

Variabilität sozialer Verhaltensweisen beim Guppy
(*Poecilia reticulata* PETERS)
(Pisces: Poeciliidae) *

von

Michael WERNER **)

(Institut für Biologie der Gesellschaft für Strahlen- und Umweltforschung, Neuherberg bei München)

Variability of social behaviour in the guppy (*Poecilia reticulata* PETERS)
(Pisces: Poeciliidae)

S y n o p s i s : Courtship and agonistic behaviour of male guppies (*Poecilia reticulata* PETERS) out of eleven different strains were compared quantitatively. For the most important behavioural traits statistical significant differences could be proved. The experiment was continued with three strains which displayed extreme high, low, and average courtship activity; the original findings were confirmed. Unexpectedly sexual behaviour was found to be dependent on the photoperiod, courtship activity decreasing during increasing duration of daylight.

Einleitung

In der Evolutionsbiologie spielen neben augenfälligen qualitativen Merkmalen, wie etwa der Ausbildung oder dem Fehlen eines Organs oder einer bestimmten Färbung auch quantitative Veränderungen des Phänotyps eine Rolle. So sieht etwa MATHER (1943) Art- und Rassenunterschiede ganz allgemein durch polygen gesteuerte quantitative Merkmale bestimmt. Oft ist es sicher Auffassungssache, wie weit man auch Veränderungen qualitativer Merkmale als Endergebnis vieler Mikromutationen betrachten will.

Neben quantitativen morphologischen Merkmalen, die leicht erfaßbar sind, bietet auch das Verhalten brauchbare Parameter; Dauer und Häufigkeit definierter, gleichbleibender Verhaltensweisen lassen sich gut zählen und messen. Dazu kommt, daß Merkmale des Verhaltens in einem viel stärkeren Ausmaß schwanken können als solche der Morphologie, ohne die Lebensfähigkeit ihrer Träger unmittelbar zu beeinträchtigen. Eine große Bandbreite quantitativer Werte kommt der Anwendung statistischer Verfahren entgegen.

*) Diese Arbeit ist ein Auszug aus einer Dissertation, die an der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Innsbruck eingereicht wurde.

***) Sonderdruckanforderungen bitte an Prof. Dr. J.H. Schröder, Institut für Biologie, Gesellschaft für Strahlen- und Umweltforschung, Ingolstädter Landstraße 1, D - 8042 Neuherberg bei München, BRD.

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich als phänotypische Bestandsaufnahme mit der Variabilität quantitativer ethologischer Merkmale des Guppys (*Poecilia reticulata* PETERS).

Material und Methoden

1. Charakterisierung der untersuchten Art:

Guppies sind in ihren Ansprüchen an Haltungsbedingungen und Fütterung sehr genügsam und können daher, bei relativ großer Nachkommenzahl und kurzer Generationenfolge, in großer Anzahl zu günstigen Kosten beschafft werden. Die hohe Umweltvarianz quantitativer ethologischer Merkmale kann besser als bei vielen anderen Wirbeltieren kontrolliert werden, da von diesem häufigen Liebhaberschiff Stämme mit hohem Inzuchtgrad zur Verfügung stehen, deren genetische Varianz nur noch gering ist. Der Stamm Zebrinus/Maculatus (Wild/Maculatus) zum Beispiel wird seit 1916, also seit bereits mindestens 200 Generationen, im Labor gehalten.

Der Guppy hat, wie alle lebendgebärenden Zahnkarpfen (Poeciliidae), eine innere Befruchtung; das Begattungsorgan ist die zu einem Gonopodium umgebildete Analflosse, die in Ruhelage parallel zur Körperlängsachse angelegt ist und zur Insemination vorwärtsseitwärts geschwenkt wird, um die mit Widerhaken bewehrte Spitze in die Genitalöffnung des Weibchens einzuführen. Die Weibchen können die Spermatozoen in den Falten des Ovidukts speichern (HILDEMANN und WAGNER, 1954); darum ist es nicht nötig, daß die Männchen häufig erfolgreich kopulieren und damit neue Spermatozoen übertragen. Die Weibchen verfügen nur in der jungfräulichen Phase und sonst in den ersten fünf Tagen nach dem Absetzen der Jungen über befruchtungsfähige Oocyten (TURNER, 1937). Nur in diesen rezeptiven Zeitabschnitten reagieren sie positiv auf die Balz der männlichen Tiere. Darum entsteht zwischen diesen eine starke Konkurrenz um die rezeptiven Weibchen, was zu einer deutlich entwickelten Balz geführt hat, die bei diesem tropischen Fisch unabhängig von Tages- und Jahreszeiten auftritt und so häufig ist, daß sie geradezu die Hauptbeschäftigung der Guppy-Männchen darstellt. Sie ist wissenschaftlich ausführlich untersucht worden (CLARK und ARONSON, 1951; KADOW, 1954; BAERENDS, BROUWER und WATERBOLK, 1955; LILEY, 1966).

In der vorliegenden Arbeit sollte durch eine vergleichende Untersuchung die Spannweite festgestellt werden, innerhalb derer das beobachtete Verhalten schwankt.

2. Vergleich der Balzaktivität verschiedener Guppy-Stämme:

Im ersten Versuch wurden Männchen von elf verschiedenen Stämmen beobachtet und miteinander verglichen, die jeweils durch die genetisch bedingte Körperfärbung und Flossenform charakterisiert sind. Neben autosomal vererbten Abwandlungen der Körper-Grundfärbung kommen beim Männchen zusätzliche Farbmuster als sekundäre Geschlechtsmerkmale vor, die gonosomal (X- oder Y-chromosomal) vererbt werden und bei Wildpopulationen einen ausgeprägten Farbpolymorphismus der Männchen bewirken (HASKINS, HASKINS, McLAUGHLIN und HEWITT, 1961; zur evolutiven Bedeutung dieses Polymorphismus siehe FARR, 1977).

Die Stämme, von denen Fische verwendet wurden, gehen aus Tabelle 1 hervor.

Die für das Beobachtungsprogramm vorgesehenen Fische wurden aus den Zuchtaquarien in 8-l-Vollglasbecken umgesetzt. Die Zeit ihres Aufenthaltes darin bis zur Beobachtung war verschieden lang, betrug jedoch in jedem Fall einige Tage, so daß die Fische vor Versuchsbeginn bereits einge-

Tab. 1: Verzeichnis der im ersten Versuch verwendeten Guppy-Stämme

Bezeichnung des Stammes/Abkürzung	Grundfärbung	geschlechtsgebundene Merkmale	Autosomale Faktoren	Gonosomale Männchen	Gonosomale Weibchen	Erstbeschreibung
Blau/Irideszens Bl/Ir	blau	Schwanzflosse und Schwanzstiel orange	$a^+ b^+ g^+ rr$	$X_O Y_{Ir}$	$X_O X_O$	DZWILLO 1959
Cream/Armatus Cr/Ar	cream (blond + gold)	verlängerte, weiß pigmentierte Schwanzflosse, roter Balken auf dem Schwanzstiel	$a^+ \underline{bb} \underline{gg} r^+$	$X_O Y_{Ar}$	$X_O X_O$	WINGE 1927
Bronze Ffm Fc/gg	gold	Fächercaudalis	$a^+ b^+ \underline{gg} r^+$	- ? -	- ? -	GELL- RICH, Pri- vatzucht
Flamingo/blond Flam/bb	blond	Schwanzflosse und Schwanzstiel rot	$a^+ \underline{bb} g^+ r^+$	$X_O Y_{Flam}$	$X_O X_O$	GOOD- RICH et al. 1944 (nur für blond)
Istanbul Ist	wild	Schwanzflosse pigmentiert (<u>Cp</u>), obere und untere Strahlen verlängert ("Doppelschwert", <u>Ds</u>)	$a^+ b^+ g^+ r^+$	$Y_O Y_{Ds}$ oder $X_{Cp} Y_{Ds}$ oder $X_O Y_{Cp+Ds}$	$X_O X_O$ oder $X_{Cp} X_O$ oder $X_{Cp} X_{Cp}$	DZWILLO 1959
Maculatus/gold Ma/gg	gold	schwarze Flecken auf Rückenflosse und Analflossenansatz	$a^+ b^+ \underline{gg} r^+$	$X_O Y_{Ma}$	$X_O X_O$	GOOD- RICH et al. 1944
Nigrocaudatus/Filigran Ni/Fil	wild	schwarzes Netzmuster oder Schwarzfärbung auf Schwanzflosse und Schwanzstiel	$a^+ b^+ g^+ r^+$	$X_O Y_{Fil}$	$X_O X_O$	DZWILLO 1959
Pauper Pa	wild	roter Fleck oben, leuchtend blauer Balken unten auf dem Schwanzstiel; schwarz-blauer Punkt	$a^+ b^+ g^+ r^+$	$X_O Y_{Pa}$	$X_O X_O$	WINGE 1927
Smaragd/Irideszens Sm/Ir	wild	wie Bl/Ir	$a^+ b^+ g^+ r^+$	$X_O Y_{Ir}$	$X_O X_O$	WINGE 1927
Schleier/wild Schl	wild	alle Flossen bei beiden Geschlechtern verlängert	$a^+ b^+ g^+ r^+$ Kal/· Sup/·*	keine Marker		SCHRÖ- DER 1969
Zebrinus/Maculatus Ze/Ma	wild	wie Ma/gg	$a^+ b^+ g^+ r^+$	$X_O Y_{Ma}$	$X_O X_O$	SCHMIDT 1920

* alle Kombinationen

wöhnt waren. Sie wurden vor dem Versuch jeweils mit Wildtyp-Weibchen vergesellschaftet, die den im Experiment verwendeten Tieren entsprachen, um homosexuelle Konditionierung zu vermeiden (KADOW, 1954). Die Aquarien wurden mit unbehandeltem Münchner Leitungswasser gefüllt (Härte 16° dH,

pH um 7,2); die Wassertemperatur betrug 24 - 25°C. Die Becken wurden nicht beheizt, sondern durch die gegebene Raumwärme temperiert. Sie wurden an die zentrale Belüftungsanlage angeschlossen; in Abständen von zwei bis drei Wochen wurden die Verschmutzungen vom Grund abgesaugt und der Wasserverlust ergänzt. Neugeborene Jungtiere wurden abgefischt. Die Fische wurden mit Tetramin Trockenfutter ernährt. Alle Aquarien wurden durch ca. 20 cm über dem Wasserspiegel angebrachte Leuchtstoffröhren in einem 12/12-Std-Tag-Nacht-Rhythmus beleuchtet. Die Untersuchungen wurden in 37,5-l-Vollglasaquarien durchgeführt, die mit einer Plexiglasscheibe längs unterteilt waren, um die Tiefe zu verringern, in der sich die Fische bewegen und hintereinander verstecken konnten. Die Seiten- und rückwärtigen Scheiben wurden mit dunklem Papier verklebt, um optische Einflüsse der Umgebung auf das Verhalten der Fische zu unterbinden. LAUDIEN, FISCHER und SCHUMANN (1980) ermittelten, daß die Balzaktivität männlicher Guppies im Bereich zwischen 25 und 30°C (bei Untersuchungen in Stufen von jeweils 5°C) annähernd gleich blieb, so daß hier keine genauere kontrollierte Regelung erforderlich war. Auch die Beobachtungsbecken wurden belüftet. Gefüttert wurde jeweils erst nach der täglichen Beobachtungsperiode. Bei den Beobachtungen wurde ein Abstand von einem Meter zur Frontscheibe des Aquariums eingehalten, um Einflüsse auf die untersuchten Tiere zu vermeiden. Jedes Tier wurde in fünf Sitzungen von je zehn Minuten Dauer beobachtet, die auf verschiedene Tageszeiten zwischen 10.00 und 16.00 h gleichmäßig verteilt waren, um mögliche Einflüsse von Tagesrhythmen auszuschließen. Diese Vorsichtsmaßnahme erwies sich aber als überflüssig und konnte bei späteren Versuchen fallengelassen werden.

Jedes Versuchsbecken war dauernd mit zwei nicht rezeptiven Weibchen des Wildtyps besetzt. Vergleichende Beobachtungen am Verhalten der Männchen gegenüber jungfräulichen Weibchen wären sicher interessant gewesen, weil in der Regel nur rezeptive Weibchen ein aktives Antwortverhalten auf die männliche Balz zeigen (KADOW, 1954; LILEY, 1966), waren aber nicht durchführbar, weil nicht genug rezeptive Weibchen zu beschaffen waren. Zu den beiden nicht rezeptiven Weibchen wurden jeweils zwei Männchen für die Untersuchungen eingesetzt. Nach FARR und HERRNKIND (1974) und FARR (1976) ist dies die kleinste Population in einem Becken dieser Größenordnung, bei der die Männchen ihre volle Balzaktivität zeigen. Die Männchen wurden so ausgesucht, daß sie annähernd gleich groß waren, um zu starke Dominanz eines von beiden auszuschließen (GORLICK, 1976). Außerdem gehörten sie jeweils zum gleichen Stamm, um eine Reaktion seitens der Weibchen im Sinne eines "rare male effect" (FARR, 1977) zu vermeiden. Vor Versuchsbeginn wurde allen beobachteten Tieren eine Eingewöhnungszeit von mindestens 24 Stunden gewährt. Während der einzelnen Beobachtungssitzungen wurden die auszuwertenden Verhaltensweisen mit einem Esterline-Angus-"Event-Recorder" protokolliert.

Folgende Handlungen wurden registriert:

a) Sigmoidstellung: Die eigentliche Balz des Guppys besteht in der Bewegungsweise, die BAERENDS et al. (1955) als "sigmoid display" bezeichnet haben. Sie stellt eine S-förmige Krümmung des Körpers dar; gleichzeitig zittert der Fisch krampfartig, ohne sich dabei entscheidend von der Stelle zu bewegen. Weitere Unterteilungen dieser Balzhandlungen, wie andere Autoren sie zum Teil vornehmen, blieben in dieser Untersuchung unberücksichtigt. Das "weak sigmoid" nach LILEY (1955), bei dem das Tier zwar die Biegung der Wirbelsäule zeigt, aber ruhig schwimmt, wurde als Intentionsbewegung gewertet und nicht registriert. Gemessen wurde die Anzahl der Phasen, in denen die Sigmoidstellung eingenommen wurde, pro zehn Minuten Beobachtungszeit und deren Gesamtdauer.

b) Gonopodialschwingen: Unter diesem Begriff wurde das Vorschwingen der zum Gonopodium umgebildeten Analflosse aus der Ruhestellung bis zu einem Winkel von mindestens 90° zur Körperlängsachse registriert.

c) Nippen ("nipping", "biting", "nudge", "butting") ist nach ROSEN und TUCKER (1961) eine bei den Poeciliiden weit verbreitete Verhaltensweise. Dabei berührt das Männchen die Genitalöffnung des Weibchens mit der Schnauzenspitze. Gewertet wurde jede Annäherung, die wie ein solches Nippen aussah, weil aus dem Beobachtungsabstand genauere Unterscheidungen, zum Beispiel danach, ob eine Berührung stattgefunden hatte, nicht möglich waren. Aus dem gleichen Grunde wurde auch darauf verzichtet, die in der Literatur als "Thrusts" oder "Gonopodial Thrusts" bezeichneten Kopulationsversuche

ohne vorhergehende Balz unter die beobachteten Verhaltensweisen aufzunehmen, da solche Vorstöße bei geringer Intensität und unter ungünstigem Blickwinkel dem "Nippen" sehr ähnlich sehen können. BAERENDS et al. (1955) haben das Nippen nur bei domestizierten Guppys festgestellt; nach meinen eigenen Beobachtungen kommt es aber auch bei Nachkommen von Wildfängen vor.

d) Aktive Aggression: Um einen möglichen Zusammenhang zwischen Aggressivität und Fortpflanzungserfolg gegebenenfalls berücksichtigen zu können, wie er von GANDOLFI (1971) und GORLICK (1976) angenommen wird, wurde das Aggressionsverhalten ebenfalls registriert. Während des gesamten Versuchsprogramms konnten keine echten Kämpfe beobachtet werden. Die gezählten Angriffe stellen daher gezieltes Anschwimmen des Kontrahenten dar, das von diesem mit Flucht beantwortet wird. Männliche Guppies greifen nur andere Männchen an, niemals aber Weibchen. Sowohl für Männchen wie für Weibchen untereinander ist ein ausgeprägtes agonistisches Verhalten bekannt (BROWNE und WARREN, 1982a und b).

e) Passive Aggression durch Männchen (durch andere Männchen erlittene Aggression): Diese Handlungen sind komplementär zu d);

f) passive Aggression durch Weibchen (vom beobachteten Männchen durch Weibchen erlittene Aggression).

Nach einer ersten Serie von Beobachtungen wurde die Zahl der weiterhin zu analysierenden Stämme auf drei eingeschränkt, darunter die beiden, die zu diesem Zeitpunkt die am weitesten auseinanderliegenden Ergebnisse erbracht hatten.

Ergebnisse

1. Vergleich der Balzaktivität und Aggressivität verschiedener Stämme:

Die Ergebnisse dieser Beobachtungsreihen sind in Tabelle 2 zusammengefaßt, für die ersten beiden Durchgänge mit $n = 30$ und für die von den Weibchen ausgehende Aggressivität mit $n = 15$ in der oberen Reihe, für die Gesamtdaten bei drei ausgesuchten Stämmen mit $n = 110$ bzw. 95 im unteren Teil. Die unterschiedliche Stichprobengröße kommt dadurch zustande, daß während des ersten Durchganges die weibliche Aggressivität nicht berücksichtigt worden war. Die Abbildungen 1 - 4 stellen die Ergebnisse bei den einzelnen Verhaltensweisen im Vergleich aller elf Stämme des ersten Versuchsteils dar.

Die auftretenden Unterschiede sind in absoluten Zahlen zum Teil sehr hoch, ihre Signifikanz ist aber durch die ebenfalls sehr hohen Varianzen eingeschränkt; die Standardabweichung erreichte zum Teil das Doppelte des Mittelwertes für die einzelnen beobachteten Verhaltensweisen. Die einzelnen Beobachtungsdaten wurden nach dem Mann-Whitney-U-Test miteinander verglichen und die Signifikanzen der Unterschiede nach der Methode von BONFERRONI und HOLM für multiple Vergleiche ermittelt (HOLM, 1979; MILLER, 1981). Die Ergebnisse dieser Berechnungen sind in den Tabellen 3 und 4 enthalten; Tabelle 5 zeigt die Anzahl von Verhaltensweisen, die sich in jeder Kombination als signifikant unterschiedlich erwiesen.

Damit sind signifikante Unterschiede für Balz- und Aggressionshandlungen verschiedener Guppy-Stämme gesichert. Um die Größe der Stichproben zu erhöhen, wurde der Versuch mit drei ausgewählten Zuchten fortgesetzt. Dafür wurden "Ist" mit dem niedrigsten Mittelwert der Sigmoidbalz, "Ze/Ma" mit der insgesamt höchsten Aktivität, sowie als Vertreter mittlerer Balzaktivität der Stamm "Ni/Fil" ausgewählt. Die Ergebnisse bestätigen im wesentlichen die Befunde aus dem ersten Versuchsdurchgang (Tabelle 2, un-

Tab. 2: Vergleich der sozialen Aktivität verschiedener Guppy-Stämme

Stamm	Sigmoidstellung Häufigkeit			Dauer			Gonopodial- schwinger			Nippen		
	\bar{x}	s_x	R	sec	s_x	R	\bar{x}	s_x	R	\bar{x}	s_x	R
Bl/Ir	0,83	1,56	9	1,47	2,71	9	1,23	2,28	9	0,63	1,22	7
Cr/Ar	1,03	2,47	8	1,90	4,28	8	1,80	2,38	5	0,93	1,08	3
Fc/gg	1,30	2,93	5	2,07	5,37	6	0,97	1,87	10	0,40	0,67	9,5
Flam/bb	0,00	—	11	0,00	—	11	1,57	1,94	6,5	0,40	1,19	9,5
Ist	0,67	2,34	10	1,02	3,55	10	0,93	1,60	11	0,30	0,65	11
Ma/gg	2,40	3,08	3	4,83	6,25	3	4,40	3,19	2	1,87	2,16	1
Ni/Fil	1,20	1,75	7	1,93	3,34	7	3,17	3,18	3,5	1,73	2,23	2
Pa	1,43	3,85	4	3,65	11,31	4	3,17	4,03	3,5	0,77	1,07	4
Sm/Ir	3,10	5,87	2	5,18	10,52	2	1,57	1,83	6,5	0,53	0,90	8
Schl	1,27	2,92	6	3,02	7,41	5	1,53	2,21	8	0,73	1,34	5
Zc/Ma	6,38	5,13	1	11,87	11,50	1	4,70	4,35	1	0,70	1,09	6
n = 30												
Ist	0,85	1,98	3	1,57	3,54	3	0,87	1,36	3	0,52	1,04	3
Ni/Fil	0,91	1,57	2	1,62	3,08	2	1,74	2,27	2	1,17	1,70	1
Zc/Ma	4,09	4,20	1	8,41	9,42	1	3,35	3,08	1	0,85	1,14	2
n = 110												
Stamm	Agression aktiv			Agression passiv*								
	\bar{x}	s_x	R	\bar{x}	s_x	R	\bar{x}	s_x	R			
Bl/Ir	0,00	—	10,5	0,00	—	10	0,07	0,26	6,5			
Cr/Ar	1,07	3,89	4	0,80	1,92	3	1,07	1,79	1			
Fc/gg	1,10	3,10	3	0,13	0,43	8	0,53	1,06	2			
Flam/bb	0,53	1,59	7	0,37	1,33	6	0,13	0,35	5			
Ist	0,13	0,43	9	0,00	—	10	0,00	—	9,5			
Ma/gg	0,63	1,59	5	0,27	0,74	7	0,40	1,30	4			
Ni/Fil	1,33	5,33	2	0,77	1,91	4	0,07	0,26	6,5			
Pa	0,33	0,92	8	0,87	2,40	2	0,00	—	9,5			
Sm/Ir	0,57	1,65	6	0,63	2,04	5	0,00	—	9,5			
Schl	3,37	5,49	1	2,40	5,14	1	0,47	1,06	3			
Zc/Ma	0,00	—	10,5	0,00	—	10	0,00	—	9,5			
n = 30										n = 15		
Ist	0,92	2,95	2	0,74	2,90	2	0,23	0,82	2			
Ni/Fil	1,79	4,00	1	1,35	2,68	1	0,34	0,82	1			
Zc/Ma	0,00	—	3	0,00	—	3	0,00	—	3			
n = 110										n = 95		

Die unteren drei Zeilen der Tabelle mit n = 110 bzw. 95 zeigen die Ergebnisse des verlängerten Versuchs.

s_x : Standardabweichung

\bar{x} : Mittelwert

R: Rangplatz

n: Anzahl der Tiere

*: Passive Agression durch ♀ war beim ersten Versuchsdurchgang nicht registriert worden, daher nur n = 15 bzw. 95

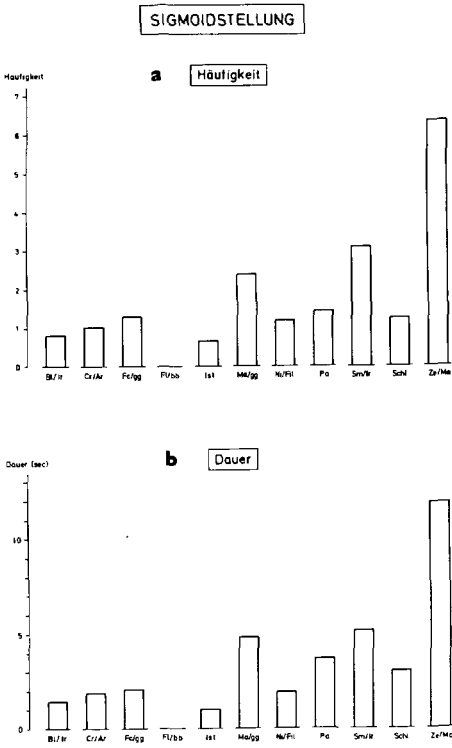


Abb. 1: Vergleich der Häufigkeit (a) und der Dauer (b) der Sigmoidstellung bei verschiedenen Guppystämmen pro 10 Min. Beobachtungsdauer

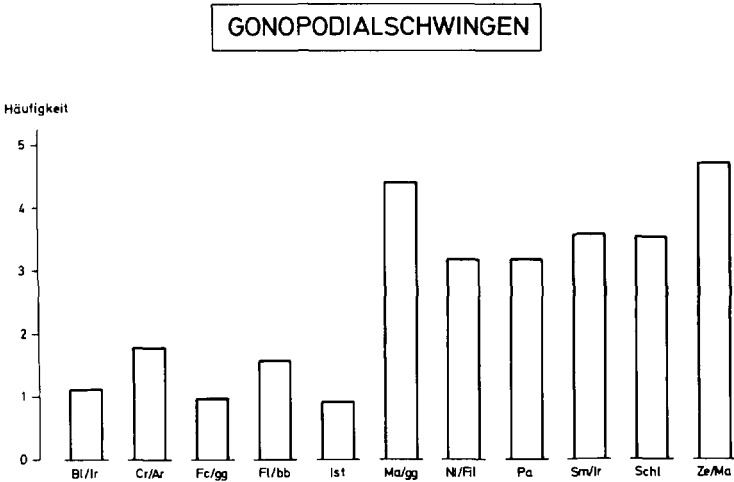


Abb. 2: Vergleich der Häufigkeit des Gonopodialschwingens bei verschiedenen Guppystämmen pro 10 Min. Beobachtungsdauer

NIPPEN

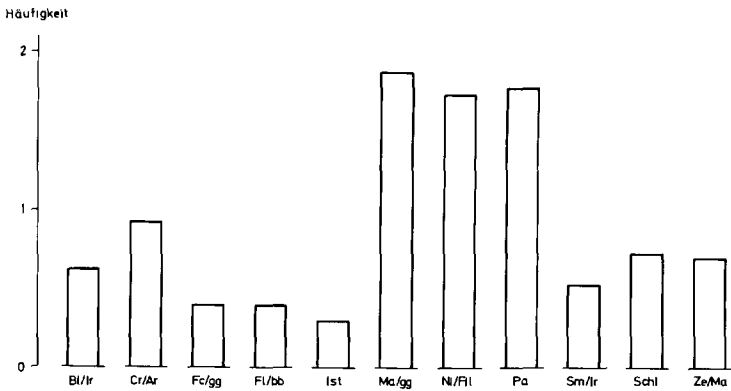


Abb. 3: Vergleich der Häufigkeit des "Nippens" bei verschiedenen Guppystämmen pro 10 Min. Beobachtungsdauer

AGONISTISCHES VERHALTEN

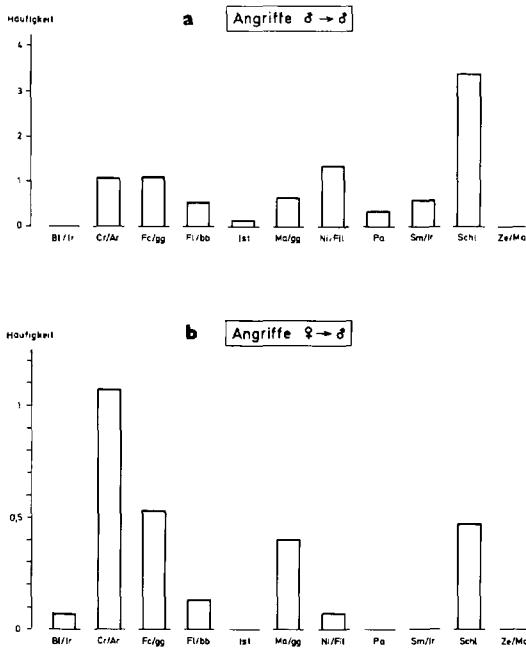


Abb. 4: Vergleich der Häufigkeit von Angriffen gegen ♂♂ durch ♂♂ (a) und gegen ♂♂ durch ♀♀ (b) bei verschiedenen Guppystämmen pro 10 Min. Beobachtungsdauer

Tab. 3: Signifikanzniveaus der Unterschiede von Häufigkeit und Dauer der Sigmoidstellung bei verschiedenen Guppy-Stämmen

Häufigkeit: rechte obere Hälfte, Dauer: linke untere Hälfte der Tabelle. Felder ohne Eintragung stehen für nicht signifikante Vergleiche

	Bl/Ir	Cr/Ar	Fc/gg	Flam/bb	Ist	Ma/gg	Ni/Fil	Pa	Sm/Ir	Schl	Ze/Ma
Bl/Ir		—	—	—	—	—	—	—	—	—	1 %
Cr/Ar	—		—	—	—	—	—	—	—	—	1 %
Fc/gg	—	—		—	—	—	—	—	—	—	1 %
Flam/bb	—	—	—		—	—	—	—	—	—	1 %
Ist	—	—	—	—		—	—	—	—	—	1 %
Ma/gg	—	—	—	—	—		—	—	—	—	1 %
Ni/Fil	—	—	—	—	—	—		—	—	—	1 %
Pa	—	—	—	—	—	—	—		—	—	1 %
Sm/Ir	—	—	—	—	—	—	—	—		—	1 %
Schl	—	—	—	—	—	—	—	—	—		1 %
Ze/Ma	1 %	1 %	1 %	1 %	1 %	1 %	1 %	1 %	1 %	1 %	

Tab. 4: Signifikanzniveaus der Unterschiede für Bonopodialschwinger (rechts oben) und Nippen (links unten) bei verschiedenen Guppy-Stämmen

	Bl/Ir	Cr/Ar	Fc/gg	Flam/bb	Ist	Ma/gg	Ni/Fil	Pa	Sm/Ir	Schl	Ze/Ma
Bl/Ir		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Cr/Ar	—		—	—	—	5 %	—	—	—	—	—
Fc/gg	—	—		—	—	—	—	5 %	—	—	1 %
Flam/bb	—	—	—		—	—	—	—	—	—	5 %
Ist	—	—	—	—		1 %	—	5 %	—	—	1 %
Ma/gg	—	—	5 %	—	—		—	—	—	—	—
Ni/Fil	—	—	5 %	1 %	—	—		—	—	—	—
Pa	—	—	—	—	—	—	—		—	—	—
Sm/Ir	—	—	—	—	—	—	—	—		—	5 %
Schl	—	—	—	—	—	—	—	—	—		1 %
Ze/Ma	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	

tere Reihe). Tabelle 6 faßt die vorgefundenen signifikanten Unterschiede der Vergleiche zwischen diesen drei Stämmen zusammen.

Für den Versuch mit 11 Stämmen wie für die verlängerte Periode mit drei Stämmen zeigte sich für das Balzverhalten die herausragende Stellung des Stammes Ze/Ma, der sich hinsichtlich des eigentlichen Balzverhaltens von sämtlichen anderen Stichproben signifikant unterschied. Selbst der nicht aktive Stamm Flam/bb hob sich wegen der hohen Varianzen in den übrigen Vergleichen nur noch gegen Ma/gg ab. Insgesamt entfallen auf Ze/Ma die meisten signifikanten Unterschiede gegenüber anderen Stämmen. Beim Aggressionsverhalten erreichte Schl die höchsten Werte, die sich in drei Vergleichen (gegen Bl/Ir und Ze/Ma mit $p < 0,01$ und gegen Ist mit $p < 0,05$) als signifikant erwiesen. Der besonders balzaktive Stamm Ze/Ma fiel in der Aggressivität jeweils auf einen der letzten Rangplätze. Es fällt auf, daß sich für passive, durch Weibchen erlittene Aggression keine signifikanten

Tab. 5: Anzahl signifikanter Unterschiede bei sozialen Verhaltensweisen zwischen den untersuchten Guppy-Stämmen, auf dem 5 %-Niveau (rechts oben) und auf dem 1 %-Niveau (links unten)

	Bl/Ir	Cr/Ar	Fc/gg	Flam/bb	Ist	Ma/gg	Ni/Fil	Pa	Sm/Ir	Schl	Ze/Ma
Bl/Ir		—	—	—	—	—	—	—	—	1	2
Cr/Ar	—		—	—	—	1	—	—	—	—	2
Fc/gg	—	—		—	—	1	1	1	—	—	3
Flam/bb	—	—	—		—	1	1	—	—	—	3
Ist	—	—	—	—		2	—	1	—	1	3
Ma/gg	—	—	—	1	1		—	—	—	—	2
Ni/Fil	—	—	—	—	—	—		—	—	—	2
Pa	—	—	—	—	—	—	—		—	—	2
Sm/Ir	—	—	—	—	—	—	—	—		—	3
Schl	1	—	—	—	—	—	—	—	—		4
Ze/Ma	2	2	3	2	3	1	2	2	2	4	

Tab. 6: Signifikante Vergleiche sozialer Verhaltensweisen im verlängerten Versuch (n = 110 bzw. 95) mit 3 ausgewählten Guppy-Stämmen (Ist, Ni/Fil, Ze/Ma)

Verhaltensmerkmal	verglichene Stämme	Signifikanzniveau
Sigmoidstellung	Ist — Ze/Ma	1 %
Häufigkeit	Ni/Fil — Ze/Ma	1 %
Sigmoidstellung	Ist — Ze/Ma	1 %
Dauer	Ni/Fil — Ze/Ma	1 %
Gonopodialschwinger	Ist — Ze/Ma	1 %
	Ist — Ni/Fil	1 %
	Ni/Fil — Ze/Ma	1 %
Nippen	Ist — Ni/Fil	1 %
	Ist — Ze/Ma	2 %
Aggression aktiv	Ist — Ni/Fil	5 %
	Ni/Fil — Ze — Ma	1 %
Aggression passiv durch Männchen	Ni/Fil — Ze/Ma	1 %

Unterschiede ergaben; insgesamt erscheinen durchschnittlich etwas niedrigere Werte als für aktive Aggressionsakte. Der Grund liegt wahrscheinlich darin, daß für den Beobachter ein aktiver Angriff in unsicher zu bewertenden Fällen deutlicher erkennbar ausfällt als eine schwache Fluchtreaktion.

Die Aggressivität der Weibchen war allgemein so gering, daß sich keine statistisch auswertbaren Daten ergaben.

2. Saisonale Einflüsse auf die Balzaktivität:

Die Versuche verteilten sich insgesamt über ungefähr ein halbes Jahr und wurden in dieser Zeit in sechs Abschnitten von maximal zwölf Tagen durchgeführt. Dabei ergab sich eine unerwartete Beobachtung außerhalb der eigentlichen Fragestellung: Vom Frühjahr zum Sommer sank die Balzaktivität der Tiere deutlich ab und stieg bei den Stämmen, die weiterhin beobachtet wurden, zum Herbst hin wieder an. Um diese Erscheinung genauer

zu untersuchen, wurde aus jeder Beobachtungsperiode ein Datum um die Mitte des Zeitraums als Stichtag bestimmt, auf den die Daten des gesamten Versuchsabschnittes bezogen wurden. Der niedrigste Meßwert war dem 12.7., und damit einem Datum 20 Tage nach der Sommersonnenwende zugeordnet. Es erscheint daher nicht nur sinnvoll, einen Zusammenhang zwischen der Balzaktivität und der Tageslichtdauer zu vermuten, sondern auch, die Wirkung der Tageslänge auf die Balzaktivität als um etwa zwanzig Tage phasenverschoben anzunehmen. Zur Ermittlung einer möglichen Korrelation wurde daher nicht die Tageslichtdauer des Beobachtungsdatums selbst angenommen, sondern die zwanzig Tage vorher aufgetretene Tageslichtdauer. Der Korrelationskoeffizient, der sich daraus ergab, mußte wegen der kleinen Stichprobenumfänge (5 Beobachtungsperioden) korrigiert werden (OLKIN und PRATT, 1958, angewandt nach SACHS, 1978). Für die Häufigkeit der Sigmoidstellung ergab sich ein Korrelationskoeffizient von $r^* = -0,74$ ($p < 0,05$), also eine sinkende Balzaktivität mit steigender Tageslänge, für die Dauer sogar von $r^* = -0,79$ ($p < 0,05$). Bei Ni/Fil betrug der Wert sogar $r^* = -0,94$ sowohl für die Häufigkeit als auch für die Dauer der Sigmoidstellung mit $p < 0,01$. Ein Vergleich der Diagramme 5a, b und c zeigt für Ist dagegen ein Maximum am 20.6. Hier beträgt r^* dementsprechend nur $-0,04$ für die Häufigkeit der Sigmoidstellung und ist damit nicht signifikant von 0 verschieden. Irgendeine signifikante Abhängigkeit von der astronomischen Tageslänge zeichnet sich für Ist also nicht ab, und auch die Tendenz ist so gering, daß sie auch zufällig sein kann. Ein Zwischengipfel um den 20.6. deutet sich zwar auch bei den anderen beiden Stämmen an, die über die gesamte Periode beobachtet wurden, läßt sich aber statistisch nicht sichern. Möglicherweise überlagern sich bei den untersuchten Zuchten zwei oder mehr unterschiedliche Einflüsse in verschiedener Weise; alle weitergehenden Vermutungen bleiben aber rein spekulativ, da der Befund nicht weiter untersucht werden konnte.

Diskussion

Zwischen den elf untersuchten Zuchtlinien ließen sich erhebliche quantitative Unterschiede der Balzaktivität nachweisen, die bei gleichen Haltungsbedingungen seit vielen Generationen nur genetisch zu erklären sind. Für das Beispiel Sigmoidstellung/Häufigkeit gilt in der hochaktiven Zeit mit geringer Tageslänge beim Vergleich zwischen den Stämmen Ze/Ma und Ist, die die Rangplätze 1 und 10 nach dem Verhältnis ihrer Balzaktivität einnahmen (Rang 11 fällt aus, da der Stamm Flam/bb überhaupt nicht balzte), der Faktor 9,5, d.h. der Stamm Ze/Ma zeigte die 9,5-fache Aktivität wie Ist. Bezogen auf die gesamte Versuchsdauer betrug dieses Verhältnis noch 1 : 4,8.

Schon in Wildpopulationen ist die Balzaktivität männlicher Guppys durchaus verschieden hoch. Hohe Balzaktivität erhöht einerseits die Aussicht auf eine erfolgreiche Kopulation und damit auch auf eine hohe Nachkommenzahl (FARR, 1980a), kann aber andererseits als betont auffällige Verhaltensweise vermehrt piscivore Freißfische anziehen und so evolutiv nachteilig sein (SEGHERS, 1973; FARR, 1975). Je nach den lokalen Bedingungen kann so das Verhältnis zwischen einem "werbenden" (und eher erfolgreichen) Balzverhalten und einer "Überrumpelung" durch "gonopodial thrusting" ohne vorhergehende Balz schon auf so engem Raum durchaus verschieden sein, wie es zwischen den Populationen der einzelnen kleinen Flüsse auf Trinidad der Fall ist (FARR, 1975). Dort erfolgt die Selektion durch den oviparen Zahnkarpfen *Rivulus bartii*, der junge und intensiv balzende männliche Guppys erbeutet. Dadurch wird auf weniger stark balzende Popu-

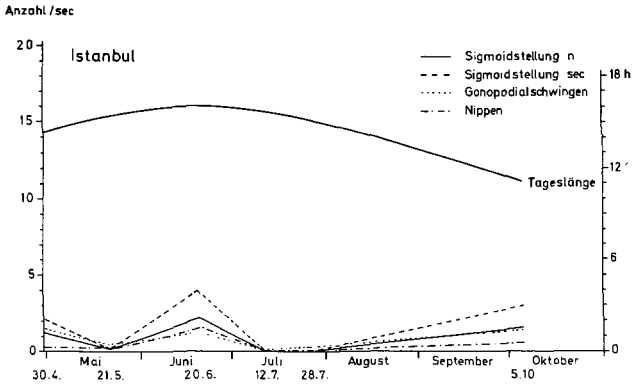


Abb. 6 a

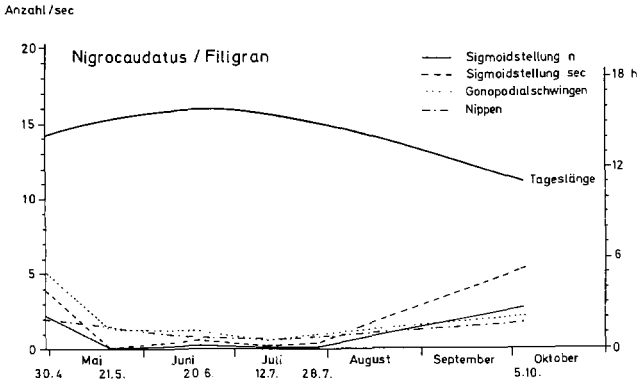


Abb. 6 b

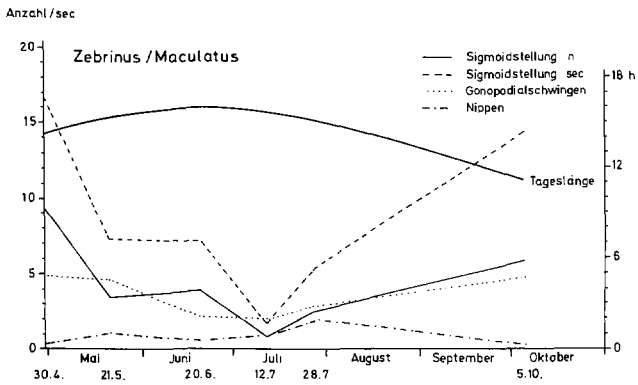


Abb. 5: Zeitlicher Verlauf der Balzaktivität in Abhängigkeit von der Tageslänge bei den Guppy-Stämmen Istanbul (a), Nigrocaudatus/Filigran (b) und Zebrinus/Maculatus (c)

lationen gezüchtet. In der Nachbarschaft, wo dieser Freißfeind fehlt, wird dagegen auf hohe Balzaktivität selektiert, weil stark balzende Männchen mehr Nachkommen hervorbringen als schwächer balzende Konkurrenten (FARR, 1980b). Daher konnten schon zu Beginn der Domestikation des Guppys ab 1861 (Erstimport nach Europa, nach JACOBS, 1969) Wildfänge aus verschiedenen Biotopen einen ausgeprägten Polymorphismus des Verhaltens einbringen. Bemerkenswert ist dabei, daß trotz eines auch in Sammelzuchten über längere Zeit wirksamen Inzuchtgrades eine starke Variabilität der Balzaktivität erhalten bleiben konnte. Bei allen Verhaltensbeobachtungen dieser Versuchsreihe ergaben sich Standardabweichungen, die in der Größenordnung des doppelten Mittelwertes der Stichproben lagen; dies galt sogar für den Stamm "Istanbul" und für den Vergleich bestrahlter und unbestrahlter Fische aus diesem Stamm (WERNER und SCHRÖDER, 1980; WERNER, 1984). Die unterschiedliche Aktivität fiel auch unmittelbar während der Beobachtungen ohne jede Auswertung auf. Wie WU und SCHRÖDER (1982) feststellten, ergab auch die Untersuchung von Isoenzymmustern einen höheren Heterozygotiegrad innerhalb bestimmter Guppy-Stämme, als nach deren langer Inzucht zu erwarten gewesen wäre. Die Erklärung dafür könnte die Inkompatibilität bestimmter Gametenkombinationen sein, die entweder die Befruchtung bestimmter Gameten verhindert oder zur Letalität der Zygoten bestimmter Genotypen führt.

FARR und HERRNKIND (1974) beobachteten bei Laborzuchten annähernd 7 Balzhandlungen in fünf Minuten, FARR (1975) bis zu 13 in fünf Minuten bei Wildpopulationen. Bei den von mir untersuchten Stämmen lag die Balzaktivität jedoch immer niedriger, besonders bei "Istanbul". Vermutlich beruht diese Verringerung der Balzaktivität auf dem hohen Alter der benutzten Laborstämme und dürfte damit auch eine Folge der Domestikation sein.

Das Gonopodialschwimmen, das BAERENDS et al. (1955) als Komfortbewegung deuten, tritt tatsächlich auch spontan außerhalb der Phasen auf, während derer der Fisch balzt, ohne daß ein Weibchen in der Nähe wäre und ohne erkennbare Orientierung zu einem möglichen Auslöser. Zum Teil sieht es schlicht so aus, als ob die umgebildete Anal-flosse manchmal noch die Bewegungen ihrer ursprünglichen Zweckbestimmung zeigt, also als Steuerorgan beim Schwimmen, die sich bei Wendungen, die größeren Bewegungsaufwand erfordern, noch gelegentlich ausdrückt. Eine gewisse Korrelation zwischen starker Aktivität in der Sigmoidbalz und häufigem Auftreten des Gonopodialschwimmens scheint zwar nach den Beobachtungsergebnissen vorzuliegen, ist aber offensichtlich nicht so zwingend, um eine sexuelle Motivation unbedingt nahezulegen. Ein Vorstrecken des Gonopodiums bei Kopulationsversuchen, das als Bewegungsablauf ebenso aussieht und darum unter demselben Begriff registriert wurde, ist natürlich als Teil des Sexualverhaltens anzusehen; beide Handlungen sind aber bei Beobachtungen allenfalls durch indirekte Rückschlüsse zu unterscheiden und konnten darum bei der Registrierung nicht getrennt werden. Wahrscheinlich äußern sich hier zwei verschiedenartige Motivationen in einer gleichen Bewegungskoordination.

Auch die Aktivität beim Nippen erscheint so unabhängig von der Sigmoid-Balztätigkeit, daß sie zumindest von einem anderen aktionsspezifischen Potential angetrieben sein dürfte und sich damit vermutlich auch unabhängig davon vererbt. Eindeutig ist in diesem Fall die Ausrichtung auf den weiblichen Genitalporus, und die Zuordnung zum sexuellen Funktionskreis liegt deshalb nahe; die Bedeutung dieses Verhaltens bleibt aber zweifelhaft. Vielleicht ist das Nippen beim domestizierten Guppy ein rudimentäres, zusammenhanglos erscheinendes Verhaltensmerkmal, das deshalb schwer erklärbar ist.

GANDOLFI (1971) und GORLICK (1976) sehen eine positive Korrelation zwischen hoher Aggressivität und Fortpflanzungserfolg beim Guppy, wie man sie eigentlich nur bei solchen Arten erwarten sollte, die sich entweder territorial verhalten oder eine wohldefinierte Rangordnung ausbilden. FARR (1980b) widerspricht daher dieser Ansicht unter Hinweis auf die Tatsache, daß aggressives Verhalten unter wilden Guppies fast nicht vorkommt und belegt seine Auffassung experimentell. Nach FARR wird die Zahl der Nachkommen überwiegend durch die Balzaktivität bestimmt. Der Zeitaufwand, der für aggressive Handlungen aufgewandt wird, steht damit nicht mehr für die Werbung um Geschlechtspartner zur Verfügung; außerdem verliert das in aggressive Auseinandersetzungen verwickelte Männchen womöglich den Kontakt zum Weibchen, das gerade angebalzt wurde und vielleicht kopulationsbereit war. Eine geringe Aggressionsbereitschaft ist daher ein typisches Fitness-Merkmal, also eine Eigenschaft, die der Übertragung eigener Gene in die nächste Generation dient.

Die Befunde meiner Untersuchungen bestätigen FARRs Auffassung, soweit es bei der sehr geringen Aggressivität der im Versuch verwendeten Fische feststellbar ist. Die besonders intensiv balzenden Fische des Stammes Ze/Ma zeigten während sämtlicher Beobachtungen überhaupt keine Angriffe gegen Artgenossen. Der Stamm Schl war dagegen unverhältnismäßig aggressiv; diese Fische sind diejenigen unter den beobachteten Tieren, die sich nicht selbst fortpflanzen können, sondern auf künstliche Befruchtung angewiesen sind. Die Flossenstrahlen, die beim Schl-Männchen das Gonopodium bilden, sind extrem verlängert, und deshalb ist das Begattungsorgan für eine Kopulation nicht einsetzbar. Innerhalb des Zuchtstammes Schl, der im Versuch verwendet wurde, kamen nur solche, nicht kopulationsfähige Männchen vor, so daß es in dieser Population keinen Selektionsdruck zugunsten höherer Balzaktivität und/oder geringerer Aggressivität geben konnte.

Wie schon im Abschnitt über die Ergebnisse erwähnt, erscheinen durchgehend die Werte für aktive Aggression höher als für die passive Aggression. Da beide Verhaltensweisen komplementär sind und bei denselben Individuen gewonnen wurden, muß dieses Phänomen ein Beobachtungsartefakt sein. Vermutlich ist die Intensität der Bewegungen beim Angriff etwas größer als bei der Flucht und daher auffälliger, zumal die aggressiven Handlungen der Fische allgemein nur schwach ausgeprägt waren.

Die Angriffe durch die Weibchen wurden registriert, um festzustellen, ob es Eigenschaften der Männchen sein könnten, wodurch diese Aggressionen der Weibchen herausfordern. Diese Angriffe waren aber so selten, daß sie keine Anhaltspunkte für Rückschlüsse boten.

Eine Abhängigkeit der Balzaktivität von der Tageslichtdauer war bei einem tropischen Fisch nicht zu erwarten und wirkte sich im Experiment anfangs als empfindliche Störung aus. Die Änderung ist gewaltig: Für Ze/Ma beträgt das Verhältnis des niedrigsten zum höchsten Mittelwert einer Beobachtungsperiode 1 : 11,6. Eine Erklärung nach dem hydraulischen Modell antriebspezifischer Energie nach LORENZ, die sich über einen verschieden langen Zeitraum verteilt, scheidet damit aus, weil die Unterschiede der Tageslänge auf der geographischen Breite von München nur ungefähr 1 : 2 betragen. Die Aktivität der Tiere dürfte nach dieser Erklärung höchstens halbiert werden. Es wäre auch daran zu denken, daß eine zu lange Tageslichtperiode durch die damit verbundene verkürzte Ruhephase die Fische organisch überfordern könnte, aber dann hätten auch die anderen Verhaltensweisen von diesem Effekt beeinflusst werden müssen, was nicht der Fall war. Vom Balzverhalten abgesehen, erschien die Aktivität der Tiere während der Sommermonate in keiner Weise beeinträchtigt. Die Daten für aggressives Verhalten streuen stark zwi-

schen den Beobachtungsperioden, aber ohne jeden erkennbaren Zusammenhang mit der Tageslänge.

Leider schränkte dieser Befund die Verwendbarkeit der gewonnenen Ergebnisse stark ein, da man die Absolutwerte nicht mit den zu anderer Zeit gewonnenen vergleichen kann.

FARR, der zur gleichen Zeit im selben Institut mit Fischen derselben Zuchten arbeitete, aber in einem fensterlosen Innenraum ausschließlich unter künstlicher Beleuchtung beobachtete, stellte keine vergleichbaren Erscheinungen fest (mündliche Mitteilung), was die Vermutung einer unmittelbaren Einwirkung der Tageslichtdauer zu bestätigen scheint.

Z u s a m m e n f a s s u n g : Die Balz und das agonistische Verhalten männlicher Guppys (*Poecilia reticulata* PETERS) von elf verschiedenen Stämmen wurde quantitativ verglichen. Dabei konnten für die wichtigsten Verhaltensweisen signifikante Unterschiede nachgewiesen werden. Mit drei ausgesuchten Stämmen, die extrem hohe, extrem niedrige und mittlere Balzaktivität zeigten, wurde der Versuch fortgesetzt; dabei bestätigten sich die ursprünglichen Befunde. Es ergab sich eine unerwartete Abhängigkeit der Balzaktivität von der Tageslichtdauer in dem Sinne, daß die Balzaktivität mit steigender Tageslänge abnahm.

Literatur

- BAERENDS, G.P., R. BROUWER and H.T.J. WATERBOLK (1955): Ethological studies on *Lebistes reticulatus*, an analysis of the male courtship pattern. — Behaviour, 8: 249 - 335.
- BROWNE, K. and E. WARREN (1982a): Agonistic behaviour of the Guppy (*Poecilia reticulata*). — Fourth Congress of European Ichthyologists, Abstract No. 39.
- (1982b): Social structure in the Guppy (*Poecilia reticulata*). — Ibidem, Abstract No. 40.
- CLARK, E. and L.R. ARONSON (1951): Sexual behaviour in the Guppy, *Lebistes reticulatus*. — Zoologica, 36: 49 - 66.
- DZWILLO, M. (1959): Genetische Untersuchungen an domestizierten Stämmen von *Lebistes reticulatus* (PETERS). — Mitt. Hamburg. Zool. Mus. u. Inst., 57: 143 - 186.
- FARR, J.A. and W.F. HERRNKIND (1974): A quantitative analysis of social interaction of the guppy (*Poecilia reticulata*) PETERS (Pisces: Poeciliidae) as a function of population density. — Anim. Behav., 22: 582 - 591.
- FARR, J.A. (1975): The role of predation in the evolution of social behavior of natural populations of the guppy. — Evolution, 29: 151 - 158.
- (1976): Social Facilitation of Male Sexual Behavior, intrasexual Competition, and Selection in the Guppy, *Poecilia reticulata* (Pisces, Poeciliidae). — Ibidem, 30: 707 - 717.
- (1977): Male rarity or novelty, female choice behavior, and sexual selection in the Guppy, *Poecilia reticulata*. — Ibidem, 31: 162 - 168.
- (1980a): The effects of sexual experience and female receptivity on courtship-rape decisions in male guppies, *Poecilia reticulata* (Pisces: Poeciliidae). — Anim. Behav., 28: 1195 - 1201.
- (1980b): Social Behavior Patterns as Determinants of Reproductive Success in the Guppy, *Poecilia reticulata* PETERS (Pisces, Poeciliidae). An experimental study of the effects of intermale competition, female choice, and sexual selection. — Behaviour, 74: 1 - 2, 38 - 91.
- GANDOLFI, G. (1971): Sexual selection in relation to the social status of males in *Poecilia reticulata*. — Boll. Zool., 38: 25 - 48.
- GOODRICH, H.B., N.D. JOSEPHSON, J.P. TRINKAUS and J.M. SLATE (1944): The cellular expression of two new genes in *Lebistes reticulatus*. — Genetics, 29: 584 - 592.
- GORLICK, D.L. (1976): Dominance hierarchies and factors influencing dominance in the guppy *Poecilia reticulata*. — Anim. Behav., 24: 336 - 346.
- HASKINS, C.P., E.F. HASKINS, J.J.A. McLAUGHLIN and R.E. HEWITT (1961): Polymorphism and population structure in *Lebistes reticulatus*, an ecological study. In: W.F. BLAIR: Vertebrate speciation. — Austin, p. 320 - 395.

- HILDEMANN, W.H. and E.D. WAGNER (1954): Intraspecific sperm competition in *Lebistes*. – Am. Nat., **88**: 87 - 91.
- HOLM, S. (1979): A simple sequentially rejective multiple test procedure. – Scand. Journ. Statistics, **6**: 65 - 70.
- JACOBS, K. (1969): Die lebendgebärenden Fische der Süßgewässer. – Zürich, p. 346 - 356.
- KADOW, P. (1954): An analysis of sexual behavior and reproductive physiology in the guppy, *Lebistes reticulatus*. – Ph. D. Thesis, New York Univ., 115 pp.
- LAUDIEN, H., W. FISCHER und W. SCHUMANN (1980): Zur Temperaturabhängigkeit der Balz männlicher Guppies *Poecilia reticulata* PETERS (Pisces, Cyprinidae). – Ztsch. Tierpsychologie, **52**: 1 - 18.
- LILEY, N.R. (1966): Ethological isolating mechanisms in four sympatric species of poeciliid fishes. – Behaviour Suppl., **13**: 1 - 197.
- MATHER, K. (1943): Polygenic inheritance and natural selection. – Biol. Revue, **18**: 32 - 64.
- MILLER, R.G. jr. (1981): Simultaneous Statistical Interference. – Second edition, New York, 299 pp.
- ROSEN, D.E. and A. TUCKER (1961): Evolution of secondary sexual characters and sexual behavior patterns in a family of viviparous fishes (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). – Copeia, **1961**: 201 - 212.
- OLKIN, I. and J.W. PRATT (1958): Unbiased estimation of certain correlation coefficients. – Ann. Math. statist., **29**: 201 - 211.
- SACHS, L. (1978): Angewandte Statistik, statistische Methoden und ihre Anwendung. – 5. Aufl., Berlin, Heidelberg, New York, 553 pp.
- SCHMIDT, J. (1920): Racial investigations IV; The genetic behaviour of a secondary sexual character. – C. r. Lab. Carlsberg, **14**(8): 1 - 12.
- SCHRÖDER, J.H. (1969): Die Vererbung von Beflossungsmerkmalen beim Berliner Guppy (*Lebistes reticulatus* PETERS). – Theor. Appl. Genetics, **39**: 73 - 78.
- SEGHERS, B.H. (1973): An analysis of geographic variation in the antipredator adaptations of the guppy *Poecilia reticulata*. – Ph. D. Thesis, Univ. British Columbia, 273 pp.
- TURNER, C.L. (1937): Reproductive cycles and superfetation in poeciliid fishes. – Biol. Bull., **72**: 145 - 164.
- WERNER, M. and J.H. SCHRÖDER (1980): Mutational Changes in the Courtship Activity of Male Guppies (*Poecilia reticulata*) after X-Irradiations. – Behavior Genetics, **10**: 427 - 430.
- WERNER, M. (1984): Zur Mutabilität quantitativer ethologischer und morphologischer Merkmale beim Guppy (*Poecilia reticulata* PETERS). – Diss. Univ. Innsbruck, 70 pp.
- WINGE, Ö. (1927): The location of eighteen genes in *Lebistes reticulatus*. – J. Genet., **18**: 1 - 43.
- WU CHINGJIANG and J.H. SCHRÖDER (1984): Monomorphic and polymorphic isozymes in laboratory strains of guppies (*Poecilia reticulata* PETERS). – Biol. Zbl., **103**: 61 - 67.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte des naturwissenschaftlichen-medizinischen Verein Innsbruck](#)

Jahr/Year: 1985

Band/Volume: [72](#)

Autor(en)/Author(s): Werner Michael

Artikel/Article: [Variabilität sozialer Verhaltensweisen beim Guppy \(*Poecilia reticulata* Peters\) \(Pisces: Poeciliidae\). 241-256](#)