	0.165	0.194	0.212	0.154	0.251	0.121	0.092
Aus	0.253	0.344	0.231	0.198	0.301	0.520	0.245	0.222
Fl	0.137	0.115	0.137	0.214	0.102	0.097	0.052	0.097
Spr	1.194	0.819	0.636	1.335	0.886	0.547	0.507	0.439
Bew	8.180	13.416	9.072	9.560	8.199	11.017	12.495	9.951
Frs	0.291	0.100	0.198	0.244	0.119	0.113	0.308	0.130
FspA	11.654	11.569	10.777	6.111	10.639	2.173	2.785	1.016
Ghn	0.251	0.178	0.290	0.222	0.197	0.177	0.192	0.186
Sch	0.319	0.200	0.323	0.398	0.347	0.495	0.901	1.001

C. Verhalten während der Darbietungen

Während der ersten 10 bis 15 Darbietungen des Nachbarabteils erschrakten die meisten Versuchstiere, gewöhnten sich aber noch vor dem Abend des ersten Versuchstages daran und wendeten sich dann nach fast jedem Hochgehen der PVC-Manschette dem Nachbarabteil zu. Falls sie ausnahmsweise einmal in höheren Wasserschichten waren, kamen sie nach unten, bis sie durch die Glasscheibe blicken konnten. Dabei spreizten sie oft die Flossen — auch wenn das dargebotene Abteil leer war. Befand sich ein Artgenosse darin, schwammen die Nachbarn oft aufeinander zu; offene Kampfhandlungen traten jedoch wegen der Kürze der Darbietung fast nie auf.

D. Auswertungs- und Darstellungsmethoden

Tab. 2 gibt für jede Serie die Häufigkeiten der Verhaltensweisen sowie die Zeiten bis zum Kampfbeginn vor den 180 Darbietungen als Mittelwerte wieder:

$$\bar{x}_{oi} = \frac{\sum_{j=1}^{j=N_i} x_{oij}}{N_i}$$

Dabei bedeutet N_i die Anzahl der Versuchstiere in der Serie i ($i = 1, 2a, 2b, 2c$) (s. S. 424) und x_{oij} die Häufigkeit einer Verhaltensweise in Serie i beim Versuchstier j vor den 180 Darbietungen. Entsprechend ist x_{ij} die Häufigkeit nach den 180 Darbietungen und der Mittelwert dieser Häufigkeiten:

$$\bar{x}_i = \frac{\sum_{j=1}^{j=N_i} x_{ij}}{N_i}$$

In jeder Serie i wurde dann für jede Verhaltensweise berechnet, wie sich ihre mittlere Häufigkeit \bar{x}_{oi} durch die Darbietungen des Nachbarabteils prozentual ändert. Das geschah nach der Formel:¹

$$\bar{p}_i = \frac{\bar{x}_i - \bar{x}_{oi}}{\bar{x}_{oi}} \cdot 100$$

Im Falle der Serie 1 (Isolation) wurde die in dieser Weise berechnete prozentuale Änderung \bar{p}_1 der Auswertung zugrunde gelegt (Abb. 5). Weil die Serie 1 gleichzeitig die Kontrollserie bildete (vgl. S. 424), wurden die in den Serien 2a—2c auftretenden Änderungen der Häufigkeiten auf die der Serie 1 bezogen. Dazu wurde für jede Verhaltensweise von den Änderungen \bar{p}_{2a} , \bar{p}_{2b} und \bar{p}_{2c} jeweils die Änderung derselben Verhaltensweise in Serie 1 abgezogen und die Differenz $\Delta\bar{p} = \bar{p}_2 - \bar{p}_1$ ausgewertet (Abb. 6a—6c).

Nach diesem Verfahren sind nur die für eine Interpretation wichtigen relativen Änderungen dargestellt. Die absoluten Werte sind im Rahmen dieser Untersuchung nur für die statistische Auswertung von Interesse (s. u.). Sie können aber — wie folgendes Rechenbeispiel zeigt — bei Bedarf aus den vorliegenden Angaben ermittelt werden:

In Abbildung 6a (oben) ist unter Mst bei ♂♂ eine Zunahme von $\Delta\bar{p} = +150\%$ aufgetragen, in Abbildung 5 (oben) unter derselben Verhaltensweise eine Abnahme von $\bar{p}_1 = -50\%$ eingezeichnet. Daraus läßt sich die Änderung der Mst-Rate in Serie 2a als $\bar{p}_{2a} = +100\%$ berechnen. Anhand der Tabelle 2 kann man dann feststellen, daß die Maulstöße in Serie 1 von 5.964/Kampfmin. auf 2.982/Kampfmin. ($= -50\%$) abgenommen haben, in Serie 2a von 7.909/Kampfmin. auf 15.818/Kampfmin. angestiegen sind ($= +100\%$).

¹ Die Alternative, die prozentuale Änderung für jeden Fisch einzeln zu berechnen und daraus die mittlere prozentuale Änderung zu ermitteln, schied aus, weil gelegentlich Verhaltensweisen vor den Darbietungen gar nicht auftraten, so daß auch kein Zuwachs berechnet werden konnte. Ein Vergleich der beiden Berechnungsmöglichkeiten für Protokolle, in denen alle $x_{oi} \neq 0$ waren, ergab jedoch eine gute Übereinstimmung in den Ergebnissen der beiden Methoden.

Die Unterschiede in den absoluten Häufigkeiten der Verhaltensweisen vor und nach den Darbietungen in Serie 1 wurden mit dem Wilcoxon-Test auf Signifikanzen untersucht. Die Unterschiede in den absoluten Häufigkeitsänderungen zwischen den Serien 1 und 2, den Serien 2 a, 2 b und 2 c sowie innerhalb einer Serie zwischen den Geschlechtern wurden mit dem Mann-Whitney U-Test geprüft. Stets wurden die kritischen Werte für zweiseitige Tests zugrunde gelegt.

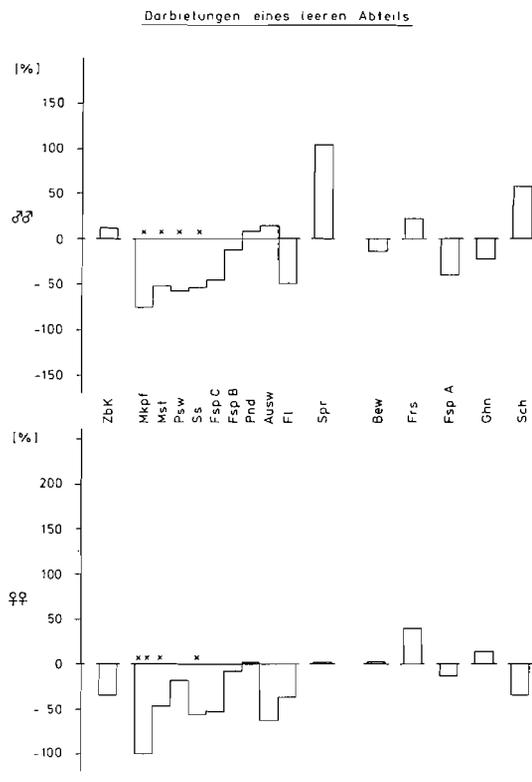


Abb. 5: Mittlere prozentuale Änderungen von ZbK und der Häufigkeiten von Verhaltensweisen durch 180 Darbietungen eines leeren Abteils (= Isolation); oben für 10 ♂♂, unten für 10 ♀♀. Die Abkürzungen für die Verhaltensweisen (mittlere Reihe) sind auf S. 419—420 erläutert. Die durchgehende Grundlinie zwischen MkpF und Fl deutet an, daß zwei überlappende Bereitschaften an den agonistischen Verhaltensweisen beteiligt sind; die Unterbrechungen zwischen den anderen Verhaltensweisen symbolisieren die relative Selbständigkeit ihrer Bereitschaften (vgl. S. 421 f.). Die Kreuze an der Grundlinie kennzeichnen Signifikanzen:

x: $p < 0,05$; xx: $p < 0,01$
(Wilcoxon-Test, zweiseitig)

E. Ergebnisse 1 Veränderungen in den Verhaltenstendenzen

1. Agonistische Verhaltensweisen a) Offene Kampfhandlungen

♂♂ (Abb. 5 und 6 a—c, oben): In der Isolation verringerte sich die Häufigkeit aller offenen Kampfhandlungen ($p < 0,05$). Demgegenüber nahm die Häufigkeit der Mst in allen Serien, in denen ein Artgenosse geboten wurde, zu ($p < 0,05$). Dieser Zuwachs — ebenso wie der in der MkpF-Rate — war nach Anblick des Partners (Serie 2 a, Abb. 6 a) größer als der nach Anblick von Fremden (Serien 2 b u. 2 c, Abb. 6 b u. 6 c; $p < 0,05$). Die Darbietung von Fremden ergab außerdem einen Anstieg in der Psw-Häufigkeit, der in Serie 2 c von der Änderung des Psw in Serie 2 a signifikant verschieden war ($p < 0,02$). Auch der Vergleich von Serie 2 b und 2 a deutete einen Unterschied in den Häufigkeitsänderungen des Psw an ($p < 0,10$). Ss nahm nur nach Darbietung fremder ♂♂ zu; die Unterschiede zu den anderen Serien ließen sich für diese Verhaltensweise nicht sichern.

♀♀ (Abb. 5 u. 6 a—6 c, unten): In der Isolation sank mit Ausnahme des Psw die Häufigkeit aller offenen Kampfhandlungen ($p < 0,05$ bzw. $p < 0,01$).

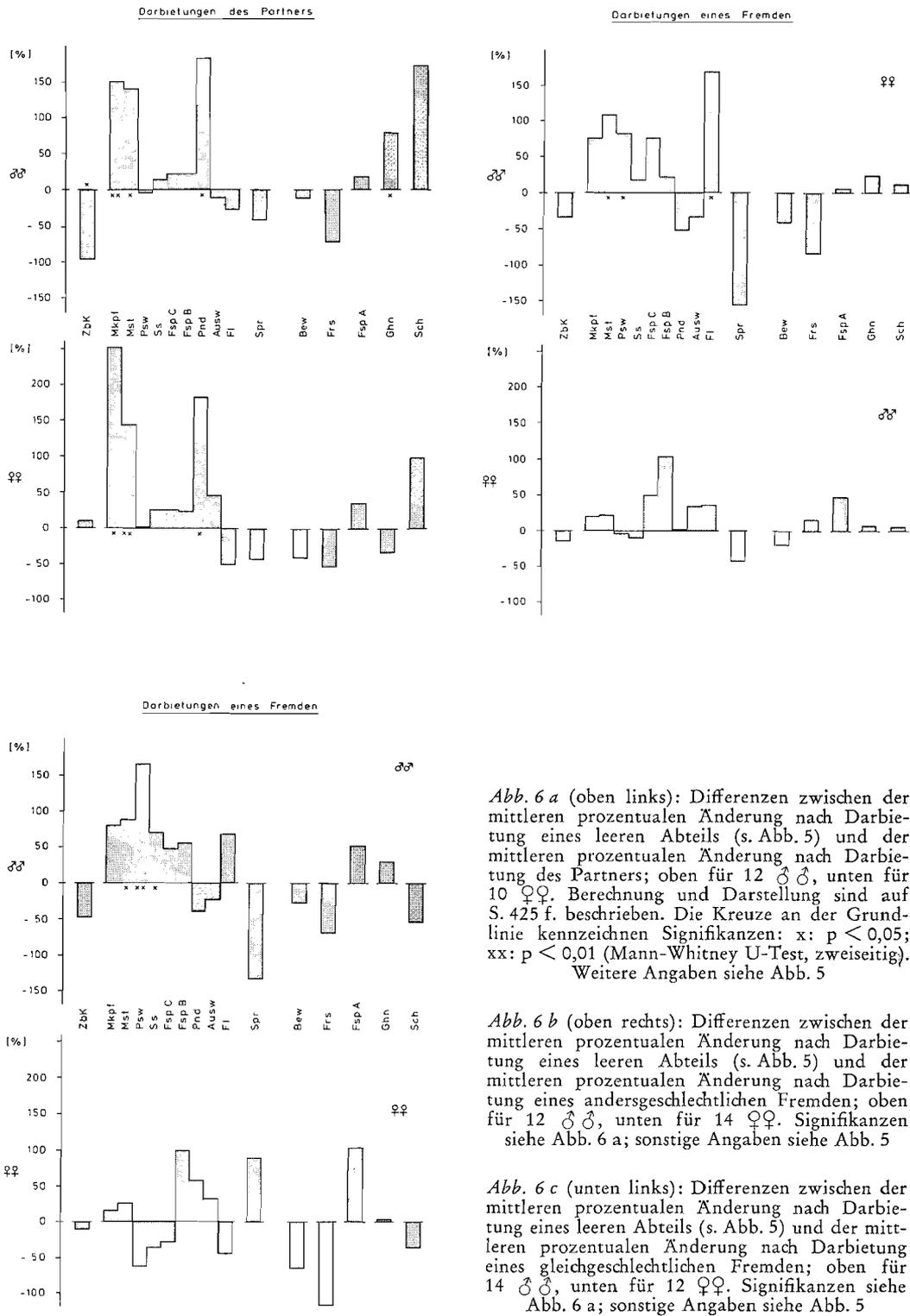


Abb. 6 a (oben links): Differenzen zwischen der mittleren prozentualen Änderung nach Darbietung eines leeren Abteils (s. Abb. 5) und der mittleren prozentualen Änderung nach Darbietung des Partners; oben für 12 ♂♂, unten für 10 ♀♀. Berechnung und Darstellung sind auf S. 425 f. beschrieben. Die Kreuze an der Grundlinie kennzeichnen Signifikanzen: x: p < 0,05; xx: p < 0,01 (Mann-Whitney U-Test, zweiseitig). Weitere Angaben siehe Abb. 5

Abb. 6 b (oben rechts): Differenzen zwischen der mittleren prozentualen Änderung nach Darbietung eines leeren Abteils (s. Abb. 5) und der mittleren prozentualen Änderung nach Darbietung eines andersgeschlechtlichen Fremden; oben für 12 ♂♂, unten für 14 ♀♀. Signifikanzen siehe Abb. 6 a; sonstige Angaben siehe Abb. 5

Abb. 6 c (unten links): Differenzen zwischen der mittleren prozentualen Änderung nach Darbietung eines leeren Abteils (s. Abb. 5) und der mittleren prozentualen Änderung nach Darbietung eines gleichgeschlechtlichen Fremden; oben für 14 ♂♂, unten für 12 ♀♀. Signifikanzen siehe Abb. 6 a; sonstige Angaben siehe Abb. 5

Demgegenüber nahm nur bei Darbietung des Partners die Mkp- und Mst-Rate zu (Abb. 6 a). Der Zuwachs ließ sich gegenüber den Änderungen nach Darbietung von Fremden sichern ($p < 0,05$).

Vergleich von ♂♂ und ♀♀: In den Ergebnissen der Serien 1 und 2 a wurden für die offenen Kampfhandlungen keine Unterschiede gefunden. In der Serie 2 b waren die Änderungen in der Mkp- und Mst-Rate bei den ♂♂ gegenüber denen bei den ♀♀ signifikant höher ($p < 0,05$ bzw. $p < 0,02$); in der Serie 2 c ließen sich die Unterschiede für Mkp ($p < 0,05$) und Psw ($p < 0,02$) sichern, für Mst und Ss deuteten sie sich an ($p < 0,10$).

b) Flossenspreizen, Pendeln und Ausweichen

♀♀ zeigten nach der Isolation weniger das FspC ($p < 0,05$). Pnd nahm in beiden Geschlechtern nach Anblick des Partners zu (Abb. 6 a; $p < 0,05$), und zwar bei den ♂♂ mehr als nach Anblick von Fremden ($p < 0,02$), bei den ♀♀ mehr als nach Anblick fremder ♂♂ ($p < 0,05$).

c) Flucht

Die Abnahme in der Fluchthäufigkeit durch Isolation ließ sich nur sichern, wenn man die Ergebnisse von ♂♂ und ♀♀ zusammenfaßte ($p < 0,05$); in 2 a waren auch dann die Änderungen nicht signifikant verschieden. ♂♂ flüchteten, nachdem sie fremde ♀♀ gesehen hatten, beim zweiten Spiegelkampf häufiger, als wenn ihnen der Partner geboten worden war ($p < 0,05$), und möglicherweise auch häufiger als nach Anblick fremder ♂♂ ($p < 0,10$). Diese Zunahme der Fluchthäufigkeit in Serie 2 b unterschied sich außerdem von der bei den ♀♀ ($p < 0,05$). ♀♀ flüchteten nach Anblick von Fremden nicht häufiger als nach Anblick eines leeren Abteils.

Da — wie auf S. 421 gezeigt — für das Auftreten der agonistischen Verhaltensweisen das Verhältnis von Angriffs- und Fluchtbereitschaft verantwortlich ist, kann aufgrund dieser Ergebnisse vorerst nur festgestellt werden:

In beiden Geschlechtern sinkt die Angriffstendenz durch Isolation und steigt durch Darbietungen des Partners. Darbietungen von Fremden führen nur bei den ♂♂ zu einer Steigerung der Angriffstendenz, die aber geringer ist als die nach Darbietungen des Partners.

In beiden Geschlechtern sinkt außerdem durch Isolation die Fluchttendenz. Darbietungen von fremden ♀♀ steigern die Fluchttendenz der ♂♂.

2. Nicht-agonistische Verhaltensweisen

Die Häufigkeiten nicht-agonistischer Verhaltensweisen nach den Darbietungen unterschieden sich in keiner Serie signifikant von denen vorher. Eine Ausnahme bildete Ghn: ♂♂ gähnten in Serie 2 a hinterher mehr ($p < 0,05$).

F. Ergebnisse 2

Mögliche Ursachen für Veränderungen in der Angriffstendenz

Die gefundenen Änderungen in der Angriffstendenz könnten auf verschiedene Ursachen zurückgehen, die einander nicht ausschließen:

1. Veränderung anderer Tendenzen, die positiv oder negativ mit der Angriffstendenz korrelieren (vgl. Abb. 3).
2. Veränderung der auslösenden Reizsituation.
3. Veränderung der Beziehung zwischen Reiz und Bereitschaft.
4. Veränderung der Angriffsbereitschaft (= Aggressivität).

1. Veränderung anderer Tendenzen

Um zu ermitteln, ob andere Verhaltenstendenzen für die gefundenen Veränderungen der Angriffstendenz verantwortlich gemacht werden können, wurden innerhalb jeder Versuchsserie — für ♂♂ und ♀♀ gemeinsam — die absoluten Häufigkeitsänderungen ($x_{ij} - x_{0ij}$; s. S. 425) von einer Verhaltensweise mit denen aller anderen Verhaltensweisen korreliert (nach Spearman).

Für die agonistischen Verhaltensweisen sind die resultierenden Koeffizienten in Tab. 3 aufgeführt. Sie ergeben ebenso wie die in anderer Weise berechneten Koeffizienten (Tab. 1) eindeutige positive Korrelationen der Verhaltensweisen des offenen Kampfes untereinander, lassen keine signifikanten

Tab. 3:

Korrelationen (nach Spearman) zwischen den durch 180 Darbietungen hervorgerufenen Häufigkeitsänderungen der agonistischen Verhaltensweisen (Abkürzungen s. S. 419 ff., Serienbeschreibung s. S. 424)

- 1. Zahl: Serie 1; $p < 0.05$ wenn Koeffizient $> .377$ (N = 20)
- 2. Zahl: Serie 2a; $p < 0.05$ wenn Koeffizient $> .359$ (N = 22)
- 3. Zahl: Serie 2b; $p < 0.05$ wenn Koeffizient $> .329$ (N = 26)
- 4. Zahl: Serie 2c; $p < 0.05$ wenn Koeffizient $> .329$ (N = 26)

	Mkpf	Mst	Psw	Ss	FspC	FspB	Pnd	Ausw	Fl
Mkpf	-								
Mst	.605	-							
	.495								
	.331								
	.721								
Psw	.387	.608	-						
	.519	.427							
	.187	.602							
	.344	.406							
Ss	.176	.415	.848	-					
	.435	.246	.745						
	.116	.205	.602						
	.470	.502	.605						
FspC	.201	.481	.339	.402	-				
	.358	.273	.782	.764					
	.033	.144	.239	.417					
	.187	.135	.694	.705					
FspB	.169	.517	.236	.551	.625	-			
	-.064	.155	.618	.664	.610				
	-.003	.021	.077	.300	.386				
	-.419	-.044	-.005	-.126	.140				
Pnd	-.019	-.056	.098	-.135	.220	.276	-		
	.170	.092	.221	.166	-.244	.255			
	-.167	-.117	-.196	.024	-.012	.196			
	-.012	.255	.097	-.097	-.036	.223			
Ausw	-.077	-.201	-.176	.098	.245	.367	.329	-	
	.074	-.312	.092	.092	.073	.385	.487		
	-.194	.008	-.198	-.443	.043	.205	.327		
	.017	.065	-.198	-.095	.084	-.097	.079		
Fl	-.109	-.117	-.168	-.344	-.019	.064	.432	.422	-
	.255	-.211	-.064	-.294	.083	.037	.214	.796	
	.065	.026	.230	.099	-.102	-.132	-.008	.401	
	-.109	.181	.239	-.174	-.099	-.105	.317	.363	

Berichtigung: In Spalte Psw muß vor die 14. Zahl ein Minus-Zeichen gesetzt werden: —.221

Verknüpfungen dieser Gruppe zur Flucht erkennen und eröffnen mehrere Möglichkeiten, die Verhaltensweisen FspB, Pnd und Ausw dazwischen einzuordnen.

Signifikante Korrelationen zwischen den Häufigkeitsänderungen agonistischer und nicht-agonistischer Verhaltensweisen wurden in keiner Serie gefunden. Dennoch könnten mehrere Bereitschaften, von denen sich jede für eine statistische Absicherung zu schwach ändert, durch ihr Zusammenwirken die Angriffstendenz beeinflussen. Legt man — ohne Signifikanzen zu berücksichtigen — die in Tab. 1 angegebenen Korrelationen zugrunde, könnte z. B. eine Abnahme in der MkpF-Rate auf einer Zunahme in den Tendenzen zu Spr und FspA sowie einer Abnahme in denen zu Bew, Frs, Ghn, Sch und Fl beruhen. Abb. 5 und 6 a—6 c machen deutlich, daß es zwar immer einige Änderungen gibt, die diesen Anforderungen genügen, aber meistens gibt es genauso viele oder mehr, die zu entgegengesetzten Änderungen in den Häufigkeiten der Kampfhandlungen führen müßten. Daher mögen Änderungen in den Tendenzen zu diesen Verhaltensweisen zwar die Häufigkeitsänderungen der Kampfhandlungen beeinflussen, reichen aber nicht aus, um sie befriedigend zu erklären.

Folgerung: *Die Angriffstendenz ändert sich in allen Serien relativ unabhängig von anderen Verhaltenstendenzen.*

2. Veränderung der auslösenden Reizsituation

a) Zeit bis zum Kampfbeginn (= Latenzzeit)

Wegen der negativen Korrelationen zwischen ZbK und MkpF sowie ZbK und Mst (Tab. 1) bot sich die Zeit bis zum Kampfbeginn als weiteres Maß für die Angriffstendenz an: je kürzer sie ist, desto höher die Tendenz. Da sich die Versuchstiere zwischen dem Hochziehen der PVC-Wand und dem Kampfbeginn fast ausnahmslos in der Höhle aufhielten und in die Richtung des Spiegels schauten, war in dieser Hinsicht die auslösende Reizsituation vor und nach den Darbietungen konstant. An der Latenzzeit gemessene Änderungen in der Tendenz konnten daher nicht auf Unterschiede in der Reizsituation zurückgeführt werden.

Bei den ♂♂ nahm diese Zeit nach Anblick des Partners am stärksten ab (Abb. 6 a; $p < 0,05$). Sie wurde auch nach Anblick von Fremden kürzer, was allerdings nur dann statistisch abzusichern war, wenn man die Ergebnisse der Serien 2 b und 2 c zusammenfaßte (Abb. 6 b und 6 c; $p < 0,05$). Nach Anblick des leeren Abteils wurde keine Abnahme gefunden (Abb. 5).

Bei den ♀♀ ergaben sich keine entsprechenden Übereinstimmungen zwischen den agonistischen Verhaltensweisen und ZbK. Das mag daran liegen, daß ZbK außer von der Angriffsbereitschaft auch von der allgemeinen Beunruhigung der Tiere abhängt (negative Korrelationen zu Bew und Frs, positive Korrelation zu FspA; Tab. 1).

b) Zeit ab Kampfbeginn

Im weiteren Verlauf des Kampfes war die auslösende Reizsituation nur insofern konstant, als der gespiegelte Gegner immer genauso handelte wie der zu testende Fisch. Wenn aber der Testfisch auf seine eigene gespiegelte Verhaltensweise (z. B. Mst) vor und nach den Darbietungen verschieden reagiert (z. B. einmal mit MkpF, das andere Mal mit Ausw), so kann dafür nicht der Außenreiz („Mst des Gegners“) verantwortlich gemacht werden, sondern nur die veränderte Bewertung dieses Reizes.

Folgerung: *Unterschiede in der auslösenden Reizsituation scheiden in den beschriebenen Versuchen als Ursache für Veränderungen in der Angriffstendenz aus.*

3. Veränderung der Beziehung zwischen Reiz und Bereitschaft

Für eine Veränderung der Beziehung zwischen Reiz und Bereitschaft kommt vor allem Habituation gegen einen konstanten Reiz (z. B. Spiegel) infrage, wie das für Stichlinge, Kampffische und Cichliden nachgewiesen wurde (PEEKE et al. 1969, 1971; PEEKE u. PEEKE 1970; CLAYTON u. HINDE 1968).

Vorversuche, in denen zwei getrennt gehaltene *Etroplus*-Paare an drei aufeinanderfolgenden Tagen für jeweils 30 min ihr Spiegelbild bekämpfen konnten (♂ u. ♀ getrennt), zeigten keine Habituation, denn die Reaktion — gemessen an der Zahl der Maulstöße — nahm in dieser Zeit nicht ab. Außerdem könnte das Spiegelbild in Serie 2 a bis 2 c beim zweiten Spiegelkampf zwar möglicherweise als neuerer Reiz bewertet werden als in Serie 1, weil zwischendurch ein anderer Artgenosse gesehen wurde, aber das würde nicht die Unterschiede innerhalb der Serie 2 erklären.

Andere Lernvorgänge wie ein Lernen durch Kampferfolge (BERKOWITZ 1963, 1969; SCOTT 1971; SCOTT u. FREDERICSON 1951) liefern ebenfalls keine Erklärung, denn die Darbietungszeit war für Kämpfe zu kurz (vgl. S. 425).

Folgerung: *Veränderungen der Beziehung zwischen auslösender Reizsituation und Bereitschaft durch Lernvorgänge können die gefundenen Veränderungen in der Angriffstendenz nicht befriedigend erklären.*

4. Veränderung der Angriffsbereitschaft (= Aggressivität)

Aus den oben genannten Gründen müssen die durch Darbietung erzielten verschiedenen Veränderungen der Angriffstendenz vor allem in entsprechenden Veränderungen der Angriffsbereitschaft selbst gesucht werden.

Die Methode, mit der diese Änderungen festgestellt wurden, nämlich 30-min-Protokolle vor und nach den Darbietungen miteinander zu vergleichen, birgt allerdings noch eine Gefahr: Häufigkeitsschwankungen, die innerhalb dieser langen Zeit auftreten, bleiben unberücksichtigt, obwohl sie für eine Interpretation sehr wichtig sein könnten. Zum Beispiel könnte theoretisch nach den Darbietungen eines Fremden der Zuwachs in der Mst-Rate während der ersten min des Spiegelkampfes höher sein als der nach Anblick des Partners, dann aber durch die ebenso zahlreichen Gegenangriffe des Spiegelbildes die Fluchtbereitschaft stärker gesteigert und die Mst-Rate stärker gesenkt werden. Über 30 min gemittelt käme man dann zu dem Resultat, der Partner steigere die Angriffsbereitschaft mehr als der Fremde; der Kampfbeginn würde aber die umgekehrte Aussage erfordern.

Um diese Möglichkeit zu prüfen, wurde der zeitliche Verlauf in den absoluten Häufigkeiten der Mst nach Kampfbeginn ausgewertet. Das Ergebnis ist in Abb. 7 aufgeführt:

Die Mst-Tendenz nach Anblick des Partners war in beiden Geschlechtern schon am Anfang des Kampfes höher als nach Anblick von Fremden oder eines leeren Abteils. Ferner war bei den ♀♀ schon in den ersten 5 min fast kein Unterschied zwischen der Mst-Tendenz nach Darbietung von Fremden und der nach Darbietung eines leeren Abteils zu verzeichnen. Und schließlich lag die Mst-Tendenz der ♂♂ auch bei Kampfbeginn schon durchschnittlich ein wenig höher, wenn Fremde geboten worden waren, als wenn ein leeres Abteil gezeigt worden war.

Wenn sich auch diese Unterschiede wegen der großen Streuungen für 20-sec-Intervalle nicht sichern ließen, so bestärkt doch dieser Kurvenverlauf die gemachten Aussagen über die Angriffstendenz. Im Zusammenhang mit den auf S. 429 ff. besprochenen Ergebnissen kann daher gefolgert werden:

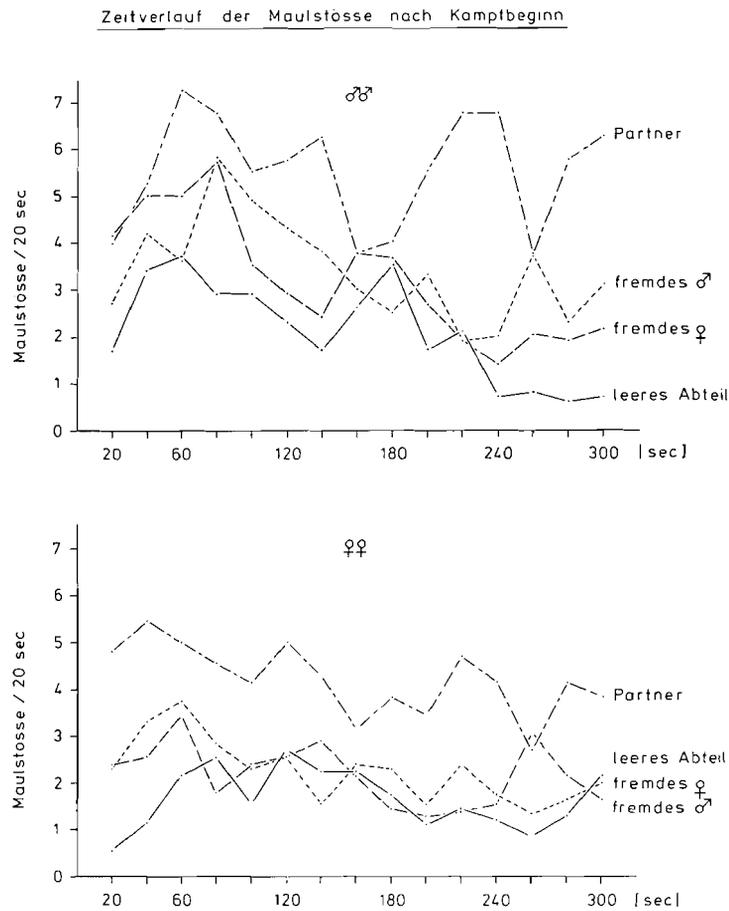


Abb. 7: Mittlere Häufigkeit der Maulstöße / 20 sec in den ersten 5 min nach Kampfbeginn beim zweiten Spiegelkampf

Die Aggressivität männlicher und weiblicher *E. maculatus* sinkt in der Isolation und steigt durch Darbietungen des Partners; die Aggressivität männlicher *E. maculatus* steigt auch — allerdings nicht so stark — durch Darbietung fremder Artgenossen.

G. Diskussion

1. Veränderungen anderer Verhaltenstendenzen

Die Aussage, daß sich die Angriffstendenz in den beschriebenen Versuchen relativ unabhängig von anderen Tendenzen ändert (s. S. 430), beruht auf der Auswertung von nur 16 regelmäßig auftretenden Verhaltensweisen. Auch die 25 unregelmäßig auftretenden und in der Auswertung nicht berücksichtigten sowie gar nicht erfaßte Verhaltensweisen (s. S. 418) könnten einen Einfluß haben, der sogar bei diesem oder jenem Individuum besonders stark sein mag. Da aber nicht das Individuum, sondern eine Versuchstier-Population untersucht wurde, nahm ich an, die Tendenzen zu regelmäßigen Verhaltensweisen würden im Zusammenwirken aller Tendenzen eine größere Rolle spielen. Unregelmäßig auftretende Verhaltensweisen können regelmäßig auftretende Veränderungen nicht befriedigend erklären.

Die Auffassung, die Angriffstendenz ändere sich relativ unabhängig, wird bestärkt, wenn man nicht länger alle aufgeführten Tendenzen als gleichberechtigt ansieht, sondern ihr hierarchisches Verhältnis zueinander in Rechnung stellt (TINBERGEN 1952; BAERENDS 1956). Die Angriffstendenz wird von fast allen Autoren auf höheren Niveaus angesiedelt als die Tendenzen zu einfachen Erbkoordinationen wie Bew, Ghn, Sch usw. Auch nach HEILIGENBERGS (1964) Schema ist der „Angriffsdrang“ bei *Pelmatochromis* den „Drängen“ (=Tendenzen) für Bew, Frs und FspA übergeordnet. Aufgrund physiologischer Daten muß man zwar eine Fülle von Wechselwirkungen zwischen den verschiedenen Niveaus und auch Rückmeldungen von niederen an höhere Instanzen annehmen (PRECHTL 1956; MOYER 1971), aber auch physiologisch läßt sich zeigen, daß der quantitative Einfluß bestimmter Neuronenbereiche größer ist als der anderer (vgl. ELEFTHERIOU u. SCOTT 1971).

Wenn sich die Angriffstendenz — wie hier festgestellt — relativ unabhängig von anderen Tendenzen ändert, schließt das zwei theoretisch mögliche Deutungen der Ergebnisse von vornherein aus: Die eine baut auf dem Konzept eines allgemeinen Antriebs („general arousal“) auf und führt die Häufigkeitsänderungen in den Kampfhandlungen auf Änderungen dieses Antriebs zurück (Zusammenfassung bei HINDE 1973); die andere könnte aufgrund von Beobachtungen und Versuchen formuliert werden, nach denen die Tendenzen zu Flucht, Tarnen und Verharren alle anderen unterdrücken können (HEDIGER 1953, 1959; HOLZAPFEL 1940; MEYER-HOLZAPFEL 1955; HEILIGENBERG 1964, 1965 b). Danach würde das Tier in der unnatürlichen Isolation insgesamt so schreckhaft und apathisch, daß eine möglicherweise vorhandene Angriffstendenz nicht zum Durchbruch kommt. Die beruhigende Wirkung von Artgenossen in den Serien 2 a bis 2 c aber würde nach dieser Auffassung die Fluchtbereitschaft beseitigen und der Angriffstendenz freien Lauf lassen. Die allgemeine Aktivität der Fische nach viertägiger Isolation kann jedoch diese theoretisch möglichen Deutungen nicht stützen. Das Herumschwimmen (Bew und Spr) ändert sich kaum; die Freßhäufigkeit nimmt nicht ab. Es deutet sich im Gegenteil — zumindest bei den ♂♂ — eher eine leichte Beruhigung während der Isolation an, denn FspA, welches bei Schreck auftritt (s. S. 422), scheint abzunehmen, während das nur bei ungestörten Tieren auftretende Scheuern anscheinend zunimmt (für beide $p < 0,10$).

Nicht nur Veränderungen in anderen Verhaltenstendenzen, sondern auch solche in der auslösenden Reizsituation und in der Beziehung zwischen Reiz und Bereitschaft können als Ursache für die gefundenen Veränderungen in der Angriffstendenz mit hoher Wahrscheinlichkeit ausgeschlossen werden (s. S. 430—431). Daher sind Änderungen in der Angriffsbereitschaft selbst als wahrscheinlichste Ursache anzusehen (s. S. 431—432).

2. Veränderungen der Aggressivität

Aus den vorliegenden Versuchen geht nicht hervor, wie die Darbietungen auf die Angriffsbereitschaft wirken. Die folgenden Überlegungen können daher nur Arbeitshypothesen für weitere Untersuchungen liefern.

a) Reizsummation

Die allgemeinen Artgenossenreize wirken nach der Außenreiz-Hypothese (s. S. 416) motivierend auf die Aggressivität. Wie BAERENDS et al. (1955), LEONG (1969), SEITZ (1940) und andere Autoren gezeigt haben, kann die Wirkung eines solchen Reizes durch einen anderen Reiz verstärkt oder gemindert werden (Reizsummenregel). Räumliche Nähe eines Reizes verstärkt oft seine auslösende oder motivierende Wirkung (HINDE 1973).

Auf solcher räumlichen Nähe beruht nach RASA (1969) die höhere Aggressivität verpaarter *E. maculatus*, denn der Partner befindet sich näher als jeder andere Artgenosse und unterschreitet gewissermaßen ständig die Individualdistanz. Diese Erklärung mag zutreffen, kann die in dieser Arbeit vorgelegten Ergebnisse aber nicht deuten. Die Abstände zu den Fischen in den Nachbarabteilen waren in den Serien 2 a, 2 b und 2 c gleich, und trotzdem steigerte der Partner die Aggressivität am stärksten.

Möglicherweise addiert sich nach der Reizsummenregel die Wirkung der individuellen Partnerreize in beiden Geschlechtern zu der Wirkung der allgemeinen Artgenossenreize. Da diese Artgenossenreize allein bei den ♂♂ die Aggressivität steigern (Abb. 6 b und 6 c), würde verständlich, warum ♀♀ nur und ♂♂ besonders nach Anblick des Partners aggressiver werden (Abb. 6 a).

Ob der gefundene Unterschied tatsächlich allein oder auch auf eine Verstärkung der Reizwirkung durch Bekanntheit zurückgeht, ließe sich prüfen, indem man bekannte und unbekannte Rivalen darbietet. Ob die fehlenden Unterschiede in der Aggressivität nach Anblick fremder ♂♂ und fremder ♀♀ auf ein fehlendes optisches Unterscheidungsvermögen schließen lassen, wird auf S. 436 f. untersucht.

b) Sexualität

In der bisherigen Diskussion wurde die Aggressivität unabhängig von anderen Bereitschaften betrachtet. Aus zahlreichen — vor allem endokrinologischen — Untersuchungen ist aber bekannt, daß Schwankungen der Kampftendenz innerhalb längerer Zeiträume mit Schwankungen in der sexuellen Tendenz positiv korrelieren (BAGGERMANN 1968; BEACH 1948; CLEMENTE u. LINDSLEY 1967; DAVIDSON u. LEVINE 1972; GARATTINI u. SIGG 1969). Dagegen besteht innerhalb kürzerer Zeiträume eher eine negative Korrelation zwischen sexuellen und aggressiven Tendenzen (WILZ 1972; verschiedene Beispiele bei HINDE 1973). Daher kann das Kampfverhalten zwar nicht über die schneller wechselnde sexuelle Tendenz gefördert werden, wohl aber über einen längerfristigen Einfluß der sexuellen Bereitschaft auf die Aggressivität (vgl. S. 420).

In den vorliegenden Versuchen kann dieser Einfluß nicht mit Sicherheit ausgeschlossen werden, so daß Unterschiede in den Aggressivitätsänderungen auch auf Unterschieden in der sexuellen Bereitschaft beruhen können; aber verschiedene Beobachtungen machen dies als einzige Ursache unwahrscheinlich:

1. Nach Versuchsende wurden die ♂♂ wieder in das Abteil zu ihren ♀♀ gesetzt; die Temperaturen wurden auf 26—28 °C erhöht. Dabei kam es in allen Versuchsserien fast immer wenige min nach dem Einsetzen, spätestens aber nach einer Stunde zur Balz, und die meisten Paare laichten am nächsten oder übernächsten Tag ab. Die Sexualität schien also auch in den Fällen, in denen die Aggressivität gesunken war, nicht abgenommen zu haben.

2. Beobachtungen an zwei isolierten ♂♂ ergaben in anderem Zusammenhang sogar eine gesteigerte Sexualität: Als nach 14tägiger Isolation eine Sichtblende zwischen ihnen entfernt wurde, kämpften sie zunächst an der trennenden Glasscheibe, gingen aber 20 min später zu Balzhandlungen über. Nach 21tägiger Isolation traten die ersten Balzhandlungen schon 10 min, nach 31tägiger Isolation schon 2 min nach Kampfbeginn auf.

3. Bei bestimmten Bedingungen (z. B. Temperaturen von etwa 20 °C) kämpften ♂♂ miteinander und gründeten Reviere, zeigten aber nie Balzverhaltensweisen — selbst dann nicht, wenn man ihnen in einem wärmeren Nachbarabteil laichbereite ♀♀ präsentierte.

Danach scheint bei *E. maculatus* zumindest keine strenge Abhängigkeit der Aggressivität von der Sexualität zu bestehen, die die Versuchsergebnisse erklären könnte. Untersuchungen am Cichliden *Symphysodon aequifasciata*, an Stichlingen und Schwertträgern haben das für andere Fischarten bestätigt: Gonadenentfernung verringert unter bestimmten Bedingungen die sexuellen Tendenzen von ♂♂ und ♀♀, die aggressiven aber nicht (WOTTON 1970; Übersicht bei BAGGERMANN 1968).

c) Territorialität

Nach Befunden von ROWAN (1938) und ARONSON (1945) (zitiert nach OHM 1964) setzt sexuelles Verhalten bei verschiedenen Arten den Besitz eines Reviers voraus, weil dadurch die Gonadenentwicklung gefördert wird. Das stimmt überein mit TINBERGENS (1952) Hierarchie-Schema für Stichlingsmännchen, in dem die Zentren für Brutpflege, Balz, Nisten und Kampf einem Revierinstinkt unterstehen, dessen Stärke außer von inneren Faktoren auch von Außenreizen abhängt.

Die Befunde an *E. maculatus* können in der gleichen Weise interpretiert werden:

Danach würde die Territorialität von ♂♂ und ♀♀ zunächst gesenkt, wenn das Paar getrennt wird, so daß beim ersten Spiegelkampf relativ wenig Aggressivität gemessen wird. Die Darbietungen des Partners, und bei den ♂♂ auch die fremder Artgenossen, im Nachbarabteil würden diese Territorialität wieder herstellen und zu erhöhter Aggressivität beim zweiten Spiegelkampf führen. Die Darbietungen eines leeren Abteils würden die Territorialität weiter senken.

Der Anblick des bekannten Partners könnte beruhigend wirken (HOLZAPFEL 1940; MEYER-HOLZAPFEL 1955), die Vertrautheit mit der Umgebung schneller wieder herstellen und zu ihrer heftigeren Verteidigung führen. Die Unterschiede zwischen der Wirkung von Partnern und Fremden auf die Aggressivität könnten ferner auf einer Beunruhigung durch Fremde beruhen, die möglicherweise ähnlich tiefgreifende physiologische Veränderungen bewirkt wie der Anblick dominanter Artgenossen bei Säugetieren (AUTRUM u. v. HOLST 1968, v. HOLST 1969) und der Anblick von Nachbarn bei Fischen (WIRTZ 1974; WIRTZ u. DAVENPORT in Vorbereitung).

Eine Untersuchung dieser Frage sowie Untersuchungen über die Rolle von Sexualität und Bekanntheit eines Artgenossen erscheinen mir für eine weitere Analyse der Aggressivität von *E. maculatus* wichtig.

Die vorliegenden Ergebnisse können die Voraussage der Trieb-Hypothese (s. S. 416) — nämlich eine endogen gesteigerte Aggressivität nach Isolation — nicht bestätigen². Sie stützen vielmehr die Außenreiz-Hypothese (s. S. 416), erfordern aber, diese zu modifizieren: Allgemeine Artgenossenmerkmale sind bei *E. maculatus* nur eine exogene Ursache für gesteigerte Aggressivität, und das nur bei den ♂♂; individuelle Partnermerkmale stellen bei beiden Geschlechtern eine weitere Ursache dar.

VI. Konsequenzen der Aggressivität für Paarbildung, Paarzusammenhalt und Paarbruch

A. Paarbildung und Paarzusammenhalt

1. Einleitung

Die Paarbildung erfolgt bei *E. maculatus* wie bei vielen anderen Cichliden (SEITZ 1940, 1949; BAERENDS u. BAERENDS-VAN ROON 1950; OEHLERT

² Die Bedeutung des Zeitraumes für den Befund wird auf S. 448 diskutiert.

1958): In einem Schwarm heranwachsender Jungfische beginnen die ♂♂ von einem bestimmten Zeitpunkt an zu kämpfen und Reviere zu erobern. Die ♀♀ tun das nicht; sie suchen zur Fortpflanzung die Reviere der ♂♂ auf. Dieser Unterschied kann mit den unterschiedlichen Reaktionen der Geschlechter auf fremde Artgenossen erklärt werden (s. S. 432). Sind ein ♂ und ein ♀ erst einmal verpaart, verteidigt das ♂ sein Revier noch heftiger und das ♀ greift nun ebenfalls Eindringlinge an. Die Steigerung der Aggressivität durch den Anblick des Partners (s. S. 432) liefert auch dafür eine befriedigende Erklärung.

Die Eroberung und Verteidigung eines Reviers ist nur eine Voraussetzung für eine erfolgreiche Fortpflanzung. Damit ein Paar zusammenkommen, zusammenleben und Junge großziehen kann, muß außerdem verhindert werden, daß sich die vorhandene Aggressivität ständig in Angriffen auf den zukünftigen oder schon gewählten Partner äußert. LAMPRECHT (1973), der dieses Problem beim Cichliden *Tilapia mariae* ausführlich untersucht und diskutiert hat, fand zwei Mechanismen der Verträglichkeit, die er *Beißhemmung* und *Aggressionshemmung* nannte.

Beißhemmung: Die allgemeinen Artgenossenreize erzeugen zusammen mit der Aggressivität eine Angriffstendenz; aber gleichzeitig wahrgenommene Geschlechts- oder Individuen-Merkmale aktivieren zusätzlich andere Verhaltenstendenzen, die die Angriffstendenz abschwächen oder unterdrücken.

Aggressionshemmung: Die allgemeinen Artgenossenreize werden von gleichzeitig wahrgenommenen Geschlechts- oder Individuen-Merkmalen abgeschwächt oder neutralisiert, so daß nur eine schwache oder gar keine Angriffstendenz entsteht.

Die folgenden Experimente sollten die Frage prüfen: Welche Mechanismen gewährleiten Paarbildung und Paarzusammenhalt bei *E. maculatus*?

2. Geschlechterspezifische Hemmung

Ein Testfisch wurde in ein 160 cm langes Aquarium gesetzt, an dessen beiden Enden je ein Abteil durch Glasscheiben geruchsicht abgetrennt war. In einem Abteil befand sich ein ♀, im anderen ein etwa gleich großes ♂ (Zielfische). Der Blick in die Endabteile war zunächst mit undurchsichtigen PVC-Scheiben verstellt. Nach einer kurzen Eingewöhnungszeit wurden die PVC-Scheiben entfernt, die Angriffe des Testfisches gegen die beiden Zielfische 15 min lang gezählt und anschließend die Sichtblenden wieder eingesetzt. Das geschah viermal, wobei nach jedem Versuch ♂ und ♀ die Seiten tauschen mußten, um die Wirkung von Ortsbevorzugungen auszugleichen. Diese Versuche wurden mit 6 männlichen und 6 weiblichen Testfischen durchgeführt.

Das Ergebnis ist in Abb. 8 zusammengefaßt:

♂♂ greifen häufiger ♂♂, ♀♀ häufiger ♀♀ an. Mit Ausnahme eines ♀, bei dem sich dieser Unterschied nicht sichern ließ, waren die Unterschiede bei allen anderen Fischen mit $p < 0,001$ signifikant (Binomialtest).

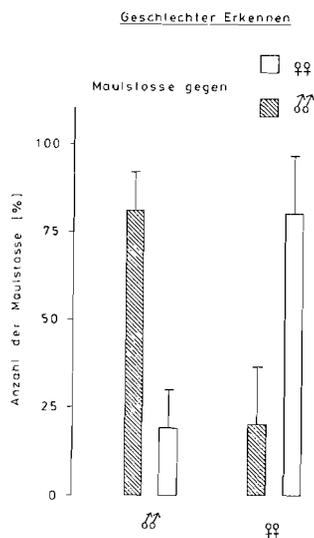


Abb. 8: Prozentuale Verteilung der Angriffe von männlichen und weiblichen *E. maculatus* gegen zwei fremde verschiedenen Geschlechts. Die Säulen stellen die Mittelwerte aus je 6 Versuchen dar, die senkrechten Striche geben die Standardabweichungen an

Dieser Befund beantwortet gleichzeitig die auf S. 434 gestellte Frage, ob *E. maculatus* allein an optischen Merkmalen Geschlechter unterscheiden kann. Die Übereinstimmung der Ergebnisse in den Serien 2 b und 2 c kann nach diesem Befund nicht auf Verwechslung beruhen.

3. Individuenspezifische Hemmung

a) Beißhemmung

Wenn auch ♂♂ im allgemeinen ♀♀ weniger attackieren als ♂♂, so war die absolute Angriffsrate gegen ♀♀ mit durchschnittlich 67 Maulstößen pro 15 min noch relativ hoch. Eine weitere Versuchsreihe sollte daher klären, wie es den ♀♀ trotz der Aggressivität der ♂♂ gelingt, zur Fortpflanzung in ihre Reviere zu gelangen.

Ein ♂ und zwei gleich große ♀♀, alle bis dahin unverpaart, wurden in ein 80-l-Becken gesetzt, in dem zunächst eine Temperatur von 20,5 °C herrschte. Sie wurde zwischen dem dritten und fünften Versuchstag langsam auf 28 °C erhöht. An neun auf das Einsetzen folgenden Tagen wurde fünfmal täglich (im Abstand von drei Std.) jeweils 15 min lang

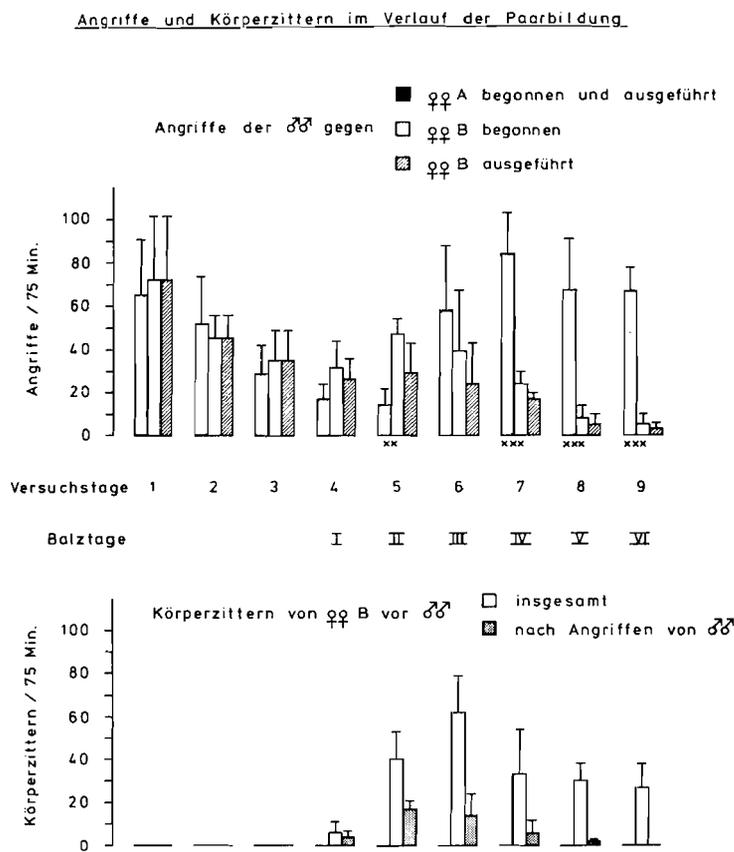


Abb. 9: Verteilung der Angriffe territorialer ♂♂ auf zwei ♀♀ im Verlauf der Paarbildung (oben) sowie Häufigkeit des Körperzitterns beim späteren Partner (unten). Die Säulen stellen die Mittelwerte aus vier Versuchen dar, die senkrechten Striche geben die Standardabweichungen an. Die Kreuze an der Grundlinie kennzeichnen Signifikanz: xx: p < 0,01; xxx: p < 0,001 (Binomialtest)

gezählt, zu wievielen Angriffen das ♂ gegen jedes der ♀♀ ansetzte, wieviele Angriffe es wirklich ausführte und wie oft die ♀♀ vor ihm Körperzittern³ zeigten.

Die Mittelwerte der Ergebnisse aus vier solcher Versuche sind in Abb. 9 dargestellt: In den ersten drei Tagen nach Versuchsbeginn ziehen beide ♀♀ etwa gleich viele Angriffe auf sich, und alle begonnenen Angriffe werden auch ausgeführt. Die Abnahme in der Angriffszahl vom ersten zum dritten Tag könnte auf Habituation beruhen. Da jedoch die ♀♀ zunehmend die Nähe des ♂ meiden, ist dieser Schluß nicht zwingend, denn dadurch bleibt die auslösende Reizsituation nicht konstant.

Mit steigender Temperatur nimmt am vierten Tag die Zahl der begonnenen Angriffe gegen eines der beiden ♀♀ (B) zu und ist am fünften Tag höher als gegen das andere ♀ (A) ($p < 0,05$; Binomialtest). Das dürfte darauf zurückzuführen sein, daß B laichbereit wird und immer wieder in die Nähe des ♂ schwimmt, während A sich weiterhin möglichst entfernt aufhält. Parallel zur Zahl der begonnenen Angriffe auf B steigt die Häufigkeit des Körperzitterns, mit dem B auf solche Angriffe reagiert. Körperzittern kommt aber auch ohne Angriffe vor. Das Körperzittern stoppt — wie auch andere Balzverhaltensweisen — die Attacken des ♂ mit fast hundertprozentiger Sicherheit, so daß weniger Angriffe ausgeführt als begonnen werden. Man kann förmlich sehen, wie eine vorhandene Angriffstendenz gehemmt wird.

Betrachtet man den weiteren Verlauf des Versuches (Abb. 9), so fällt folgendes auf: Obwohl ♀ B immer häufiger in unmittelbarer Nähe des ♂ bleibt, verringert sich nach dem fünften Versuchstag auch die Zahl der begonnenen Angriffe gegen B und ist schließlich vom siebenten Tag deutlich geringer als die gegen A ($p < 0,001$; Binomialtest). Da A weiterhin häufig angegriffen wird, kann diese Abnahme nicht auf einer Verringerung der allgemeinen Angriffsbereitschaft beruhen, sondern muß auf die unterschiedlichen Reize, die von A und B ausgehen, zurückgeführt werden.

b) Aggressionshemmung

Diese Unterschiede in den Reizen betrafen in der beschriebenen Versuchssituation nicht nur Körpermerkmale der ♀♀, sondern auch ihr Verhalten und ihren Aufenthaltsort. Deshalb mußte in anderer Weise geklärt werden, ob sich ♂ und ♀ von diesem Zeitpunkt an wirklich individuell kennen.

Die Versuchsreihe wurde genauso durchgeführt, wie es auf S. 436 für das Geschlechtererkennen beschrieben ist; nur befand sich jetzt in einem Abteil der Partner, im anderen ein Fremder mit gleichem Geschlecht und von ähnlicher Größe wie der Partner. Insgesamt wurden sechs Paare untersucht. Zwei gehörten immer zu einer Versuchsgruppe, in der jeweils der Partner des einen der Fremde für den anderen war.

Abb. 10 zeigt das Ergebnis:

Der Partner wird weniger angegriffen als ein gleichgeschlechtlicher Fremder. Dieser Unterschied war bei allen 12 Individuen mit $p < 0,001$ signifikant (Binomialtest).

♂♂ und ♀♀ können also an optischen Merkmalen Individuen unterscheiden — und zwar unabhängig von Balzhandlungen (die in dieser Situation nicht auftraten) und außerhalb des gewohnten Reviers.

Dieses individuelle Erkennen reicht gewöhnlich aus, um Angriffe auf den Partner zu verhindern — selbst bei hoher Aggressivität. Das zeigt folgender Versuch:

In den Serien 2 a bis 2 c (s. S. 424) wurde 3 bis 4 Std. nach dem zweiten Spiegelkampf für 30 min die mittlere PVC-Wand hochgezogen, so daß die Fische Gelegenheit hatten, den Nachbarn anzugreifen, den sie an den Vortagen 180mal für 15 sec gesehen hatten.

³ Körperzittern ist eine Balzverhaltensweise, bei der seitliche Schüttelbewegungen von kleiner Amplitude und hoher Frequenz sich vom Kopf bis zum Schwanz fortpflanzen.

Abb. 11 gibt das Ergebnis wieder: Beide Geschlechter attackieren die Fremden ähnlich häufig mit Maulstößen wie vorher ihr Spiegelbild; die Unterschiede zu 100 % sind nicht signifikant (Wilcoxon-Test, zweiseitig). Obwohl der Anblick des eigenen Partners zu einer besonders großen Steigerung der Aggressivität geführt hatte (Abb. 6 a u. 7), wird der Partner selbst fast gar nicht angegriffen ($p < 0,025$; Wilcoxon-Test, einseitig). Die Fische schwimmen fast die ganze Zeit an der Trennscheibe hin und her und versuchen, zueinander zu kommen.

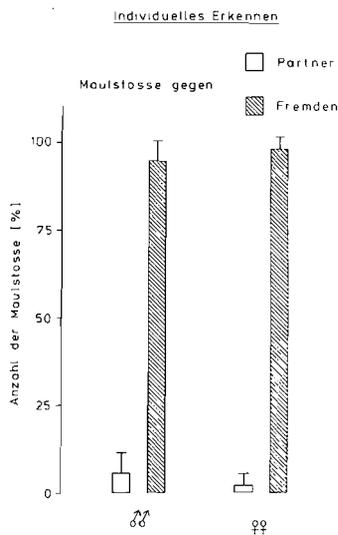


Abb. 10: Prozentuale Verteilung der Angriffe von männlichen und weiblichen *E. maculatus* gegen Partner und gleichgeschlechtliche Fremde. Die Säulen stellen die Mittelwerte aus je sechs Versuchen dar, die senkrechten Striche geben die Standardabweichungen an

Dieser Unterschied kann nicht darauf beruhen, daß im Fall des Partners durch den vorhergehenden besonders heftigen Kampf gegen den Spiegel die Tiere stärker erschöpft sind (motorisch oder bezüglich der Aggressivität) als in den Fällen, in denen der Nachbar ein Fremder war. Tauscht man nämlich zwischen dem zweiten Spiegelkampf und dem hier beschriebenen Versuch den Partner gegen einen Fremden aus, kommt es zum heftigen Kampf. Außerdem wurden in anderen Situationen Kämpfe von 1½ Std. und mehr beobachtet. Daher muß das Fehlen der Angriffe gegen den Partner auf das Kompensieren der auslösenden Artgenossenreize durch individuelle Partnerreize zurückgeführt werden (Aggressionshemmung).

B. Paarbruch

1. Mögliche Ursachen des Paarbruchs

Das Zusammenleben von *Etroplus*-Paaren ist einerseits durch hohe Aggressivität (Abschnitt V), andererseits durch wirksame Hemm-Mechanismen gekennzeichnet (Abschnitt VI, A). Angriffe auf den Partner und Paarbruch, wie sie von LORENZ (1963) und RASA (1969) beschrieben wurden, müssen daher auf einer Störung des Zusammenspiels von Aggressivität und Hemmung beruhen. Drei Möglichkeiten einer solchen Störung sollen hier erörtert werden. Dabei ist zu berücksichtigen, daß sie wohl nur theoretisch zu trennen sind, in Wirklichkeit aber ineinandergreifen.

a) Die Aggressivität kann gesteigert werden, so daß die vorhandenen Hemm-Mechanismen nicht mehr ausreichen

Vorausgesetzt die durch fremde Artgenossen beim ♂ hervorgerufene Steigerung der Aggressivität (Abb. 6 b und c) kann die durch den Partner ohnehin schon vorhandene Aggressivität (Abb. 6 a) noch weiter erhöhen, so müßte es

zu mehr Angriffen kommen, wenn man dem isolierten Paar einen dritten Fisch bietet. Das wurde an vier brutunerfahrenen Paaren getestet. Sie hatten vorher 5 Tage lang friedlich in Isolation gelebt, waren aber einen Tag, nachdem ein weiterer Fisch hinzugesetzt worden war, alle vier zerbrochen. In einem anderen Versuch zerbrach ein isoliertes Paar, als es nach Hochziehen einer PVC-Wand ein anderes Paar im Nachbarabteil sehen und durch die Glasscheibe bekämpfen konnte. Zwei Tage nachdem die Sichtblende wieder eingesetzt worden war, lebten ♂ und ♀ wieder friedlich zusammen. Der Versuch wurde zwei Tage später mit denselben Paaren wiederholt und führte zum selben Ergebnis. Auch innerhalb des Nachbarpaares stiegen in den Zeiten des Sichtkontaktes die Angriffe und nahmen in der Isolation wieder ab. In diesen

Fällen dürfte das Ansteigen der Angriffstendenz aber nicht nur auf den Anblick der Nachbarn zurückzuführen sein, sondern könnte auch auf dem Ausführen von Kampfhandlungen beruhen (vgl. HEILIGENBERG 1964).

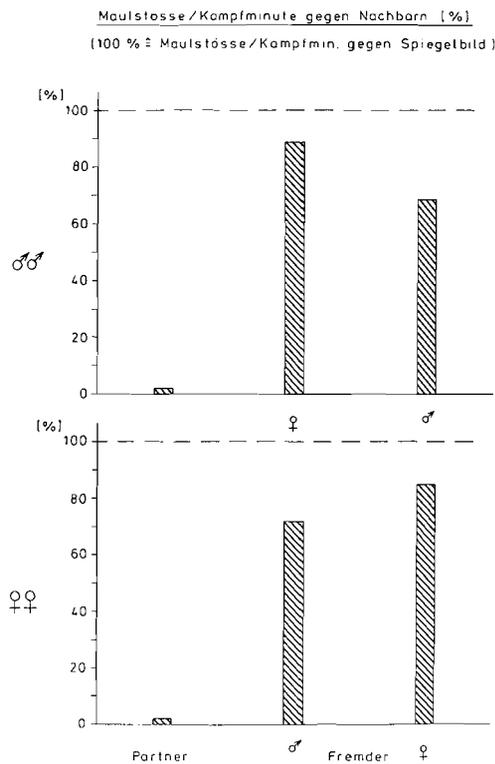


Abb. 11: Vergleich der Häufigkeit von Maulstößen zwischen zweitem Spiegelkampf und Kampf gegen den Nachbarn. Die Maulstoßraten zweier Nachbarn beim Kampf gegeneinander stellen abhängige Daten dar. Deshalb wurden die Ergebnisse in den Spiegelkämpfen und in den Kämpfen gegeneinander für die beteiligten Fische gemittelt. Die Stichprobengröße beträgt daher in jeder Serie nur N/2. Die mittlere Maulstoßhäufigkeit / Kampfminute beim zweiten Spiegelkampf ist gleich 100 % gesetzt (gestr. Linie); die beim Kampf gegen den Nachbarn ist darauf bezogen (Säulen)

b) Das individuelle Erkennen kann beeinträchtigt werden

Da das Erkennen vor allem auf optischen Merkmalen beruht (s. S. 438), müßte diese Beeinträchtigung besonders in der Dämmerung gegeben sein. Der folgende Versuch sollte das prüfen:

Jedes von 13 Paaren, in denen ♂ und ♀ etwa gleich groß waren, wurde zusammen mit einem fremden Artgenossen in ein 80-l-Becken gesetzt. Die Einrichtung war in allen Becken gleich. Das Größenverhältnis zwischen dem Paar (= Mittelwert aus Volumen von ♂ und ♀) und dem Fremden war in allen Fällen verschieden und lag zwischen 1 : 1 und 3,9 : 1. Bei jedem Paar wurde an zwei aufeinander folgenden Tagen jeweils morgens und abends gezählt, wieviele Angriffe in 15 min auf den Partner, wieviele auf den Fremden gerichtet wurden — und zwar erstens während des Tageslichtes und zweitens während der direkt vorhergehenden bzw. folgenden Dämmerungsperiode.

Da es in der Dämmerung dem Beobachter nicht möglich war, ♂ und ♀ des Paares auseinanderzuhalten, wurden die Angriffe der beiden zusammengefaßt. Den Fremden zu

unterscheiden, gelang ohne Schwierigkeiten, denn erstens griff er fast nie an und zweitens hielt er zu den Paarpartnern häufig einen größeren Abstand ein als diese zueinander.

Das Ergebnis ist in Abb. 12 wiedergegeben. Es zeigt, daß die Angriffsrate gegen den Partner während des Tages unabhängig vom Volumenverhältnis zwischen Partnern und fremdem Fisch ist, in der Dämmerung jedoch um so höher liegt, je ähnlicher Partner und Fremder hinsichtlich ihrer Größe sind. Verwechslungen kommen insbesondere dann vor, wenn alle Fische nah beieinander stehen.

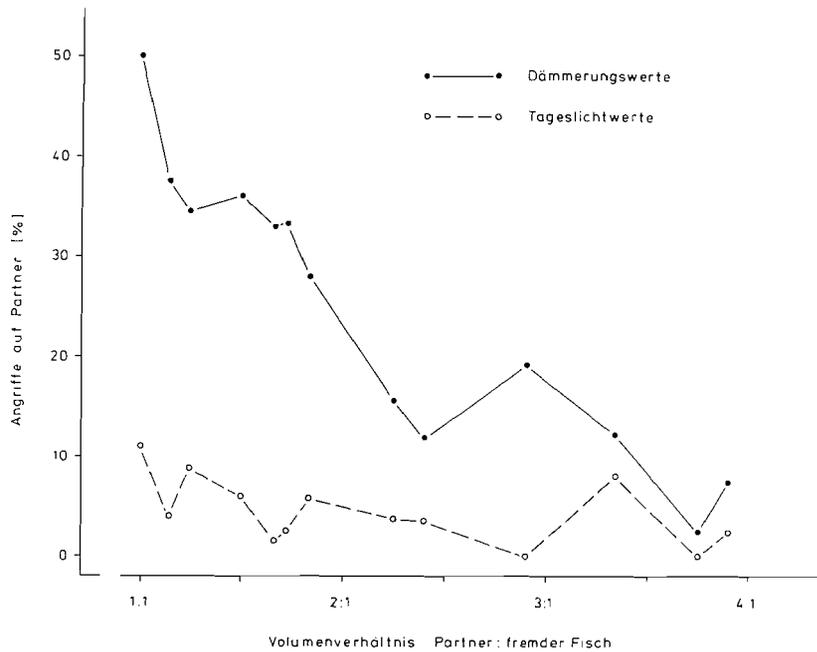


Abb. 12: Prozentuale Verteilung der Angriffe auf den Partner und auf einen Fremden bei Licht (50 Lux) und Dämmerung (1 Lux) in Abhängigkeit von Größenunterschieden. Jedem Wertepaar liegen mindestens 50 Angriffe zugrunde

Es kommt in der Dämmerung aber nicht nur dann zu mehr Angriffen, wenn die Erkennungsmerkmale — wie in diesem Versuch — verwechselt werden können, sondern auch, wenn Paare isoliert sind. Bei einem Paar wurden während jeweils 15 min 43 Angriffe in der Dämmerung, aber nur 3 bei Tageslicht gezählt. Daher scheint es grundsätzlich notwendig zu sein, die auslösende Reizsituation „Fisch in meinem Revier“ durch individuelle Merkmale zu entschärfen.

c) *Das Zusammenwirken von Aggressivität und Hemmung wird durch andere Verhaltenstendenzen gestört*

Hierfür kommen vor allem Schreckreaktionen in Frage. Unter bisher friedlichen Partnern kam es häufig dann zu Auseinandersetzungen, wenn plötzlich irgendwelche ungewohnten Faktoren auftraten. Das konnten hastige Bewegungen des Beobachters vor dem Becken sein, Erschütterungen durch zufallende Türen, ein Herumrühren im Wasser beim Füttern, Änderungen in der Beckeneinrichtung oder Umsetzen in ein anderes Becken, Herausfangen und Einsetzen von Artgenossen, plötzliches grelles Licht wie beim Einschalten von

Filmleuchten und anderes. Nach solchen Störungen nahm die Angriffsrate zwischen den Partnern meistens schnell wieder ab.

Möglicherweise hat die eine oder andere dieser Ursachen zu den Ergebnissen von LORENZ (1963) und RASA (1969) geführt.

2. Beziehungen zwischen Erfahrung und Paarbruch

Nach RASAS (1969) Untersuchungen sind Partner, die schon länger zusammenleben, auch in Isolation friedlicher zueinander als frisch verpaarte. Es wurden daher erste Versuche unternommen, die klären sollten, ob das Gleichgewicht zwischen Aggressivität und Hemmung mit zunehmender Verpaarungszeit stabiler wird.

a) Ungestörte Paare

20 Paare wurden jeweils drei Wochen isoliert. 10 von ihnen lebten schon mehrere Wochen mit demselben Partner zusammen und hatten schon mindestens einmal mit ihm abgelaicht, die anderen 10 waren erst 5–7 Tage verpaart und brutunerfahren. Jeden Tag wurde zwei- bis dreimal geprüft, ob ein Paarbruch erfolgt war. Das kann man leicht erkennen, weil dann einer der Partner (meistens das ♂) den anderen ständig hin- und herjagt, bis sich dieser schließlich völlig verschreckt in eine Ecke an der Oberfläche drückt und nicht mehr herunterwagt.

Tab. 4 zeigt das Ergebnis der Paarisolierungen. Alle Zahlen geben die Anzahl der Paare in der jeweiligen Rubrik an:

Vorerfahrung	Isolierte Paare	Zerbrochene Paare	Fortpflanzungserfolg		
			Eier	Larven	Junge
Mehrere Wochen verpaart	10	2	9	6	4
Wenige Tage verpaart	10	1	8	6	6

Es besteht zwischen beiden Gruppen weder ein signifikanter Unterschied in der Häufigkeit des Paarbruchs noch im Fortpflanzungserfolg. Außerdem lag der Prozentsatz der Paarbrüche bei diesen isolierten Paaren (10 bzw. 20 %) nicht höher als bei den Paaren, die mit anderen Artgenossen im selben Becken lebten; denn von etwa 40 solchen Paaren zerbrachen auch 7 (ca. 17 %).

Die Dauer der Verpaarung scheint also für den Fortpflanzungserfolg ungestörter isolierter Paare keine Rolle zu spielen. Die Nachkommenszahl in den beiden Gruppen wurde allerdings nicht verglichen.

b) Gestörte Paare

12 Paare, von denen 4 keine Bruterfahrung hatten (Gruppe A), 4 mit einem anderen Partner (Gruppe B) und 4 mit demselben Partner (Gruppe C) schon einmal gebrütet hatten, wurden 5 Tage in den Becken der Versuchsserien 1 und 2 isoliert (vgl. Abb. 4). Dann wurde an den 3 folgenden Tagen die mittlere PVC-Wand alle 15 min für 15 sec hochgezogen.

Nach den ersten 8–15 Darbietungen dieser Art waren bei allen Paaren sofort nach dem Herunterlassen der PVC-Wand Angriffe zwischen den Partnern zu beobachten: in Gruppe C durchschnittlich 2–3/5 min, in den Gruppen A und B 8–10/5 min. Zwischen der 17. und der 25. Darbietung hörten die Angriffe in Gruppe C wieder auf; in den beiden anderen Gruppen blieben sie unverändert oder nahmen sogar zu. Am 3. Darbietungstag waren in Gruppe B zwei Paare, in A drei Paare zerbrochen.

Obwohl für definitive Aussagen noch weitere Versuche nötig wären, deuten diese ersten Ergebnisse auf eine größere Störungsanfälligkeit frisch verpaarter *E. maculatus* hin.

C. Diskussion

Die in Abschnitt V beschriebene Steigerung der Aggressivität durch den Anblick von Partnern und fremden Artgenossen kann zur erfolgreichen Eroberung und Verteidigung von Revieren gegen Fremde beitragen (s. S. 436). Im Abschnitt VI, A wurden verschiedene Hemm-Mechanismen beschrieben, die den Partnern ermöglichen, trotz dieser hohen Aggressivität zusammenzufinden und zusammenzubleiben:

Die Fähigkeit, Geschlechter zu unterscheiden (Abb. 8), wirkt gegenüber allen Artgenossen und bildet die Voraussetzung für eine geschlechterspezifische Hemmung. Wie bei anderen Fischarten (NOBLE 1934; NOBLE u. CURTIS 1939) spielen auch bei *E. maculatus* optische Merkmale für das Erkennen eine wesentliche Rolle (s. S. 436). Bei der geschlechterspezifischen Hemmung scheint es sich um den Typ einer Aggressionshemmung zu handeln (s. S. 436), denn Anzeichen für unterschiedliche Tendenzen gegenüber gleich- und andersgeschlechtlichen Artgenossen waren in der beschriebenen Versuchssituation nicht zu bemerken. Diese geschlechterspezifische Hemmung wurde allerdings nur deutlich, wenn die Wahlmöglichkeit zwischen zwei Geschlechtern bestand (Abb. 8), nicht, wenn nur ein Nachbar vorhanden war (Abb. 11). Das Ergebnis steht in Einklang mit Beobachtungen von Paaren in Gemeinschaftsbecken: In Auseinandersetzungen mit anderen Paaren kämpften meist ♂♂ gegen ♂♂, ♀♀ gegen ♀♀, in Auseinandersetzungen mit Individuen konnte keine Bevorzugung festgestellt werden.

Die geschlechterspezifische Hemmung kann dazu beitragen, daß schon zu Beginn einer Paarbildung solche Artgenossen, die als Partner infrage kommen, weniger angegriffen werden.

Wenn die in Frage kommenden andersgeschlechtlichen Artgenossen (♀♀) fortpflanzungsbereit sind, werden sie im Revier geduldet (Abb. 9). In diesem Fall wird eine beim ♂ vorhandene Angriffstendenz, die in begonnenen Angriffen sichtbar wird, gehemmt. Vermutlich geschieht das durch eine beim Anblick des balzenden ♀ aufkommende sexuelle Tendenz, denn man kann oft beobachten, wie das ♂ den Angriff abremst und sofort selbst zu Balzhandlungen übergeht. Entsprechende Beobachtungen hat APFELBACH (1969) an *Tilapia guineensis* gemacht.

Die Nähe des Artgenossen ruft außerdem Flucht Tendenzen hervor, und diese bieten eine weitere Möglichkeit, die Angriffstendenzen zu hemmen (Übersichten bei EIBL-EIBESFELDT 1967; MARLER u. HAMILTON 1972; HINDE 1973). Nach OEHLERT (1958) und LORENZ (1963) greifen vor allem aus diesem Grund ♀♀ ihre zukünftigen ♂♂ nicht an. Aber auch offene Angriffe der ♂♂ auf die ♀♀ scheinen auf diese Weise verhindert zu werden (LAMPRECHT 1973).

Die vorhandene Angriffstendenz wird — wie von LORENZ (1963) allgemein beschrieben — auch bei *E. maculatus* häufig auf andere Artgenossen umorientiert. Außerdem äußert sie sich möglicherweise auch bei dieser Art in Grabbewegungen, die als Beißen in den Sand beginnen (HEILIGENBERG 1965 a; APFELBACH 1969; LAMPRECHT 1973).

Die Hemmung offener Angriffe beruht in diesem Stadium der Paarbildung auf einer Beißhemmung (s. S. 436), die auf jeden Artgenossen anspricht, „der sich aufgrund von Merkmalen, die mit Widerstandskraft und Paarungsbereitschaft zusammenhängen, als passender Geschlechtspartner ausweist“ (LAMPRECHT 1973).

Im weiteren Verlauf der Paarbildung entwickelt sich die Fähigkeit, den gewählten Partner individuell von anderen zu unterscheiden (Abb. 9 u. 10). Diese Fähigkeit ist auch bei anderen Fischarten nachgewiesen worden (NOBLE u. CURTIS 1939; FRICKE 1973; LAMPRECHT 1973). Unterschiede in Färbun-

gen, Größe, Formmerkmalen und Bewegungsweisen werden von diesen Autoren dafür verantwortlich gemacht. Auch bei *E. maculatus* spielen optische Merkmale eine wesentliche Rolle (Abb. 12).

Das individuelle Erkennen bietet die Voraussetzung für eine weitere Aggressionshemmung. Im Gegensatz zur oben besprochenen geschlechter-spezifischen Aggressionshemmung ist sie individuenspezifisch. Sie kann die Funktion der Beißhemmung übernehmen und damit auch außerhalb der Fortpflanzungszeit ein Zusammenleben der Partner sicherstellen. Die Beißhemmung bleibt aber weiter bestehen und tritt in Situationen, in denen das individuelle Erkennen überfordert zu sein scheint, sofort wieder in Aktion. Taucht zum Beispiel einer der beiden Partner ganz plötzlich auf, weil er bis dahin durch irgendeinen Gegenstand der Sicht entzogen war, so begegnet er dem Angriff des anderen, der wohl nicht genügend Zeit zum Erkennen hatte, mit Körperzittern und anderen Balzverhaltensweisen.

Auch nach einigen Tagen der Trennung und Umsetzen in eine neue Umgebung können wieder verstärkt Balzhandlungen auftreten (LORENZ 1963; BARLOW 1969).

Mit zunehmender Verpaarungszeit verbessert sich vermutlich das individuelle Erkennen immer mehr, wird unabhängig vom gewohnten Hintergrund und anderen Nebenumständen (LORENZ 1935, 1963) und damit im Rahmen des Paarzusammenhalts als Gegenspieler der Aggressivität immer wirkungsvoller. Nach ersten Ergebnissen (s. S. 442) dürfte diese Verbesserung des Kennens und nicht — wie RASA (1969) meint — die Bruterfahrung der Grund sein, warum länger verpaarte *E. maculatus* anscheinend weniger anfällig gegen Störungen sind als frisch verpaarte. Bei ungestörten Paaren reicht auch eine kurze Bekanntheit mit dem Partner schon aus, damit ♂ und ♀ zusammenhalten und sich erfolgreich fortpflanzen können. Das gilt auch für die Isolation (Tab. 4).

Störungen im Gleichgewicht zwischen hoher Aggressivität und wirksamer Hemmung (s. S. 439) waren vermutlich die Ursache für die von LORENZ (1963) und RASA (1969) berichteten Paarbrüche isolierter *E. maculatus*. Vielleicht spielte dabei eine Rolle, daß RASA (mdl. Mitt.) mit Wildfängen gearbeitet hat, die gewöhnlich schreckhafter sind als die in diesen Untersuchungen benutzten Nachzuchten (vgl. S. 417). Eine unabwendbare Folge der Isolation ist Paarbruch bei *E. maculatus* keineswegs — eher eine Ausnahme. Das zeigen die beschriebenen Versuche sowie entsprechende Experimente von BARLOW (mdl. Mitt.) und Einzelbeobachtungen von Aquarianern (BAUM 1959). Zum gleichen Ergebnis kam LAMPRECHT (1972) an *Tilapia mariae*: innerhalb isolierter Paare kam es verstärkt zu Angriffen und auch zu Paarbruch, wenn ein weiterer Artgenosse geboten wurde (vgl. S. 440).

VII. Die Ergebnisse im Rahmen der Hypothese vom Aggressionstrieb

Einige speziellere Gesichtspunkte der beschriebenen Ergebnisse wurden bereits diskutiert (s. S. 432 u. 443 ff.). In diesem Abschnitt sollen die eigenen Befunde und die anderer Autoren im Rahmen des LORENZschen (1950) Triebmodells besprochen werden — und zwar im Hinblick auf die Erscheinungen der Spontanität und der endogenen Erregungsproduktion, der Schwellensenkung, des Appetenzverhaltens und der Leerlaufhandlung.

A. Der kausale Gesichtspunkt

1. Spontanität und endogene Erregungsproduktion

Nach SCHLEIDT (1964) ist eine Erbkoordination (= Instinkthandlung) als spontan zu bezeichnen, „wenn erwiesen ist, daß zwischen dem Zeitpunkt

ihres Auftretens und den unmittelbar vorausgehenden Außenreizen keine Beziehung besteht.“ Entsprechend definiert HINDE (1973) Spontaneität als Veränderung im Output ohne bekannte Veränderung im Input. Spontan auftretende Verhaltensweisen beruhen nach LORENZ (1950) auf einer endogenen Produktion aktionsspezifischer Energie. Diese Produktion wird häufig ebenfalls als spontan bezeichnet. Um jedoch Verwechslungen zu vermeiden, wird in dieser Arbeit der Begriff spontan für die Auswirkung, der Begriff endogen für die Ursache verwendet.

Beispiele für spontan auftretende Verhaltensweisen fanden LEYHAUSEN (1956, 1965) beim Beutefang der Katzen, NEWEKLOWSKY (1972) beim Zirkeln der Stare, SCHLEIDT (1964) bei den Lautäußerungen von Truthähnen, KUTSCH und OTTO (1972) beim Zirpen von Grillen, v. HOLST (1937, 1939) bei verschiedenen Lokomotionsbewegungen sowie andere Autoren (weitere Beispiele bei HINDE 1973). Außerdem muß die erste Phase eines jeden Appetenzverhaltens zu den spontanen Handlungen gezählt werden (vgl. HASENSTEIN 1973).

Auch im Rahmen des Kampfverhaltens gibt es Beispiele für Spontaneität: bei kämpfenden *Pelmatochromis* (HEILIGENBERG 1964), *Etroplus* und anderen Cichliden wechseln Serien von Angriffen mit dazwischenliegenden Pausen.

Alle diese Handlungen lassen sich kaum anders als mit einem Abklingen der Bereitschaft und endogener Erholung erklären — falls die auslösende Situation konstant geblieben ist und man wie HEILIGENBERG (1964) motorische Ermüdung und Einflüsse von anderen Verhaltenstendenzen ausgeschlossen hat.

Die Frage ist also weniger, ob es Spontaneität und endogene Erregungsproduktion gibt, als vielmehr, welche Bedeutung ihnen im gesamten Wirkungsgefüge der Verhaltenssteuerung zukommt. Wie PRECHT bei Springspinnen (*Salticus scenicus*) nachweisen konnte, bestehen zwar spontane Schwankungen in der Häufigkeit des Beutesprungs, die endgültige Höhe der Bereitschaft aber hängt vom Hungerzustand ab. Der Hunger stellt den eigentlichen, endogen anwachsenden Trieb dar („Bedürfnistrieb“ nach PRECHT), der bei längerer Deprivationszeit zum Appetenzverhalten führt (PRECHT u. FREYTAG 1958; PRECHT 1960, 1973). PRECHT spricht in diesem Fall von „triebabhängigen Instinkthandlungen“. Manche Instinkthandlungen mit Spontaneität sind dagegen seiner Meinung nach primär triebunabhängig, können aber bei Bedarf in den Funktionskreis verschiedener Bedürfnistriebe „eingeklinkt“ und nach deren Befriedigung wieder „ausgeklinkt“ werden (PRECHT 1960).

Auf diese Kontrolle durch mehrere übergeordnete Instanzen weist auch NEWEKLOWSKY (1972) bei der Zirkelbereitschaft der Stare hin, die außer vom Hunger eventuell auch von den Bereitschaften zu Nestbau, Gefiederpflege, Erkundung und allgemeiner Aktivität abhängt. LEYHAUSEN (1965) erwähnt Beutefanghandlungen bei Katzen sowohl im Rahmen der Nahrungssuche als auch im Spiel. Der „Pfumm“-Laut des Truthahns ist nach SCHLEIDT (1964) während der Balz, aber auch beim Angriff und nach manchen „Zuständen allgemeiner Erregtheit“ zu hören. Die von v. HOLST (1937, 1939) untersuchten Lokomotionsbewegungen schließlich stehen im Dienste der verschiedensten Verhaltensweisen.

Auch die Kampfbereitschaft ist in einigen Fällen anscheinend eng mit anderen Bereitschaften verknüpft, wird vorwiegend von ihnen aktiviert und klingt mit ihnen wieder ab. Zum Beispiel steigert Durst die Kampfbereitschaft wenig aggressiver Ratten (CREER 1973), Hunger die von Einsiedlerkrebsen (HAZLETT 1966, zitiert nach HINDE 1973) und die von verschiedenen Cichliden-Arten (ALBRECHT 1966). Der Einfluß der Sexualität auf die Aggressivität ist in zahlreichen Untersuchungen nachgewiesen (s. Literaturangaben S. 434).

Diese Ergebnisse entsprechen dem allgemeinen Hierarchie-Modell von BAERENDS (1956), nach dem dieselbe Erbkoordination verschiedenen Instinkten niederer Ordnung, derselbe Instinkt niederer Ordnung verschiedenen Instinkten höherer Ordnung unterstehen kann. Während EIBL-EIBESFELDT (1967, 1970), LEYHAUSEN (1965, 1967) und LORENZ (1963) die Aggressivität zusammen mit Hunger, Sexualität und Furcht zu den „großen vier“ Trieben auf höchster Instanz zählen, gehört nach TINBERGEN (1952) Kampfverhalten zu den Instinkten niederer Ordnung, die den Hauptinstinkten wie Fortpflanzung und Nahrungsaufnahme untergeordnet sind. Zum gleichen Schluß kommt HINDE (1953) bei der Untersuchung des Kampfverhaltens von Kohlmeisen (*Parus major*). HASSENSTEIN (1973) erwähnt aggressive Verhaltensweisen im Rahmen der „kritischen Reaktion“ (HEDIGER), der Brunst, der Revierbehauptung, der Rangordnung, des kollektiven Angriffs, des Spiels und der Ernährung. Er sieht Aggression als einen „Sammelbegriff für ganz verschieden motivierte Verhaltensweisen“ an. Die Vorstellung eines von diesen Bereitschaften unabhängigen Aggressionstriebes findet nach seiner Meinung bei unserem derzeitigen Wissen keine Stütze. Ähnlich äußerte sich auch WICKLER (1970, 1971).

Wenn auch verschiedene Bereitschaften zu aggressivem Verhalten führen können, bedeutet das nicht notwendigerweise, daß Aggressivität allein von ihnen abhängt. Sexuelle Bereitschaft, Hunger und anderes sind zwar oft der Anlaß für Kämpfe, aber auch, wenn diese Bereitschaften nicht mehr oder noch nicht aktiviert sind, kommt es zu Auseinandersetzungen — vor allem im Rahmen der Revierverteidigung (OHM 1964; ALBRECHT 1966; RASA 1971). Das spricht für eine relative Selbständigkeit der Aggressivität.

Einige Untersuchungen haben gezeigt, von welchen Faktoren die Aggressivität abhängt: beim Stichling spielt die geeignete Umgebung eine Rolle (v. D. ASSEM 1967), bei *Haplochromis multicolor* (REINBOTH 1956) und Ratten (BARNETT et al., zitiert nach HINDE 1973) die Anwesenheit von ♀♀. Bei *Pelmatochromis* (HEILIGENBERG 1964), *Haplochromis burtoni* (HEILIGENBERG u. KRAMER 1972; LEONG 1969) sowie bei Korallenbarschen (*Microspathodon chrysurus*) (RASA 1971), Kampffischen (LAUDIEN 1965) und — wie hier gezeigt — bei *E. maculatus* führt das Präsentieren von Rivalen zu gesteigerter Aggressivität. Die besonders starke Steigerung durch ein vertrautes Individuum konnte außer an *E. maculatus* auch an männlichen Zebrafinken (*Phoephila guttata*) nachgewiesen werden (CARYL 1969, zitiert nach HINDE 1973).

LORENZ (1963) hat den Einfluß von Außenreizen und verschiedenen Bereitschaften auf die Aggressivität an mehreren Stellen erwähnt — auch wenn in seinem Modell von 1950 nur der endogene Zufluß berücksichtigt ist. Aus seiner gesamten Darstellung muß man jedoch entnehmen, daß er diesen endogenen Zufluß für äußerst wichtig hält. Aufgrund meiner vorliegenden Ergebnisse kann ich mich für *E. maculatus* dieser Meinung nicht anschließen: Außeninflüsse wie Anwesenheit des Partners und bei den ♂♂ auch der Anblick anderer Artgenossen erweisen sich als die wesentlichen Ursachen für die Aggressivität; schaltete man diese Einflüsse durch Isolation aus, ergab sich kein Hinweis für einen nennenswerten endogenen Zufluß aggressiver Triebenergie.

Die Möglichkeit eines ganz schwachen Zuflusses, der in den Versuchen nicht sichtbar geworden ist, kann nicht völlig ausgeschlossen werden. In diesem Sinne läßt sich die Gültigkeit der LORENZschen Hypothese aber auch wohl kaum prüfen. Es erscheint mir aufgrund meiner Resultate jedoch äußerst unwahrscheinlich, daß diesem möglicherweise existierenden Zufluß und damit dem eigentlichen Aggressionstrieb bei *E. maculatus* die große Bedeutung zu-

kommt, die LORENZ ihm zugeschrieben hat — nämlich, daß er sich kontinuierlich aufstaut, das Tier schließlich zwingt, nach der auslösenden Situation zu suchen, und daß er zum Angriff auf Ersatzobjekte oder sogar zu Leerlaufhandlungen führt.

Der Zweifel an der Bedeutung des endogenen Zuflusses bedeutet nicht, daß damit die durch das LORENZsche Modell gedeuteten Erscheinungen wie Schwellensenkung, Appetenzverhalten und Leerlaufhandlung ebenfalls infrage gestellt werden. Sie sind nicht an eine endogene Erregungsproduktion gebunden (vgl. S. 416). In den folgenden Abschnitten werden noch einige Untersuchungen zu diesen Auswirkungen referiert und diskutiert.

2. Schwellensenkung

Schwellensenkung für aggressives Verhalten ist von zahlreichen Autoren beschrieben worden. Sie ließ sich sowohl durch Isolation (Beispiele s. S. 416) als auch durch Darbieten bestimmter Außenreize erzielen (Beispiele s. S. 446). Die Ursachen für solche Ergebnisse können ganz verschieden sein:

a) Schwankungen in der Bereitschaft können durch Lernen — zum Beispiel Habituation und Deshabituation — vorgetäuscht sein (HINDE 1959, 1970; vgl. auch S. 431).

b) Es kann primär eine andere, die Aggressivität beeinflussende Bereitschaft gesteigert werden (vgl. S. 434).

Diese Möglichkeit besteht beim Schwertträger (*Xiphophorus helleri*), denn auch seine sexuelle Bereitschaft steigt in der Isolation (FRANCK u. GEISSLER 1973; RÖHRS 1972). Da manche Bereitschaften von mehreren übergeordneten abhängen, müßte diese Erklärungsmöglichkeit so lange einbezogen werden, bis man gezeigt hat, daß sich alle diese übergeordneten Bereitschaften nicht geändert haben.

c) Die Tiere erleiden bei isolierter Aufzucht oder langer Isolation im Erwachsenenalter eine Schädigung.

Die Schädigung kann sich in einer allgemeinen Sensibilisierung äußern, von der auch das aggressive Verhalten betroffen wird. Das gilt für KRUIJTS (1964) Kampfhähne, vor allem aber für Mäuse, die nach Isolation insgesamt aktiver und übererregbar sind, einen erhöhten Muskeltonus und vergrößerte Nebennieren haben, Veränderungen in der Konzentration verschiedener chemischer Substanzen im Blut aufweisen und andere Streß-Symptome zeigen (GARATTINI u. SIGG 1969). VALZELLI (1973) schlägt deshalb vor, in diesen Fällen lieber von einem „Isolations-Syndrom“ zu sprechen als von „Aggressivität durch Isolation“. Wenn dieses Isolations-Syndrom nicht vorliegt, ist in vielen Fällen keine Schwellensenkung zu verzeichnen. Zum Beispiel kommt es zwischen in Gruppen lebenden Mäusen auch dann nicht vermehrt zu Auseinandersetzungen, wenn sie längere Zeit nicht gekämpft haben (SCOTT 1971). Entsprechendes fanden JOHNSON und PEEKE (1972) an einigen Labyrinthfischarten (Anabantidae): die interspezifische Angriffsrate war von der intraspezifischen unbeeinflusst. LORENZ' (1963) Befund, daß verschiedene Fischarten mangels Artgenossen eine Schwellensenkung erleiden und die nächstverwandten Arten zum Ersatzobjekt wählen, bestätigte sich also für diese Arten nicht.

d) Die Isolation kann unvollständig sein.

Reize wie Eingänge zu Labyrinthen, Reviermarken und anderes, die vorher mit der Anwesenheit eines Gegners verknüpft worden waren, könnten zum Beispiel auch während der Isolation als bedingte Reize die Aggressivität steigern (WICKLER 1971). Das geht aus Versuchen von HELLIGENBERG (1964) an *Pelmatochromis* hervor und könnte auch bei RASAS (1971) Ergebnissen an Korallenbarschen eine Rolle gespielt haben.

Verschiedene dieser Reaktionen können sich überlagern. Da einige kurzfristig, andere langfristig wirken, hängt das Ergebnis der Untersuchung oft von der Länge des Experiments ab.

LORENZ (1950, 1963) macht über die Geschwindigkeit, mit der die Bereitschaft endogen aufgefüllt werden soll, keine direkten Aussagen. Da er jedoch den endogenen Zufluß als Ursache des Paarbruchs ansieht und dieser nach seinen Beobachtungen einige Tage nach Isolation des Paares erfolgt, nach RASAS (1969) Versuchen 4—6 Tage nach der Paarbildung, muß man diesen Zeitraum zugrunde legen. Derselbe Zeitraum wurde auch in den vorliegenden Versuchen an *E. maculatus* berücksichtigt, führte aber zu einer Abnahme der Aggressivität in Isolation, ohne daß dafür allgemeine Verhaltensstörungen verantwortlich gemacht werden konnten.

3. Appetenzverhalten

Auf eine Kampfpappetenz wird in der Regel dann geschlossen, wenn Tiere eine Handlung lernen, für die sie mit dem Anblick einer Attrappe, eines Rivalen oder der Gelegenheit zum Kampf belohnt werden. Das hat bei Kampffischen (THOMSON 1963; FANTINO, WEIGELE u. LANCY 1972), Korallenbarschen (RASA 1971), Mäusen (LAGERSPETZ 1969), Hamstern (EIBL-EIBESFELDT 1970), Kampfhähnen (THOMSON 1964) und anderen Tieren zu Erfolgen geführt, die oft ähnlich gut sind wie die bei Belohnung mit Futter (TELLEGEN u. HORN 1972).

Eine solche Appetenz läßt zwar auf ein bestimmtes Maß an Aggressivität schließen, sie beweist aber nicht, daß diese Aggressivität endogen entstanden ist. So wählen Mäuse selbst nach längerem Training bei den ersten täglichen Läufen in einem Labyrinth nur in etwa 50 % der Versuche den Schenkel, an dessen Ende der Gegner sitzt; im weiteren Tagesverlauf erzielen sie dann eine „Trefferquote“ von 90 % und mehr (TELLEGEN u. HORN 1972). Belohnung mit Futter ergibt diesen Unterschied nicht. Die Aggressivität muß anscheinend im Gegensatz zum Hunger durch Außeneinflüsse wie Anblick des Gegners und Kampf gesteigert werden, bevor sie zum gezielten Suchen nach der Situation führt. Zu ähnlichen Ergebnissen kamen auch HEILIGENBERG (1964) an *Pelmatochromis*, MARLER (1957) an Buchfinken und LAGERSPETZ (1969) an Mäusen.

Ob es sich bei der festgestellten Appetenz tatsächlich um eine Kampfpappetenz handelt, ist nach SIMPSON (1968) und WICKLER (1971) schwierig zu prüfen. Da solche Versuche immer mit isolierten Tieren durchgeführt werden, wäre es denkbar, daß sie in der reizarmen Umgebung nur nach irgend etwas suchen und darauf mit Kampf reagieren, falls es sich als Gegner entpuppt. Dafür gibt es bei Kampffischen (*Betta splendens*) und Paradiesfischen (*Macropodus opercularis*) mehrere Hinweise: Die Dressurwirkung von drohenden Artgenossen ist nicht größer als die von Artfremden, von unbelebten Objekten oder von leeren Abteilen (JOHNSON u. JOHNSON 1973). Auch TURNBOUGH und LLOYD (1973) konnten zwischen der Wirkung eines Filmstreifens, auf dem ein drohender Artgenosse zu sehen war, und der Wirkung des weißen Projektorlichtes auf der Mattscheibe keinen Unterschied feststellen. BAENNINGER (1970) schließlich fand, daß ein auf eine gelernte Handlung hin gebotenes Spiegelbild nicht unbedingt angedroht wird und daß Fische, deren Drohen durch langes Beisammensein mit Artgenossen habituiert war, häufiger die gelernte Handlung ausführten, wenn dabei der Spiegel verschwand.

Im Gegensatz zu diesen Ergebnissen ist bei Korallenbarschen die Appetenz nach einem Artgenossen eindeutig höher als die nach einem bewegten silbernen Stern (RASA 1971). Ob das eine Kampfpappetenz beweist oder nur

erkennen läßt, daß in diesem Fall der Artgenosse die Neugier stärker befriedigt als der Stern, bleibt genauer zu untersuchen.

4. Leerlaufhandlung

Für Kampfhandlungen im Leerlauf gibt es meines Wissens keine Belege, was von SEITZ (1949) für Fische bestätigt wird. Auch LORENZ (1963) Beispiele für Leerlaufhandlungen stammen alle aus anderen Funktionskreisen. MOYER (1969) weist jedoch darauf hin, daß ein kontinuierlicher Stau nicht notwendigerweise zu Leerlaufhandlungen führen muß: selbst bei stärkstem Hunger würde zum Beispiel Kauen nicht im Leerlauf auftreten. Außerdem kann eine vorhandene Angriffsbereitschaft beim Fehlen auslösender Reize auch durch andere, nicht aggressive Verhaltensweisen verringert werden. Nach HEILIGENBERGS (1965 a) Untersuchungen kommt bei *Pelmatochromis* dem Graben eine solche Bedeutung zu, nach RASA (1971) beim Korallenbarsch dem Scheuern.

Wie die Diskussion zeigt, sind die mit dem LORENZschen (1950) Instinktmmodell erklärten Erscheinungen von endogener Erregungsproduktion und Spontaneität, Appetenzverhalten, Schwellensenkung und Leerlaufhandlung in zahlreichen Untersuchungen bestätigt worden — mit Ausnahme der Leerlaufhandlung auch für aggressives Verhalten. Aber die Vereinigung dieser Erscheinungen in einem Konzept des Aggressionstriebes erscheint zu einfach, um die Vielfalt aggressiven Verhaltens zu erklären — zumal Aggressivität, wie auch andere Mechanismen, die funktionell das gleiche leisten, vermutlich in der Evolution mehrfach unabhängig entstanden und bei verschiedenen Arten auch verschieden konstruiert sind (WICKLER 1970, 1971, 1973; WICKLER u. SEIBT 1972). Selbst innerhalb einer Art werden — wie aus hirnpfysiologischen Untersuchungen hervorgeht — Auseinandersetzungen in verschiedenen Funktionskreisen (Revierteidigung, Kampf um Geschlechtspartner, Verteidigung von Jungen, Reaktion auf Schmerz u. a.) von verschiedenen chemischen Substanzen und Nervennetzen kontrolliert (MOYER 1971; vgl. S. 446).

B. Der funktionelle Gesichtspunkt

Die meisten Lebewesen begegnen in ihrer Umwelt immer wieder Rivalen, mit denen sie um Nahrung, Reviere, Geschlechtspartner u. a. kämpfen. Eine endogene Erregungsproduktion kann zweckmäßig sein, um die in solchen Kämpfen verringerte aggressive Bereitschaft schnell wieder herzustellen für den Fall, daß sie erneut gebraucht wird — etwa so wie die Erholung einer Nervenzelle nach der Reizung die Voraussetzung für die Verarbeitung eines neuen Signals schafft. Dabei ist nach LORENZ (1963) die Menge der endogenen „Produktion einer bestimmten Instinktbewegung stets annähernd auf den zu erwartenden Bedarf zugeschnitten“ (vgl. auch LEYHAUSEN 1965 a, b, 1967). Da der Bedarf von Tierart zu Tierart und innerhalb einer Art von Funktionskreis zu Funktionskreis verschieden sein kann, spielt möglicherweise die endogene Erregungsproduktion für andere Tierarten und in anderen Zusammenhängen eine größere Rolle als für die hier beschriebene territoriale Aggressivität von *E. maculatus*.

Vom funktionellen Gesichtspunkt erscheint es aber bei jeder Tierart fraglich, ob eine zu starke Abhängigkeit der Aggressivität von endogener Erregungsproduktion adaptiv ist (WICKLER 1970, 1971; HASSENSTEIN 1973). Das gilt insbesondere für einen über die kurzfristige Erholung hinausgehenden kontinuierlichen Aufstau, der das Tier schließlich ohne äußeren Anlaß zum Appetenzverhalten zwingt — zumal aggressive Auseinandersetzungen für Individuum und Art nicht nur Vor- sondern auch Nachteile haben (Zusammenfassung bei REYER 1974). Genauso wie die Erholung einer Nerven-

zelle zum Stillstand kommt, sollte auch die endogene Erholung der Aggressivität eine Grenze haben. Ablaufen sollten die aggressiven Verhaltensweisen nicht aufgrund ihrer Eigendynamik, sondern nur im Dienste von Verhaltensweisen, die für das Überleben des Individuums und der Art notwendig sind. Daher ist es sinnvoll, wenn die Bereitschaften zu solchen Verhaltensweisen selbst die Aggressivität steuern (vgl. S. 445 f.).

Es ist ferner sinnvoll, wenn bestimmte Außenfaktoren (Rivalen, Geschlechtspartner u. a.) direkt auf die Aggressivität einwirken (vgl. S. 446). Auf diese Weise können auch dann die funktionell notwendigen Objekte (Nahrung, Revier, Partner u. a.) erobert und verteidigt werden, wenn die entsprechenden Bereitschaften selbst noch nicht (z. B. Sexualität; vgl. S. 435) oder gerade nicht mehr (z. B. Hunger) vorhanden sind.

Wie sinnvoll eine differenzierte Reaktion auf Außenreize das Ausmaß der Aggressivität dem Bedarf anpassen kann, hat sich in dieser Arbeit für *E. maculatus* gezeigt:

Die Reaktion des ♂ auf den Anblick von Artgenossen sichert die Eroberung eines Reviers, was Voraussetzung für eine Verpaarung ist. Die geringere Angriffsrate gegen ♀♀ und die hemmende Wirkung der Balzverhaltensweisen ermöglichen die Paarbildung. Die in beiden Geschlechtern festgestellte besonders starke Steigerung der Aggressivität durch die Anwesenheit des Partners, verbunden mit der Hemmung, ihn anzugreifen, gewährleistet schließlich eine erfolgreiche Verteidigung von Revier und Brut.

LORENZ (1963) hat auf alle diese Möglichkeiten, Angriffe zu fördern und zu hemmen, schon hingewiesen. Der Unterschied zwischen unseren Aussagen liegt allein in der Beurteilung der endogenen Erregungsproduktion.

Die Triebhypothese betrachtet die endogene Erregungsproduktion als einen entscheidenden Antrieb für aggressives Verhalten und stützt diese Auffassung u. a. mit Befunden an *E. maculatus*. Dagegen sehe ich aufgrund meiner Ergebnisse keinen kausalen oder funktionellen Grund, für *E. maculatus* einen nennenswerten Zufluß aggressiver Triebenergie und damit einen Aggressionstrieb im eigentlichen Sinne anzunehmen. Die beschriebene differenzierte Reaktion der Aggressivität auf verschiedene Außenreize erscheint mir geeigneter, das normale Verhalten dieser Fische zu erklären.

Zusammenfassung

Die Zunahme aggressiver Handlungen zwischen ♂ und ♀ isolierter Paare von *E. maculatus* ist in der Literatur einerseits durch eine endogene Produktion aggressiver Triebenergie erklärt worden (Trieb-Hypothese); andererseits wurde vermutet, der Anblick des isomorphen Geschlechtspartners steigere die Aggressivität in gleicher Weise exogen wie der Anblick eines Rivalen (Außenreiz-Hypothese).

Zur Klärung zwischen diesen beiden Hypothesen wurden 48 Paare getrennt. Am Tag nach der Trennung wurden für jeden der nun isolierten Partner 30 min lang die Aktivität und anschließend ebenfalls 30 min lang die Aggressivität gegen ein Spiegelbild registriert. Danach konnten die Fische vier Tage alle 15 min für 15 sec in ein Nachbarabteil blicken. Dieses Abteil war in der Versuchsserie 1 leer, so daß die Fische vier Tage isoliert blieben. In der Serie 2 a befand sich der eigene Partner darin, in Serie 2 b ein andersgeschlechtlicher und in Serie 2 c ein gleichgeschlechtlicher Fremder. Nach 180 solchen Kurzdarbietungen wurden Aktivität und Aggressivität erneut registriert.

In keiner Serie wurden signifikante Veränderungen der Aktivität festgestellt. Dagegen wurde die Aggressivität in beiden Geschlechtern durch die

Isolation gesenkt und durch die Anwesenheit des Partners gesteigert. Die ♀♀ wurden durch den Anblick fremder Artgenossen nicht aggressiver; die ♂♂ wurden es, aber nicht so stark wie durch den Anblick des Partners. Die möglichen Ursachen werden diskutiert.

Weitere Versuche zeigten, daß verschiedene Hemm-Mechanismen den Ausbruch der Aggressivität gegen den eigenen Partner verhindern. Dazu gehören eine Beißhemmung der ♂♂ gegen balzende ♀♀ sowie eine geschlechter- und eine individuenspezifische Aggressionshemmung bei ♂♂ und ♀♀.

Wenn das Gleichgewicht von Aggressivität und Hemmung gestört wird, kann es zu Angriffen zwischen den Partnern kommen. Gesteigerte Aggressivität, vermindertes Erkennungsvermögen und unspezifische Störungen durch Schreck wurden als wesentliche Ursachen gefunden.

Die Ergebnisse und die anderer Autoren werden im Rahmen des LORENZschen Triebmodells diskutiert und führen zu dem Schluß, daß die Annahme einer endogenen Produktion aggressiver Triebenergie für *E. maculatus* weder kausal noch funktionell gestützt wird. Die in dieser Arbeit beschriebene differenzierte Reaktion der Aggressivität auf verschiedene Außenreize erscheint geeigneter, das normale Verhalten dieser Fische zu erklären.

Summary

Causes and Consequences of Aggressivity in *Etroplus maculatus* — A Contribution to the Drive Problem

In the literature the increase of aggressive acts between ♂♂ and ♀♀ of an isolated pair of *E. maculatus* has been explained in two ways: on the one hand as caused by an endogenous production of aggressive drive energy (drive hypothesis), on the other by assuming that the sight of the isomorphic sexual partner increases aggressivity exogenously in the same way as does the sight of a rival (external stimulus hypothesis).

In an attempt to verify one of these hypotheses 48 pairs were separated. One day after separation each of the partners was observed for 30 min to ascertain his activity, and subsequently for 30 min to test his aggressivity against his image in a mirror. For the following 4 days the fish were given view of the neighbouring compartment of the aquarium for 15 sec every 15 min. In experimental series 1 this compartment remained empty, so that the fish were in fact isolated for 4 days. In series 2 a the partner of the experimental fish was in the neighbouring compartment, in series 2 b it contained a strange fish of the opposite sex, in series 2 c a strange fish of the same sex. After 180 such short demonstrations activity and aggressivity were again registered.

No significant changes in activity were observed in any series. Aggressivity in both sexes was however lowered by isolation and increased by the presence of the partner. ♀♀ did not become more aggressive through the sight of strange conspecifics; ♂♂ did, but not so much as through the sight of the partner. The possible causes are discussed.

Further experiments show that various inhibiting mechanisms prevent an outbreak of aggressivity against the own partner. These include a biting inhibition of ♂♂ against courting ♀♀ and an inhibition of aggression specific to the other sex and to certain individuals in ♂♂ and ♀♀.

If the equilibrium between aggressivity and inhibition is disturbed attacks upon the partner may occur. Main causes of such a disturbance were found to be heightened aggressivity, lowered ability of recognition and unspecific disturbances through fright.

These results are discussed together with those of other authors in the light of LORENZ' drive model; it is concluded that the assumption of an endogenous production of aggressive drive energy is substantiated neither causally nor functionally. The differential reaction of aggressivity against different external stimuli described in this paper seems more useful in explaining the normal behaviour of these fish.

Literaturverzeichnis

- ALBRECHT, H. (1966): Zur Stammesgeschichte einiger Bewegungsweisen bei Fischen; untersucht am Verhalten von *Haplochromis* (Pisces, Cichlidae). Z. Tierpsychol. 23, 270—302 • APFELBACH, R. (1969): Vergleichend quantitative Untersuchungen des Fortpflanzungsverhaltens brutpflegemono- und -dimorpher Tilapien (Pisces, Cichlidae). Z. Tierpsychol. 26, 692—725 • v. D. ASSEM, J. (1967): Territory in the Three-spined Stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). Behaviour Suppl. 16 • AUTRUM, H., und D. v. HOLST (1968): Sozialer „Stress“ bei Tupaia (*Tupaia glis*) und seine Wirkung auf Wachstum, Körpergewicht und Fortpflanzung. Z. vergl. Physiol. 58, 347—355 • BAENNINGER, R. (1970): Visual reinforcement, habituation and prior social experience of Siamese Fighting Fish. J. Comp. Phys. Psychol. 71, 1—5 • BAERENDS, G. P. (1956): Aufbau tierischen Verhaltens. In: Handb. d. Zool. (KÜKENTHAL, Ed.) 8, 10, 1—32 • BAERENDS, G. P., und J. BAERENDS-VAN ROON (1950): An introduction to the study of the ethology of Cichlid fishes. Behaviour Suppl. 1, 1—243 • BAERENDS, G. P., R. BROUWER und H. Tj. WATERBOLK (1955): Ethological studies on *Lebistes reticulatus* (Peters). I. An analysis of the male courtship pattern. Behaviour 8, 249—334 • BAGGERMANN, B. (1968): Hormonal control of reproductive and parental behaviour in fishes. In: Perspectives in endocrinology. BARRINGTON, E., und C. B. JØRGENSEN. Academ. Press • BALTHAZART, J. (1973): Analyse factorielle du comportement agonistique chez *Tilapia macrochir* (Boulenger 1912). Behaviour 46, 37—72 • BARLOW, G. W. (1968): Effect of size of mate on courtship in a Cichlid fish, *Etoplus maculatus*. Commun. Behav. Biol. A, 2, 149—160 • BARLOW, G. W. (1969): A test of appeasement and arousal hypotheses of courtship behavior in a Cichlid fish, *Etoplus maculatus*. Z. Tierpsychol. 27, 779—806 • BAUM, G. (1959): *Etoplus maculatus*. DATZ 12, 167—170 • BEACH, F. (1948): Hormones and behaviour. New York (Cooper Square) • BECKER-CARUS, CH., CH. BUCHHOLTZ, A. ETIENNE, D. FRANCK, J. MEDIONI, H. SCHÖNE, P. SEVENSTER, R. A. STAMM und B. TSCHANZ (1972): Motivation, Handlungsbereitschaft, Trieb. Z. Tierpsychol. 30, 321—326 • BERKOWITZ, L. (1963): Aggression. A social psychological analysis. New York — London (McGraw-Hill) • BERKOWITZ, L. (1969): Roots of aggression. New York (Atherton) • BLURTON-JONES, N. G. (1968): Observations and experiments on causation of threat displays of the Great Tit (*Parus major*). Anim. Behav. Monogr. 1, 74—158 • CLAYTON, F. L., und R. A. HINDE (1968): The habituation and recovery of aggressive display in *Betta splendens*. Behaviour 30, 96—106 • CLEMENTE, C. D., und D. B. LINDSLEY (Hrsg.) (1967): Aggression and defence. Berkeley (Univers. Calif. Press) • COURCHESNE, E., und G. W. BARLOW (1971): Effect of isolation on components of aggressive and other behaviour in the Hermit Crab, *Pagurus samuelis*. Z. vergl. Physiol. 75, 32—48 • CREER, T. L. (1973): Hunger and thirst in shock-induced aggression. Behav. Biol. 8, 433—437 • DAVIDSON, J. M., und S. LEVINE (1972): Endocrine regulation of behaviour. Ann. Rev. Physiol. 34, 375—409 • EIBL-EIBESFELDT, I. (1967): Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung. München (Piper) • EIBL-EIBESFELDT, I. (1970): Liebe und Haß. München (Piper) • ELEFThERIOU, B. E., und J. P. SCOTT (1971): The physiology of aggression and defeat. New York — London (Plenum) • FANTINO, E., S. WEIGLE und D. LANCY (1972): Aggressive display in the Siamese Fighting Fish (*Betta splendens*). Learn. Motiv. 3, 457—469 • FRANCK, D., und U. GEISSLER (1973): Versuche zur Veränderung der sexuellen Handlungsbereitschaft nach kurzfristiger sozialer Isolation bei *Xiphophorus helleri*. Z. Tierpsychol. 33, 408—416 • FRANCK, D., und U. WILHELMI (1973): Veränderungen der aggressiven Handlungsbereitschaft männlicher Schwertträger, *Xiphophorus helleri*, nach sozialer Isolation (Fische, Poeciliidae). Experientia 29, 896—897 • FRICKE, H. W. (1973): Individual partner recognition in fish: field studies on *Amphiprion bicinctus*. Naturwissenschaften 60, 204—205 • GALLUP, G. G. Jr. (1968): Mirror image stimulation. Psychol. Bull. 70, 782—793 • GARATTINI, S., und E. B. SIGG (Hrsg.) (1969): Aggressive behaviour. Amsterdam (Excerpta Medica Found.) • HASENSTEIN, B. (1973): Verhaltensbiologie des Kindes. München (Piper) • HEDIGER, H. (1953): Über die Beziehungen zwischen tierlicher Flucht und Hypnose. Arch. Neerl. Zool. X, 51—64 • HEDIGER, H. (1959): Die Angst des Tieres. Universitas 14, 929—937 • HEILIGENBERG, W. (1964): Ein Versuch zur ganzheitsbezogenen Analyse des Instinktverhaltens eines Fisches (*Pelmatochromis subocellatus kiribensis* Boul., Cichlidae). Z. Tierpsychol. 21, 1—52 • HEILIGENBERG, W. (1965 a): A quantitative analysis of digging movements and their relationship to aggressive behaviour in Cichlids. Anim. Behav. 13, 163—170 • HEILIGENBERG, W. (1965 b): The suppression of behavioral activities by frightening stimuli. Z. vergl. Physiol. 50, 660—672 • HEILIGEN-

- BERG, W., und U. KRAMER (1972): Aggressiveness as a function of external stimulation. *J. Comp. Physiol.* 77, 332—340 • HEILIGENBERG, W., U. KRAMER und V. SCHULZ (1972): The angular orientation of the black eye-bar in *Haplochromis burtoni* (Cichlidae, Pisces) and its relevance to aggressivity. *Z. vergl. Physiol.* 76, 168—177 • HINDE, R. A. (1953): The conflict between drives in the courtship and copulation of the chaffinch. *Behaviour* 5, 1—31 • HINDE, R. A. (1956): Ethological models and the concept of "Drive". *Brit. J. Philos. Sci.* 6, 321—331 • HINDE, R. A. (1959): Unitary drives. *Anim. Behav.* 7, 130—141 • HINDE, R. A. (1970): Behavioural habituation. In: Short-term changes in neural activity and behaviour. HORN, G., und R. A. HINDE (Ed.). C. U. P. • HINDE, R. A. (1973): Das Verhalten der Tiere, 2 Bände. Frankfurt/M. (Suhrkamp) • v. HOLST, D. (1969): Sozialer Streß bei Tupajas. *Z. vergl. Physiol.* 63, 1—58 • v. HOLST, E. (1937): Vom Wesen der Ordnung im Zentralnervensystem. *Naturwissenschaften* 25, 625—641 • v. HOLST, E. (1939): Die relative Koordination als Phänomen und als Methode zentralnervöser Funktionsanalyse. *Ergebn. Physiol.* 42, 228—306 • HOLZAPFEL, M. (1940): Triebbedingte Ruhezustände als Ziel von Appetenzhandlungen. *Naturwissenschaften* 28, 273—280 • IMMELMANN, K. (1975): Wörterbuch der Verhaltensforschung. Zürich—München (Kindler) • JOHNSON, H. G., und H. V. S. PEEKE (1972): Patterns of intra- and interspecific aggression in Labyrinth Fish (Belontiidae). *Behav. Biol.* 7, 335—349 • JOHNSON, R. N., und L. D. (1973): Intra- and interspecific social and aggressive behaviour in the Siamese Fighting Fish, *Betta splendens*. *Anim. Behav.* 21, 665—672 • KRUIJT, J. (1964): Ontogeny of social behavior in Burmese Red Jungle Fowl (*Gallus gallus spadiceus*). *Behaviour Suppl.* 12 • KUTSCH, L. W., und D. OTTO (1972): Evidence for spontaneous song production independent of head ganglia in *Gryllus campestris* L. *J. Comp. Physiol.* 81, 115—119 • LAGERSPETZ, K. M. J. (1969): Aggression and aggressiveness in laboratory mice. In: GARRATTINI, S., und E. B. SIGG (Hrsg.): *Aggressive Behaviour*. Amsterdam • LAMPRECHT, J. (1972): Paarbruch bei Cichliden — Zur Spontaneität der Aggression. *Naturwissenschaften* 59, 275—276 • LAMPRECHT, J. (1973): Mechanismen des Paarzusammenhaltes beim Cichliden *Tilapia mariae* Boulenger 1899 (Cichlidae, Teleostei). *Z. Tierpsychol.* 32, 10—61 • LAUDIEN, H. (1965): Untersuchungen über das Kampfverhalten der Männchen von *Betta splendens* Regan (Anabantidae, Pisces). *Z. wiss. Zool.* 172, 133—178 • LEONG, C.-Y. (1969): The quantitative effect of releasers on the attack readiness of the fish *Haplochromis burtoni* (Cichlidae). *Z. vergl. Physiol.* 65, 29—50 • LEYHAUSEN, P. (1956): Verhaltensstudien an Katzen. *Z. Tierpsychol.*, Beiheft 2. Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg • LEYHAUSEN, P. (1965 a): Über die Funktion der relativen Stimmungshierarchie — dargestellt am Beispiel der phylogenetischen und ontogenetischen Entwicklung des Beutefangs von Raubtieren. *Z. Tierpsychol.* 22, 412—494 • LEYHAUSEN, P. (1965 b): Das Motivationsproblem in der Ethologie. In: *Handbuch der Psychologie*, II. Motivation. THOMAE, H. (Hrsg.). Göttingen (Hogrefe) • LEYHAUSEN, P. (1967): Zur Naturgeschichte der Angst. *Politische Psychol.* 6, 94—112 • LORENZ, K. (1935): Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. *J. Ornithol.* 83, 137—213, 289—413 • LORENZ, K. (1950): The comparative method in studying innate behaviour patterns. *Symp. Soc. Exp. Biol.* IV, 221—268 • LORENZ, K. (1963): Das sogenannte Böse — Zur Naturgeschichte der Aggression. Wien (Dr. G. Borotha-Schoeler) • MARLER, P. (1957): Studies of fighting in chaffinches. 4. Appetitive and consummatory act. *Brit. J. Anim. Behav.* 5, 29 • MARLER, P., und W. J. HAMILTON (1972): Tierisches Verhalten. München (BLV) • MEYER-HOLZAPFEL, M. (1955): Unsicherheit und Gefahr im Leben höherer Tiere. *Schweiz. Z. Psychol.* 14, 171—194 • MOYER, K. E. (1969): A physiological model of aggression: does it have different implications? *Proc. Houston Neurol. Symp. on "Neural Bases of violence and aggression"* • MOYER, K. E. (1971): A preliminary model of aggressive behaviour. In: *The physiology of aggression and defeat*. ELEFThERIOU, B. E., und J. P. SCOTT (Ed.). New York — London (Plenum) • MOYNIHAN, M. (1955): Types of hostile display. *Auk* 72, 247—259 • NEWEKLOWSKY, W. (1972): Untersuchungen über die biologische Bedeutung und die Motivation der Zirkelbewegung des Stars (*Sturnus v. vulgaris* L.). *Z. Tierpsychol.* 31, 474—502 • v. D. NIEUWENHUIZEN, A. (1971): Das Wunder im Wohnzimmer. *DATZ* 24, 146—149 • NOBLE, G. K. (1934): Sex recognition in the Sunfish, *Eupomotis gibbosus*. *Copeia* 1934, 151—155 • NOBLE, G. K., und B. CURTIS (1939): The social behaviour of the Jewel fish, *Hemichromis bimaculatus*, Gill. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 76, 1—46 • OEHLERT, B. (1958): Kampf und Paarbildung einiger Cichliden. *Z. Tierpsychol.* 15, 141—174 • OHM, D. (1964): Die Entwicklung des Kommentkampfverhaltens bei Jungcichliden. *Z. Tierpsychol.* 21, 308—325 • PEEKE, H. V. S., und S. C. (1970): Habituation of conspecific aggressive responses in the Siamese Fighting Fish (*Betta splendens*). *Behaviour* 36, 232—245 • PEEKE, H. V. S., M. J. HERZ und J. E. GALLAGHER (1971): Changes in the aggressive interaction in adjacently territorial Convict Cichlids (*Cichlasoma nigrofasciatum*): A study of habituation. *Behaviour* 40, 43—54 • PEEKE, H. V. S., E. J. WYERS und M. J. HERZ (1969): Waning of the aggressive response to male models in the Three-spined Stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.). *Anim. Behav.* 17, 224—228 • PRECHT, H. (1960): Triebbedingtes Verhalten bei Tieren. *Z. exp. angew. Psychol.* 7, 198—210 • PRECHT, H. (1973): Das Problem des „Aggressionstriebes“ aus der Sicht des Tierpsychologen. *Naturwiss. Rundsch.* 26, 375—381 • PRECHT, H., und G. FREYTAG (1958): Über Ermüdung

und Hemmung angeborener Verhaltensweisen bei Springspinnen (Salticidae). Zugleich ein Beitrag zum Triebproblem. *Behaviour* 13, 143—211 • PRECHTL, H. F. R. (1956): Neurophysiologische Mechanismen des formstarreren Verhaltens. *Behaviour* 9, 243—319 • RASA, O. A. E. (1969): The effect of pair isolation on reproductive success in *Etiloplus maculatus* (Cichlidae). *Z. Tierpsychol.* 26, 846—852 • RASA, O. A. E. (1971): Appetence for aggression in juvenile Damselfish. *Z. Tierpsychol.* Beiheft 7. Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg • REINBOOTH, R. (1956): Untersuchungen zur Maulbrutpflege von *Haplochromis multicolor* (Hilgendorf). *Zoolog. Jb. (Allgem. Zool.)* 66 • REYER, H.-U. (1974): Formen, Ursachen und biologische Bedeutung innerartlicher Aggression bei Tieren. In: Grzimeks Tierleben. Verhaltensforschung. IMMELMANN, K. (Ed.). München—Zürich (Kindler) • RÖHRS, W. H. (1972): Untersuchungen an *Xiphophorus helleri* (Pisces, Poeciliidae) über Veränderungen der sexuellen Handlungsbereitschaft nach sozialer Isolation. Unveröff. Diplomarbeit der Univ. Hamburg • SCHLEIDT, W. M. (1964): Über die Spontaneität von Erbkoordinationen. *Z. Tierpsychol.* 21, 235—256 • SCOTT, J. P. (1971): Theoretical issues concerning the origin and causes of fighting. In: The physiology of aggression and defeat. ELEFTHERIOU, B. E., und J. P. SCOTT (Ed.) • SCOTT, J. P., und E. FREDERICSON (1951): The causes of fighting in mice. *Physiol. Zool.* 24, 273—309 • SEITZ, A. (1940): Die Paarbildung bei einigen Cichliden. I. Die Paarbildung bei *Astotatilapia strigigena* Pfeffer. *Z. Tierpsychol.* 3/4, 40 ff. • SEITZ, A. (1949): Vergleichende Verhaltensstudien an Buntbarschen. *Z. Tierpsychol.* 6, 202—235 • SIMPSON, M. J. A. (1968): The display of the Siamese Fighting Fish, *Betta splendens*. *Anim. Behav. Monogr.* 1, 1—73 • TELLEGEN, A., und M. J. HORN (1972): Primary aggressive motivation in three inbred strains of mice. *J. Comp. Physiol.* 78, 297—305 • THOMSON, T. J. (1963): Visual reinforcement in the Siamese Fighting Fish. *Science* 141, 55—57 • THOMSON, T. J. (1964): Visual reinforcement in Fighting Cocks. *J. Exp. Anal. Behav.* 7, 45—49 • TINBERGEN, N. (1952): Instinktlehre. Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg • TURNBOUGH, P. D., und K. E. LLOYD (1973): Operant responding in Siamese Fighting Fish (*Betta splendens*) as a function of schedule of reinforcement and visual reinforcers. *J. Exp. Anal. Behav.* 20, 355—362 • VALZELLI, L. (1973): The "isolation syndrome" in mice. *Psychopharmacologia* 31, 305—320 • WARD, R. W. (1967): Ethology of Paradise Fish, *Macropodus opercularis*. I. Differences between domestic and wild fish. *Copeia* 1967, 809—813 • WICKLER, W. (1970): Soziales Verhalten als ökologische Anpassung. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 64, 291—304 • WICKLER, W. (1971): Die Biologie der Zehn Gebote. München (Piper) • WICKLER, W. (1973): Ethological Analysis of Convergent Adaptation. In: Comparative psychology at issue. TOBACH, E., H. E. ADLER und L. L. ADLER (Ed.). *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 233, 65—70 • WICKLER, W., und U. SEIBT (1972): Über den Zusammenhang des Paarsitzens mit anderen Verhaltensweisen bei *Hymenocera picta* Dana. Eine Erörterung des Bindungstriebes und der Konvergenz von Trieben. *Z. Tierpsychol.* 31, 163—170 • WIEPKEMA, P. R. (1961): An ethological analysis of the reproductive behaviour of the Bitterling (*Rhodeus amarus* Bloch). *Arch. Neerl. Zool.* XIV, 103—199 • WILHELMI, U. (1974): Über den Einfluß sozialer Isolation auf die Rangordnungskämpfe männlicher Schwertträger (*Xiphophorus helleri*). Diss. Univ. Hamburg • WILZ, K. J. (1972): Causal relationship between aggression and the sexual and nest behaviours in the Three-spined Stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Anim. Behav.* 20, 335—340 • WIRTZ, P. (1974): The influence of the sight of a conspecific on the growth of *Blennius pholis* (Pisces, Teleostei). *J. Comp. Physiol.* 91, 161—165 • WIRTZ, P., und J. DAVENPORT (in prep.): Changes in the oxygen consumption of *Blennius pholis* induced by mirror image. *J. Fish Biol.* • WORTON, R. J. (1970): Aggression in the early phases of the reproductive cycle of the male Three-spined Stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Anim. Behav.* 18, 740—746 • WYMAN, R. L., und J. A. WARD (1973): The development of behavior in the Cichlid fish, *Etiloplus maculatus* (Bloch). *Z. Tierpsychol.* 33, 461—491.

Anschrift des Verfassers: Dr. H.-U. REYER, Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, D-8131 Seewiesen.