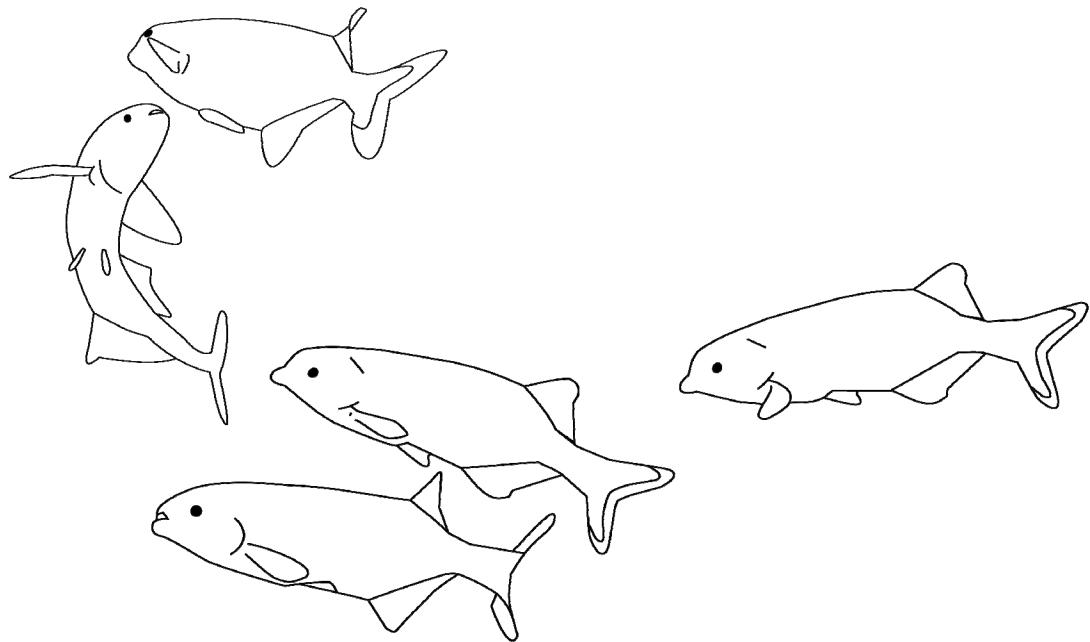


Allopatrische Differenzierung der Elektrokommunikation der Bulldog-Fische des südlichen Afrika (*Marcusenius-* *macrolepidotus*-Komplex, Mormyridae, Teleostei)

DISSERTATION ZUR ERLANGUNG DES DOKTORGRADES DER NATURWISSENSCHAFTEN
(DR. RER. NAT.) DER NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT III – BIOLOGIE UND
VORKLINISCHE MEDIZIN – DER UNIVERSITÄT REGENSBURG



vorgelegt von

Peter Machnik

aus Heroldsberg

2009

Promotionsgesuch eingereicht am 18.02.2009

Die Arbeit wurde angeleitet von Prof. Dr. Bernd Kramer

Prüfungsausschuss

Vorsitzende: Prof. Dr. Rosemarie Baumann

1. Prüfer: Prof. Dr. Bernd Kramer
2. Prüfer: Prof. Dr. Erhard Strohm
3. Prüfer: Prof. Dr. Jürgen Heinze

I. Einleitung	5
II. Ergebnisse	9
1. Elektrosensorische Partnerwahl beim Nilhecht <i>Marcusenius pongolensis</i> (Mormyridae, Teleostei): Weibchen bewerten die männliche Entladungspulsdauer als Index für Qualität	10
Zusammenfassung	10
Einleitung	11
Material und Methoden.....	13
Ergebnisse	21
Diskussion.....	28
2. Eingespielte männliche Entladungspulse wirken auf <i>Marcusenius-pongolensis</i>-Weibchen abhängig vom Verhaltenszustand des Männchens anziehend oder abstoßend.....	31
Zusammenfassung	31
Einleitung	32
Material und Methoden.....	33
Ergebnisse	33
Diskussion.....	37
3. Intra- versus intersexuelle Selektion der dimorphen elektrischen Organentladung des Bulldog-Fisches <i>Marcusenius altisambesi</i> (Mormyridae, Teleostei)	38
Zusammenfassung	38
Einleitung	39
Material und Methoden.....	42
Ergebnisse	52
Diskussion.....	64
Erklärung zur Urheberschaft	69
4. Elektrosensorische Partnerwahl beim Nilhecht <i>Marcusenius altisambesi</i> (Mormyridae, Teleostei): Kryptisches Werbesignal der Männchen in der Ruhephase	70
Zusammenfassung	70
Einleitung	71
Material und Methoden.....	72
Ergebnisse	79

Diskussion.....	85
III. Diskussion	88
Signalfunktion des Interpulsintervall-Musters bei der Beurteilung von Puls-	
dauerunterschieden	89
Allopatrische Differenzierung der Entladungspulsdauer	90
Allopatrische Differenzierung im Interpulsintervall-Muster	97
IV. Zusammenfassung.....	100
V. Ausblick	102
VI. Literaturverzeichnis	103
VII. Anhang.....	111

I. Einleitung

Die wichtigsten Anpassungen eines Organismus an seine Umwelt betreffen die Nahrungssuche, die Vermeidung von Räubern, die Parasitenabwehr und das Finden und Auswählen geeigneter Geschlechtspartner. Überleben und Fortpflanzung finden dabei aber nicht in einem sozialen Vakuum statt. Viele soziale Interaktionen zwischen Tieren basieren auf dem Austausch von Signalen. Kommunikationssignale stellen somit einen wichtigen Aspekt evolutionsrelevanter Prozesse dar (Kappeler, 2009). Eine Form der Kommunikation, die mit menschlichen Sinnen ohne technische Hilfsmittel nicht wahrnehmbar ist, ist die Kommunikation mit elektrischen Signalen. Afrikanische Mormyiformes und südamerikanische Gymnotiformes sind heute dafür bekannt, dass sie ein komplexes elektrisches System besitzen, das es ihnen erlaubt, elektrische Signale zu erzeugen und wahrzunehmen (reviews: Kramer, 1990, 1996; Moller, 1995; Bullock et al., 2005; Ladich et al., 2006). Dadurch sind sie in der Lage, neben passiver auch aktiver Elektroortung zu betreiben. Während bei der passiven Elektroortung externe elektrische Felder detektiert werden, beruht die aktive Elektroortung auf vom elektrischen Organ eines Fisches selbst aufgebauten elektrischen Feld, dessen Verformung von Elektrorezeptororganen wahrgenommen wird. Passive Elektroortung ermöglicht in der Natur die Wahrnehmung und das Aufspüren lebender Objekte, aktive Elektroortung darüber hinaus die Bestimmung von Größe, Form, Impedanzeigenschaften und Entfernung aller Objekte, die sich innerhalb des selbst erzeugten elektrischen Feldes befinden.

Lissmann und Machin entdeckten die aktive Elektroortung der Mormyiformes und erwogen die Möglichkeit, dass die erzeugten elektrischen Signale auch der innerartlichen Kommunikation dienen könnten (Lissmann 1958, 1963; Lissmann und Machin, 1958). Mittlerweile ist bekannt, dass Elektrokommunikation bei Nilhechten (Mormyridae, Teleostei) nicht nur innerartlich (reviews: Kramer, 1990, 1996; Moller, 1995; Ladich et al., 2006), sondern sogar über Artgrenzen hinweg stattfindet (Kramer, 1978; Scheffel und Kramer, 2000, 2006). Die Familie der Nilhechte umfasst 18 Gattungen mit annähernd 200 beschriebenen Arten und ist in Afrikas Binnengewässern endemisch (fishbase.org).

Nilhechte entladen in einzelnen, kurzen elektrischen Pulsen (bei vielen Arten < 1 ms) mit variablen Intervallzeiten. Die elektrische Kommunikation der Mormyriden umfasst also zwei Komponenten: die elektrische Organentladung und das

Interpulsintervall-(IDI, inter-discharge interval)-Muster, also die zwischen einzelnen Entladungen vergangene Zeit. Das Interpulsintervall-Muster ist sehr variabel und wechselt mit dem Verhaltenszustand des Senders. Obwohl es auch artspezifische Eigenheiten in den IDI-Mustern mancher Arten gibt (Kramer und Kuhn, 1994), kann dennoch über Artgrenzen hinweg eine auffällige Ähnlichkeit festgestellt werden. Mormyriden erzeugen in bestimmten Situationen des sichtbaren Verhaltens typische IDI-Muster (Kramer, 1990, 1996; Scheffel und Kramer, 2000, 2006; Werneyer und Kramer, 2002, 2005; Arnegard und Carlson, 2005; Ladich et al., 2006), so dass eine Verständigung über Artgrenzen hinweg möglich wird.

Die andere Komponente der elektrischen Kommunikation bei Mormyriden, der Entladungspuls, zeichnet sich durch eine hohe zeitliche Stabilität aus (Kramer und Westby, 1985; Bratton und Kramer, 1988; Crawford, 1991). Die Kurvenform der elektrischen Organentladung ist artspezifisch (Bennett, 1971; Hopkins, 1988, 1999; Kramer, 1996). Daher ermöglicht sie den Tieren die Arterkennung und eignet sich sehr gut für systematische Untersuchungen.

Manche nahverwandte Arten wie zum Beispiel *Pollimyrus marianne* und *P. castelnau* zeigen kaum morphologische Unterschiede, unterscheiden sich aber sehr in der Kurvenform der elektrischen Organentladung (Kramer et al., 2003). Unterschiede in der Kurvenform müssen aber nicht immer groß sein, sondern können auch gering ausfallen wie zum Beispiel innerhalb der Gattungen *Marcusenius* (Kramer et al., 2007) oder *Petrocephalus* (Kramer et al., 2000). In konditionierten Diskriminierungsversuchen konnte gezeigt werden, dass Mormyriden Unterschiede in der Kurvenform selbst im Mikrosekunden-Bereich wahrnehmen (Graff und Kramer, 1992; Paintner und Kramer, 2003).

Neben der Arterkennung erlauben Unterschiede innerhalb der artspezifischen Grenzen bei manchen Arten daher auch die Bestimmung individueller Eigenschaften des Senders und des Geschlechts. Solche individuellen Unterschiede zeigen sich zum Beispiel in der Entladungspulsdauer einiger südamerikanischer Gymnotiformes (Westby und Kirschbaum, 1982; McGregor und Westby, 1992) und afrikanischer Mormyiformes (Kramer und Westby, 1985; Bratton und Kramer, 1988). Die Entladungspulsdauer kann in der Evolution dabei unterschiedliche Ausprägungen erfahren haben. Ein Beispiel dafür sind die beiden in der vorliegenden Arbeit untersuchten allopatrischen Arten aus dem *Marcusenius-macrolepidotus*-Komplex, *Marcusenius altisambesi* und *M. pongolensis* (Mormyridae, Teleostei). Bei adulten

Marcusenius-pongolensis-Männchen nimmt die Dauer der elektrischen Organentladung signifikant linear mit der Standardlänge (SL; gemessen von der Spitze des oberen Teils des Mauls bis zum Mittelpunkt der Caudalflosse) zu, nicht aber bei den Weibchen. Die Unterschiede in der Pulsdauer stellen einen permanenten Geschlechtsunterschied dar.

Erwachsene *M.-altisambesi*-Männchen aus dem Oberen Sambesi und dem Kwando hingegen haben nur während der Fortpflanzungszeit im Freiland für kurze Zeit extrem verlängerte Entladungspulse (Kramer et al., 2007). Die Zunahme der Pulsdauer folgt hier einer steilen sigmoidalen Anstiegskurve. Wie bei *M. pongolensis* verlängern auch *M.-altisambesi*-Weibchen ihre Pulse nicht. Anders als bei *M. pongolensis* stellen die Unterschiede in der Pulsdauer also einen temporären Geschlechtdimorphismus dar. Außerhalb der Fortpflanzungsperiode gleicht die Pulsdauer von *M.-altisambesi*-Männchen derjenigen der Weibchen, so dass kein signifikanter Unterschied in der Entladungspulsdauer zwischen den Geschlechtern feststellbar ist.

Bei *M. pongolensis* sind sowohl aggressives Verhalten als auch Territorial- und Fortpflanzungsverhalten bereits erfolgreich untersucht worden (Werneyer und Kramer, 2002, 2005). Experimentelle Belege zeigen, dass intrasexuelle Selektion (männliche Konkurrenz) die Verlängerung der männlichen Pulsdauer in der Evolution begünstigt haben muss (Hanika und Kramer, 2005).

Über intersexuelle Einflüsse wie weibliche Partnerwahl war hingegen nichts bekannt. Der Nachweis einer durch die männliche Pulsdauer beeinflussten weiblichen Partnerwahl war bisher noch bei keinem schwachelektrischen Fisch erbracht worden. Die Weibchen bestimmter Gymnotiden unterscheiden zwar zwischen den elektrischen Organentladungen artegener Männchen und Weibchen (Kramer und Otto, 1988; Shumway und Zelick, 1988; Kramer, 1999), eine Bevorzugung der männlichen Entladungen wurde aber nicht beobachtet. Bei einem anderen, sexuell dimorphen Gymnotiden, bei dem sich die Geschlechter durch die Schwanzanatomie, die Größe sowie Eigenschaften der elektrischen Organentladung unterscheiden (Hopkins et al., 1990), zeigten Weibchen eine klare Präferenz für größere Männchen mit stärkeren und längeren elektrischen Entladungen (Curtis und Stoddard, 2003). Da die Weibchen aber die Wahl zwischen lebenden Männchen hatten, war nicht klar, welche männliche Eigenschaft von den Weibchen bevorzugt wird.

Bei *M. altisambesi* war bisher weder die inter- noch die intrasexuelle Rolle der männlichen Pulsverlängerung bekannt. Zudem war es bisher weder möglich, verlängerte Männchen-Entladungspulse im Labor zu messen, noch das Fortpflanzungsverhalten dieser Art zu dokumentieren. Während *Marcusenius pongolensis* immer wieder im Labor ablaichte, konnte dies bei *M. altisambesi* noch nicht erreicht werden. Bei anderen Populationen von *M. altisambesi* als der des Oberen Sambesi und der des Kwando konnte eine Verlängerung der männlichen Pulskurve bisher weder im Freiland noch im Labor beobachtet werden.

Auf Grund der deutlichen Unterschiede in der Ausprägung der männlichen Pulsdauer zwischen *Marcusenius pongolensis* und *M. altisambesi* untersuchte ich in der vorliegenden Arbeit die Aufgabe der männlichen Pulskurve im inter- und intrasexuellen Kontext bei *M. altisambesi* und im intersexuellen Kontext bei *M. pongolensis* in elektrischen Rückspielversuchen. Diese Studie ermöglicht erstmals den Vergleich von zwei nahverwandten Mormyriden bezüglich der Ausprägung eines Merkmals des elektrischen Kommunikationssignals, der Pulsdauer. Ein solcher Vergleich erlaubt, Unterschiede im (Kommunikations-)Verhalten der beiden Arten aufzudecken und zu beurteilen, ob diese bei ihrer Differenzierung beteiligt waren. Dadurch wird die vorliegende Arbeit Teil der taxonomischen Frage, ob die bis vor kurzem einer einzigen Art zugerechneten Bulldog-Formen des Oberen Sambesi und Südafrikas zurecht getrennt worden sind. Unterschiede könnten zudem Aufschluss über die Selektionsdrücke und Anpassungen geben, die zur Differenzierung von allopatrischen Populationen des *Marcusenius-macrolepidotus*-Komplexes geführt haben.

Für elektrische Rückspielversuche, in denen Eigenschaften eingespielter Pulskurvenformen von Mormyriden bewertet werden sollten, musste ein geeignetes IDI-Muster gefunden werden. Es gibt aber bisher kaum Studien, in denen untersucht wurde, wie bestimmte IDI-Muster auf Mormyriden wirken, welches Verhalten sie also auslösen (Ausnahme: Kramer, 1979), und ob sie eine Beurteilung der eingespielten Pulskurvenform überhaupt ermöglichen. In der vorliegenden Arbeit untersuchte ich daher auch, welche IDI-Muster bei *M.-pongolensis*-Weibchen Rückspielexperimente ermöglichen, fördern oder stören. Bei *M. altisambesi* untersuchte ich zudem die Wirkung eines von mir bei Männchen dieser Art entdeckten, für Mormyriden ungewöhnlich regelmäßigen IDI-Ruhemusters, indem ich Weibchen zwischen diesem und einem für Mormyriden typischen IDI-Ruhemuster wählen ließ.

II. Ergebnisse

Kapitel 1

Übersetzung des Artikels von Machnik und Kramer (2008) aus:
The Journal of Experimental Biology 211, 1969-1977

Elektrosensorische Partnerwahl beim Nilhecht *Marcusenius pongolensis* (Mormyridae, Teleostei): Weibchen bewerten die männliche Entladungspulsdauer als Index für Qualität

Zusammenfassung

Die Pulsdauer der elektrischen Organentladung adulter Männchen des südafrikanischen, schwachelektrischen Bulldog-Fisches, *Marcusenius pongolensis*, nimmt während des Lebens linear mit der Standardlänge zu. Während experimentelle Belege zeigen, dass intrasexuelle Selektion (männliche Konkurrenz) die Verlängerung der männlichen Pulsdauer in der Evolution begünstigt haben muss, ist nichts über intersexuelle Einflüsse wie weibliche Partnerwahl bekannt. 25 naturgetreu wiedergegebene männliche Pulskurven, die von 25 verschiedenen Männchen aufgezeichnet worden waren, variierten in der Pulsdauer von 320 µs (entspricht etwa der Dauer einer Weibchenentladung) bis 716 µs und dienten als Reizmuster. Sie lösten bei acht weiblichen Versuchstieren unterschiedlich starke Reaktionen wie Annäherung, Kopfstöße gegen den Reizdipol und Umkreisungen aus. Sieben der acht Versuchstiere zeigten während der Einzeleinspielungen eine signifikante Zunahme von Kopfstößen gegen den aktiven Dipol mit steigender Pulsdauer. Zehn weiblichen Versuchstieren wurde gleichzeitig die kürzeste Pulskurve zusammen mit einer längeren (424, 524, 628 und 716 µs) präsentiert. Die zusammengefassten Reaktionen der Versuchstiere fielen gegenüber der längeren Entladung eines jeden Pulspaars stärker aus. Die Differenz aus der Anzahl der Kopfstöße (Δ Kopfstöße), die während einer 60-s-Einspielung gegen die beiden Dipole auftraten, stieg signifikant mit der Differenz der Pulsdauer zwischen den eingespielten Entladungen (Δ Pulsdauer). Der Anstieg folgte einem signifikant linearen Trend ($P<0,0001$). Ähnliche Ergebnisse erhielt ich für Δ Aufenthaltszeit, Δ Umkreisungen mit Kopfstoß und Δ Umkreisungen ohne Kopfstoß. Diese Ergebnisse legen nahe, dass der Reproduktionserfolg eines Männchens durch eine längere, das heißt attraktivere elektrische Organentladung gesteigert wird. Sowohl intra- als auch

intersexuelle Selektion müssen demnach bei der Ausprägung der männlichen Entladungskurve eine Rolle gespielt haben.

Abkürzungsverzeichnis

DAM, Digital-zu-Analog-Konverter mit Mikroprozessor und Gedächtnisfunktion

IDI (inter-discharge interval), Inter-Puls-Zeitintervall

SL, Standardlänge

Einleitung

Schwachelektrische Fische erzeugen elektrische Organentladungen zur nächtlichen Elektroortung und Elektrokommunikation (Übersichten: Kramer, 1990, 1996; Moller, 1995; Bullock et al., 2005; Ladich et al., 2006). Bei Mormyriden zeichnet sich die elektrische Entladungskurve dabei durch eine hohe zeitliche Stabilität aus (Kramer und Westby, 1985; Bratton und Kramer, 1988; Crawford, 1991). Die Form der Entladungskurve ist artspezifisch (Hopkins, 1988, 1999; Kramer, 1996), weist aber in diesen artspezifischen Grenzen individuelle Unterschiede auf. Solche individuellen Unterschiede wurden zum Beispiel in der Pulsdauer von südamerikanischen Gymnotiformes (Westby und Kirschbaum, 1982; McGregor und Westby, 1992) und afrikanischen Mormyiformes (Kramer und Westby, 1985; Bratton und Kramer, 1988) gefunden. Dass Mormyriden selbst kleinste Unterschiede in der Entladungskurve wahrnehmen, konnte mit konditionierten Diskriminierungsversuchen gezeigt werden. Das elektrische Auflösungsvermögen für Unterschiede in der Pulskurve, wie sie zwischen Arten oder auch innerhalb einer Art auftreten, liegt im Bereich von Mikrosekunden. Ein derart feines, sensorisches Auflösungsvermögen ist, soweit bekannt, im Tierreich beispiellos (Graff und Kramer, 1992; Paintner und Kramer, 2003).

Bei männlichen südafrikanischen Bulldog-Fischen, *Marcusenius pongolensis*, nimmt die Dauer der elektrischen Organentladung mit der Standardlänge (SL; gemessen von der Spitze des oberen Teils des Mauls bis zum Mittelpunkt der Caudalflosse) zu, bei Weibchen aber ist sie unabhängig von dieser (Kramer et al., 2007). Eine Studie mit lebenden und in Rückspielversuchen simulierten Nachbarn zeigte, dass die männliche Pulskurve Herausforderern um Territorien und den Zugang zu Weibchen Stärke und Kampfkraft signalisiert und dass Männchen ihre Nachbarn („dear enemies“; Fisher, 1954) anhand ihrer Entladung individuell

erkannten und sie von fremden Eindringlingen unterschieden (Hanika und Kramer, 2005). Individuelle Diskriminierung anhand der elektrischen Organentladung konnte auch bei einem Gymnotiden nachgewiesen werden (McGregor und Westby, 1992). Im Gegensatz zu den Bulldog-Studien (vorliegende Studie eingeschlossen) konnte aber bei Gymnotiden kein klarer Gradient entlang des Kurvenformcharakters bezüglich Dominanz oder Fortpflanzungserfolg festgestellt werden. Für *M. pongolensis* hingegen konnte experimentell belegt werden, dass intrasexuelle Selektion wie männliche Auseinandersetzungen und Konkurrenz die Evolution der männlichen Pulskurve und Pulsdauer beeinflusst haben muss (Hanika und Kramer, 2005). Dies schließt aber keineswegs die Möglichkeit eines zusätzlichen intersexuellen Einflusses wie weibliches Partnerwahlverhalten aus.

Die Weibchen bestimmter Gymnotiden unterscheiden zwischen den elektrischen Organentladungen arteigener Männchen und Weibchen (Kramer und Otto, 1988; Shumway und Zelick, 1988; Kramer, 1999). Es konnte aber keine Bevorzugung der männlichen Entladungen beobachtet werden. Bei einem anderen, sexuell dimorphen Gymnotiden, bei dem sich die Geschlechter durch die Schwanzanatomie, die Größe und Eigenschaften der elektrischen Organentladung unterscheiden (Hopkins et al., 1990), zeigten Weibchen eine klare Präferenz für größere Männchen mit stärkeren und längeren elektrischen Entladungen (Curtis und Stoddard, 2003). Da die Weibchen aber die Wahl zwischen lebenden Männchen hatten, ist nicht klar, welche männliche Eigenschaft von den Weibchen bevorzugt wird.

Daher entwickelte ich ein Rückspielexperiment für Entladungskurven, mit dem ich untersuchen konnte, ob auch intersexuelle ebenso wie intrasexuelle Selektion Einfluss auf die Evolution der männlichen Bulldog-Pulskurve hatte. Ich untersuchte die Reaktionen von Weibchen auf eingespielte männliche Pulskurven, die eine große Bandbreite der natürlichen Pulsdauer dieser Art abdeckten, und wertete die Aufenthaltszeit am Reizgeber und weitere Verhaltensvariablen aus, die im Fortpflanzungsverhalten der Weibchen beobachtet worden sind.

M. pongolensis erschien für eine derartige Studie geeignet, da sowohl aggressives Verhalten als auch Territorial- und Fortpflanzungsverhalten bereits erfolgreich untersucht worden waren (Werneyer und Kramer, 2002, 2005) und weil die Art gut auf die in elektrischen Rückspielversuchen präsentierten Stimuli reagiert (Hanika und Kramer, 2005).

Material und Methoden

Tiere

Alle Versuchstiere, die in den Versuchen verwendet wurden, gehören nach aktueller Taxonomie der Art *Marcusenius pongolensis* (Fowler, 1934) an, einer kürzlich wiedererweckten Art, deren Synonymisierung mit *M. macrolepidotus* (traditionell als Bulldog-Fisch bezeichnet) als falsch erkannt wurde (Kramer et al., 2007). Sie entstammen entweder dem südafrikanischen Teil des Incomati-Fluss-Systems in der Provinz Mpumalanga, das schließlich in den Indischen Ozean entwässert, oder sind F1-Nachkommen dieser Fische, die im Labor aufgewachsen sind. Einzelne Fangorte innerhalb des Incomati-Fluss-Systems: zwei Versuchstiere (E1: SL 12,8 cm, E4: SL 18,2 cm) stammen aus dem Sabie River (Kruger National Park, Brücke in der Nähe des Lower Sabie Rest Camp, 25°07'14.5"S, 31°55'29.8"E, gefangen von F.H. van der Bank und B. Kramer, 29.-30. März 1996) und zwei (E2: SL 16,5 cm, E3: SL 14,1 cm) aus dem Crocodile River (Stentor Estates in der Nähe der Stadt Kaapmuiden, Provinz Mpumalanga, 25°30'35"S, 31°11'58"E, gefangen von F.H. van der Bank und J. Engelbrecht, 14. Februar 1997). Die beiden Fangorte liegen 84 km voneinander entfernt. Sieben Versuchsfische (E5-E11: SL 9,5-11,4 cm zum Zeitpunkt der Versuche) sind Nachzuchten von Tieren, die aus dem Crocodile River (Fangort oben angegeben) stammen.

Für die Einspielungen verwendete ich die Entladungskurven von 25 verschiedenen Wildfang-Männchen. Sieben Pulskurven von Männchen aus dem Sabie River (gefangen von P. Skelton und B. Kramer, 23.-25. September 1993) wurden im Feld in oder in der Nähe des Kruger National Parks [Sand River (Seitenarm des Sabie River) bei Londolozi (24°47'31"S, 31°31'32"E) aufgenommen: 1 Männchen; Sabie River oberhalb von Hazy View (25°02'S, 31°00'E): 5 Männchen; Sabie River direkt oberhalb von Hazy View (25°01'48"S, 31°01'21"E): 1 Männchen]. Die Aufnahmen der Entladungskurven der 18 Männchen aus dem Crocodile River (gefangen von F.H. van der Bank und J. Engelbrecht, 14. Februar 1997) erfolgten im Labor (in Regensburg). Die Tiere stammten von Stentor Estates in der Nähe der Stadt Kaapmuiden, Provinz Mpumalanga (25°30'35"S, 31°11'58"E). Die verwendeten Interpulsintervall-Muster (siehe Abb. 4) stammten ebenfalls von zwei der gefangenen Männchen aus dem Crocodile River (Werneyer und Kramer, 2002).

Tierhaltung

Die Tiere wurden zu zweit oder zu dritt in Aquarien unterschiedlicher Größe (360-760 l) bei Temperaturen zwischen 23 und 26°C und einer Leitfähigkeit von ca. 100 µS/cm bei einer Fotoperiode von 12h:12h hell:dunkel gehältert. Die Bedingungen im Versuchsbecken (Maße: 250 x 50 x 50 cm, Füllhöhe: 40 cm) waren ähnlich, wurden aber in engeren Grenzen gehalten (24,4±0,2°C, 100±3 µS/cm). Die Fische wurden fünf- bis siebenmal pro Woche mit frisch aufgetauten Larven von *Chironomus* sp. nach Abschluss der Versuche (falls im Versuch) gefüttert.

Aufnahme und Analyse von elektrischen Organentladungen

Für die Aufnahme der Entladungspulse bei 25°C und 100 µS/cm Leitfähigkeit befand sich der Fisch in einer Linie zwischen einem Paar Kohleelektroden mit niedriger Impedanz. Das Elektrodenpaar war im Labor über einen differentiellen Vorverstärker (1-100 000 Hz; hergestellt in der Elektronikwerkstatt der biologischen Fakultät der Universität Regensburg) mit einem digitalen Oszilloskop (TDS 420, Tektronix Holland, NV, Heerenveen, The Netherlands; 150 MHz Bandbreite, 1 MΩ Eingangswiderstand, 250 kHz Abtastrate, 11 bit Vertikalauflösung, 2500 Punkte pro Zeitablenkung) verbunden. Die Aufnahmebedingungen im Feld waren ähnlich (Kramer, 1997a, 1997b).

Alle Entladungspulse waren biphasische, kurze Pulse mit einer positiven Phase, der eine negative folgte. Derartige Pulse sind typisch für die Gattung *Marcusenius*, und sie werden detaillierter bei Kramer et al. 2007 beschrieben. Ich verwendete mit dem Software-Paket FAMOS (imc, Berlin) erzeugte Programme zur Bestimmung der Pulsdauer. Das Schwellenkriterium legte ich dabei bei ±5% der positiven Spitzenamplitude P des Entladungspulses fest. Dies war auf Grund des asymptotischen Beginns und Endes der Entladungspulse von *M. pongolensis* nötig (Abb. 1). Ein Entladungspuls begann, wenn die ansteigende Flanke der kopfpositiven ersten Phase P die +5%-Schwelle der jeweiligen Spitzenamplitude P erreichte, und endete, sobald die steigende Flanke der negativen Phase N die -5%-Schwelle der Spitzenamplitude P kreuzte. Ein von FAMOS bereitgestelltes Fourier-Transformationsprogramm lieferte mir zudem Amplitudenspektren der einzelnen Pulse (im Zeitfenster zentriert der Grundlinie, 2^{13} Datenpunkte, 50 kHz Abtastrate, 0,2 Hz Frequenzauflösung).

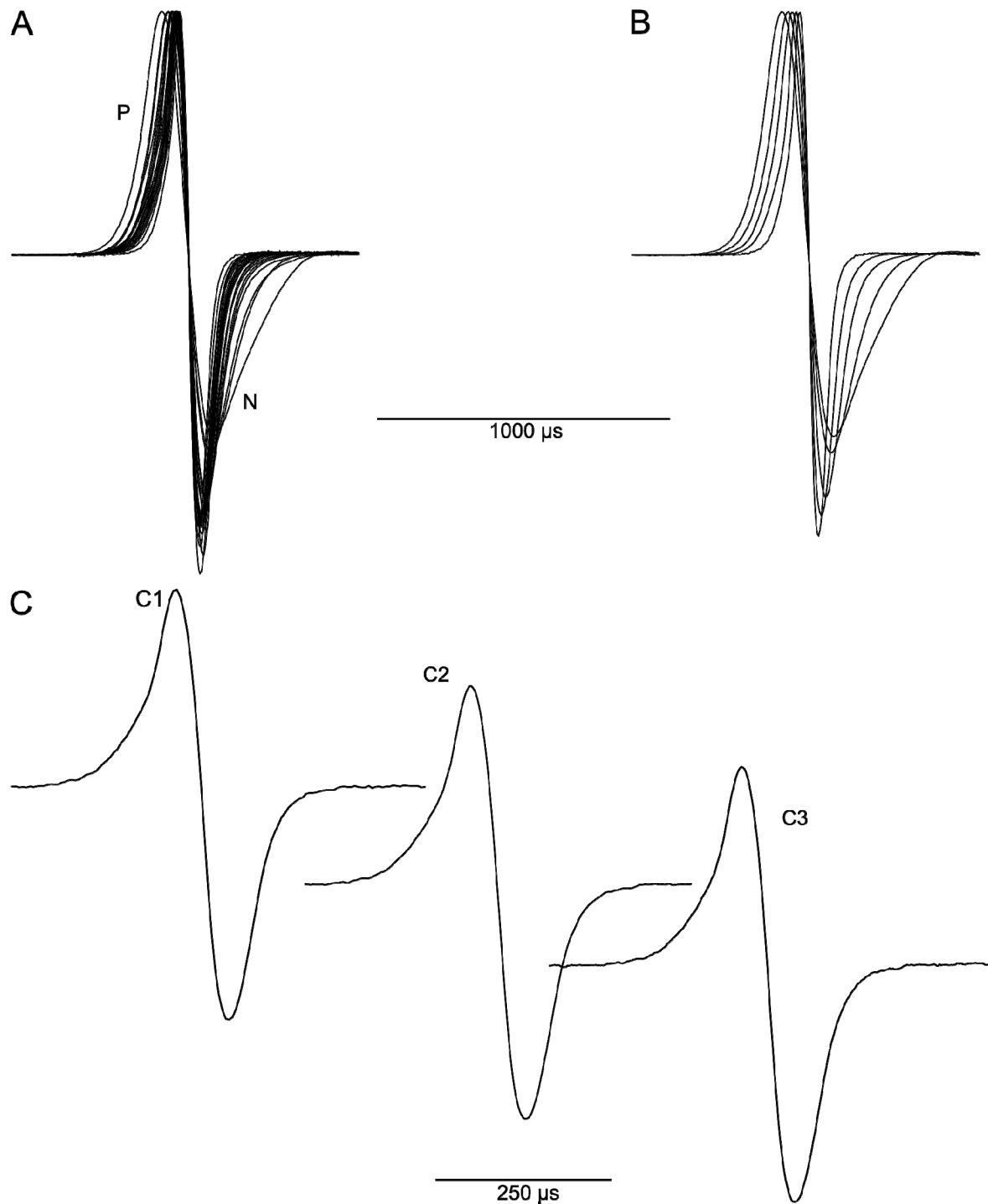


Abb. 1. **A** Die für die Einzeleinspielungen verwendeten 25 Pulskurven von 25 verschiedenen männlichen *M. pongolensis*, zentriert auf den Nulldurchgang der Hauptflanke, übereinander gelagert und auf eine Spitzenamplitude P von 1 V normiert. P, kopf-positive erste Phase des Entladungspulses; N, kopf-negative zweite Phase. **B** Dasselbe wie **A**, aber für die fünf Entladungspulse, die in den Doppel-einspielungen verwendet wurden. **C** Vergleich der Rückspiel-Vorlage mit der Pulsdauer von 320 μ s mit dem effektiven Rückspiel-Output. **C1**, Vom Fisch generierte und direkt von diesem abgeleiteter Entladungspuls. **C2**, Dasselbe wie C1, aber aus dem DAM-Output abgeleitet. **C3**, Dasselbe wie C1, aber aus dem Versuchsbecken abgeleitet.

Die 25 Pulskurven stammten von 25 verschiedenen Männchen. Sie unterschieden sich in der Pulsdauer und bewegten sich zwischen 320 μ s, einer Pulsdauer, die in

der Nähe einer durchschnittlichen Weibchenentladung liegt, und 716 µs, einer Pulsdauer, wie sie nur bei Männchen gefunden wird (Abb. 1A) [und Abb. 15 (Kramer et al., 2007)]. Beginnend mit der Geschlechtsreife wird die männliche, nicht aber die weibliche Pulskurve immer länger, so dass eine signifikante Korrelation mit der SL besteht [siehe Abb. 15 (Kramer et al., 2007)]. Die im Feld gemessene Pulsdauer von 20 Weibchen (Größenspanne: 9,1-20 cm SL), die ebenfalls an den oben genannten Plätzen des Incomati-Systems gefangen wurden, lag bei $318 \pm 5,56$ µs (MW±SF); der niedrigste und der höchste Wert lagen bei 277,6 µs und bei 359,1 µs. Für die Einzeleinspielungen verwendete ich alle 25 Entladungskurven zur Reizung eines jeden Versuchstieres. Während der Doppelreizversuche verwendete ich fünf Entladungspulse, die bezüglich der Pulsdauer etwa in gleichmäßigen Schritten zunahmen (320, 424, 524, 628, 716 µs; Abb. 1B).

Einspielung von elektrischen Entladungskurven

Amplitudennormierte Entladungskurven wurden unter Verwendung eines FAMOS-Programms auf 500 kHz neu abgetastet und auf eine vertikale Auflösung von 8 bit gebracht, um die gerätetechnischen Anforderungen des DAMs zu erfüllen. Über den Computer wurden die Dateien an einen oder beide DAMs (zwei im Falle der Doppelreizversuche) übertragen, so dass ein analoges Output-Signal an die Dipole geschickt werden konnte (Abb. 1C). Der DAM ist ein in der Elektronikwerkstatt der Universität Regensburg hergestellter, über einen Mikroprozessor gesteuerter D/A Wandler mit Gedächtnisfunktion (Kramer und Weymann, 1987). Das bipolare Output-Signal wurde über diesen direkt an die Dipole geschickt.

Wenn ein einzelner Dipol verwendet wurde, betrug der Abstand zur tönernen Wohnröhre des Fisches 50 cm; im Doppelreizversuch betrug die Entfernung der Reizgeber 30 cm zur Wohnröhre in der Mitte (Abb. 2). Die Reizamplitude wurde durch die mittlere Amplitude bestimmt, die sechs männliche Fische erzeugten. Die Feldstärke des eingespielten Reizes betrug innerhalb der Wohnröhre des Versuchsfisches (Abb. 2) $300 \mu\text{V}_{\text{p-p}} \text{ cm}^{-1}$ bei einem Abstand von 30 cm von beiden Dipolen im Doppelreizversuch und $110 \mu\text{V}_{\text{p-p}} \text{ cm}^{-1}$ bei einem Abstand von 50 cm bei den Einzeleinspielungen. Befand sich das Versuchstier während der Doppelreizversuche auf der Höhe eines der beiden Dipole, so betrug die subjektive Reizfeldstärke des anderen Dipols $50 \mu\text{V}_{\text{p-p}} \text{ cm}^{-1}$ (60 cm Abstand). Die horizontale Feldstärke wurde mit einem vertikal angebrachten 1-cm-Messdipol aus

Glaskohlenstoff-Elektroden gemessen (Sigradur G, HTW GmbH, 86672 Thierhaupten, Deutschland; Durchmesser der Elektroden-Stäbchen, 1 mm; Länge, 6 cm; isoliert bis auf die untersten 3 mm; Abstand der Stäbchen von der Mitte zur Mitte, 1 cm). Der Messdipol wurde so auf der Stelle gedreht, dass sich die maximale Feldstärke ergab. Die reizgebenden Dipole bestanden aus einem Paar vertikal orientierter Graphitstäbe, die horizontal aus einem Röhrchen aus Plexiglas herausragten. Die Dipole wurden mit Saugnäpfen am Aquarienboden befestigt (Abb. 2). Die Graphitstäbe, die einen Durchmesser von 5 mm und eine Höhe von 10 mm hatten, waren 3 cm voneinander entfernt. Sie erzeugten das elektrische Reizfeld.

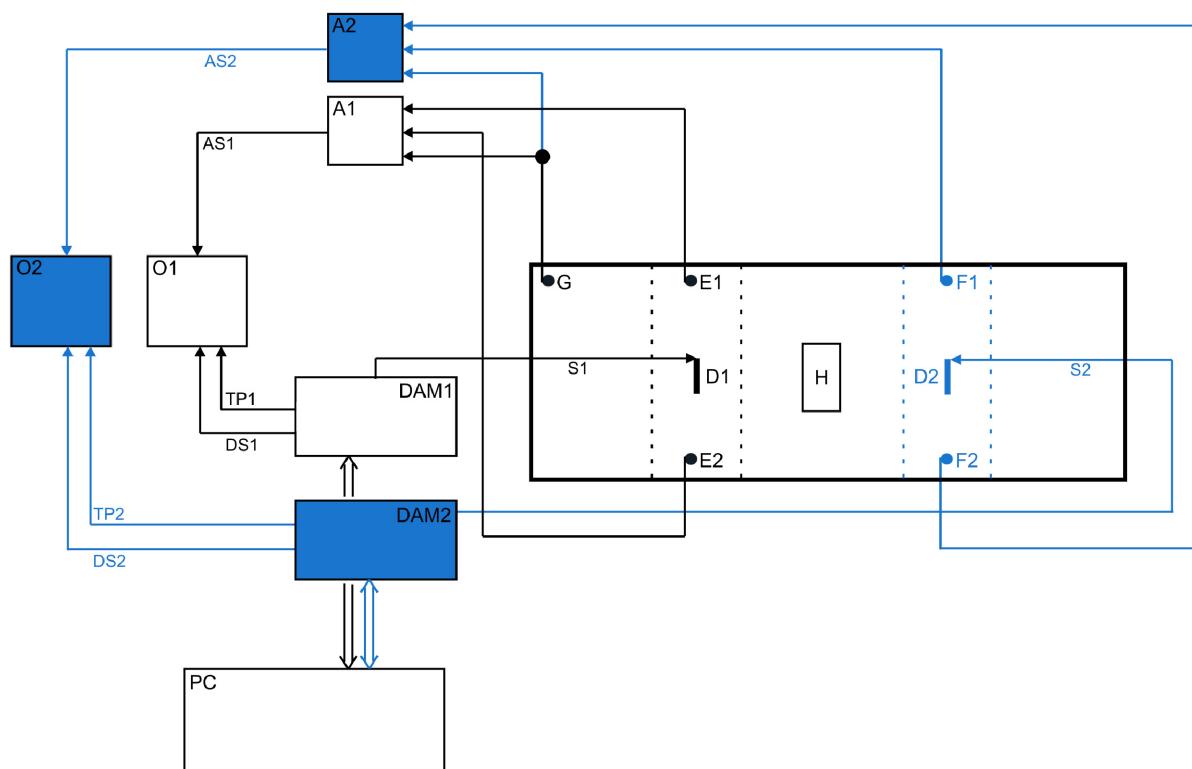


Abb. 2. Aufbau für Rückspielexperimente. Ausstattung für Einzeleinspielungen in weißen Boxen, verbunden durch schwarze Linien; zusätzliche Ausstattung für Simultane einspielungen in blau. E1 und E2, F1 und F2, Paar Aufnahmeelektroden; G, Erdungselektrode; A1, A2, differentielle Vorverstärker; O1, O2, Oszilloskope; DAM1, DAM2, Digital-zu-Analog-Konverter; PC, Steuerrechner; D1, D2, Reizdipol mit festgelegtem „Bereich am Dipol“; H, Wohnröhre; TP1, TP2, externer Triggerpuls; S1, S2, DS1, DS2, Rückspelpuls-Output.

Um ein geeignetes Interpulsintervall-Muster für die Einspielung der Reizpulse wählen zu können, führte ich Vorversuche durch. In diesen verglich ich Intervallmuster miteinander, die Bulldog-Männchen in unterschiedlichen Verhaltenssituationen erzeugt hatten: (1) inaktives Verweilen innerhalb der Wohnröhre am Tag, (2) nächtliche Futtersuche, (3) nächtliche agonistische Interaktion mit einem

Artgenossen, (4) nächtliches Abschwimmen der Umgebung bei quasi isolierten Fischen (der benachbarte Artgenosse ist durch eine Gaze-Trennwand separiert). Wie auf Grund der Erfahrungen aus früheren Rückspielversuchen erwartet (siehe Kramer, 1979), erhielt ich die besten Ergebnisse mit den Intervallmustern von quasi isolierten, nächtlich langsam (ohne abrupte Bewegungen) umherschwimmenden Fischen. Diese Intervallmuster sind charakterisiert durch Histogramme mit einem einzigen Modus von ca. 30 ms, einer engen Bandbreite der Intervalle zwischen 24 und 38 ms und einer mittleren Pulsrate von etwa 35 Hz (Abb. 3).

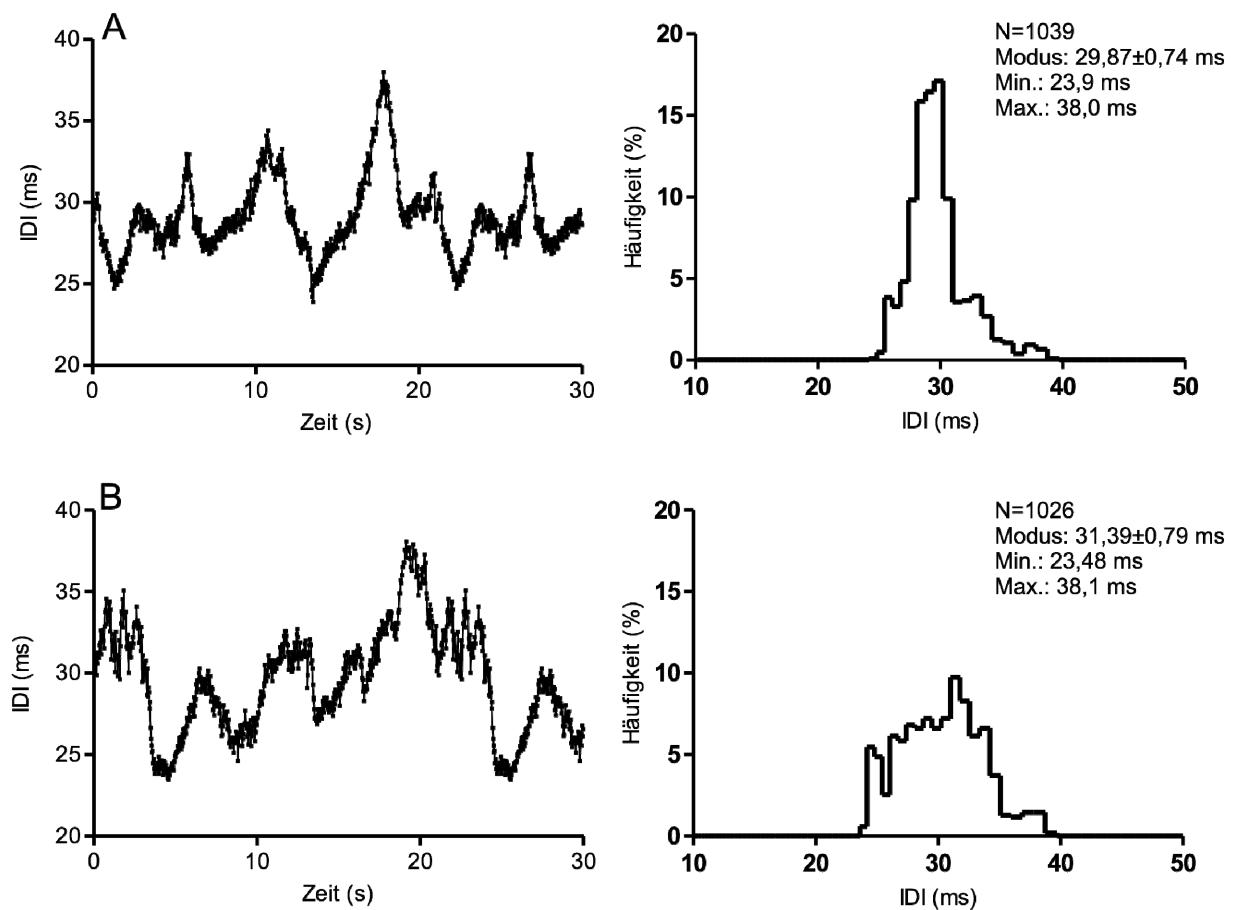


Abb. 3 A,B. Für die Einspielung der Reizpulse während der Einzeleinspielungen verwendetes Interpulsintervall-(IDI)-Muster, aufgenommen von zwei isolierten, nächtlich im Aquarium langsam umherschwimmenden männlichen *M. pongolensis*. Linke Seite, Interpulsintervalle (ms) über die Zeit (s); rechte Seite, Histogramme der Muster zu ihrer linken (zusammen mit statistischen Daten). Mittlere Entladungsrate, (A) 34,65 Hz, (B) 34,22 Hz.

Sie enthalten keine abrupten Steigerungen der Entladungsrate oder Unterbrechungen (wie sie während aggressiven oder Drohverhaltens erzeugt werden), die das Versuchstier aufregen oder von den Eigenschaften der Entladungspulse ablenken könnten. Die zwei für diese Arbeit ausgewählten IDI-Muster, die von zwei

unterschiedlichen Männchen aufgenommen worden waren, wurden durch ein in QuickBasic erstelltes Programm in ein für den DAM geeignetes Format umgewandelt und in dessen Speicher geladen. Der DAM erzeugte nach Konfigurierung und Ansteuerung über den Computer die ausgewählte Pulskurve im Takt des gewählten, natürlichen Intervallmusters. Die verwendeten Intervallmuster hatten eine Länge von 22 s und wurden für die benötigte Einspielzeit in einer Schleife wiedergegeben. Dabei achtete ich darauf, dass die Endpunkte der IDI-Schleife in Intervalllänge und Trend einen fließenden Übergang bildeten (Abb. 3). Um die Zahl der Kombinationen von Parametern für die Rückspielversuche zu begrenzen, benutzte ich für die Doppelreizversuche nur ein Intervallmuster, wählte aber für die Sequenzen unterschiedliche Startpunkte, so dass der Output der Pulse der beiden DAMs asynchron war (Abb. 4).

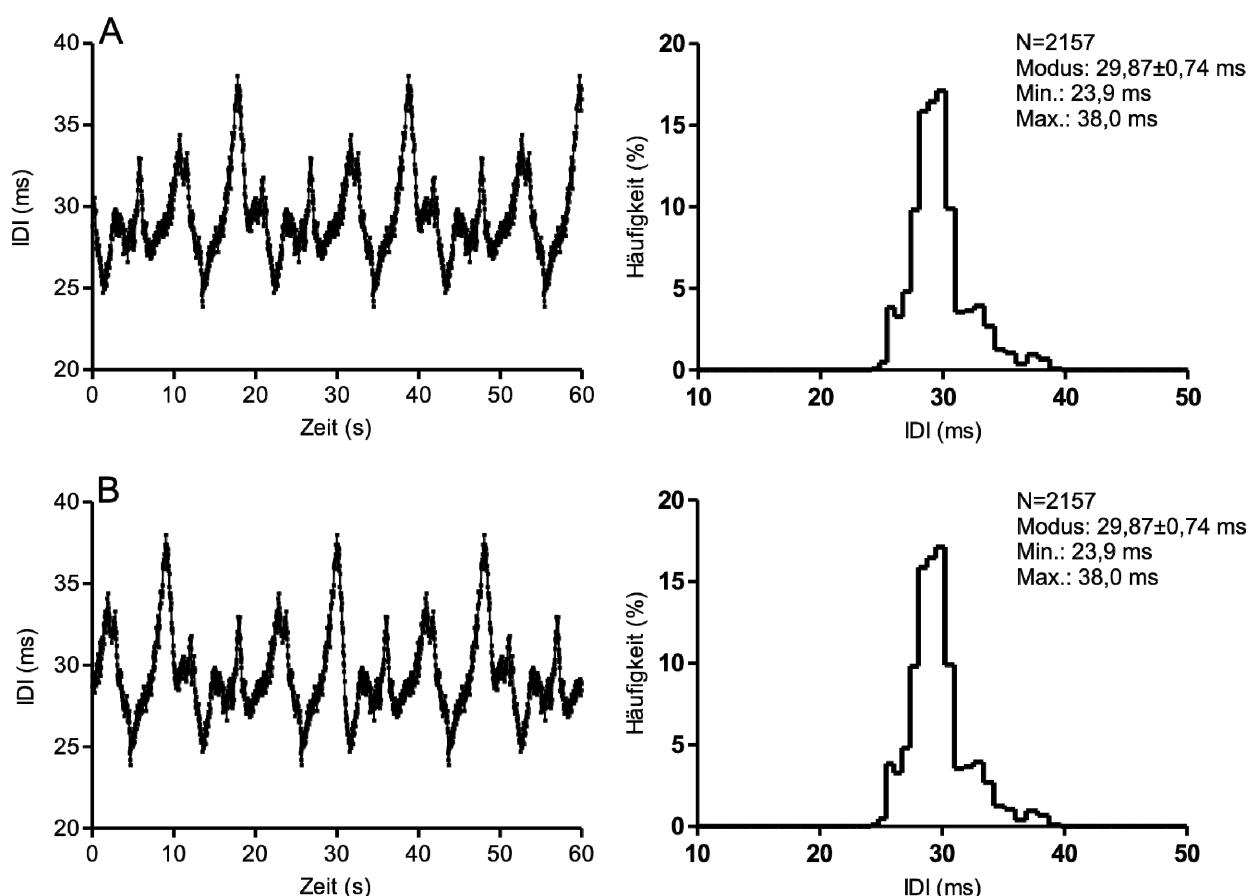


Abb. 4 A,B. Ähnlich wie Abb. 3, hier aber die längeren Muster für die Doppel-einspielungen. Das IDI-Muster mit einer Dauer von 22 s stammt von einem bei Nacht langsam schwimmenden männlichen *M. pongolensis*. Die Dauer des Musters von 1 min wurde durch das Abspielen in einer Schleife erreicht. Auf fließende Übergänge im Muster an den Kontaktstellen wurde geachtet. Das obere und das untere Feld zeigen dieselben Daten, haben aber unterschiedliche Startpunkte.

Durchführung der Versuche und Erfassung des Verhaltens

Für die Einzeleinspielungen verwendete ich alle 25 zuvor aufgenommenen männlichen Pulskurven zur Reizung eines jeden der acht weiblichen Versuchstiere. Ich verwendete nur Entladungen von Männchen, die mindestens 6 Monate getrennt von den Versuchstieren gehalten wurden, um mögliche Effekte zu vermeiden, die durch individuelles Wiedererkennen verursacht werden könnten (Hanika und Kramer, 2005). Jedem Versuchstier wurde jede Kombination aus Pulskurve (1 aus 25) und Intervallmuster (1 aus 2) nur einmal eingespielt. Die Reihenfolge der Einspielungen wurde mit Hilfe randomisierter Blocks (Tabelle 15.7 in Cochran und Cox, 1957) bestimmt. Jeder Block wurde nur einmal verwendet. Auf diese Weise ergaben sich für jedes Tier 50 einzelne Einspielungen. Der Mittelwert aus den zwei Wiederholungen einer jeden Pulskurve ging in die statistische Auswertung ein.

Jedes Versuchstier wurde pro Nacht maximal acht Einspielungen ausgesetzt. Zwischen den einzelnen Einspielungen lagen mindestens 10 min Pause. Die einzelne Einspielung hatte während der Rückspielversuche eine Länge von 30 s für die Einzeleinspielungen und von 60 s für die Simultanreizungen.

Das Verhalten der Versuchstiere wurde unter Verwendung von Infrarotscheinwerfern (Model UF 500 FL, Derwent Systems, Cramlington, UK, Emissionsbereich $\lambda \geq 800$ nm), einer infrarotempfindlichen Kamera (Modell FK 6990 B-IQ, Cohu, San Diego, CA, USA; Objektiv: Pentax/Cosmicar 1.0: 8-48 mm, Tokio, Japan) und eines Videorekorders (Panasonic AG-7330, Hifi, S-VHS) aufgezeichnet. Jeder Reizpuls triggerte einen Pulsmarker (Elektronikwerkstatt, Universität Regensburg), der für jeden Puls einen kurzen weißen Balken am Rand des linken Videobildes erzeugte. Der vertikale Abstand zwischen den Balken aufeinander folgender Videobilder (von 20 ms Dauer) korrespondierte mit der IDI-Liste des Reiz-Outputs. Bei der Auswertung konnte so der genaue Beginn der Einspielung bestimmt werden, so dass das Verhalten der Tiere mit dem verwendeten Intervallmuster und den Reizpulsen korreliert werden konnte.

Liste der beobachteten und aufgezeichneten Verhaltensreaktionen:

- (1) Kopfstoß: (a) Beschleunigung in Richtung des Dipols und frontale Kollision mit diesem; (b) lateraler Kopfstoß gegen den Dipol nach seitlichem Anschwimmen.
- (2) Umkreisung ohne Kopfstoß: eine Umkreisung des Dipols in dessen unmittelbarer Nähe oder über diesem (360°).

- (3) Umkreisung mit Kopfstoß: der Fisch versetzt dem Dipol während der Umkreisung einen seitlichen Kopfstoß.
- (4) Aufenthaltszeit: die gesamte Zeit, die das Tier, beginnend mit dem Start der Einspielung, innerhalb des sich um den Dipol befindenden Bereichs verbrachte. Dieser Bereich war 20 cm breit (Abb. 2).

M.-pongolensis-Männchen sind vor dem Ablaichen eher passiv und standorttreu, während die sehr aktiven Weibchen ein Männchen wiederholt besuchen und heftig attackieren, bevor sie eventuell mit ihm ablaichen. Daher kann das Aufsuchen eines Männchens und unprovokierte weibliche Aggression als geeigneter Indikator für Laichbereitschaft angesehen werden. Dies gilt vor allem, wenn das Männchen die Attacken nicht pariert oder sich nur schwach verteidigt (Werneyer und Kramer, 2005).

Der statistischen Auswertung diente das Software Paket GraphPad Prism v4 mit $\alpha=0,05$ (beidseitig).

Ergebnisse

Die 25 männlichen Pulskurven, die ich zur Reizung der weiblichen Versuchsfische verwendete, bewegten sich in ihrer Dauer (bestimmt durch das verwendete $\pm 5\%$ Amplitudenkriterium) zwischen 320 und 716 μ s.

Die spektrale Analyse zeigte, dass die Frequenz höchster Amplitude für die kürzeste Pulskurve bei 4,42 kHz und die -10 dB Grenzfrequenz der hochfrequenten Flanke bei 11,33 kHz lag. Bei der längsten Entladung lag die Frequenz höchster Amplitude nur bei 1,47 kHz mit einer deutlich geringeren oberen Grenzfrequenz bei -10 dB von 3,9 kHz (Abb. 5).

Unabhängig von der eingespielten Entladung verließen alle Versuchstiere wenige Sekunden nach Beginn der Reizung ihre Wohnröhre und schwammen zum Reizdipol. Dort beobachtete ich Kopfstoß-Attacken und Umkreisungen, Verhaltensweisen also, die sich während der Einspielung gegen den Dipol richteten. In der Zeit zwischen zwei Einspielungen, in der die Dipole nicht sendeten, konnten niemals Attacken und Umkreisungen beobachtet werden. Diese Beobachtung machte ich sowohl während der Einzel- als auch während der Doppelreizversuche.

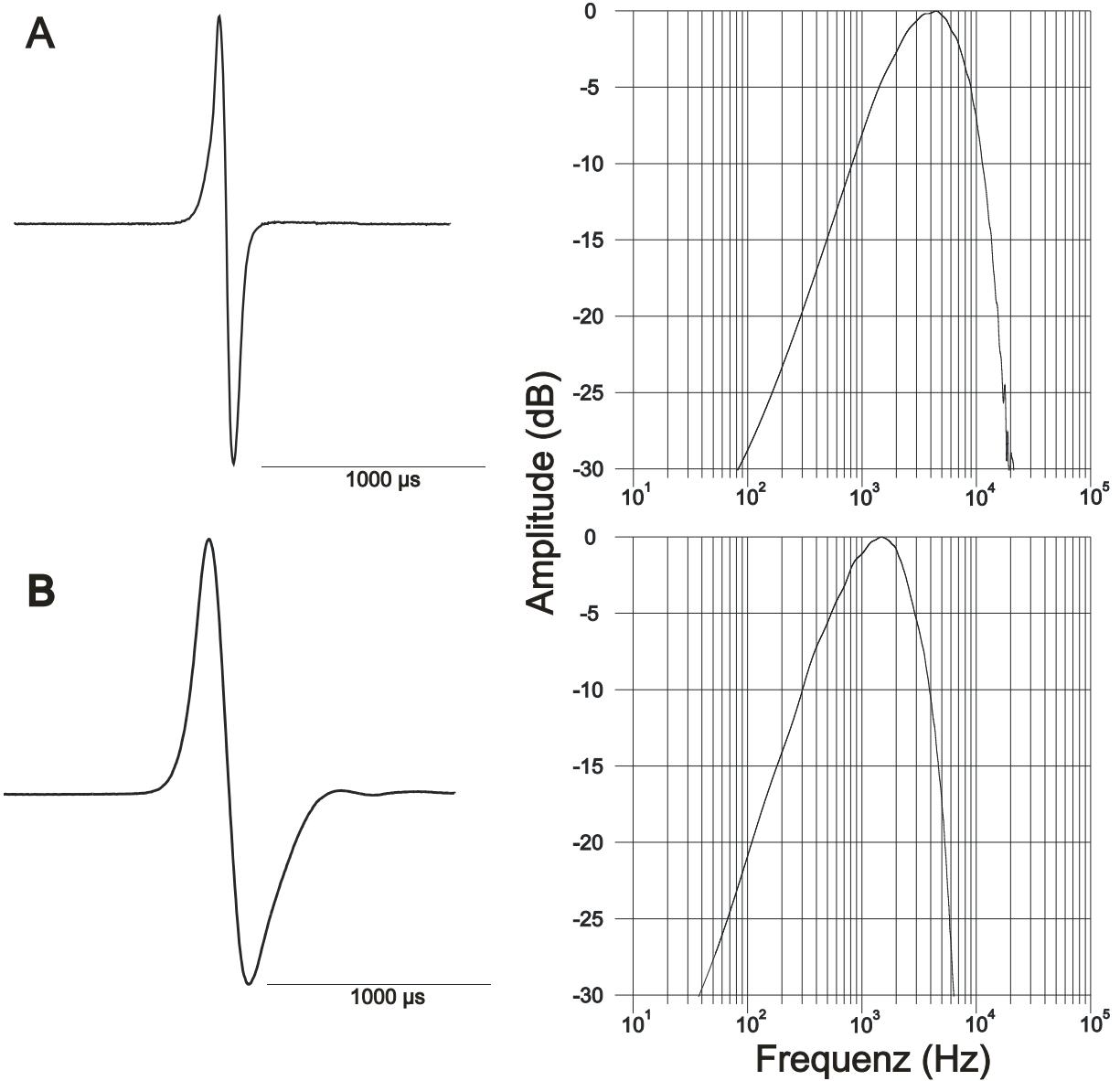


Abb. 5. A Kürzester eingespielter Puls mit 320 µs Dauer. Links, Entladungspuls (Volt über Zeit); rechts, zugehöriges Amplitudenspektrum (Amplitude in dB re: höchste Amplitude = 0 dB über Frequenz in Hz). **B** Dasselbe wie **A**, aber für den längsten Puls mit 716 µs Dauer.

Rückspielversuche mit einem Dipol

Kopfstöße

In dieser Testreihe wurde jeweils eine Pulskurvenform über einen einzigen Dipol eingespielt. Bei sieben von acht weiblichen Versuchstieren nahm die Rate der Attacken, gemessen als Anzahl der Kopfstöße pro 30 s, mit der Pulsdauer zu (lineare Regression: das ‚schwächste‘ signifikante Ergebnis wurde für Versuchstier E3 ermittelt: Kopfstoßrate = $0,0135 \times$ Pulsdauer + 0,92, $F_{1,23}=4,26$, $P=0,0489$, $r^2=0,1564$). Bei allen anderen Versuchstieren (ausgenommen E3 und das nicht signifikante Tier E4) waren die Regressionsgeraden steiler, r^2 höher und P -Werte niedriger ($<0,0001$). In Tabelle 1 sind die statistischen Ergebnisse der anderen Versuchstiere aufgelistet, Abbildung 6 zeigt die Graphen für die lineare Regression. Versuchstier E4 entwickelte später körperliche Abnormalitäten und war möglicherweise schon während der Versuchsreihe krank (dieser Wildfang war das größte und möglicherweise älteste verwendete Tier).

Tabelle 1. Lineare Regression der Kopfstoßrate in Abhängigkeit von der Reizpulsdauer während der Einzeleinspielungen

Tier	Steigung ± SF	Y-Abschnitt ± SF	r^2	F	P
E1	$0,0160 \pm 0,0032$	$4,550 \pm 1,554$	0,6085	35,76	< 0,0001
E2	$0,0229 \pm 0,0028$	$-4,954 \pm 1,349$	0,7542	70,56	< 0,0001
E3	$0,0135 \pm 0,0065$	$0,920 \pm 3,172$	0,1564	4,26	0,0489
E4	$0,0026 \pm 0,0027$	$7,546 \pm 1,312$	0,0609	1,49	0,2346
E5	$0,0191 \pm 0,0024$	$0,356 \pm 1,164$	0,7175	58,43	< 0,0001
E6	$0,0223 \pm 0,0020$	$0,948 \pm 0,959$	0,8940	193,90	< 0,0001
E7	$0,0181 \pm 0,0027$	$2,976 \pm 1,288$	0,6656	45,78	< 0,0001
E8	$0,0181 \pm 0,0033$	$-1,139 \pm 1,581$	0,5327	26,22	< 0,0001

SF: Standardfehler, P: Signifikanzniveau ($\alpha=0,05$; signifikante Ergebnisse fett gedruckt), $df_{1,23}$.

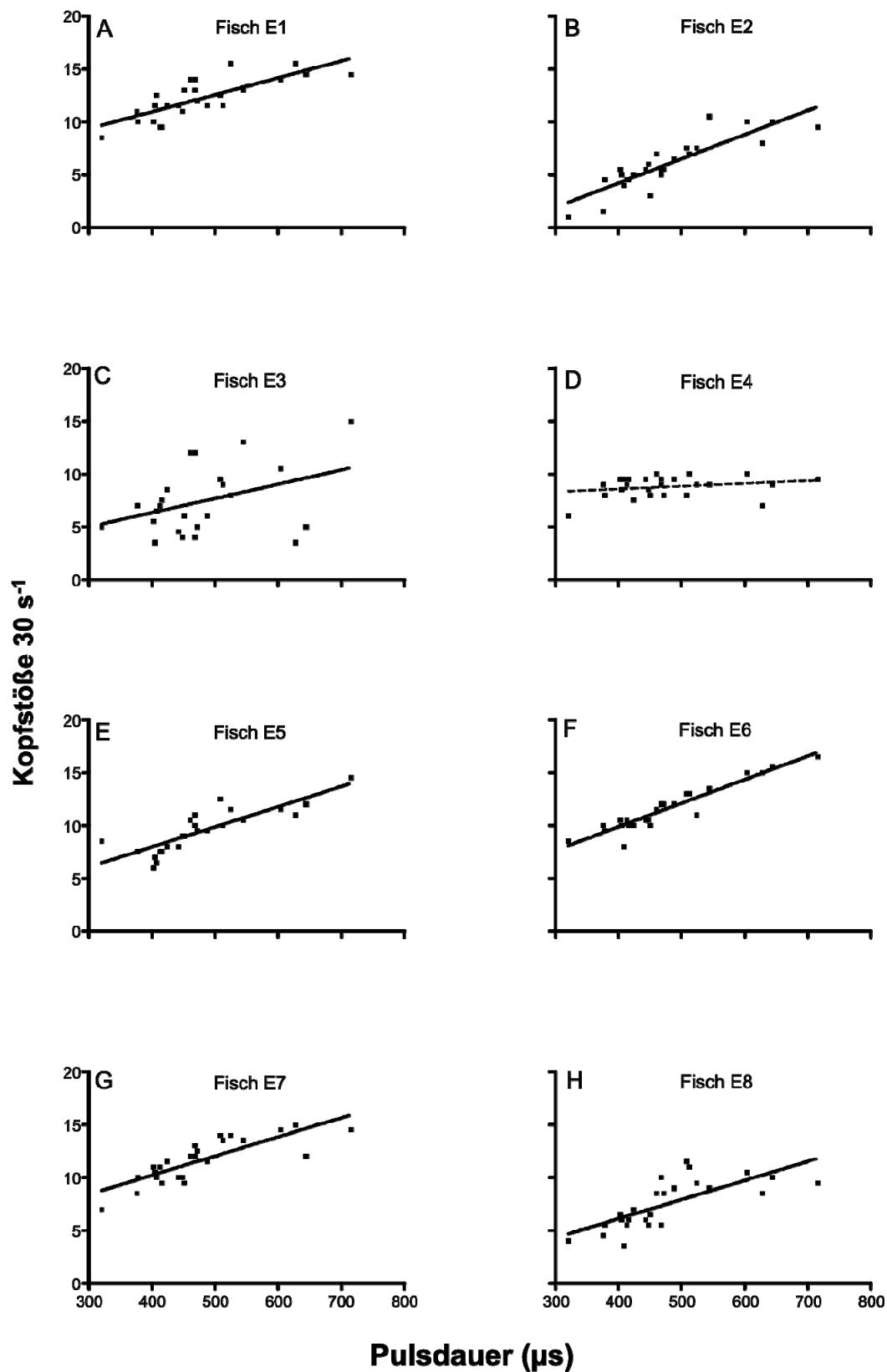


Abb. 6. Beziehung zwischen der Kopfstoßrate, die durch die Reizung mit einem Dipol hervorgerufen wurde (Ordinate), und der Reizpulsdauer in μ s (Abszisse). Jeder Punkt ist der Mittelwert aus zwei Einspielungen. **A-H**, individuelle Graphen für acht weibliche Versuchstiere. Die Steigung einer linearen Regressionsgeraden, die nach der Methode der kleinsten Quadrate berechnet wurde, unterscheidet sich signifikant ($P<0,05$) von null, wenn sie durchgezogen ist; wenn sie das nicht tut, wurde sie gestrichelt dargestellt (Graph D, Fisch E4).

Aufenthaltszeit

Obwohl alle Versuchstiere nach Beginn der Reizung zum Dipol schwammen, blieben nicht alle während der gesamten Reizung (30 s) im Bereich am Dipol (begrenzt durch Marker am Aquarienboden; Abb. 2). Manche Versuchsfische schwammen weg und kehrten dann schnell wieder zurück. Ich verwendete die kumulativ verbrachte Zeit des Versuchsfisches im Bereich zwischen den Markern für die statistische Auswertung. Nachdem die Reizung beendet war, schwammen die Versuchstiere wieder im gesamten Becken herum. Eine besondere Bevorzugung des Bereichs am Dipol oder ein Meiden dieses Bereichs konnte nicht beobachtet werden. Ein inaktiver Dipol wurde ausnahmslos ignoriert.

Die Aufenthaltszeit, das heißt, die Zeit, die ein Versuchstier innerhalb des festgelegten Bereichs um den aktiven Dipol herum verbrachte, war bei allen acht Versuchstieren unabhängig von der eingespielten Pulskurve (lineare Regression: $F_{1,23} \leq 1,55$, $P \geq 0,2251$, $r^2 \leq 0,0633$; das ‚beste‘ Ergebnis wurde für Versuchstier E7 ermittelt).

Umkreisungen ohne Kopfstoß

Im Gegensatz zu den durch den eingespielten Reiz ausgelösten Kopfstoßen, die bei allen Versuchstieren beobachtet werden konnten, waren enge Umkreisungen des Dipols (mit und ohne Kopfstoß) bei einigen Tieren häufig, bei anderen aber praktisch gar nicht zu beobachten. Nur bei einem von acht Versuchstieren stieg die Rate der Umkreisungen ohne Kopfstoß signifikant mit der Dauer der eingespielten Pulskurve an (lineare Regression für Fisch E8: Umkreisungen ohne Kopfstoß = $0,003 \times$ Pulsdauer – 1,188; $F_{1,23} = 12,82$, $P = 0,0016$, $r^2 = 0,3579$). Für keines der Versuchstiere konnte eine signifikante Abhängigkeit der Umkreisungen mit Kopfstoß von der eingespielten Pulsdauer ermittelt werden (lineare Regression: $F_{1,23} \leq 1,78$, $P \geq 0,1957$, $r^2 \leq 0,0717$).

Rückspielversuche mit zwei simultan einspielenden Dipolen

Um den Versuchstieren die Möglichkeit zu geben, aus eingespielten Pulsen unterschiedlicher Dauer zu wählen (oder eine Bevorzugung zu zeigen), entwickelte ich eine Testserie, in der ich zwei Pulse, die sich in der Pulsdauer unterschieden, simultan einspielte. Dieses Versuchsdesign kommt den natürlichen Gegebenheiten ziemlich nahe, in denen verschiedene Männchen um die Gunst der Weibchen

konkurrieren. In dieser Versuchsreihe verwendete ich nicht alle 25 Pulskurven, sondern nur fünf, von der kürzesten (320 µs) bis zur längsten (716 µs), die zueinander etwa gleich große Abstände in der Pulsdauer hatten. Ein Reizpulspaar bestand immer aus der kürzesten und einer längeren Pulskurve. Sie wurden zur Linken und Rechten des Versuchstiers eingespielt (Abb. 2). Ich verwendete in dieser Versuchsreihe 10 weibliche Versuchstiere. Die zuvor verwendeten Versuchstiere mit Ausnahme des erkrankten Tieres E4 setzte ich in dieser Versuchsreihe noch einmal ein. Diese Versuchsreihe startete zwei Monate nach Abschluss der Einzeleinspielversuche.

Anders als bei den Einzeleinspielungen, bei denen ich absolutes Verhalten bewertete, bestimmte ich hier die Differenz zwischen dem Verhalten an den beiden Dipolen (abhängige Variablen). Die unabhängige Variable war der Unterschied in der Pulsdauer. Nur die Bewertung der Unterschiede in den Antworten gegenüber den gepaart eingespielten Pulsen war informativ und diente der Überprüfung der Nullhypothese. Auf Grund der großen Homogenität der Ergebnisse der Einzeleinspielungen und nach Ausschluss des erkrankten Tieres E4 hielt ich es für gerechtfertigt, die Ergebnisse für alle Versuchstiere zusammenzufassen.

Kopfstöße

Wie auch bei der ersten Versuchsreihe beobachtet, löste die Einspielung elektrischer Pulse wieder bei allen Versuchstieren aggressives Verhalten aus. Dies geschah unabhängig davon, ob die Tiere bereits in der ersten Versuchsreihe verwendet worden waren oder nicht. Wieder wurde mehr Aggression durch die längere Entladung ausgelöst; je größer die Differenz in der Pulsdauer war, desto mehr Aggression zeigten die Tiere. Die Differenz in der Kopfstoßrate (Δ Kopfstoße) stieg mit der Differenz in der Pulsdauer (Δ Pulsdauer) an (Repeated Measures ANOVA: $F_{3,9}=16,96$, $P<0,0001$; post-hoc Test auf linearen Trend: Steigung=1,528, $P<0,0001$; Abb. 7A).

Aufenthaltszeit

Alle Versuchstiere wendeten sich, nach Verlassen der Wohnröhre, einem der beiden aktiven Dipole zu. Manche blieben die gesamte Einspielzeit an einem Dipol, andere wechselten zwischen beiden. Dabei war die Tendenz zu Wechseln charakteristisch für bestimmte Individuen. Bei Tieren, die zwischen den Dipolen

wechselten, wurde die kumulativ an einem bestimmten Dipol verbrachte Zeit als Aufenthaltszeit bestimmt.

Die Aufenthaltszeit nahm mit der Pulsdauer zu. Daher stieg auch Δ Aufenthaltszeit mit Δ Pulsdauer (Repeated Measures ANOVA: $F_{3,9}=13,28$, $P<0,0001$; post-hoc Test auf linearen Trend: Steigung=5,456, $P<0,0001$; Abb. 7B).

Umkreisungen

Sowohl Umkreisungen mit als auch ohne Kopfstoß waren bei längeren Pulsen signifikant häufiger zu beobachten. Daher nahmen Δ Umkreisungen und Δ Umkreisungen mit Kopfstoß mit Δ Pulsdauer zu (Abb. 7C,D). Repeated Measures ANOVA für Δ Umkreisungen mit Kopfstoß: $F_{3,9}=4,997$, $P=0,0069$; post-hoc Test auf linearen Trend: Steigung=0,5267, $P<0,0008$; Abb. 7C. Repeated Measures ANOVA für Δ Umkreisungen: $F_{3,9}=4,576$, $P=0,0102$; post-hoc Test auf linearen Trend: Steigung=0,1800, $P<0,0012$; Abb. 7D.

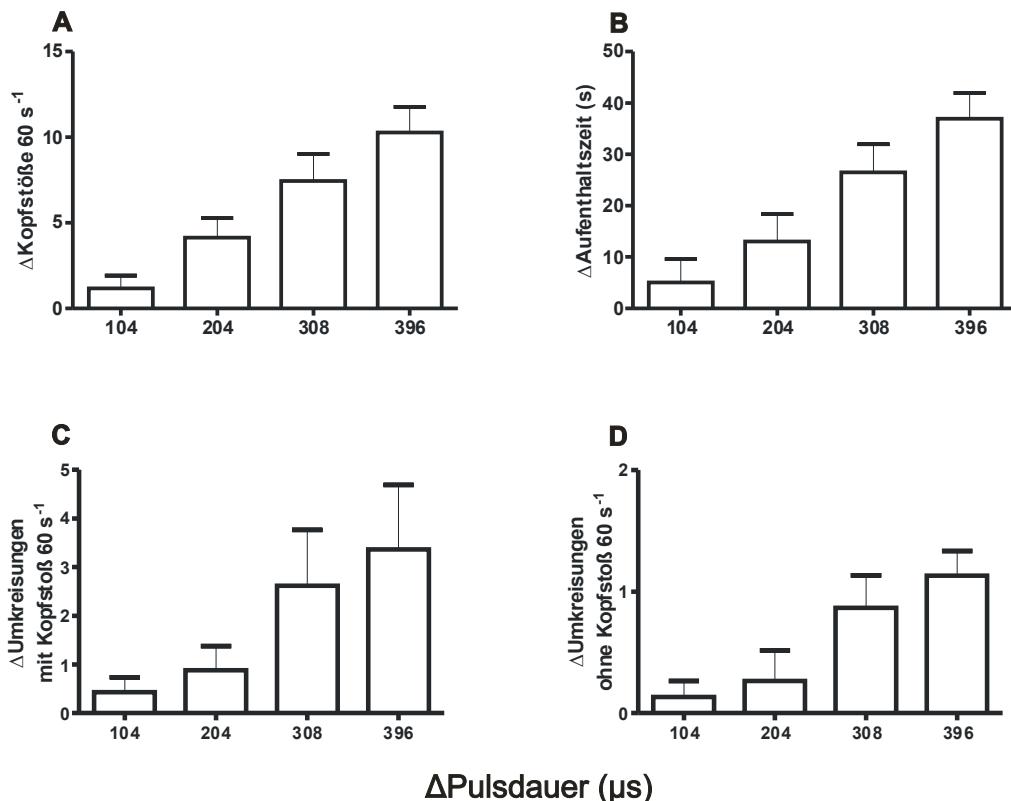


Abb. 7. Ergebnisse der Simultanversuche. Beziehung des Verhaltens von zehn Versuchstieren (zusammengefasst) zur Differenz der Pulspaar-Dauer (Dauer der längeren Entladung minus die des kürzesten Pulses mit 320 μ s). Die Verhaltensreaktionen sind als Differenz zwischen den Reaktionen gegenüber der längeren Entladung minus den Reaktionen gegenüber dem kurzen Puls dargestellt. Die Differenz der Reaktionen ist dabei als Mittelwert + 1 SF angegeben. Bei vier Verhaltensvariablen stellte ich für die Differenz der Reaktion einen signifikanten Anstieg mit der Differenz der Pulspaardauer fest (linearer Trend, signifikant).

Diskussion

Die Versuche haben gezeigt, dass männliche Pulskurven, die über einen Reizdipol eingespielt werden, bei weiblichen Versuchstieren Elemente des Aggressions- und des Fortpflanzungsverhaltens hervorrufen: je länger die eingespielte männliche Entladung war, desto stärker waren die Reaktionen der Weibchen. Wenn nur ein Reizdipol verwendet wurde, stieg die Anzahl der Kopfstöße, die die weiblichen Versuchstiere dem Dipol versetzten, mit der Pulsdauer an (signifikantes Ergebnis bei sieben von acht Weibchen). Während der Doppelreizversuche konnten die Weibchen simultan die kürzeste Männchen-Entladung mit einer von vier graduell längeren vergleichen. Hier beobachtete ich, im Gegensatz zu den Einzeleinspielungen, weitere Verhaltenselemente, die von der Pulsdauer abhingen: ein Anstieg mit der Differenz in der Pulsdauer der eingespielten Entladungen war nicht nur bei der Differenz der Kopfstoßrate, sondern auch bei der Differenz der Aufenthaltszeit und der Differenz der Umkreisungen mit und ohne Kopfstoß beobachtbar. Die Werte für die langen Entladungspulse waren dabei höher. Ein Grund für die größere Effektivität der Doppeleinspielungen könnte die unnatürliche Isolation des Versuchstieres während der Versuche sein. Ein isolierter Bulldog-Fisch zeigt ein hohes Bedürfnis nach Kontakt mit Artgenossen, das sich dann höchstwahrscheinlich in einer annähernd maximalen Aufenthaltszeit am aktiven Dipol bemerkbar macht. Dieses Verhalten ist dann unabhängig davon, welche Entladungskurve über diesen Dipol eingespielt wird. Dies erinnert an Beobachtungen von Moller und Serrier, die sich mit intra- versus interspezifischer Attraktivität von Entladungskurven bei Mormyriden beschäftigten (Moller und Serrier, 1986). Eine Situation, in der eine Wahl zwischen zwei Signalen getroffen werden muss, scheint demnach besser geeignet zu sein, um bei Weibchen eine eindeutige Bevorzugung sexuell attraktiverer Signale aufzuzeigen.

Alle diese Verhaltensweisen, der Aufenthalt im männlichen Territorium, Kopfstöße gegen das Männchen, Umkreisungen mit oder ohne anschließenden Kopfstoß, sind aus dem Balz- und Fortpflanzungsverhalten von *M. pongolensis* bekannt. Dabei verhält sich das Weibchen dem Männchen gegenüber aggressiv und dominant. Das Männchen bleibt dabei erstaunlich inaktiv und passiv (Werneyer und Kramer, 2005). Dass intrasexuelle Selektion die Evolution der männlichen Pulskurve beeinflusst haben muss, war bereits bekannt (Hanika und Kramer, 2005). Aus der klaren Bevorzugung langer männlicher Entladungen durch die Weibchen schließe ich

nun zusätzlich, dass auch intersexuelle Selektion eine signifikante Rolle in der Evolution der männlichen Pulskurve gespielt haben muss.

Die ursprüngliche Pulskurvenform der elektrischen Organentladung hat vermutlich denen geähnelt, die wir heute noch bei stark elektrischen Fischen wie dem elektrischen Wels oder dem elektrischen Aal finden: ein einfaches monopolares Muskelaktionspotenzial (Bennett, 1971) wie es auch vereinzelt bei bestimmten Mormyriden wie *H. szaboi* (Kramer et al., 2004) oder einem südamerikanischen Gymnotiformen, *Hypopomus sp.* (Kramer et al., 1981) gefunden wurde. Warum blieb bei so wenigen schwachelektrischen Fischen die mutmaßlich ursprüngliche Entladungskurve erhalten und bildete sich stattdessen eine zweite kopf-negative Phase aus, die gewöhnlich der ersten Phase so dicht folgt, dass dadurch die Spitze-Spitze-Amplitude eingeschränkt wird? Der Hauptgrund dafür ist vermutlich der Räuberdruck durch elektrosensible Welse. Eine zweite Phase entgegengesetzter Polarität verringert die DC-Komponente einer elektrischen Organentladung und ihren spektralen Niederfrequenzanteil (Stoddard, 1999). Lange Entladungen besitzen dabei aber einen höheren Niederfrequenzanteil als kurze. So sind es dann auch die lang andauernden elektrischen Entladungen männlicher Bulldog-Fische mit ihrem hohen Niederfrequenzanteil und ihrer schmalen Bandbreite, die von räuberischen Scharfzahnwelsen mit hoher Empfindlichkeit detektiert werden (Hanika und Kramer, 2000).

Daher entspricht eine lange elektrische Organentladung gut Zahavis Hypothese eines sexuell selektierten Ornamentes, das für seinen Besitzer ein Handicap darstellt (Zahavi, 1975): dieses Handicap sollte dabei auf Grund des Räuberdrucks, wie er für Bulldog-Fische von Merron dokumentiert wurde (Merron, 1993), ein ‚ehrliches Signal‘ darstellen (Maynard Smith und Harper, 2003). Lange Entladungspulse werden nur bei Männchen gefunden, die trotz ihres Handicaps überlebt haben und geben wählenden Weibchen demnach Aufschluss über das Kampfpotenzial und die ‚guten Gene‘ ihrer Träger.

Was mag der Grund dafür gewesen sein, dass Männchen auf lange Pulskurven selektiert wurden und dies offenbar durch beide Geschlechter und trotz des intensiven Räuberdrucks geschah? Eine anfängliche weibliche Bevorzugung langer Entladungskurven, die dann einen Prozess in Gang brachte, in dem Männchen hin zu längeren Pulsen selektiert wurden, die schließlich die Fitness reduzierten, könnte durch die Hypothese einer sensorischen Neigung und

Verwertung erklärt werden (Ryan und Keddy-Hector, 1992; Alcock, 2005; Kappeler, 2006).

Bei *M. pongolensis* ist die unmittelbare Anlage für eine sensorische Neigung nicht schwer zu finden: wie alle Mormyriden und alle elektrorezeptiven Fischen besitzt *M. pongolensis* zusätzlich zu seinen tuberösen Elektrorezeptororganen, die für hohe Frequenzen empfindlich sind und nur bei Mormyiformes und Gymnotiformes vorkommen, auch ampulläre Elektrorezeptororgane, die auf niedrige Frequenzen reagieren. Ampulläre Organe melden in der Natur die Anwesenheit lebender Objekte wie etwa Futter, reagieren aber auch schwach auf die spektralen Niederfrequenz-Komponenten biphasischer Pulskurven (Bell und Russell, 1978) und dabei besonders auf lange Entladungen, wie die in Abb. 5B gezeigte. Während ihrer Evolution müssen ampulläre Organe als erstes von den Vorfahren der Mormyiformes und Gymnotiformes erworben worden sein. Dies wird dadurch indiziert, dass elektrorezeptive Repräsentanten der jeweiligen Schwesterngruppen keine tuberösen Organe besitzen: Xenomystinae für die Mormyiformes, Siluriformes für die Gymnotiformes (Finger, 1986; Braford, 1986; Jørgensen, 2005).

Ein mutierter männlicher Bulldog-Fisch mit einer langen elektrischen Entladung mag von der sensorischen Verwertung niedriger Frequenzen durch Weibchen profitiert haben, weil ein langer Entladungspuls einen stärkeren Reiz darstellt als ein kurzer Puls, wie Weibchen sie erzeugen. (Dies ist so, weil neben dem Knollenorgan, dem tuberösen Rezeptortyporgan für Kommunikation bei Mormyriden, auch das ampulläre Organ angesprochen wird.) Wenn es Variationen auf dem Populationsniveau gibt, ist es üblicherweise der stärkere Reiz, der von Weibchen bevorzugt wird (Ryan und Keddy-Hector, 1992).

Bei *M. pongolensis* betreibt keines der Geschlechter Brutpflege, und Männchen bauen keine Nester. Daher ist alles, was ein Weibchen bei der Fortpflanzung von seinem Partner erhält, seine Gene. Dies ist eine Situation, die gewöhnlich mit einem männlichen Handicap und weiblicher Partnerwahl verbunden ist, so dass für das Weibchen gewährleistet wird, dass sie Nachkommen mit dem Männchen mit den besten Genen zeugt (Zahavi, 1975; Grafen, 1990).

Kapitel 2

Übersetzung des Artikels von Machnik und Kramer (2008) aus:
Communicative and Integrative Biology 1:2, 128-131

Eingespielte männliche Entladungspulse wirken auf *Marcusenius-pongolensis*-Weibchen abhängig vom Verhaltenszustand des Männchens anziehend oder abstoßend

Zusammenfassung

Die elektrischen Organentladungen von männlichen südafrikanischen Bulldog-Fischen, *Marcusenius pongolensis*, sind von längerer Pulsdauer als die von Weibchen, und sie nehmen mit der Körpergröße zu (Kramer et al., 2007). In Rückspielversuchen waren männliche Entladungen für Weibchen, gemessen an der Aufenthaltszeit am Sender und anderen Verhaltensvariablen, umso attraktiver je länger sie waren (Machnik und Kramer, 2008). Ein Puls von langer Dauer wirkte jedoch nur dann anziehend auf die Weibchen, wenn er mit ‚akzeptablen‘ Informationen über den Verhaltensstatus des Männchens kombiniert wurde. Diese geht aus dem Interpulsintervall-Muster hervor. Weibchen wurden von langen Entladungspulsen angezogen, wenn das (simulierte) Männchen sich in einem nächtlich-aktiven, aber nicht-aggressiven Verhaltenszustand befand, aber die Bevorzugung verschwand, wenn das männliche Entladungsmuster für den Tag typisches Ruheverhalten oder nächtliches (agonistisches) Aggressionsverhalten signalisierte. Informationen über den Verhaltenszustand des Männchens wurden dem Weibchen über eines von vier Interpulsintervall-Mustern übermittelt, die zur Einspielung der Reizpulse verwendet wurden.

Abkürzungsverzeichnis

DAM, Digital-zu-Analog-Konverter mit Mikroprozessor und Gedächtnisfunktion
IDI (inter-discharge interval), Inter-Puls-Zeitintervall
SL, Standardlänge

Einleitung

Schwachelektrische Pulsfische erzeugen elektrische Organentladungen zur nächtlichen Elektrokommunikation und Elektroortung (Kramer, 1990, 1996; Moller, 1995; Bullock et al., 2005; Ladich et al., 2006). Bei Mormyriden ist die individuelle Kurvenform des Entladungspulses dabei für gewöhnlich über lange Zeit stabil (Crawford, 1991; Kramer und Westby, 1985; Bratton und Kramer, 1988). Sie kann Informationen über Artzugehörigkeit, Geschlecht und die individuelle Identität des Senders übermitteln. Trotz der artspezifischen Form des Entladungspulses können individuelle Unterschiede, zum Beispiel in der Pulsdauer zwischen den Geschlechtern, vorhanden sein (Hopkins, 1988, 1999; Crawford, 1991; Kramer, 1996; Kramer und Westby, 1985; Bratton und Kramer, 1988). Bei Mormyriden der Gattung *Pollimyrus* konnte in konditionierten und unkonditionierten Diskriminierungsversuchen eine sensorische Unterscheidung kleinsten individuellen Abweichungen in der Pulskurve im Bereich von Mikrosekunden nachgewiesen werden (Graff und Kramer, 1992; Paintner und Kramer, 2003). Im Gegensatz zu weiblichen *Marcusenius pongolensis* nimmt bei Männchen die Pulsdauer das gesamte Leben, beginnend mit der Pubertät, mit der Standardlänge zu (Kramer et al., 2007). Ein in Rückspielversuchen präsentierter längerer männlicher *M.-pongolensis*-Reizpuls löste bei territorialen Männchen stärkere aggressive Reaktionen aus (Hanika und Kramer, 2005). Die Dauer des Entladungspulses und der Grad an Aggression nahmen bei territorialen Männchen zu, wenn der ihnen bekannte, durch eine Gaze-Trennwand separierte Nachbar durch einen unbekannten Artgenossen ersetzt wurde. Die Pulsdauer nahm wieder ab, wenn der sensorische Kontakt durch das Einsetzen massiver, die Kommunikation stark behindernder Plastiktrennwände eingeschränkt wurde (Hanika und Kramer, 2008). Diese Ergebnisse lassen darauf schließen, dass die Evolution der Pulsdauer bei männlichen *M. pongolensis* durch männliche Konkurrenz beeinflusst worden ist.

In einem Rückspielexperiment, das alle Sinnesmodalitäten außer der Elektrischen ausschloss, untersuchte ich die Möglichkeit, dass zusätzlich zur männlichen Konkurrenz auch weibliches Partnerwahlverhalten bei *M. pongolensis* die Evolution der männlichen Pulsdauer beeinflusst haben könnte. Um den Versuchstieren einen Vergleich zwischen eingespielten Entladungspulsen unterschiedlicher Dauer zu ermöglichen, spielte ich simultan zwei verschiedene männliche Entladungspulse über zwei Dipole (elektrische Fische simulierende

Attrappen) ein, die symmetrisch zur Linken und Rechten des weiblichen Versuchstieres positioniert waren. Ich zeichnete Reaktionen der Weibchen wie Aufenthaltszeit am Reizgeber und die Anzahl der Attacken auf. Bevor ich aber mit diesen Rückspielversuchen begann, suchte ich in Versuchen ein geeignetes Interpulsintervall-(IDI, inter-discharge interval)-Muster, um mit diesem die Einspielungen der Entladungspulse durchzuführen.

Material und Methoden

Alle Details zu Versuchstieren, Versuchsaufbau und Durchführung sind im ersten Kapitel der Ergebnisse vorliegender Arbeit beschrieben.

Ergebnisse

Assoziiert mit dem Aufenthalt in der Wohnröhre während des Tages (Ruheverhalten), der nächtlichen Schwimmaktivität, anderem lokomotorischem Verhalten oder der Futtersuche und dem aggressiven Territorialverhalten unterscheiden sich die Interpulsintervall-Muster bei Mormyriden weitgehend voneinander (Kramer, 1990, 1996; Werneyer und Kramer, 2002; Ladich et al., 2006). So zeichnen sich zum Beispiel Interpulsintervall-Muster, die von Männchen während agonistischer Auseinandersetzungen erzeugt werden, durch rasche Wechsel zwischen hohen und niedrigen Entladungsraten und umgekehrt sowie lange Entladungspausen aus. Intervallmuster hingegen, die von Tieren während der Nahrungssuche erzeugt werden, sind durch eine beinahe gleich bleibende, mittlere Entladungsrate charakterisiert. Abbildung 1 zeigt IDI-Muster, die von männlichen *M. pongolensis* während vier verschiedener Verhaltenssituationen (agonistisches Verhalten, Ruheverhalten, Futtersuche und exploratives Verhalten) aufgenommen wurden. Ich definierte ‚Futtersuchverhalten‘ als nächtliche Lokomotion in Anwesenheit von Nahrung und ‚exploratives‘ Verhalten als nächtliche Lokomotion in Abwesenheit von Nahrung. Ich prüfte jeden Typ dieser vier IDI-Muster auf seine Eignung, weibliches Partnerwahlverhalten in Rückspielversuchen zu untersuchen. Die anschließend durchgeföhrten Rückspielversuche sind in Machnik und Kramer (2008a) ausgeführt. Dort finden sich auch weitere experimentelle Details. Ich verwendete zwei IDI-Muster pro Muster-Typ, die von zwei unterschiedlichen männlichen *M. pongolensis* stammten (Werneyer und Kramer, 2002; Tabelle 1, vorliegende Studie) und sechs Entladungspulse (mit einer Pulsdauer von 320 bis 716

μ s, aufgenommen im Feld) von sechs unterschiedlichen männlichen *M. pongolensis*. Jeder Entladungspuls wurde mit jedem IDI-Muster nur einmal eingespielt. Dabei beobachtete ich die stärkste weibliche Bevorzugung langer Entladungen mit den Interpulsintervall-Mustern der ‚Futtersuche‘ und des ‚explorativen‘ Verhaltens bei vier von fünf weiblichen Versuchstieren. Versuchstier E4, das keinerlei Bevorzugung zeigte, entwickelte später körperliche Abnormalitäten und war möglicherweise bereits zum Zeitpunkt der Versuche krank. Wenn ich ‚agonistische‘ IDI-Muster oder ‚Ruhemuster‘ verwendete, war keine Korrelation zwischen dem Wahlverhalten der weiblichen Versuchstiere und der Reizpulsdauer feststellbar (Abb. 2, Tabelle 2).

Die effektivsten IDI-Muster, Futtersuche und exploratives Verhalten, hatten die höchste mittlere Entladungsrate (Tabelle 1), und diese Tatsache allein könnte die größere Anregung der Versuchstiere im Vergleich zu den anderen IDI-Mustern erklären. Allerdings löste das ‚agonistische‘ Muster, trotz seiner niedrigeren mittleren Entladungsrate (aber mit vielen schnellen Wechseln zwischen niedrigen und hohen Entladungsraten, die bei ‚explorativen‘ Mustern und ‚Futtersuchmustern‘ nicht beobachtet werden können), die stärksten, wenn auch unterschiedslosen Reaktionen aus. Es scheint, als würde das ‚agonistische‘ Muster den Versuchstieren eine potenzielle Bedrohung vermitteln, wie es die Auseinandersetzung um Ruheplätze, Territorien oder Futter bedeutet. Dies führt dazu, dass höchst aggressives Verhalten und Attacken gegen die Fischattrappe ausgelöst werden, während eine Beurteilung der individuellen Eigenschaften des Entladungspulses des ‚Eindringlings‘ augenscheinlich bedeutungslos wird. Im Gegensatz dazu löst die Einspielung eines ‚Ruhemusters‘ mit seiner niedrigen mittleren Entladungsrate generell schwächere Reaktionen und weniger Aggression aus (siehe Anzahl der Kopfstöße gegen den aktiven Dipol). Dennoch war auch beim ‚Ruhemuster‘ der Trend einer weiblichen Bevorzugung langer Entladungen beobachtbar (nicht signifikant). Das ‚Futtersuchmuster‘ und das ‚explorative‘ IDI-Muster waren aber wesentlich besser geeignet, weibliches Wahlverhalten durch Bewertung der Entladungspulsdauer zu wecken, so dass ich mich für die Verwendung dieser IDI-Muster in den anschließenden Rückspielversuchen entschied, in denen weibliche Partnerwahl und eine Bevorzugung langer männlicher Entladungspulse bei *M. pongolensis* nachgewiesen werden konnten (Machnik und Kramer, 2008a).

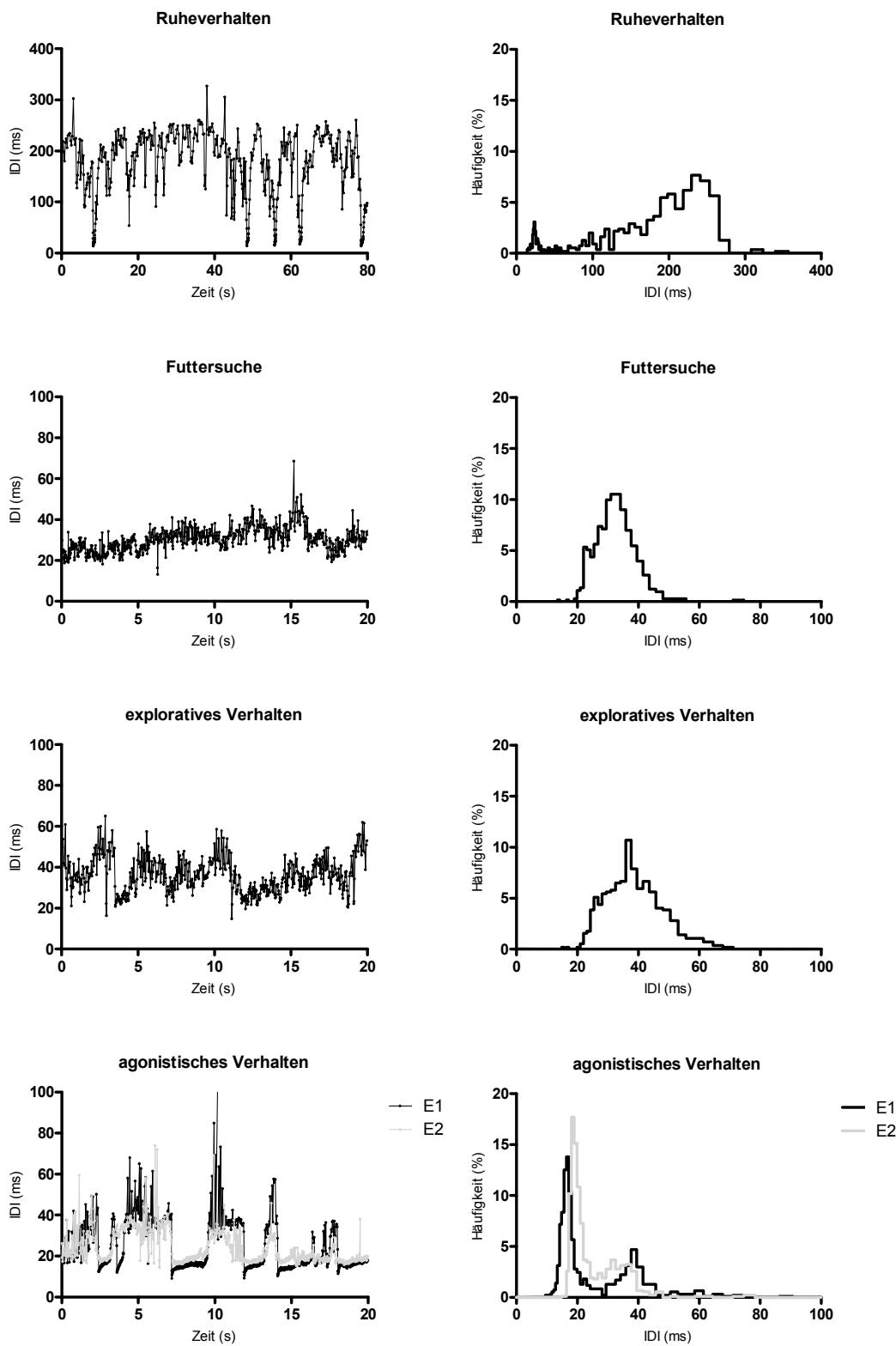


Abb. 1. Beispiele für Interpulsintervall-(IDI, inter-discharge interval)-Muster aus vier Verhaltenssituationen (Ruheverhalten, Futtersuche, exploratives und agonistisches Verhalten). Links, die Ordinaten geben die Dauer der einzelnen IDIs [ms] an, die Abszissen die Zeit [s]. Jeder Punkt stellt ein einzelnes Intervall dar; die Punkte sind durch Linien miteinander verbunden, um den Trend anzuzeigen. Die Histogramme auf der rechten Seite repräsentieren die Daten zu ihrer Linken. Unterste Darstellung, Entladungsaktivität für agonistisches Verhalten zwischen den Männchen E1 und E2 und zugehörige IDI-Muster und Histogramme.

Tabelle 1. Deskriptive Statistik der für die Rückspielversuche verwendeten Interpulsintervall-Muster.

IDI-Muster	Gesamtdauer (s)	I_{\min} (ms)	I_{mittel} (ms)	I_{\max} (ms)	Mittlere Entladungs- rate (Hz)	# Intervalle (N)
Agonistisch #1	30	18,45	38,27	76,49	26,17	785
Agonistisch #2	30	27,47	45,65	100,34	21,93	658
Explorativ #1	30	23,90	28,86	38,00	34,63	1039
Explorativ #2	30	23,48	29,22	38,10	34,20	1026
Futtersuche #1	30	21,87	31,22	50,30	31,93	958
Futtersuche #2	30	25,00	30,20	59,41	33,10	993
Ruhe #1	30	61,71	254,13	342,34	3,93	118
Ruhe #2	30	57,41	245,36	501,06	4,07	122

I_{\min} , I_{\max} , kürzestes und längstes Intervall im IDI-Muster; I_{mittel} , mittleres Intervall; # Intervalle, Gesamtzahl der Intervalle im IDI-Muster.

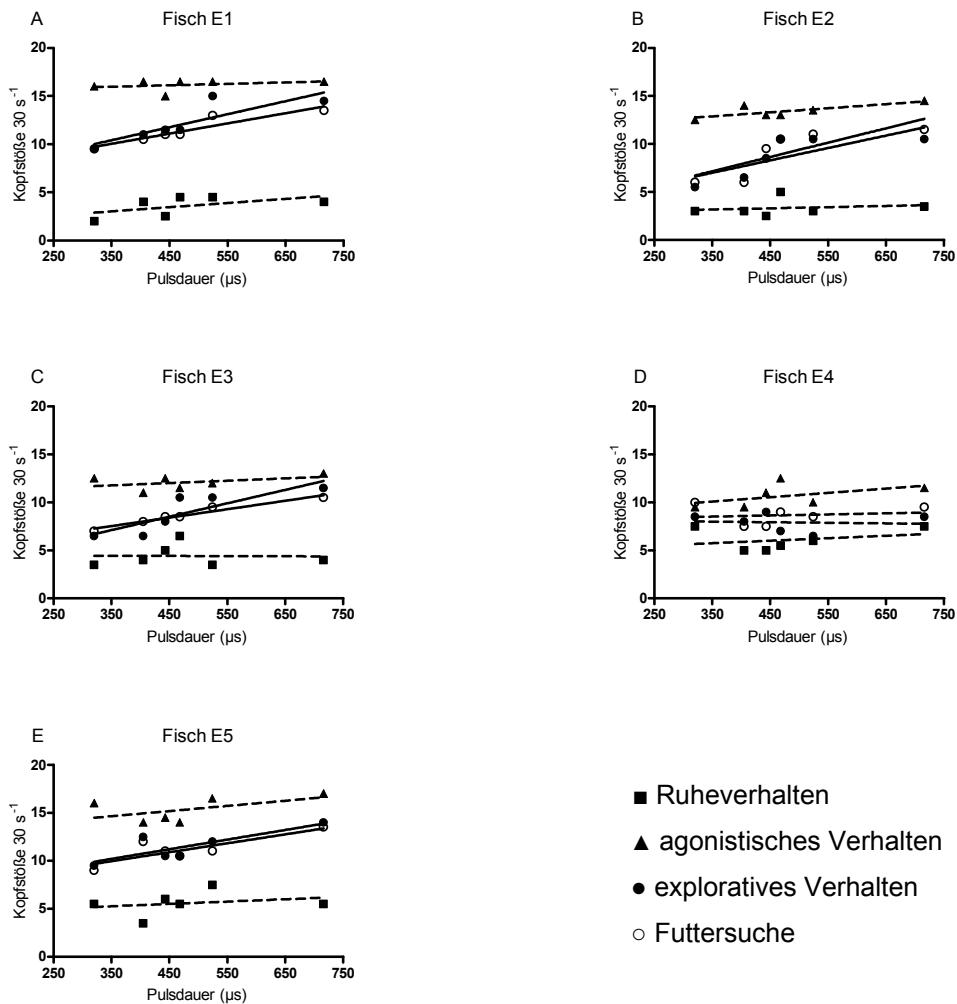


Abb. 2. Beziehung zwischen der Kopfstoßrate (Ordinate), die durch die Reizung ausgelöst wurde, und der Reizpulsdauer (Abszisse, in μ s). Jeder Punkt ist der Mittelwert aus zwei Wiederholungen. Die Steigung der linearen Regressionsgeraden, die nach der Methode der kleinsten Quadrate berechnet wurde, unterscheidet sich signifikant ($P<0,05$) von null, es sei denn, die Linie wird durchbrochen dargestellt. Alle weiblichen Versuchstiere außer E4 reagierten stärker auf eingespielte lange Männchen-Entladungspulse, wenn sie mit IDI-Mustern der Futtersuche oder mit explorativen Mustern kombiniert wurden.

Tabelle 2. Lineare Regression der Kopfstoßrate in Abhängigkeit von der Reizpulsdauer für verschiedene IDI-Muster

IDI-Muster	Steigung ± SF	y-Abschnitt ± SF	r^2	F	P
Ruhe	0,004 ± 0,005	1,5 ± 2,3	0,0823	0,8967	0,3660
Agonistisch	0,001 ± 0,003	15,5 ± 1,3	0,0293	0,3016	0,5949
Explorativ	0,014 ± 0,003	5,7 ± 1,6	0,6399	17,77	0,0018
Futtersuche	0,011 ± 0,002	6,3 ± 1,2	0,6559	19,06	0,0014

SF: Standardfehler; P: Signifikanzniveau ($\alpha=0,05$; signifikante Ergebnisse fett gedruckt), $df_{1,10}$. Das gegebene Beispiel zeigt Ergebnisse für das weibliche Versuchstier E1; drei weitere Tiere mit ähnlichen Ergebnissen, plus ein Tier mit nicht-signifikanten Ergebnissen für alle IDI-Muster.

Diskussion

Woran liegt es, dass ‚Futtersuch-‘ und ‚explorative‘ IDI-Muster von den vier getesteten Muster-Typen für den vorliegenden Anwendungsfall am besten geeignet sind? Offenbar ist es das Fehlen von extremen Entladungsraten und schnellen Wechseln zwischen niedrigen und hohen Raten und umgekehrt im Vergleich zu den anderen IDI-Mustern. Sogar im ‚Ruhemuster‘ gab es, obwohl seine mittlere Entladungsrate am niedrigsten war, Abschnitte mit hohen Entladungsraten, auch wenn diese Perioden sehr kurz und unregelmäßig waren. ‚Futtersuchmuster‘ und ‚explorative‘ IDI-Muster ähneln durch ihre relative Konstanz in der Entladungsrate und dem Fehlen von Extremen ‚Ablaichmustern‘ (Werneyer und Kramer, 2005), wobei sie aber eine niedrigere Entladungsrate aufweisen und bei diesen fraktionellen Laichern nur für die kurze Dauer einzelner Ablaichrunden (von wenigen Sekunden Dauer) generiert werden. ‚Ablaichmuster‘ wären daher vielleicht noch besser für Rückspielversuche geeignet als die von mir verwendeten ‚Futtersuch-‘ und ‚explorativen‘ Muster; auf Grund ihrer kurzen Dauer pro Ablaich-Runde und der Trennung einzelner ‚Ablaichmuster‘-Perioden durch andere Entladungsaktivität bis zum nächsten Ablaichen sind sie aber für ein Rückspielexperiment mit einer Mindestdauer nicht geeignet.

Die Wahl eines für Rückspielversuche mit *M. pongolensis* geeigneten IDI-Musters hat sich in dieser Arbeit als kritisch für den Erfolg einer solchen Studie herausgestellt. Hätte ich ein weniger geeignetes IDI-Muster gewählt, wäre es mir vielleicht nicht gelungen, weibliches Partnerwahlverhalten zu beobachten. Die Vermutung, dass sexuelle Selektion durch Weibchen sehr wohl die männliche Entladungspulsdauer bei *M. pongolensis* beeinflusst hat (Machnik und Kramer, 2008a), hätte dann keinen experimentellen Nachweis erfahren.

Kapitel 3

Die Übersetzung von Kapitel 3 wurde in ähnlicher Form als Artikel von Machnik, Markowski und Kramer eingereicht bei:
The Journal of Experimental Biology

Intra- versus intersexuelle Selektion der dimorphen elektrischen Organentladung des Bulldog-Fisches *Marcusenius altisambesi* (Mormyridae, Teleostei)

Zusammenfassung

Innerhalb des *Marcusenius-macrolepidotus*-Komplexes unterscheiden sich die erst vor kurzem als allopatrische Arten erkannten *M. altisambesi* und *M. pongolensis* in der Form und dem Ausmaß des Geschlechtsunterschieds ihrer elektrischen Organentladung: *M. altisambesi* besitzt einen saisonalen Geschlechtsdimorphismus, während *M. pongolensis* einen permanenten, graduell kontinuierlich von der Körperlänge abhängigen Geschlechtsunterschied aufweist. Die vorliegende Arbeit untersuchte, welche Selektionsdrücke bei *M. altisambesi* dazu geführt haben, dass sich der Geschlechtsunterschied bei dieser Art während ihrer evolutiven Differenzierung anders entwickelte als bei der bereits besser untersuchten Art *M. pongolensis*.

In einem Wahlexperiment, bei dem ein langer und ein kurzer Entladungspuls gleichzeitig eingespielt wurden, reagierten vier von sechs Weibchen stärker auf lange, d. h. männlichere Entladungspulse, während vier von sieben Männchen in entgegengesetzter Weise reagierten. Die anderen Versuchstiere zeigten keine Bevorzugung. Als der Versuch in ähnlicher Form ein Jahr später wiederholt wurde, konnte eine weibliche Bevorzugung langer Pulse nicht mehr festgestellt werden. Eine Erklärung für das unterschiedliche Verhalten der Weibchen in den beiden Versuchsreihen wird in Schwankungen der Fortpflanzungsstimmung gesehen. Im Gegensatz zu *M. pongolensis* bestärken beide Versuchsreihen aber, dass bei *M. altisambesi* beide Geschlechter Entladungspulse anhand eines Schwellenwertes als lang oder kurz bewerten, der zwischen 1420 und 2470 µs liegt (verglichen mit einer durchschnittlichen Weibchen- oder juvenilen Männchenpulsdauer von 350 µs).

Ein Langzeitversuch, in dem eine Verlängerung der männlichen Entladungspulse durch wechselnden sensorischen Kontakt zu Nachbarn beiderlei Geschlechts

bewirkt werden sollte, blieb (anders als bei *M. pongolensis*) ohne Erfolg. Eine Verlängerung der Pulse wurde nicht beobachtet.

Diese Beobachtungen legen nahe, dass bei der Ausprägung des männlichen Entladungspulses bei *M. altisambesi* weibliche (intersexuelle) Selektion eine Rolle gespielt hat (bei *M. pongolensis* waren es hingegen sowohl inter- als auch intrasexuelle Selektion); eine runaway-Selektion wurde dabei wahrscheinlich durch elektrorezeptive Raubwelse gestoppt, die im selben Lebensraum vorkommen wie *M. altisambesi* (dieselben Raubwelse kommen auch im Habitat von *M. pongolensis* vor, von ihnen ausgehender Räuberdruck ist dort aber nicht erkennbar). Einen Hinweis auf männliche (intrasexuelle) Konkurrenz, wie sie bei *M. pongolensis* beobachtet worden ist, gibt es bei *M. altisambesi* nicht. Die Vermutung liegt nahe, dass ökologische Unterschiede, wie sie zwischen einer Art bestehen, die in der überfluteten Savanne laicht (*M. altisambesi*), und einer, die auch während der Fortpflanzungszeit im Fluss verbleibt (*M. pongolensis*), den Unterschieden in der Verlängerung der elektrischen Organentladung zugrundeliegen. Diese Unterschiede sind wahrscheinlich die Erklärung für die beobachtete Differenzierung der Paarungssysteme dieser beiden Arten.

Abkürzungsverzeichnis

DAM, Digital-zu-Analog-Konverter mit Mikroprozessor und Gedächtnisfunktion

IDI (inter-discharge interval), Inter-Puls-Zeitintervall

SIQ, semi-interquartile range

SL, Standardlänge

Einleitung

Schwachelektrische Fische erzeugen elektrische Organentladungen zur nächtlichen Elektroortung und Elektrokommunikation (Übersichten: Kramer, 1990, 1996; Moller, 1995; Bullock et al., 2005; Ladich et al., 2006). Bei der Elektrokommunikation der Mormyriden dient unter anderem die Entladungskurvenform als Informationsträger. Sie zeichnet sich durch eine hohe zeitliche Stabilität aus (Kramer und Westby, 1985; Bratton und Kramer, 1988; Crawford, 1991) und ist artspezifisch (Hopkins, 1988, 1999; Kramer, 1996), enthält aber durch Unterschiede innerhalb der artspezifischen Grenzen auch Informationen über individuelle Eigenschaften des Senders und das Geschlecht. Daher ermöglicht die elektrische Organentladung

neben der Arterkennung (Markowski et al., 2008; Feulner et al., 2009) auch Partnerwahl und -bewertung (Machnik und Kramer, 2008a). Individuelle Unterschiede zeigen sich zum Beispiel in der Entladungspulsdauer einiger südamerikanischer Gymnotiformes (Westby und Kirschbaum, 1982; McGregor und Westby, 1992) und afrikanischer Mormyridiformes (Kramer und Westby, 1985; Bratton und Kramer, 1988). Dass Mormyriden Unterschiede in der Entladungspulsdauer selbst im Bereich von Mikrosekunden detektieren, konnte in konditionierten Diskriminierungsversuchen nachgewiesen werden (Graff und Kramer, 1992; Paintner und Kramer, 2003).

Arten des *Marcusenius-macrolepidotus*-Komplexes, die traditionell als Bulldog-Fische bezeichnet werden, haben in Afrika ein großes Verbreitungsgebiet (Skelton, 2001; Kramer et al., 2007). Aspekte des Verhaltens der südafrikanischen Art des Bulldog-Fisches, *Marcusenius pongolensis*, sind bereits in mehreren Arbeiten erfolgreich untersucht worden (Werneyer und Kramer, 2002, 2005, 2006; Hanika und Kramer, 2005, 2008; Lamml und Kramer, 2007; Machnik und Kramer, 2008a, 2008b). Bei dieser Art nimmt die Entladungspulsdauer bei Männchen ab der Pubertät stetig linear mit der Standardlänge (gemessen von der Spitze des oberen Teils des Mauls bis zum Mittelpunkt der Caudalflosse) zu, nicht jedoch bei den Weibchen (Kramer et al., 2007). Es gibt experimentelle Nachweise dafür, dass Unterschiede in der Pulsdauer bei dieser Art intra- und intersexuell von Bedeutung sind (Hanika und Kramer, 2005, 2008; Machnik und Kramer, 2008a). Da hier die Entladungspulsdauer mit Eigenschaften des Senders korreliert, kann sie als Index (Maynard Smith und Harper, 2003) seiner Eigenschaften dienen. Weibchen wählen auf diese Weise einen geeigneten Partner. Territoriale Männchen nutzen die Unterschiede in der Entladungspulsdauer, um Nachbarn („dear enemies“; Fisher, 1954) von fremden Eindringlingen zu unterscheiden, und so ständige Auseinandersetzungen an der Reviegrenze zu vermeiden (Hanika und Kramer, 2005).

Über andere Arten des *Marcusenius-macrolepidotus*-Komplexes ist hingegen weit weniger bekannt. Während *Marcusenius pongolensis* zum Beispiel bereits mehrmals im Labor ablaichte, konnte das Fortpflanzungsverhalten von *Marcusenius altisambesi* noch nicht beobachtet werden. *M. altisambesi* ist eine der subtropischen Arten des Bulldog-Fisches und besitzt ein großes Verbreitungsgebiet im südlichen Afrika mit Populationen in mehreren Flusssystemen. Populationen sind aus dem Oberen Sambesi in Namibia, dem unteren Kwando, dem Linyanti (begrenzt durch Sambia im Norden, Botswana im Süden und Sambia und Simbabwe im Osten) und

dem westlichen Okavango in Botswana bekannt (siehe fishbase.org). Anders als *M. pongolensis* zeigen erwachsene *M.-altisambesi*-Männchen aus dem Oberen Sambesi und dem Kwando während der Fortpflanzungszeit im Freiland nur für kurze Zeit extrem verlängerte Entladungskurven. Im Vergleich zu einem durchschnittlichen Weibchen-Entladungspuls von 350 µs Dauer kommt es zu einer bis zu 11-fachen Verlängerung (Kramer et al., 2007). Die Weibchen verlängern ihre Pulse nicht. Dieser Geschlechtsdimorphismus ist nur während der Fortpflanzungszeit beobachtbar. Danach verkürzen die Männchen ihre Pulse wieder auf Weibchen-Niveau, so dass kein signifikanter Unterschied in der Entladungspulsdauer zwischen den Geschlechtern mehr feststellbar ist. Bei anderen Populationen von *M. altisambesi* als der des Oberen Sambesi und der des Kwando konnten verlängerte männliche Pulskurven bisher weder im Freiland noch im Labor beobachtet werden.

Da es bisher noch nie gelungen ist, verlängerte Entladungspulse von *M.-altisambesi*-Männchen im Labor aufzunehmen, wurde in der vorliegenden Arbeit versucht, eine Verlängerung der männlichen Pulsdauer durch wechselnden sensorischen Kontakt mit den Nachbarn zu provozieren. Diese Methode wurde bereits erfolgreich bei *M. pongolensis* erprobt (Hanika und Kramer, 2005).

Zudem sollte in der vorliegenden Arbeit die Frage geklärt werden, welche Selektionsdrücke den spektakulären Geschlechtsdimorphismus im Entladungspuls bei *M. altisambesi* trotz der Tatsache ermöglicht haben, dass er für viele Männchen dieser Art den frühen Tod bedeutet. Dafür wurde in zwei Versuchsansätzen untersucht, inwieweit die männliche Entladungspulsdauer das Verhalten von *M.-altisambesi*-Männchen bzw. -Weibchen beeinflusst, ob also verlängerte Pulse bei dieser Art inter- und/oder intrasexuell wirksam sind.

Im ersten Versuchsansatz (Januar bis August 2007) wurden „lange“ Entladungspulse ($\geq 2470 \mu\text{s}$) gleichzeitig mit „kurzen“ ($\leq 1420 \mu\text{s}$) *M. altisambesi* aus dem Oberen Sambesi eingespielt, um festzustellen, ob die Tiere Unterschiede in der Pulsdauer differenziert bewerten. Der zweite Versuchsansatz (Januar bis Dezember 2008) zielte auf die Art der Korrelation zwischen den Unterschieden in der Entladungspulsdauer und den Reaktionen von *M. altisambesi* ab, um einen Vergleich mit den bei *M. pongolensis* erhobenen Ergebnissen zu ermöglichen, bei dem beide Geschlechter mit steigender Pulsdauer signifikant linear zunehmende Reaktionen zeigen (Hanika und Kramer, 2005; Machnik und Kramer, 2008a).

Material und Methoden

Tiere

Die Fische, die in den Versuchen verwendet wurden, gehören nach aktueller Taxonomie der Art *Marcusenius altisambesi* Kramer, Skelton, van der Bank und Wink 2007 an, einer erst kürzlich entdeckten und neu beschriebenen Art (Kramer et al., 2007). *Marcusenius altisambesi* besitzt Populationen in mehreren Flusssystemen des südlichen subtropischen Afrika (siehe fishbase.org). Die verwendeten Versuchstiere stammten aus zwei dieser Populationen. Für Versuchsreihe I wurden 13 Tiere (6 Weibchen und 7 Männchen; SL bei allen Tieren > 12,5 cm) aus dem Oberen Sambesi verwendet. Sie wurden ein wenig stromaufwärts des Kalimbeza Fischeramps ($17^{\circ}32'27.3''S$, $24^{\circ}31'26.2''E$) bei Lisikili im Ost-Caprivi von F. H. van der Bank und B. Kramer am 21. August 1999 gefangen. In Versuchsreihe II wurden 17 Tiere (10 Weibchen: SL 13,7-15,3 cm, 7 Männchen: SL 15,1-17,5 cm) aus demselben Fang und zusätzlich 17 weitere (10 Weibchen: SL 12,8-14,3 cm, 7 Männchen: SL 13,7-15,3 cm) aus der Okavango-Population von *M. altisambesi* eingesetzt. Letztgenannte Tiere wurden in der Guma Lagoon im panhandle-Bereich des Okavango-Delta ($18^{\circ}57'46.6''S$, $22^{\circ}22'25.3''E$) von F. H. van der Bank und B. Kramer zwischen dem 10. und 12. August 2004 gefangen. Der Obere Sambesi liegt im Bereich des Caprivi-Zipfels etwa 200 km vom Okavango entfernt, der Kwando liegt in der Mitte zwischen Oberem Sambesi und Okavango. Alle drei parallel von Nordwesten nach Südosten verlaufenden Flüsse sind gelegentlich über Wasserbrücken und Überflutungsebenen in der Regenzeit miteinander verbunden.

Für die Einspielungen wurden in beiden Versuchsreihen die Entladungskurven von zwölf verschiedenen *M.-altisambesi*-Wildfang-Männchen verwendet. Die Aufnahmen der Pulskurven erfolgten im Feld durch B. Kramer unmittelbar nach dem Fang. Zehn dieser Männchen wurden in einem Seitenarm des Oberen Sambesi bei Lisikili im Ost-Caprivi ($17^{\circ}33'S$, $24^{\circ}29'E$) von F. H. van der Bank und B. Kramer zwischen dem 05. und 07. März 1994 gefangen. Zwei der Männchen entstammten dem Kwando bei Nakatwa ($18^{\circ}06'S$, $23^{\circ}23'E$) im Mudumu National Park (gefangen von B. Kramer zwischen dem 09. und 15. März 1994).

Die Veränderung der Pulsdauer durch wechselnden sensorischen Kontakt zu Nachbarn wurde an 18 Tieren (6 Weibchen, 12 Männchen; SL bei allen Tieren > 12,5 cm) untersucht, die alle aus dem Oberen Sambesi stammten (Fangort Kalimbeza, siehe oben).

Tierhaltung

Wenn die verwendeten Tiere nicht im Versuch waren, wurden sie zu zweit oder zu dritt in Aquarien gleicher Größe (Maße: 250 x 50 x 50 cm, Füllhöhe: 40 cm) bei Temperaturen zwischen 25 und 27°C und einer Leitfähigkeit zwischen 50 und 200 µS/cm bei einer Fotoperiode von 12h:12h hell:dunkel gehältert. Die Bedingungen im Versuchsbecken (Maße: 290 x 70 x 50 cm, Füllhöhe: 40 cm) waren ähnlich, wurden aber in engeren Grenzen gehalten ($25,0 \pm 0,2^\circ\text{C}$, $100 \pm 10 \mu\text{S}/\text{cm}$). Die Fische wurden fünfmal pro Woche mit frisch aufgetauten Larven von *Chironomus* sp. zwei Stunden vor Versuchsbeginn (falls im Versuch) gefüttert.

Aufnahme und Analyse von elektrischen Organentladungen

Für die Aufnahme der Entladungspulse bei 25°C und $100 \mu\text{S}/\text{cm}$ Leitfähigkeit befand sich der Fisch in einer Linie zwischen einem Paar Kohleelektroden mit niedriger Impedanz. Das Elektrodenpaar war im Labor über einen differenziellen Vorverstärker (1-100 000 Hz; hergestellt in der Elektronikwerkstatt der biologischen Fakultät der Universität Regensburg) mit einem digitalen Oszilloskop (TDS 420, Tektronix Holland, NV, Heerenveen, The Netherlands; 150 MHz Bandbreite, $1 \text{ M}\Omega$ Eingangswiderstand, 250 kHz Abtastrate, 11 bit Vertikalauflösung, 2500 Punkte pro Zeitablenkung) verbunden. Die Aufnahmebedingungen im Feld waren ähnlich (Kramer, 1997a).

Alle Entladungspulse waren biphasisch und kurz und hatten eine positive Phase, die eine negative folgte. Derartige Pulse sind typisch für die Gattung *Marcusenius*. Sie werden detaillierter in Kramer et al. 2007 beschrieben. Die biphasischen Pulse von *M. altisambesi* besitzen vor der ersten Phase eine negative Vorphase geringer Amplitude, die nicht bei allen *Marcusenius*-Arten auftritt. Im Software-Paket FAMOS (imc, Berlin) erzeugte Programme dienten zur Bestimmung der Pulsdauer. Das Schwellenkriterium wurde dabei bei $\pm 2\%$ der positiven Spitzenamplitude P der EOD festgelegt. Dies war auf Grund des asymptotischen Beginns und Endes der Entladungen von *M. altisambesi* nötig. Eine Entladung begann, wenn die ansteigende Flanke der kopfpositiven ersten Phase P die +2%-Schwelle der jeweiligen Spitzenamplitude P erreichte, und endete, sobald die steigende Flanke der negativen Phase N die -2%-Schwelle der Spitzenamplitude P kreuzte. Ein von FAMOS bereitgestelltes Fourier-Transformationsprogramm lieferte

zudem Amplitudenspektren der einzelnen Pulse (im Zeitfenster der Grundlinie zentriert, 2^{13} Datenpunkte, 50 kHz Abtastrate, 0,2 Hz Frequenzauflösung).

Die zwölf für die Einspielungen verwendeten Pulskurven stammten von zwölf verschiedenen, im Feld gemessenen Männchen (Abb. 1, Tabelle 1). Die Pulsdauer reichte von 350 μ s (ähnlich einer ebenfalls im Feld gemessenen, durchschnittlichen Weibchenentladung: Median im „Sommer“ 1994 ohne Ausreißer = $349,6 \pm 27,6 \mu$ s Semi-Interquartil für $N=43$ bei $\pm 5\%$ Schwellenkriterium der positiven Spitzenamplitude; Median im „Winter“ 1999 = $340,2 \pm 19,9 \mu$ s Semi-Interquartil für $N=22$; verschiedene Tiere, Kramer et al., 2007) bis 3900 μ s, wie sie nur von Männchen während der Fortpflanzungszeit erzeugt wird [längste Weibchenentladung (ohne Ausreißer) im „Sommer“ < 450 μ s für $N=43$; längster Weibchen-Ausreißer, 863 μ s; längste Weibchenentladung im „Winter“, 410,3 μ s für $N=22$, Kramer et al., 2007].

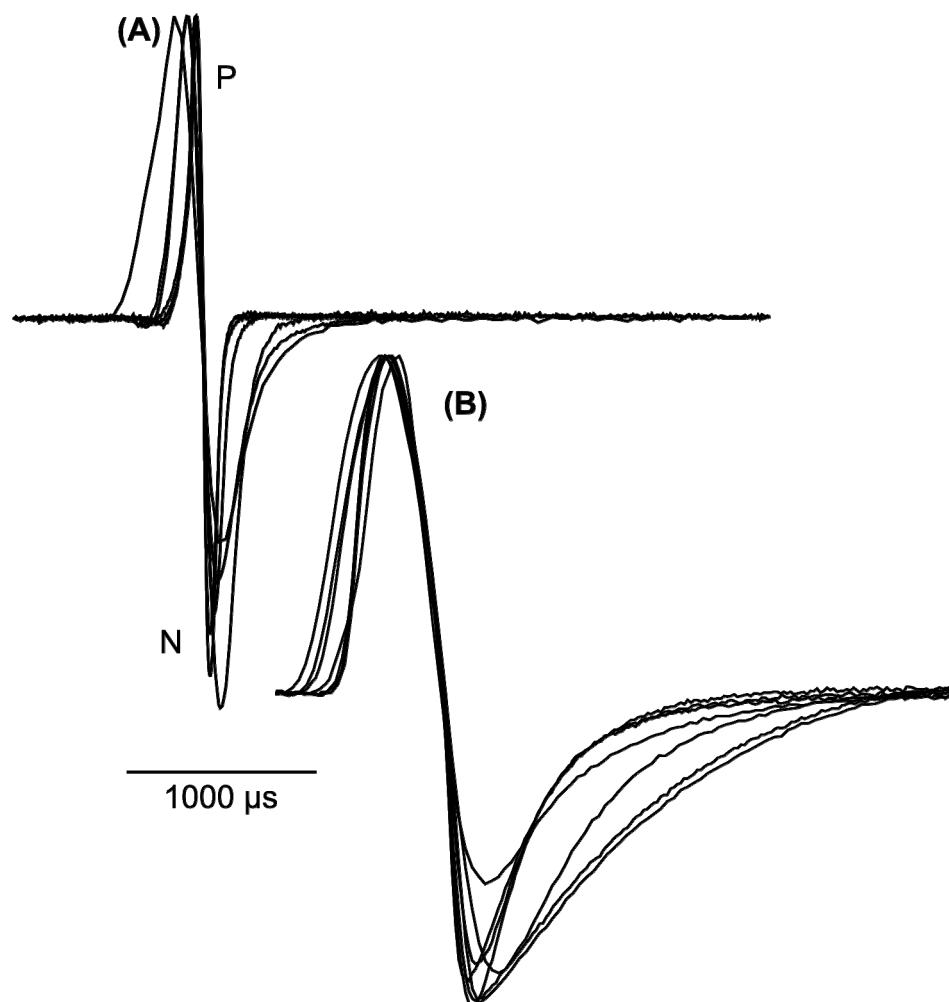


Abb. 1. Die für die Simultaneinspielungen verwendeten zwölf Pulskurven von 12 verschiedenen männlichen *M. altisambesi*, in der Abbildung aufgeteilt in „kurze“ (**A**) und „lange“ (**B**) Entladungspulse und auf eine Spitzenamplitude P von 1 V normiert (bei einem Schwellenkriterium von $\pm 2\%$ der positiven Spitzenamplitude). P, kopf-positive erste EOD Phase; N, kopf-negative zweite Phase.

Tabelle 1. Dauer der eingespielten Entladungspulse bei $\pm 2\%$ der positiven Spitzenamplitude. Die Aufnahmen stammen von zwölf *M.-altisambesi*-Männchen und wurden während der Fortpflanzungsaison im Feld gemessen.

„Lange“ Entladungspulse			„Kurze“ Entladungspulse		
Feld ID*)	SL (mm)	Pulsdauer (μs)	Feld ID*)	SL (mm)	Pulsdauer (μs)
L10isi ¹⁾)	153	3900	L09isi ¹⁾)	159	1420
L05isi ¹⁾)	144	3570	L48isi ¹⁾)	136	1070
L39isi ¹⁾)	176	3440	L18isi ¹⁾)	144	760
L19isi ¹⁾)	151	3170	N95ka ²⁾)	142	480
L20isi ¹⁾)	161	2690	N54ka ²⁾)	128	370
L35isi ¹⁾)	183	2470	L15isi ¹⁾)	145	350

*) siehe Kramer, 1997a, 1997b und Kramer et al., 2007

¹⁾ Fangort/-datum: Ost-Caprivi: Oberer Sambesi: Lisikili, 17°33'S, 24°29'O; 05.-07. März 1994

²⁾ Fangort/-datum: Ost-Caprivi: Kwando: Nakatwa, 18°06'S, 23°23'O; 09.-11. März 1994

Einspielung von elektrischen Entladungskurven

Die Pulsdauer der in der vorliegenden Arbeit verwendeten zwölf männlichen Pulskurven, die zur Reizung der Versuchsfische verwendet wurden, lag zwischen 350 und 3900 μs . Die spektrale Analyse zeigte, dass die Frequenz höchster Amplitude für die kürzeste Pulskurve bei 3,07 kHz und die -10 dB Grenzfrequenz der hochfrequenten Flanke bei 7,78 kHz lag. Bei der längsten Entladung lag die Frequenz höchster Amplitude bei 0,32 kHz mit einer deutlich geringeren oberen Grenzfrequenz bei -10 dB von 0,99 kHz (Abb. 2).

Amplitudennormierte Entladungskurven wurden unter Verwendung eines FAMOS-Programms auf 500 kHz neu abgetastet und auf eine vertikale Auflösung von 8 bit gebracht, um die gerätetechnischen Anforderungen eines über einen Mikroprozessor gesteuerten D/A-Wandlers mit Gedächtnisfunktion (DAM, hergestellt in der Elektronikwerkstatt der biologischen Fakultät der Universität Regensburg; Kramer und Weymann, 1987) zu erfüllen. Über den Computer wurden die Dateien an beide DAMs übertragen, so dass bipolare Output-Signale an die Dipole geschickt werden konnten (Aufbau siehe Abb. 3).

Der Abstand zwischen den die Entladungspulse einspielenden Reizgebern und der tönernen Wohnröhre des Fisches in der Mitte des Versuchsbeckens betrug 30 cm. Die Feldstärke des eingespielten Reizes betrug innerhalb der Wohnröhre des Versuchsfisches $300 \mu\text{V}_{\text{p-p}} \text{ cm}^{-1}$ und am entfernten Dipol noch $50 \mu\text{V}_{\text{p-p}} \text{ cm}^{-1}$ (60 cm Abstand). Die horizontale Feldstärke wurde mit einem vertikal angebrachten 1-cm-Messdipol aus Glaskohlenstoff-Elektroden gemessen (Sigradur G, HTW GmbH, 86672 Thierhaupten, Deutschland; Durchmesser der Elektroden-Stäbchen, 1 mm;

Länge, 6 cm; isoliert bis auf die untersten 3 mm; Abstand der Stäbe von der Mitte zur Mitte, 1 cm). Der Messdipol wurde so auf der Stelle gedreht, dass sich die maximale Feldstärke einstellte.

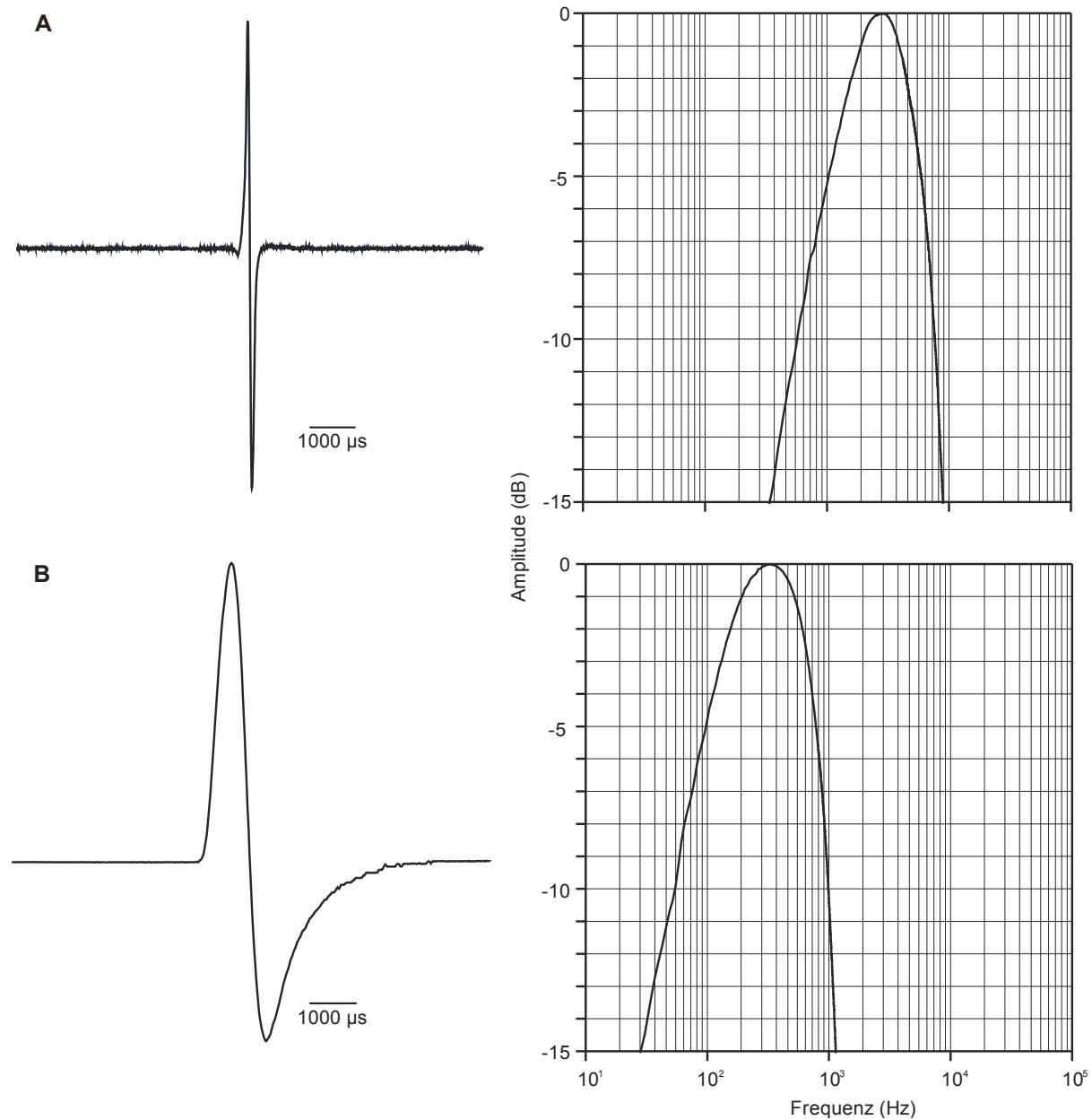


Abb. 2. A Kürzester eingespielter Puls von 350 μ s Dauer. Links, EOD-Pulskurve (Volt über Zeit); rechts, zugehöriges Amplitudenspektrum (Amplitude in dB re: höchste Amplitude = 0 dB über Frequenz in Hz). **B** Dasselbe wie A, aber für den längsten Puls mit 3900 μ s Dauer.

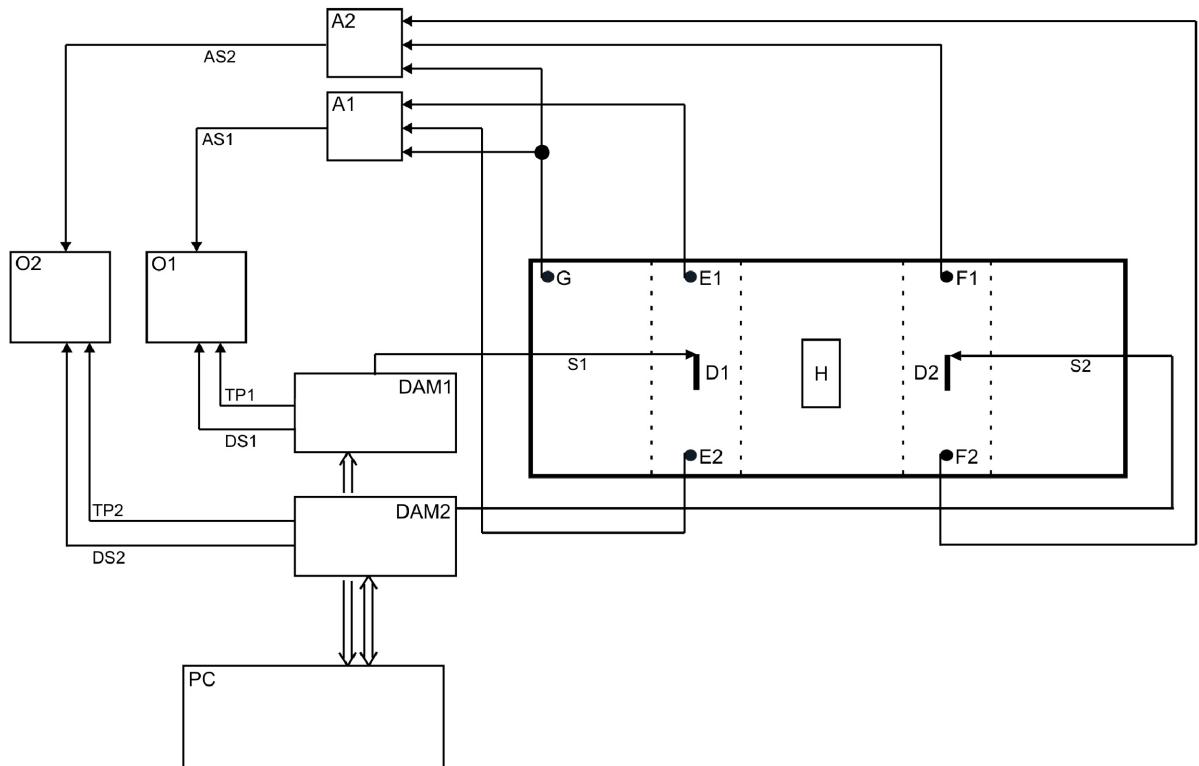


Abb. 3. Aufbau für Rückspielexperimente: E1 und E2, F1 und F2, Elektrodenpaare für die Ableitung; G, Erdungselektrode; A1, A2, differentielle Vorverstärker; O1, O2, Oszilloskope; DAM1, DAM2, Digital-Analog-Wandler; PC, Steuerrechner; D1, D2, Reizdipol mit festgelegtem „Bereich am Dipol“; H, Wohnröhre; TP1, TP2, externer Triggerpuls; S1, S2, DS1, DS2, Rückspelpuls-Output.

Die Reizdipole bestanden aus einem Paar vertikal orientierter Graphitstäbe, die aus einem horizontal aufgestellten Röhrchen aus Plexiglas herausragten. Die Dipole wurden mit Saugnäpfen am Aquarienboden befestigt. Die Graphitstäbe, die einen Durchmesser von 5 mm und eine Höhe von 10 mm hatten, waren 3 cm voneinander entfernt. Sie erzeugten das elektrische Reizfeld.

Die DAMs erzeugten nach Konfigurierung und Ansteuerung über den Computer die ausgewählten Pulskurven im Takt der gewählten, natürlichen Interpulsintervall-Muster. Die verwendeten IDI-Muster hatten eine Länge von genau 60 s. Dies entsprach der Einspielzeit. Auf Grund der Erfahrungen aus früheren Rückspielversuchen (siehe Kramer, 1979; Machnik und Kramer, 2008a, 2008b) wurden für die Rückspielversuche in beiden Versuchsreihen Interpulsintervall-Muster von isolierten, nächtlich langsam (ohne abrupte Bewegungen) umherschwimmenden Fischen verwendet (Abb. 4). Diese IDI-Muster sind charakterisiert durch Histogramme mit einem einzigen Modus, der bei dieser Art bei ca. 33 ms liegt, einer engen Bandbreite der Intervalle zwischen 15 und 55 ms (95% der Intervalle) und

einer mittleren Pulsrate von etwa 35 Hz. Sie enthalten keine abrupten Steigerungen der Entladungsrate oder Unterbrechungen (wie sie während aggressiven oder Drohverhaltens erzeugt werden), die das Versuchstier aufregen oder von den Eigenschaften des Entladungspulses ablenken könnten. Die vier für diese Arbeit ausgewählten Muster, die von vier unterschiedlichen Männchen aufgenommen worden waren, wurden durch ein in QuickBasic erstelltes Programm in ein für das DAM geeignetes Format umgewandelt und in den Speicher des DAM geladen.

Jeder Fisch wurde mindestens zwei Tage vor Versuchsbeginn in das Versuchsbecken gesetzt, um sich an Leitfähigkeit, Temperatur und Umgebung zu gewöhnen. Die Versuche wurden in der Nacht durchgeführt, da die Vorversuche ergaben, dass viele Fische bei Tageslicht nicht oder nur in geringem Maße auf die Reizeinspielungen reagierten.

In Versuchsreihe I wurden sechs der zwölf verwendeten Entladungspulse als „lang“ und sechs als „kurz“ definiert. Die Grenze zwischen „lang“ und „kurz“ bildete die Mitte aller zur Verfügung stehenden, im Feld aufgenommener Entladungspulse geschlechtsreifer Männchen ($N=47$, Max=4200 μ s, Min=350 μ s, Mitte=2270 μ s). Jeder „lange“ Entladungspuls wurde mit jedem „kurzen“ eingespielt, um die Bevorzugung für lange Entladungspulse gegenüber kurzen zu testen. Jede Pulspaarkombination wurde jedem Versuchstier nur einmal eingespielt. Der Versuch bestand demnach pro Tier aus 36 Einzeltests. Für die Einspielungen wurden zwei Interpulsintervall-Muster verwendet (A und B in Abb. 4). Die Reihenfolge der Einspielungen bestimmter Pulspaarkombinationen folgte dem Schema „randomisierter Blocks“ (Cochran und Cox, 1957). Hierfür wurde für jede mögliche Kombination von Reizpulsen ein Zettel geschrieben und vor Versuchsbeginn für jedes Versuchstier die Reihenfolge durch Ziehen ohne Zurücklegen aus einer Urne festgestellt. Auf diese Weise wurden alle Kombinationen gleich oft und in zufälliger Reihenfolge auf der rechten wie auf der linken Seite eingespielt. Eine einzelne Einspielung dauerte 60 s. Zwischen zwei Teilversuchen hatte der Fisch mindestens zehn Minuten Pause. Es wurden nie mehr als zwölf Teilversuche pro Tag durchgeführt. Getestet wurden die Reaktionen von 13 *M. altisambesi*.

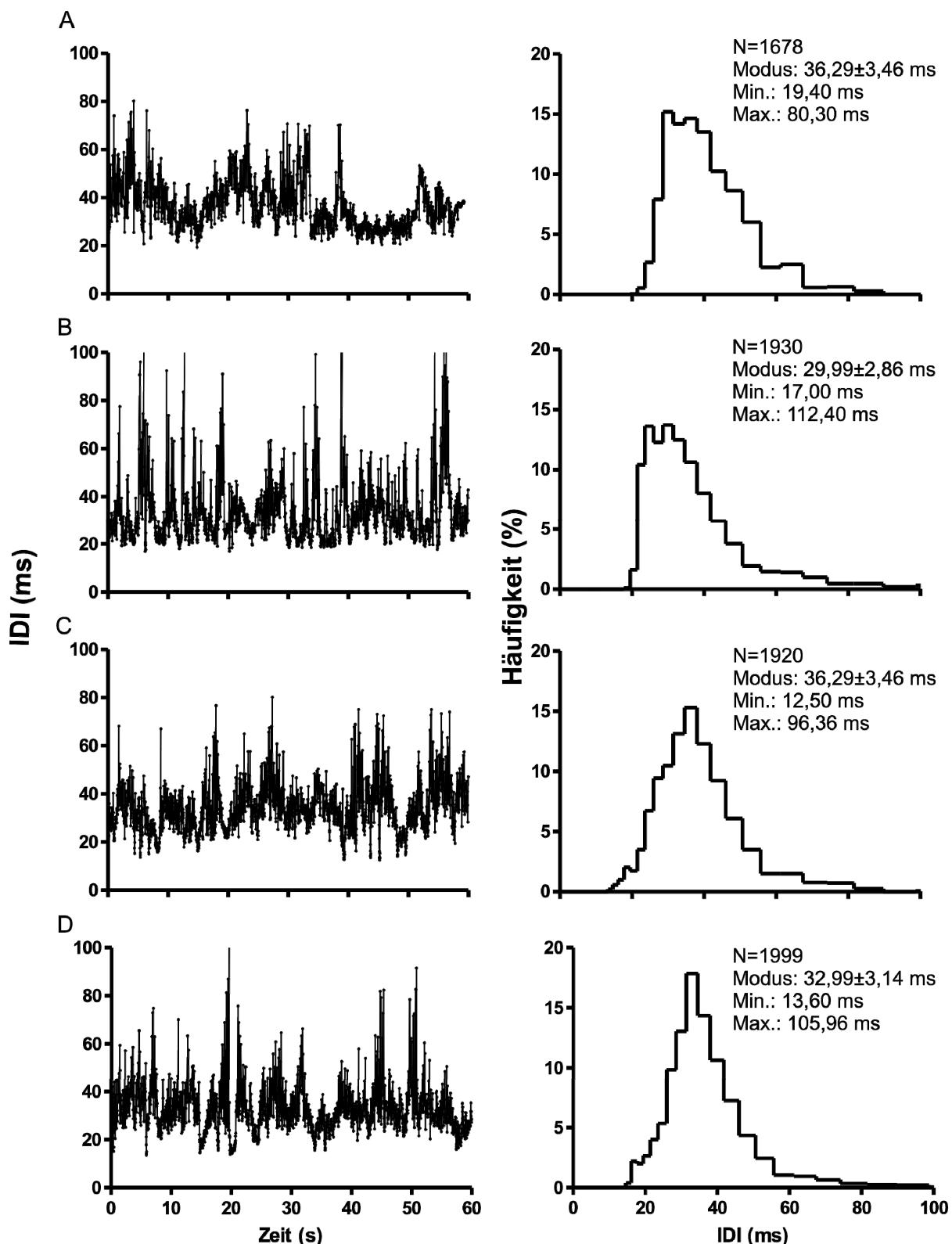


Abb. 4. Für die Einspielung der Reizpulse verwendete Interpulsintervall-Muster, aufgenommen von vier isolierten nächtlich im Aquarium umherschwimmenden männlichen *M. altisambesi*: Die IDI-Muster (**A**) und (**B**) wurden in Versuchsreihe I verwendet. Sie stammen von zwei Männchen, die nicht Teil von Versuchsreihe I waren; IDI-Muster (**C**) und (**D**) wurden in Versuchsreihe II verwendet. Sie stammen von zwei in Versuchsreihe II verwendeten Okavango-Männchen. Linke Seite, Interpuls-Intervalle (ms) über der Zeit (s); rechte Seite, Histogramme der Muster zu ihrer linken (zusammen mit statistischen Daten ± 1 SF). Mittlere Entladungsrate, (**A**) 27,97 Hz, (**B**) 32,17 Hz, (**C**) 32,00 Hz, (**D**) 33,32 Hz.

In Versuchsreihe II wurden ebenfalls Pulspaare simultan eingespielt. Anders als in Versuchsreihe I war der kürzeste Puls hier aber Teil eines jeden Reizpulspaars. Eine Unterteilung in „lange“ und „kurze“ Entladungspulse fand nicht statt. Jeder längere Entladungspuls wurde zusammen mit dem kürzesten (350 µs) eingespielt. Abgesehen vom kürzesten Puls wurde jeder längere (1 bis 11) während der Einspielversuche auf jeder Seite (links und rechts) mit jedem Intervallmuster (C und D in Abb. 4) nur einmal eingespielt. Die Reihenfolge der Einspielungen wurde mit Hilfe randomisierter Blocks (Tabelle 15.7 in Cochran und Cox, 1957) bestimmt. Jeder Block dieser Tabelle wurde nur einmal verwendet. Insgesamt ergaben sich so 44 Permutationen (11 Reizpulspaare x 2 IDI-Muster x 2 (linke/rechte Seite)). Jedes Versuchstier wurde demnach 44 Einspielungen ausgesetzt. Pro Versuchstag wurde jedes Pulspaar einmal eingespielt (11 Einspielungen pro Versuchstag). Zwischen den einzelnen Einspielungen lagen mindestens 5 min Pause. Die einzelne Einspielung dauerte 60 s. Das Verhalten von 34 *M. altisambesi* aus zwei Populationen wurde getestet.

Das Verhalten der Versuchstiere wurde unter Verwendung von Infrarotscheinwerfern (Modell UF 500 FL, Derwent Systems, Cramlington, UK, Emissionsbereich $\lambda \geq 800$ nm), einer infrarotempfindlichen Kamera (Model FK 6990 B-IQ, Cohu, San Diego, CA, USA; Objektiv: Pentax/Cosmicar 1.0: 8-48 mm, Tokio, Japan) und eines Videorekorders (Panasonic AG-7330, Hifi, S-VHS) aufgezeichnet. Jeder Reizpuls triggerte einen Pulsmarker (Elektronikwerkstatt, Universität Regensburg), der für jeden Puls einen kurzen weißen Balken am Rand des linken Videobildes erzeugte. Der vertikale Abstand zwischen den Balken aufeinanderfolgender Videobilder (von 20 ms Dauer) korrespondierte mit der IDI-Liste des Reiz-Outputs. Bei der Auswertung konnte so der genaue Beginn der Einspielung bestimmt werden, so dass das Verhalten der Tiere mit dem verwendeten Intervallmuster und den Reizpulsen korreliert werden konnte.

Liste der beobachteten und aufgezeichneten Verhaltensreaktionen:

- (1) Kopfstoß: (a) Beschleunigung in Richtung des Dipols und frontale Kollision mit diesem; (b) lateraler Kopfstoß gegen den Dipol nach seitlichem Anschwimmen.
- (2) Umkreisung ohne Kopfstoß: eine Umkreisung des Dipols in dessen unmittelbarer Nähe oder über diesem (360°).

- (3) Umkreisung mit Kopfstoß: der Fisch versetzt dem Dipol während der Umkreisung einen seitlichen Kopfstoß.
- (4) Aufenthaltszeit: die gesamte Zeit, die das Tier, beginnend mit dem Start der Einspielung, mit mindestens 50 % seines Körpers innerhalb des sich um den Dipol befindenden Bereichs verbrachte. Dieser Bereich war 20 cm breit.

Es wurden die während der gesamten Einspielzeit von 1 Minute beobachtete Anzahl von Kopfstößen und Umkreisungen für jeden Dipol angegeben, um einen Vergleich mit den bei *M. pongolensis* erhobenen Ergebnissen zu ermöglichen (Hanika und Kramer, 2005; Machnik und Kramer, 2008a).

Statistische Auswertung

Zur statistischen Auswertung der Versuche zur Kurvenformveränderung und der Rückspielversuche wurden die Software-Pakete StatView 5.0 und GraphPad Prism 4.0 verwendet ($\alpha \leq 0,05$). Wenn keine weiteren Angaben gemacht werden, handelt es sich um zweiseitige Tests. Mittelwerte sind mit Standardfehler angegeben.

Für die statistische Analyse bei Versuchsreihe I wurden die Daten der Fische individuell getrennt gehalten, um dann für die Gruppe Schlussfolgerungen ziehen zu können. Für Versuchsreihe II gingen die Mittelwerte der vier Wiederholungen eines jeden Reizpulspaars in die statistische Auswertung mit $N=1$ ein. Auf Grund der großen Homogenität der Ergebnisse der Einspielungen in dieser Versuchsreihe war es möglich, die Ergebnisse für alle Versuchstiere desselben Geschlechts und derselben Population zusammenzufassen.

Veränderungen der Pulsdauer durch Interaktion mit Nachbarn

Um zu prüfen, ob die Fische in Gegenwart von Artgenossen ihre Entladungskurvenform ändern, wurden jeweils drei Fische zusammen in einem Becken gehältert. Die Tiere waren für eine Woche mit einer soliden, undurchsichtigen Trennwand voneinander separiert, dann wurde diese Trennwand für zwei Wochen durch eine Gaze-Trennwand ausgetauscht, die einen ungehinderten sensorischen Kontakt der Fische ermöglichte, körperlichen Kontakt aber stark einschränkte. Anschließend wurden die Tiere wieder für eine Woche durch eine solide Trennwand getrennt. Die Aufnahmen der Entladungen aller Tiere wurden täglich zwischen 9 und 10 Uhr vormittags gemacht, auf 25°C korrigiert ($Q_{10}=1,5$; Kramer und Westby, 1985), falls die Temperatur im Versuchsbecken von 25°C abwich, und die Dauer der

Entladungspulse (bei $\pm 2\%$ der positiven Spitzenamplitude) mit Hilfe des Computerprogramms FAMOS 4.0 bestimmt. Es befanden sich zweimal drei Männchen, zweimal zwei Männchen und ein Weibchen (Weibchen im mittleren Abteil) und zweimal ein Männchen (mittleres Abteil) und zwei Weibchen in den Versuchsbecken. Um zu testen, ob die Versuchsdauer Einfluss auf das Ergebnis hat, wurden weitere Beobachtungen bei zwei Männchen und einem Weibchen, die durch eine Gaze-Trennwand voneinander separiert waren, für vier Wochen und bei drei Männchen für 15 Wochen gemacht. Die Entladungspulse wurden dreimal pro Woche aufgenommen.

Ergebnisse

Rückspielversuche

Unabhängig von den eingespielten Entladungspulsen verließen alle Versuchstiere wenige Sekunden nach Beginn der Reizung ihre Wohnröhre und schwammen zu einem der Reizdipole. Dort zeigten sie in beiden Studien Kopfstoß-Attacken und Umkreisungen, Verhaltensweisen also, die sich während der Einspielung gegen den Dipol richteten. In häufig eingestreuten Blindversuchen, die alle Manipulationen des Versuchsleiters – wie das Einschalten des Videorekorders und die Bedienung des Steuerrechners – bei unterbrochener Verbindung zwischen DAM und Reizdipol im Becken umfassten, zeigten die Fische keine Reaktion. Auch in der Zeit zwischen zwei Einspielungen, in der die Dipole nicht sendeten, konnten Attacken und Umkreisungen niemals beobachtet werden. Beide Geschlechter zeigten qualitativ das gleiche Verhalten.

Versuchsreihe I

Präferenz-Tests bei Männchen

Drei der sieben Versuchstiere hielten sich signifikant länger an den Dipolen auf, die „kurze“ Entladungspulse einspielten, eines (M3) bevorzugte die „langen“ Entladungspulse (Tabelle 2, Abb. 5A). Die übrigen Versuchstiere zeigten keine statistisch signifikante Bevorzugung ($P>0,05$). Die Aggressionsbereitschaft, gemessen in Anzahl der Kopfstoße gegen den Dipol, war bei vier Versuchstieren signifikant höher gegenüber dem die kurzen Entladungspulse einspielenden Dipol (Tabelle 2, Abb. 6A). Auch die Anzahl der Umkreisungen des Dipols war, wenn signifikant verschieden, gegenüber dem die kürzeren Entladungspulse einspielenden

Dipol größer (nur M5, Tabelle 2, Abb. 7A). Die Tiere, die in mehreren Tests eine signifikante Bevorzugung kurzer Entladungspulse zeigten, waren in allen drei Tests M5 und in zwei Tests zusätzlich noch M2 und M4 (Tabelle 2).

Gemessen an der Aufenthaltszeit zeigte kein Versuchstier eine Bevorzugung für ein bestimmtes Interpulsintervall-Muster (Chi-Quadrat-Test, $\chi^2 < 2,455$, $N=36$, $P > 0,117$). Auch die Häufigkeitsverteilungen der Erstwahlen eines der beiden Dipole waren nicht von der Pulsdauer abhängig. Sie waren bei allen sieben Tieren zufällig verteilt (Chi-Quadrat-Test, $\chi^2 < 3,457$, $N=36$, $P > 0,063$).

Präferenz-Tests bei Weibchen

Von den sechs untersuchten Weibchen hielten sich vier signifikant länger an dem Dipol auf, der die längeren Entladungspulse einspielte (Tabelle 2, Abb. 5B). Entsprechendes galt auch für die Anzahl der Kopfstöße und der Umkreisungen, die bei drei (Anzahl der Kopfstöße) bzw. bei vier Versuchstieren (Anzahl der Umkreisungen des Dipols) für die längeren Entladungspulse signifikant höher war (Tabelle 2, Abb. 6B und 7B).

Eine Bevorzugung eines der IDI-Muster konnte nicht festgestellt werden (Chi-Quadrat-Test, $\chi^2 < 0,533$, $N=36$, $P > 0,465$). Die Erstwahlen von drei der sechs Tiere waren nicht zufällig verteilt (Chi-Quadrat-Test, $\chi^2 > 5,444$, $N=36$, $P < 0,02$): die Weibchen F4, F5 und F6 entschieden sich signifikant häufiger zuerst für den die langen Entladungspulse einspielenden Dipol.

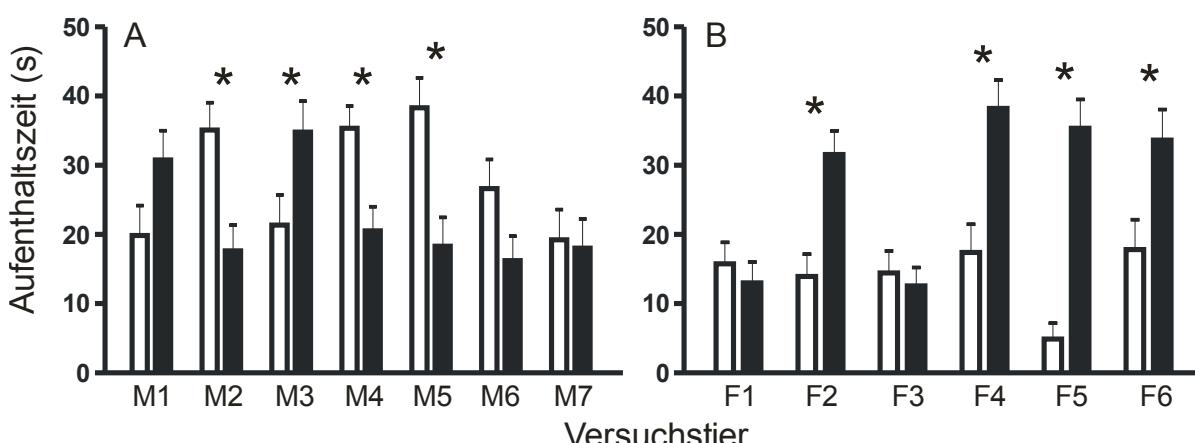


Abb. 5. Abhängigkeit der Aufenthaltszeit am Dipol von „kurzen“ (weiße Balken) bzw. „langen“ Entladungspulsen (schwarze Balken) für **A** Männchen und **B** Weibchen. Die weißen Balken zeigen die durch die kurzen EOD-Pulse bedingte Aufenthaltszeit, die schwarzen Balken die durch lange EOD-Pulse bedingte Aufenthaltszeit als Mittelwert ± 1 SF. Sterne zeigen Wertepaare mit signifikanten Unterschieden. F1-F6, M1-M7: Identifikationsnummern der Versuchstiere.

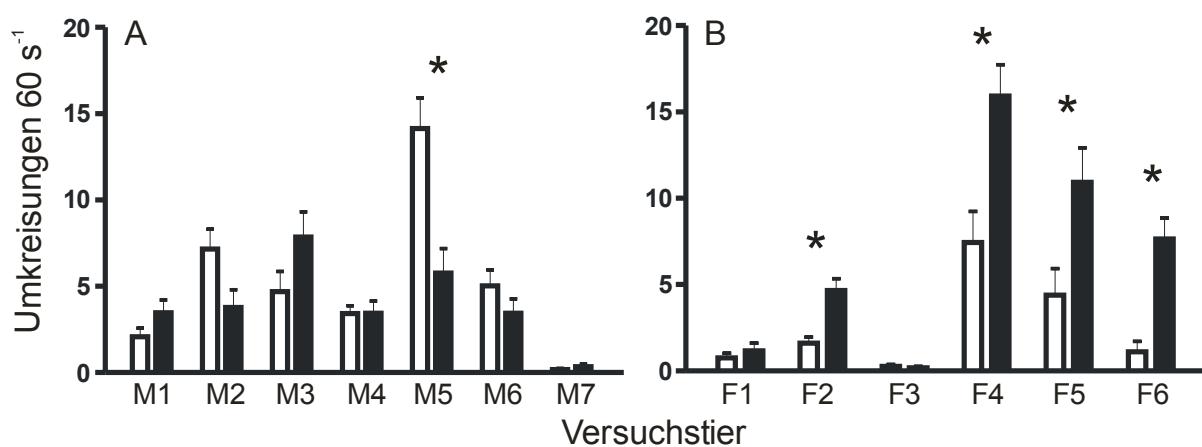
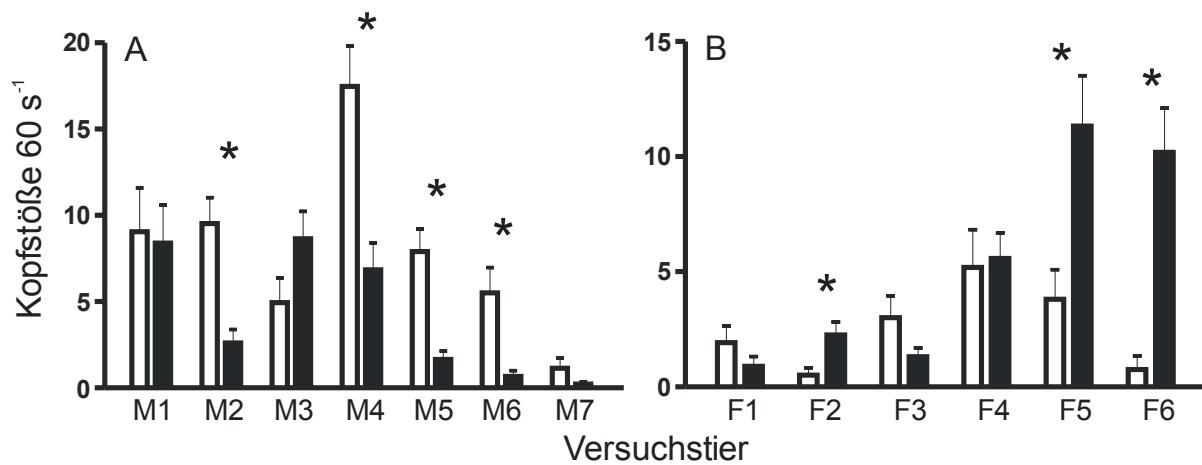


Tabelle 2. Reaktionen der Versuchsfische auf Doppelreizung mit Entladungspulsen unterschiedlicher Dauer. Mittelwerte und Standardabweichungen getrennt für jedes Versuchstier (F1-F6, M1-M7). Fett gedruckte P-Werte kennzeichnen signifikante Unterschiede.

	Fisch	P (2-seitig)	Wilcoxon $T^+ + T^-$ (W)	N*	„Lange“ Entladungen		„Kurze“ Entladungen	
					MW	SF	MW	SF
Aufenthaltszeit (s)	F1	0,5691	-51	29	13,03	2,97	15,79	3,07
	F2	0,0173	304	36	31,57	3,39	13,92	3,24
	F3	0,6878	-48	34	12,57	2,67	14,44	3,21
	F4	0,0142	312	33	38,22	4,10	17,38	4,09
	F5	0,0001	430	36	35,35	4,18	4,90	2,29
	F6	0,0496	249	36	33,64	4,44	17,81	4,34
	M1	0,3536	119	36	30,76	4,24	19,87	4,32
	M2	0,0136	-315	36	17,64	3,73	35,11	3,94
	M3	0,0188	287	35	34,80	4,47	19,69	4,28
	M4	0,0419	-260	36	20,54	3,48	35,36	3,21
	M5	0,0379	-265	36	18,33	4,17	38,31	4,35
	M6	0,1744	-153	33	16,22	3,54	26,63	4,24
	M7	0,6037	-49	30	18,03	4,21	19,25	4,35
Kopfstöße 60 s ⁻¹	F1	0,1899	-61	18	0,89	0,44	1,92	0,73
	F2	0,0071	166	22	2,25	0,57	0,50	0,33
	F3	0,3937	-57	23	1,31	0,39	3,00	0,95
	F4	0,4421	87	33	5,58	1,10	5,19	1,64
	F5	0,0248	241	28	11,33	2,19	3,81	1,28
	F6	0,0001	338	32	10,19	1,91	0,75	0,59
	M1	0,9032	14	32	8,39	2,20	9,06	2,53
	M2	0,0034	-344	35	2,61	0,78	9,53	1,50
	M3	0,1552	146	32	8,64	1,60	4,94	1,42
	M4	0,0078	-326	35	6,83	1,57	17,47	2,34
	M5	0,0009	-424	36	1,67	0,48	7,92	1,30
	M6	0,0040	-178	23	0,67	0,35	5,50	1,47
	M7	0,1521	-37	11	0,22	0,14	1,14	0,59
Umkreisungen 60 s ⁻¹	F1	0,7607	17	21	1,17	0,45	0,75	0,27
	F2	0,0023	326	32	4,67	0,67	1,61	0,35
	F3	0,8087	-5	9	0,17	0,08	0,25	0,12
	F4	0,0280	269	36	15,92	1,82	7,44	1,80
	F5	0,0299	266	28	10,92	2,01	4,39	1,53
	F6	0,0005	305	35	7,64	1,22	1,11	0,59
	M1	0,2547	117	32	3,47	0,73	2,08	0,50
	M2	0,0617	210	34	3,78	1,03	7,17	1,13
	M3	0,1899	161	35	7,86	1,47	4,69	1,17
	M4	0,9145	-13	34	3,44	0,69	3,42	0,46
	M5	0,0106	-313	36	5,78	1,41	14,14	1,80
	M6	0,3125	-104	30	3,44	0,84	5,03	0,94
	M7	0,5311	13	10	0,33	0,16	0,17	0,07

*) N=36 in allen Versuchen, jedoch fielen identische Wertepaare für den Wilcoxon Matched-Pairs Test heraus, so dass das formale N sich entsprechend verringerte.

Versuchsreihe II

In diesem Versuchsansatz wurde getestet, ob die Reaktionen bei *M. altisambesi* in ähnlicher Weise mit der Entladungspulsdauer korrelieren wie die von *M. pongolensis* (siehe Einleitung). Daher wurde der kürzeste immer gleichzeitig mit einem längeren Entladungspuls eingespielt.

Das am häufigsten durch die Einspielung ausgelöste aggressive Verhalten waren Kopfstöße gegen den Reizdipol. Männchen aus beiden Populationen zeigten sich dabei insgesamt aggressiver als die Weibchen (siehe Anzahl der Kopfstöße; Abb. 8).

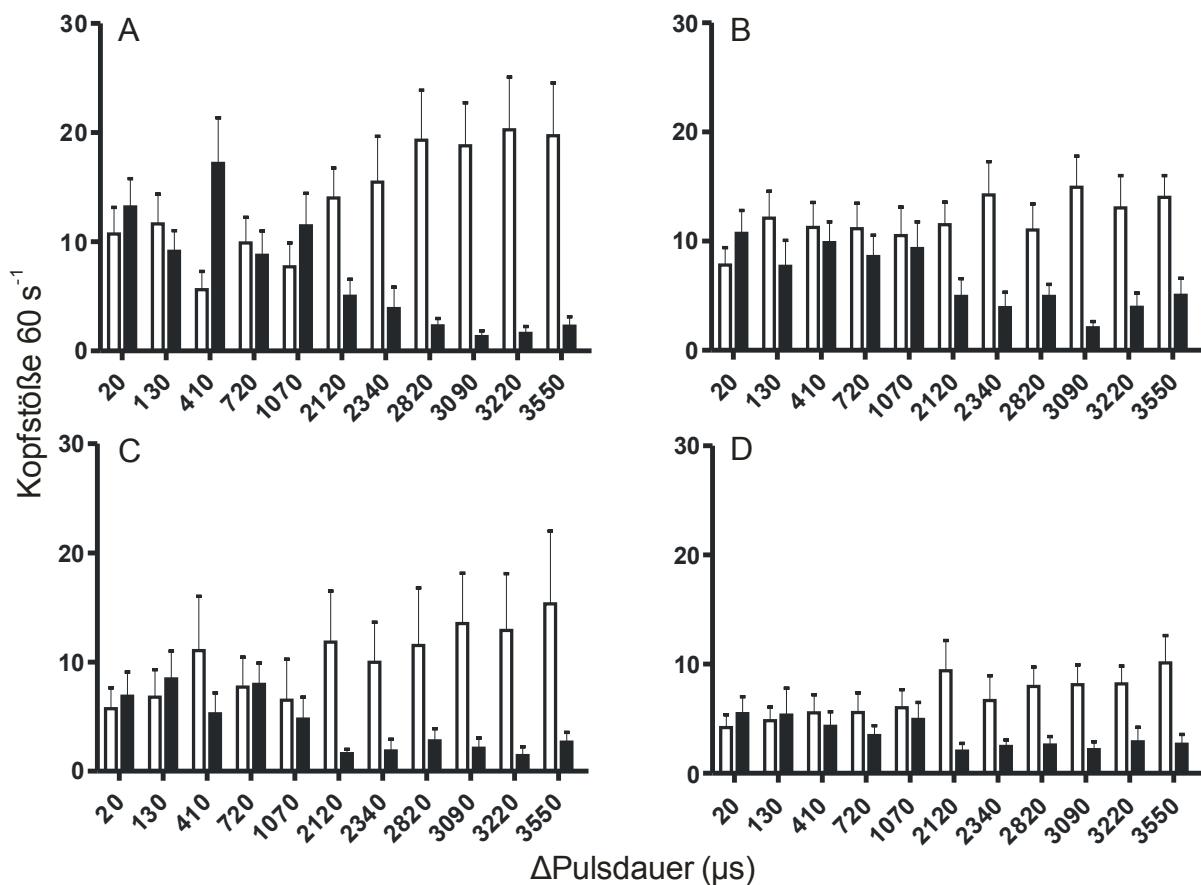


Abb. 8. Abhängigkeit der Kopfstoßrate auf den Dipol von der Differenz der Pulspaar-Dauer [Dauer der längeren Entladung (schwarze Balken) minus der des mit 350 µs kürzesten Pulses (weiße Balken)] für **A** Männchen (Oberer Sambesi), **B** Weibchen (Oberer Sambesi), **C** Männchen (Okavango) und **D** Weibchen (Okavango). Die weißen Balken zeigen die Anzahl der durch den kurzen EOD-Puls ausgelösten Kopfstoße, die schwarzen Balken die Anzahl der durch den längeren EOD-Puls ausgelösten Kopfstoße als Mittelwert ± 1 SF. Unabhängig von Population und Geschlecht stellte ich für die Differenz der Kopfstoßrate einen signifikanten Abfall mit der Differenz der Pulspaar-Dauer fest (linearer Trend, signifikant).

Bis zu einer Pulsdifferenz von etwa 1070 µs ergab sich kein konsistentes Bild hinsichtlich der Wirksamkeit der beiden eingespielten Entladungspulse. Etwa ab dieser Pulsdifferenz löste der kurze Entladungspuls aber zunehmend mehr

Aggression aus (Abb. 8). Dies geschah unabhängig von der Population oder dem Geschlecht der Tiere. Die Kopfstoßrate nahm mit der Pulsdauer ab, so dass ein Abfall von Δ Kopfstoße mit Δ Pulsdauer feststellbar war (lineare Regression: Oberer-Sambesi-Männchen: Δ Kopfstoße = $-0,0071 \times \Delta$ Pulsdauer + 5,58, $r^2=0,4561$, $F_{1,75}=62,90$, $P<0,0001$; Oberer-Sambesi-Weibchen: Δ Kopfstoße = $-0,0029 \times \Delta$ Pulsdauer - 0,27, $r^2=0,1533$, $F_{1,108}=19,55$, $P<0,0001$; Okavango-Männchen: Δ Kopfstoße = $-0,0039 \times \Delta$ Pulsdauer + 1,45, $r^2=0,1883$, $F_{1,75}=17,40$, $P<0,0001$; Okavango-Weibchen: Δ Kopfstoße = $-0,0021 \times \Delta$ Pulsdauer + 0,33, $r^2=0,1891$, $F_{1,108}=25,19$, $P<0,0001$). Der Abfall von Δ Kopfstoße mit Δ Pulsdauer entsprach dabei meistens dem Verlauf einer Kurve mit einem Plateau nahe Null, dem ab einem Schwellenwert von ca. 1070 μ s ein einphasig exponentieller Abfall folgte (Abb. 9), besser als das lineare Modell.

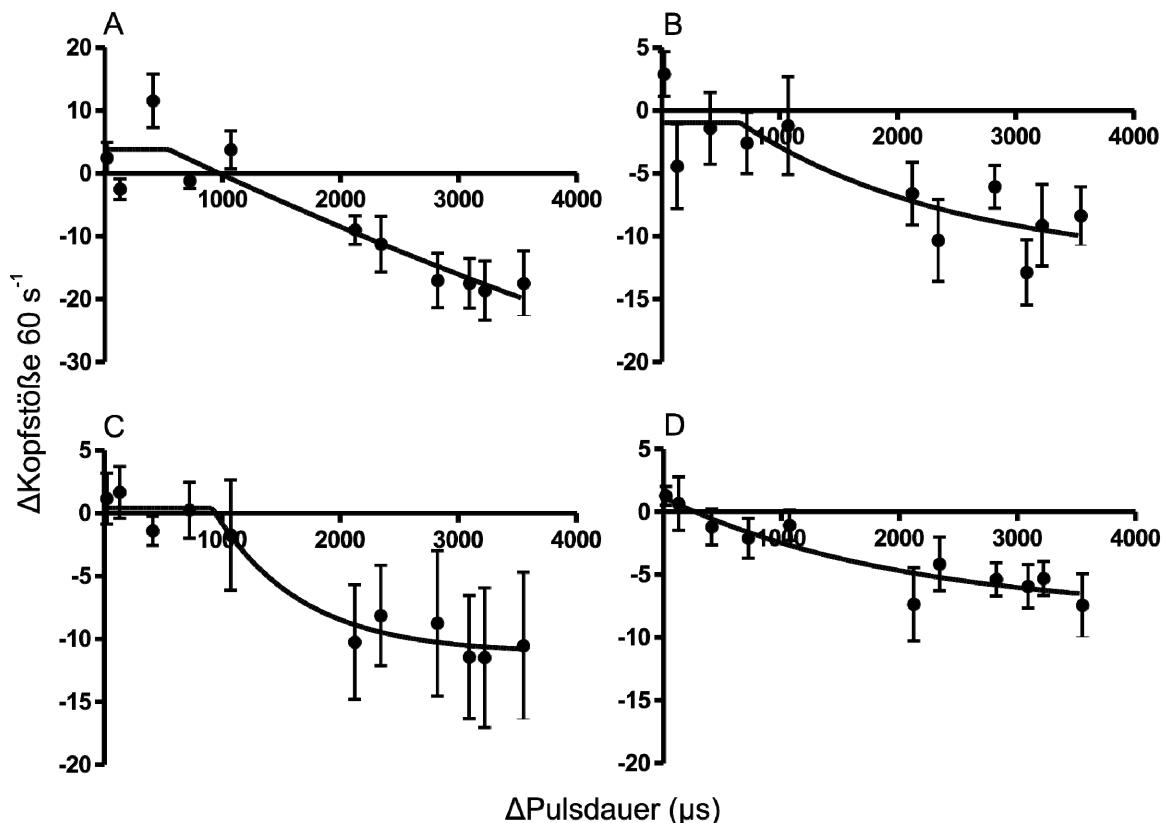


Abb. 9. Beziehung zwischen Δ Kopfstoße 60 s^{-1} (Ordinate) und Δ Pulsdauer (Abszisse) für **A** Männchen (Oberer Sambesi), **B** Weibchen (Oberer Sambesi), **C** Männchen (Okavango) und **D** Weibchen (Okavango). Die Kurven sind nach der Methode der kleinsten Quadrate berechnet. Einzelne Punkte zeigen Mittelwerte mit Standardfehler an. Der Abfall von Δ Kopfstoße 60 s^{-1} mit Δ Pulsdauer scheint, wie hier gezeigt, dem Verlauf einer Kurve mit einem Plateau zu folgen, dem ab einem Schwellenwert von etwa 1070 μ s ein einphasiger exponentieller Abfall folgt (Goodness-of-fit-Test: $r^2 \geq 0,1547$; keine signifikante Abweichung von einem solchen Modell: Replikanten-Test für Δ Kopfstoße 60 s^{-1} mit Δ Pulsdauer: $r^2 \geq 0,1539$).

Eine bessere Eignung des nichtlinearen Modells wurde dadurch festgestellt, dass: (1) die Ergebnisse des Replikanten-Tests nicht systematisch von dem nichtlinearen

Modell abwichen ($P \geq 0,1539$), (2) R^2 für das nichtlineare Modell größer war als r^2 für das lineare und Sum-of-Squares (SS) für das nichtlineare Modell kleiner war als für das lineare (Tabelle 3).

Tabelle 3. Abfall von Δ Reaktionen mit Δ Pulsdauer für ein lineares Modell und eine Kurve mit einem Plateau, dem ein einphasig exponentieller Abfall folgt.

		Lineare Regression				Nichtlineare Regression		
		Goodness-of-fit			P	Goodness-of-fit		
		r^2	SS	P_{runs}		R^2	SS	$P_{\text{replicates}}$
Δ Kopfstöße	Oberer-Sambesi-Männchen	0,4561	7446	0,6061	<0,0001	0,4779	7148	0,1539
	Oberer-Sambesi-Weibchen	0,1533	8391	0,9762	<0,0001	0,1547	8377	0,3413
	Okavango-Männchen	0,1883	8258	0,9113	<0,0001	0,1949	8191	0,9978
	Okavango-Weibchen	0,1891	3476	0,6061	<0,0001	0,1960	3446	0,8117
Δ Aufenthaltszeit	Oberer-Sambesi-Männchen	0,5278	20076	0,1104	<0,0001	0,5812	17803	0,3510
	Oberer-Sambesi-Weibchen	0,0712	51739	0,7381	0,0048	/	/	/
	Okavango-Männchen	0,2667	28583	0,9113	<0,0001	0,2965	27421	0,9243
	Okavango-Weibchen	0,1560	31715	0,6061	<0,0001	0,1668	31307	0,9899
Δ Umkreisungen mit Kopfstöß	Oberer-Sambesi-Männchen	0,2811	1747	0,9545	<0,0001	0,2914	1722	0,3361
	Oberer-Sambesi-Weibchen	0,0663	3489	0,9762	0,0066	/	/	/
	Okavango-Männchen	0,1775	92,83	0,7381	0,0001	0,1763	92,96	0,0867
	Okavango-Weibchen	0,1362	681,4	0,6061	<0,0001	0,1458	673,8	0,7413

SS, Sum-of-Squares; /, Modell konvergiert nicht für die zu untersuchende Kurve.

Wie bei Versuchsreihe I entsprach die Aufenthaltszeit der Abb. 10 der gesamten während der Einspielung kumulativ an einem Dipol verbrachten Zeit. Zwischen zwei Einspielungen bewegten sich die Versuchstiere im gesamten Becken. Die Bereiche an den Reizdipolen wurden weder gemieden noch bevorzugt aufgesucht. Die Aufenthaltszeit nahm bei den vorliegenden Versuchen mit der

Pulsdauer ab (Abb. 10). Daher fiel auch Δ Aufenthaltszeit mit Δ Pulsdauer. Bis zu einer Pulsdifferenz von 1070 μ s ergab sich auch hier wie bei der Kopfstoßrate kein konsistentes Bild hinsichtlich der Wirksamkeit der beiden eingespielten Pulse. Etwa ab 1070 μ s hielten sich die Tiere dann länger an dem Dipol auf, über den der kurze Entladungspuls eingespielt wurde.

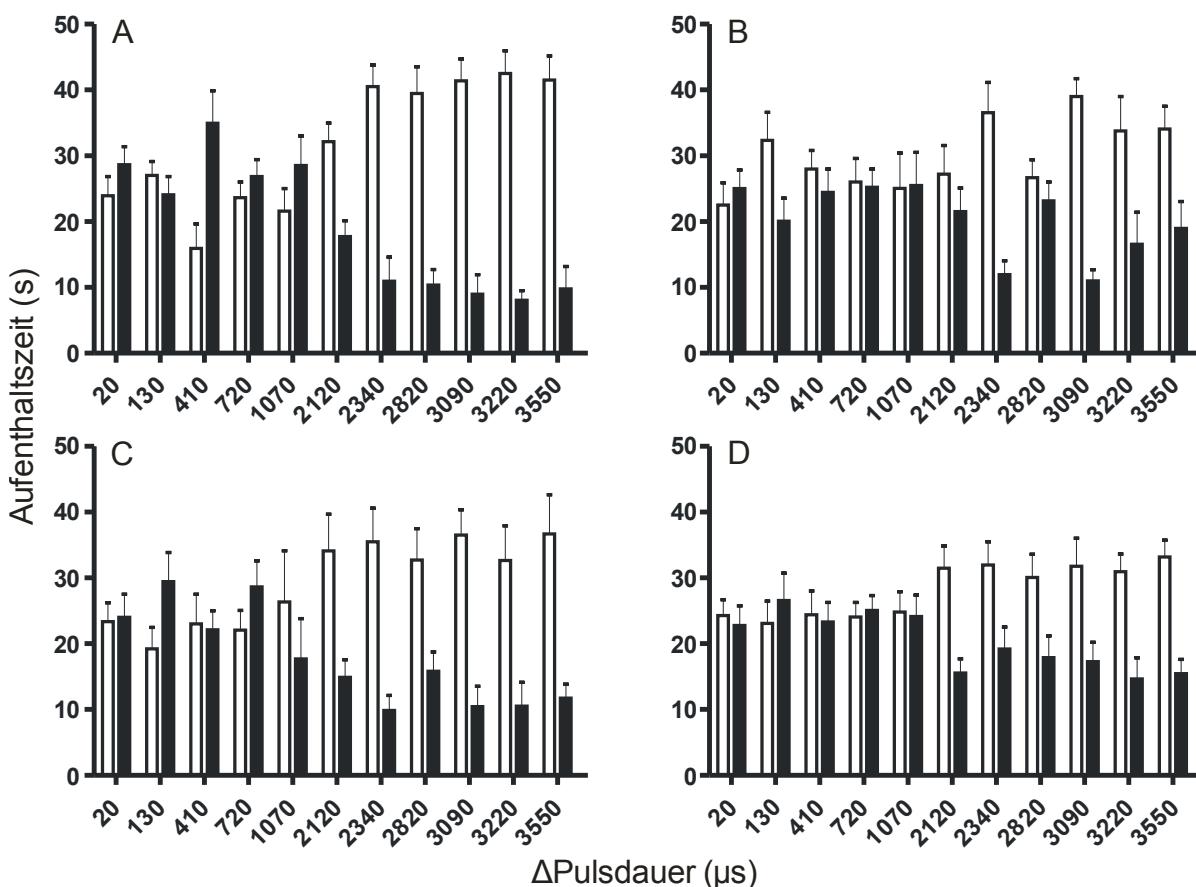


Abb. 10. Abhängigkeit der Aufenthaltszeit am Dipol von der Differenz der Pulspaar-Dauer [Dauer der längeren Entladung (schwarze Balken) minus der des mit 350 μ s kürzesten Pulses (weiße Balken)] für **A** Männchen (Oberer Sambesi), **B** Weibchen (Oberer Sambesi), **C** Männchen (Okavango) und **D** Weibchen (Okavango). Die weißen Balken zeigen die durch den kurzen EOD-Puls bedingte Aufenthaltszeit, die schwarzen Balken die durch den längeren EOD-Puls bedingte Aufenthaltszeit als Mittelwert \pm 1 SF. Unabhängig von Population und Geschlecht stellte ich für die Differenz der Aufenthaltszeit einen signifikanten Abfall mit der Differenz der Pulspaar-Dauer fest (linearer Trend, signifikant).

Ein Unterschied zwischen den Populationen bzw. den Geschlechtern war nicht feststellbar (lineare Regression: Oberer-Sambesi-Männchen: Δ Aufenthaltszeit = $-0,0134 \times \Delta$ Pulsdauer + 11,05, $r^2=0,5278$, $F_{1,75}=83,82$, $P<0,0001$; Oberer-Sambesi-Weibchen: Δ Aufenthaltszeit = $-0,0047 \times \Delta$ Pulsdauer - 1,27, $r^2=0,0712$, $F_{1,108}=8,28$, $P=0,0048$; Okavango-Männchen: Δ Aufenthaltszeit = $-0,0091 \times \Delta$ Pulsdauer + 4,89, $r^2=0,2667$, $F_{1,75}=27,28$, $P<0,0001$; Okavango-Weibchen: Δ Aufenthaltszeit = $-0,0057 \times \Delta$ Pulsdauer + 2,17, $r^2=0,1560$, $F_{1,108}=19,96$, $P<0,0001$).

Die Kurve des Abfalls von Δ Aufenthaltszeit mit Δ Pulsdauer entsprach bei den Okavango-Weibchen und -Männchen und den Männchen des Oberen Sambesi dem Verlauf eines Plateaus nahe Null, dem ab einem Schwellenwert ein einphasig exponentieller Abfall folgte. Ein solches Modell entsprach den Daten besser als das lineare Modell (Tabelle 3). Für den Kurvenverlauf des Abfalls von Δ Aufenthaltszeit mit Δ Pulsdauer bei den Weibchen des Oberen Sambesi konvergierte dieses Modell aber nicht, während die Daten nicht signifikant von dem linearen Modell abwichen (Tabelle 3).

Anders als bei den Kopfstößen gegen den aktiven Dipol, die von allen Versuchstieren gezeigt wurden, tendierte nur ein Teil der Tiere dazu, den Dipol zu umkreisen. Andere zeigten fast nur Kopfstöße. Auch hier ergab sich bis zu einer Pulsdifferenz von 1070 μ s kein konsistentes Bild hinsichtlich der Wirksamkeit der beiden eingespielten Entladungspulse. Etwa ab dieser Pulsdifferenz zeigten die Tiere aber mehr Umkreisungen mit Kopfstoß gegenüber dem kurzen Entladungspuls. Umkreisungen mit Kopfstoß waren unabhängig von Population oder Geschlecht bei kurzen Pulsen insgesamt signifikant häufiger zu beobachten (Abb. 11). Daher nahm Δ Umkreisungen mit Kopfstoß stets mit Δ Pulsdauer ab (lineare Regression: Oberer-Sambesi-Männchen: Δ Umkreisungen mit Kopfstoß = $-0,0023 \times \Delta$ Pulsdauer + 1,74, $r^2=0,2811$, $F_{1,75}=29,33$, $P<0,0001$; Oberer-Sambesi-Weibchen: Δ Umkreisungen mit Kopfstoß = $-0,0012 \times \Delta$ Pulsdauer - 0,38, $r^2=0,0663$, $F_{1,108}=7,66$, $P=0,0066$; Okavango-Männchen: Δ Umkreisungen mit Kopfstoß = $-0,0004 \times \Delta$ Pulsdauer + 0,15, $r^2=0,1775$, $F_{1,75}=16,18$, $P=0,0001$; Okavango-Weibchen: Δ Umkreisungen mit Kopfstoß = $-0,0008 \times \Delta$ Pulsdauer + 0,54, $r^2=0,1362$, $F_{1,108}=17,03$, $P<0,0001$). Außer bei den Weibchen des Oberen Sambesi und den Okavango-Männchen entsprach der Abfall von Δ Umkreisungen mit Kopfstoß mit Δ Pulsdauer auch hier dem Verlauf einer Kurve mit einem Plateau nahe Null, dem ab einem Schwellenwert ein einphasig exponentieller Abfall folgte. Dieses Modell entsprach den Daten besser als das lineare Modell (Tabelle 3). Für den Kurvenverlauf des Abfalls von Δ Umkreisungen mit Kopfstoß mit Δ Pulsdauer bei den Weibchen des Oberen Sambesi konvergierte dieses Modell nicht. Bei den Okavango-Männchen entsprach das nichtlineare Modell dem Verlauf der Kurve nicht besser als das lineare (Tabelle 3).

Umkreisungen ohne Kopfstoß konnten kaum beobachtet werden. Selbst bei den Tieren, die häufig den Dipol umkreisten, waren diese selten. Häufig entstand beim Auswerten der Eindruck, das Versuchstier habe bei der Attacke den Dipol nur

verfehlt. Die höchste gemessene Anzahl Umkreisungen ohne Kopfstoß lag bei 4/60s. Daher erschien eine statistische Auswertung nicht sinnvoll.

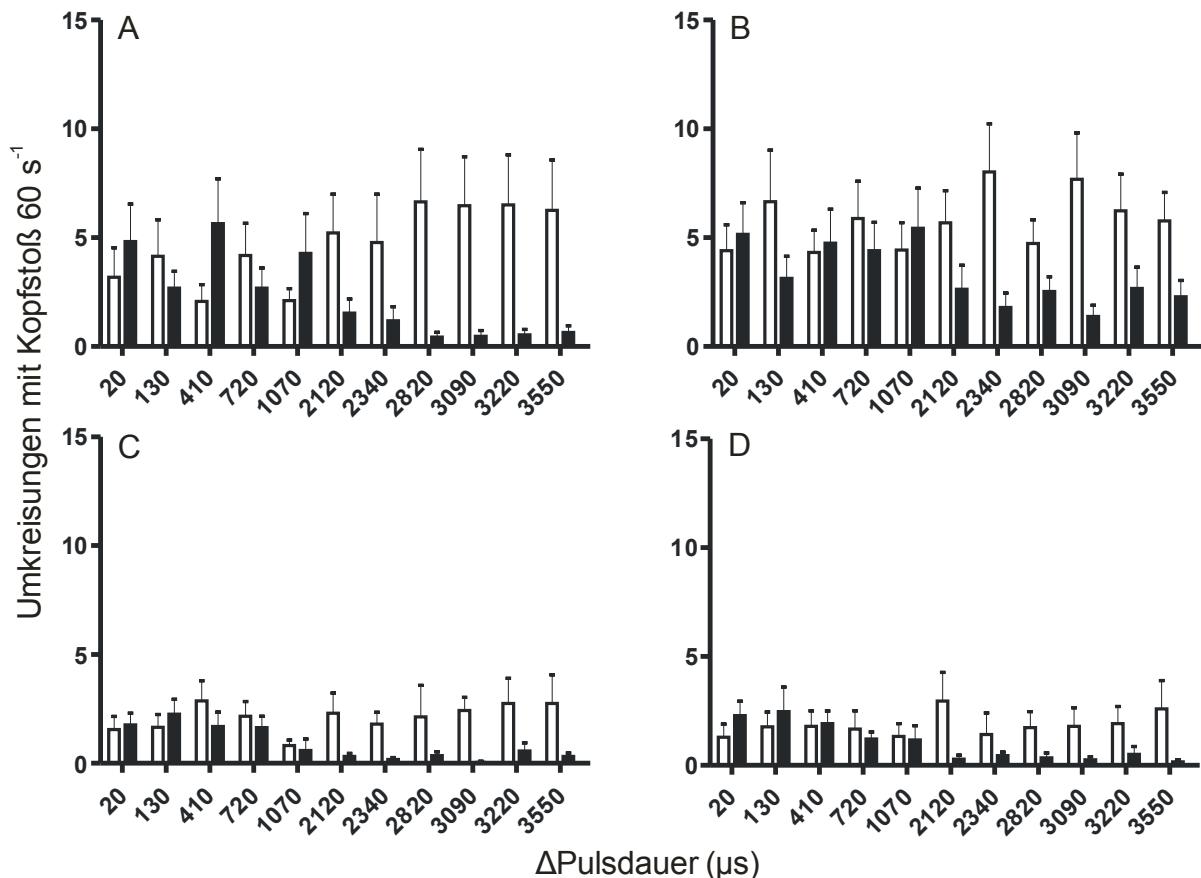


Abb. 11. Abhängigkeit der Rate der Umkreisungen des Dipols mit Kopfstoß von der Differenz der Pulspaar-Dauer [Dauer der längeren Entladung (schwarze Balken) minus der des mit 350 µs kürzesten Pulses (weiße Balken)] für **A** Männchen (Oberer Sambesi), **B** Weibchen (Oberer Sambesi), **C** Männchen (Okavango) und **D** Weibchen (Okavango). Die weißen Balken zeigen die Anzahl der durch den kurzen EOD-Puls ausgelösten Drehungen mit Kopfstoß, die schwarzen Balken die Anzahl der durch den längeren EOD-Puls ausgelösten Drehungen mit Kopfstoß als Mittelwert \pm 1 SF. Unabhängig von Population und Geschlecht stellte ich für die Differenz der Rate der Umdrehungen mit Kopfstoß einen signifikanten Abfall mit der Differenz der Pulspaar-Dauer fest (linearer Trend, signifikant).

Veränderungen der Pulsdauer durch Interaktion mit Nachbarn

Um zu überprüfen, ob wechselnder sensorischer Kontakt mit Artgenossen Einfluss auf die Pulsdauer und somit die Fortpflanzungsbereitschaft der Männchen hat, wurden jeweils drei Versuchsfische in einem Becken gehältert.

Bei keinem der beiden mit zwei Weibchen gemeinsam in einem Becken gehaltenen und nur durch eine Gaze-Trennwand abgetrennten Männchen änderte sich die Dauer der Entladungspulse. Auch nach dem Wiedereinsetzen einer soliden Trennwand blieb die Entladungspulsdauer unverändert (Repeated Measures ANOVA: $F_{2,19} < 4,382$, $P > 0,0519$, Abb. 12A). Die Anwesenheit eines Weibchens und

eines weiteren Männchens im Becken rief ebensowenig eine Veränderung der Pulsdauer hervor (Repeated Measures ANOVA: $F_{2,19}<3,593$, $P>0,0770$; Abb. 12B). Wenn drei Männchen in einem Becken gehalten wurden, änderte sich die Pulsdauer ebenfalls nicht (Repeated Measures ANOVA: $F_{2,19}<3,522$, $P>0,0800$; Abb. 12C).

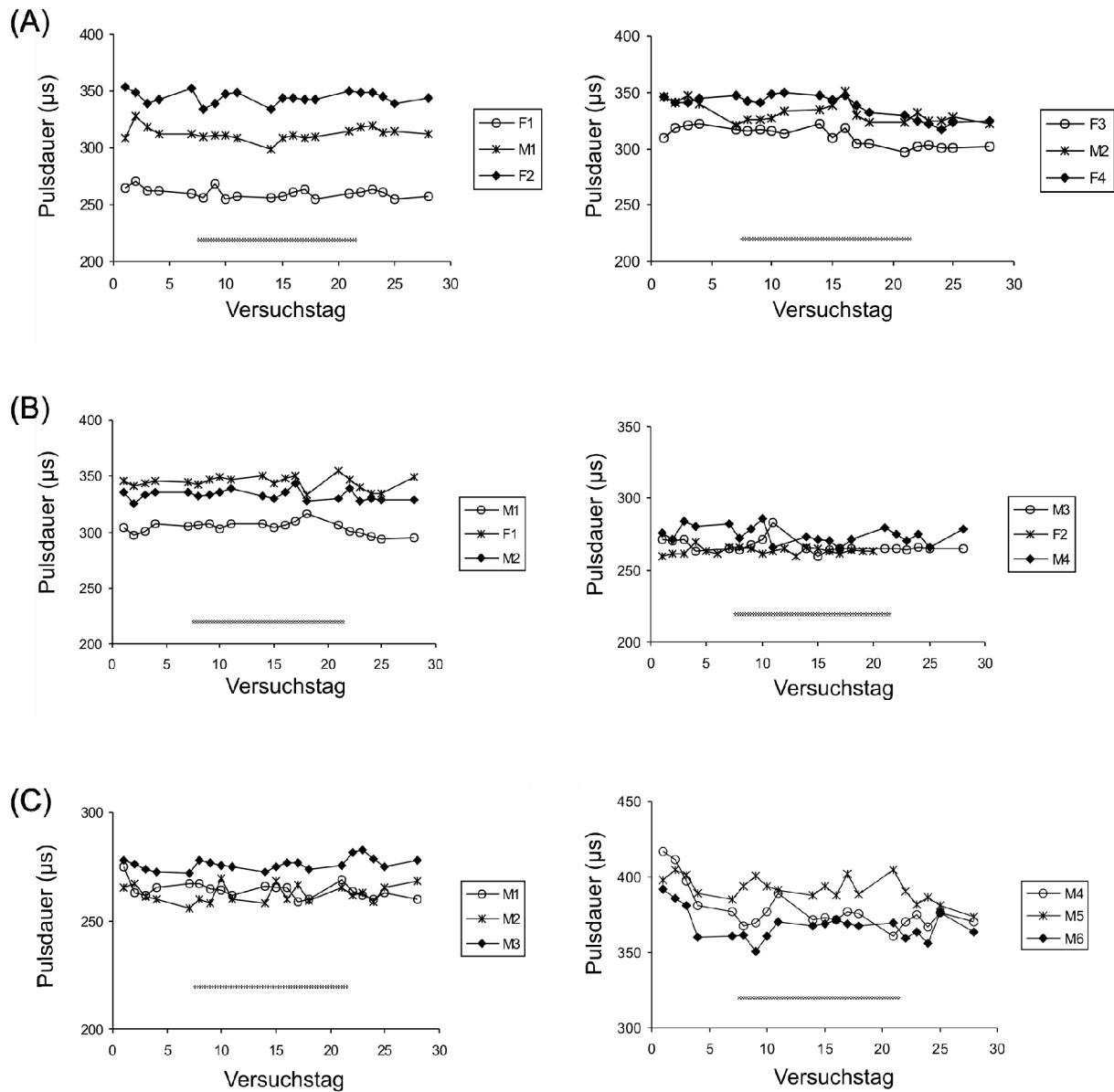


Abb. 12. Dauer der Entladungspulse der Versuchstiere vor, während und nach dem Ersetzen einer soliden Trennwand durch eine Gazetrennwand. Balken zeigen den Zeitraum ungehinderten sensorischen Kontakts zum Nachbarn. **(A)** ein Männchen im mittleren Abteil, zwei Weibchen in den Randabteilen; **(B)** zwei Männchen im Becken, ein Weibchen im mittleren Abteil; **(C)** drei Männchen im Becken. Fisch im mittleren Abteil mit Sternchen als Symbol. Abszisse: Versuchstage. Ordinate: Dauer der Entladungspulse in μs .

Auch eine Verlängerung des Beobachtungszeitraums veränderte die Dauer der Entladungspulse nicht merklich, obwohl sensorischer Kontakt über eine Gaze-Trennwand zwischen zwei Weibchen und einem Männchen über vier Wochen (Abb.

13A) und zwischen drei Männchen über 15 Wochen (Abb. 13B) bestand (Repeated Measures ANOVA für vier Wochen Gaze-Trennwand: $F_{2,25}<3,219$, $P>0,0943$; 15 Wochen Gaze-Trennwand: $F_{2,73}<2,500$, $P>0,102$).

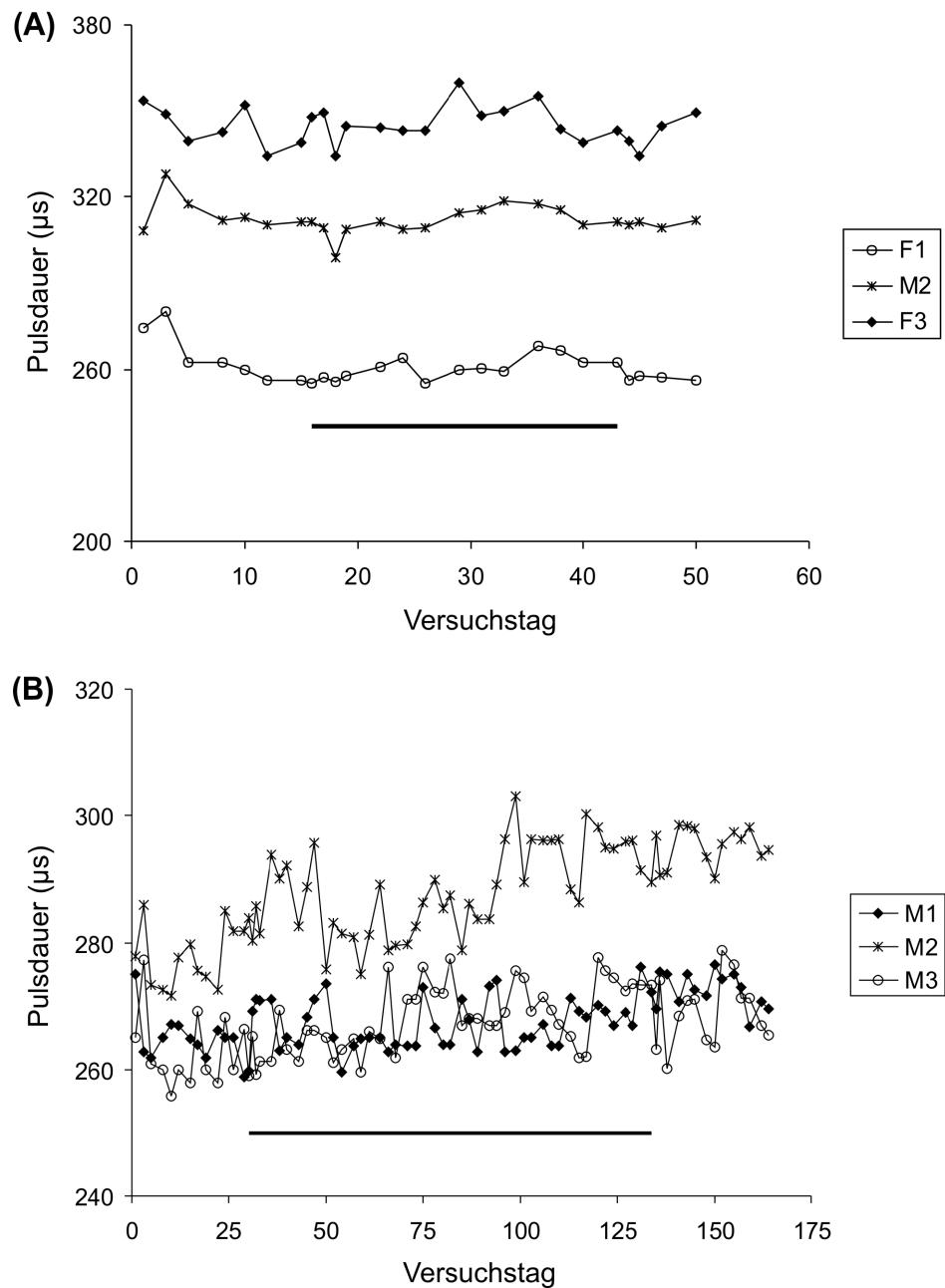


Abb. 13. Dauer der Entladungspulse der Versuchstiere vor, während und nach dem Ersetzen einer soliden Trennwand durch eine Gazetrennwand. Balken zeigen den Zeitraum ungehinderten sensorischen Kontakts zum Nachbarn. (A) ein Männchen mit zwei Weibchen im Becken, Männchen im mittleren Abteil; Gaze-Trennwand für 4 Wochen. (B) drei Männchen, Gaze-Trennwand für 15 Wochen. Abszisse: Versuchstage. Ordinate: Dauer der Entladungspulse in μs .

Diskussion

In Versuchsreihe I und II mieden *M.-altisambesi*-Männchen, die eine statistisch signifikante Bevorzugung zeigten, den Dipol, über den lange Entladungspulse eingespielt wurden, die von fortpflanzungsbereiten Männchen aufgenommen worden waren, und bevorzugten den die kurzen Pulse einspielenden Dipol. Die abschreckende Wirkung langer Entladungspulse (oder die Bevorzugung kurzer Entladungspulse) zeigte sich in Versuchsreihe I in einer signifikanten Abnahme der Kopfstoßrate und der Anzahl der Umkreisungen für lange Entladungspulse im Vergleich zu kurzen (vier von sieben Männchen) und einer kürzeren Aufenthaltszeit am Dipol (drei von sieben Männchen; eines zeigte die entgegengesetzte Reaktion). In Versuchsreihe II nahmen die Reaktionen signifikant mit Δ Pulsdauer ab (für alle Verhaltensvariablen und Regressionen). Die Versuchstiere zeigten systematisch schwächere Verhaltensreaktionen gegenüber ‚langen‘ Entladungspulsen, wenn diese 2470 μ s lang oder länger waren (Dies entspricht gut Versuchsreihe I, in der der kürzeste ‚lange‘ Puls 2470 μ s lang war). Ein Unterschied zwischen den Okavango-Tieren und denen des Oberen Sambesi war nicht feststellbar.

Der Langzeitversuch, in dem der sensorische Kontakt von Männchen zu Nachbarn beiderlei Geschlechts variiert wurde, hatte keinen Einfluss auf die Pulsdauer der untersuchten *M.-altisambesi*-Männchen, nicht einmal in dem Versuch, in dem die Versuchstiere 170 Tage beobachtet wurden. Diese Beobachtung steht im Gegensatz zu einer ähnlichen Studie bei *M. pongolensis*, bei der der Austausch der soliden Plastik-Trennwand durch eine Gaze-Trennwand bei Anwesenheit eines männlichen Nachbarn zu einer merklichen Verlängerung der Entladungspulsdauer der untersuchten Männchen führte (Hanika und Kramer, 2005, 2008). Die vorliegende Studie lässt daher vermuten, dass es schwierig, wenn nicht unmöglich ist, eine Konkurrenzsituation zwischen *M.-altisambesi*-Männchen herzustellen, die anders als *M.-pongolensis*-Männchen keinen permanenten Geschlechtsunterschied in Form eines langen Entladungspulses als ‚Rangabzeichen‘ besitzen. Es liegt daher nahe, anzunehmen, dass *M.-altisambesi*-Männchen womöglich nicht mit anderen Männchen um ihren Rang oder andere Ressourcen konkurrieren. Anders als bei *M.-pongolensis*-Männchen (Hanika und Kramer, 2005, 2008) gibt es also bei *M. altisambesi* keine Hinweise darauf, dass intrasexuelle Selektion in der Evolution langer männlicher Entladungspulse, die ausschließlich während der Fortpflanzungszeit beobachtet wurden, eine Rolle gespielt haben könnte.

Im Vergleich mit dem Dipol, über den kurze Entladungspulse eingespielt wurden, verbrachten vier von sechs Weibchen mehr Zeit an dem die langen Pulse einspielenden Dipol. Dieser wurde auch signifikant häufiger umkreist. Drei Weibchen versetzten dem die langen Pulse einspielenden Dipol zudem mehr Kopfstöße (Versuchsreihe I). Im Gegensatz dazu reagierten die Weibchen in Versuchsreihe II ähnlich wie die männlichen Versuchstiere mit einer signifikanten Abnahme an Reaktionen mit der eingespielten Entladungspulsdauer. Eine systematische Abnahme an Verhaltensreaktionen war dann beobachtbar, wenn der ‚lange‘ Entladungspuls eines Pulspaars 2470 µs lang oder länger war. Wie bei den männlichen Versuchstieren waren Unterschiede im Verhalten zwischen den Okavango-Weibchen und denen des Oberen Sambesi nicht feststellbar.

Die Verhaltensunterschiede lassen vermuten, dass ein Teil der weiblichen Versuchstiere während Versuchsreihe I hormonell in einer Vor-Reproduktionsphase gewesen sein muss. Dies wird durch Beobachtungen von Lamml und Kramer (2007) gestützt, die zu dieser Zeit von intensivem Vokalisations- und auffälligem Verhalten zwischen Paaren bei denselben Tieren (desselben Labors), mit denen die Einspielversuche durchgeführt wurden, berichteten. Sie beobachteten, dass ein Pärchen die gleiche vertikale Position einnahm, die ein *M.-pongolensis*-Paar während des Ablaichens eingenommen hatte (Werneyer und Kramer, 2005), auch wenn es anschließend nicht zum Ablaichen kam. Vokalisationen sind auch bei anderen Mormyriden dafür bekannt, dass sie mit dem Fortpflanzungs- und Ablaichverhalten einhergehen (Crawford et al., 1986; Bratton und Kramer, 1989; Lamml und Kramer, 2006; Baier und Kramer, 2007). Im Gegensatz dazu waren die weiblichen Versuchstiere während Versuchsreihe II, die ein Jahr später durchgeführt wurde, offensichtlich hormonell nicht fortpflanzungsgestimmt. Daher waren lange männliche Entladungspulse für die meisten weiblichen Versuchstiere in Versuchsreihe I anziehend, in Versuchsreihe II aber nicht. Ähnlich wie männliche Versuchstiere mieden Weibchen in Versuchsreihe II ‚lange‘ Entladungspulse nur dann, wenn diese 2470 µs lang oder länger waren (entspricht dem kürzesten ‚langen‘ Entladungspuls in Versuchsreihe I). Der Unterschied in der Dauer der eingespielten Entladungspulse schien für die Weibchen irrelevant und wurde nicht eindeutig bewertet, wenn der ‚lange‘ Entladungspuls 1420 µs lang oder kürzer war (entspricht dem längsten ‚kurzen‘ Entladungspuls in Versuchsreihe I). Dass Weibchen Entladungspulse mit einer Pulsdauer von 1420 µs oder kürzer nicht differenziert

bewerten, entspricht gut dem steilen und drastischen Anstieg der Entladungspulsdauer, wenn Männchen fortpflanzungsbereit werden (Kramer, 1997a, 1997b). Anders als bei *M. pongolensis* gibt es bei *M. altisambesi* keine Entladungspulse mit einer mittleren Pulsdauer und falls doch, dann sind diese nicht anziehender (attraktiver) als kurze Pulse.

Diese Beobachtungen legen nahe, dass der lange männliche Entladungspuls sich bei *M. altisambesi* unter weiblichem (intersexuellem) Selektionsdruck herausbildete. Darüber hinaus zeigen die Ergebnisse aber auch, dass die Versuchstiere aus der Okavango-Population sich in ihren Reaktionen nicht von den Tieren aus dem Oberen Sambesi unterscheiden. Dies stützt die bisherige Forschungsmeinung, nach der die Populationen von *M. altisambesi* aus dem Oberen Sambesi und dem Okavango eine Art sind, obwohl lange Entladungspulse bei der Okavango-Population bisher noch nicht beobachtet werden konnten (Kramer et al., 2007). Männliche *M. altisambesi* wurden im Januar 2001 im Okavango gefangen (vgl. dazu Kramer et al., 2007). Dass diese Tiere keine langen Entladungspulse hatten, weckte zunächst Zweifel, lässt sich aber mit einer verspäteten Flut und somit einer späteren Paarungszeit erklären. Obwohl der Januar, technisch gesehen, bereits dem lokalen ‚Sommer‘ entspricht, erreichen die Regenfälle, die in den Bergen Angolas fallen, das Delta des Okavango erst im März/April; dann erst steigt der Wasserspiegel (Merron und Bruton, 1995). Das Zeitfenster der verlängerten Pulse wurde im Okavango demnach offenbar verpasst. Dementsprechend wurden lange männliche Entladungspulse bei den Tieren des Sambesi im Caprivi-Zipfel auch erst im März gemessen.

Vorliegende Studie konnten zeigen, dass sich das Paarungssystem von *M. altisambesi* deutlich von dem von *M. pongolensis* unterscheidet, da der saisonale Geschlechtsdimorphismus in der elektrischen Organentladung sich bei *M. altisambesi* auf Grund weiblichen Selektionsdrucks (intersexuelle Selektion) entwickelte, während bei *M. pongolensis* unter dem Selektionsdruck beider Geschlechter (intra- und intersexuelle Selektion) ein schwächerer permanenter Geschlechtsunterschied entstand (Hanika und Kramer, 2005; Machnik und Kramer, 2008a).

Vermutlich hat eine sensorische Neigung oder eine sensorische Ausbeutung (Basolo, 1990, 1995; Ryan und Keddy-Hector, 1992) einen Prozess in Gang gesetzt, der auf zunehmende männliche Entladungsdauer setzte: der Niederfrequenzanteil

langer Entladungspulse wird nicht nur von den ampullären Elektrorezeptororganen der Welse wahrgenommen, sondern auch von denen der Weibchen, die sie (wie alle schwachelektrischen Fische) zusätzlich zu ihren im Hochfrequenzbereich empfindlichen Elektrorezeptororganen besitzen, die sie für die Kommunikation nutzen. Daher stellen lange Entladungspulse womöglich einen effektiveren und attraktiveren Reiz für Weibchen dar, und wenn es Variation auf dem Populationsniveau gibt, ist es gewöhnlich der stärkere Reiz, der von den Weibchen bevorzugt wird (Ryan und Keddy-Hector, 1992). „Selbstmörderische“ Eigenschaften, die augenscheinlich von Weibchen selektiert werden, sind daher von vielen verschiedenen Tierarten bekannt, zum Beispiel von bestimmten Fröschen, deren Balzrufe von Frösche-fressenden Fledermäusen besonders gut wahrgenommen werden (Ryan et al., 1983). Der sexualdimorphe Entladungspuls von *M. altisambesi* scheint ebenfalls ein ausgezeichnetes Beispiel für ein männliches Handicap (Zahavi, 1975) zu sein, bei dem der Reproduktionserfolg mit einer extravaganten männlichen Eigenschaft oder einem Ornament korreliert ist, das von Weibchen selektiert wird, so dass nur die „besten“ (gesündesten, stärksten, resistentesten gegenüber Parasiten etc.) Männchen diese hervorbringen und damit überleben können und so ihre „guten Gene“ unter Beweis stellen.

Bei *M. altisambesi* gibt es Hinweise darauf, dass der von elektrorezeptiven Raubwelsen wie *Clarias gariepinus* erzeugte Räuberdruck (Merron, 1993; Winemiller und Kelso-Winemiller, 1994) eine runaway-Selektion hin zu noch längeren Entladungspulsen verhindert. In den Habitaten, in denen *M. pongolensis* lebt, scheint der Räuberdruck durch Welse hingegen nicht so stark zu sein, solange die Verlängerung des männlichen Entladungspulses moderat bleibt (Bruton, 1979).

Abgesehen vom Räuberdruck scheint die beobachtete evolutionäre Plastizität der Paarungssysteme und die damit verbundene unterschiedliche Ausprägung der männlichen Pulsdauerverlängerung dieser beiden nahverwandten Arten des Bulldog-Fisches, *M. altisambesi* und *M. pongolensis*, aber letztlich vom jeweiligen Habitat abzuhängen: *M. altisambesi* ist eine Art, die in der überfluteten Savanne mit ihrem unbegrenzten Raum laicht, wo territoriale Konflikte wahrscheinlich selten sind, da praktisch unbegrenzt geeignete Laichplätze zur Verfügung stehen (tausende oder möglicherweise Millionen von Jungfischen der vorherigen Ablaichsaison erwarten die nächste Überflutung der Savanne, um aus Pools und Senken in den Fluss einschwimmen zu können; B. Kramer, persönliche Beobachtung im August 2004).

Intrasexuelle Konkurrenz um Ressourcen oder Weibchen, die sich überall in der Überflutungsebene bewegen, bleibt da bedeutungslos. Das Habitat von *M. pongolensis* ist stärker auf den Flussverlauf beschränkt, wo die für die Fortpflanzung geeigneten Plätze wahrscheinlich nur am Ufer des Flusses und gelegentlich auch an dem von Inseln zu finden sind und dadurch (anders als bei *M. altisambesi*) intrasexuelle Konkurrenz an Bedeutung gewinnt. Habitatunterschiede beeinflussten daher wahrscheinlich die Differenzierung der Paarungssysteme und diese ihrerseits die Ausprägung der männlichen Pulsdauerverlängerung bei *M. altisambesi* und *M. pongolensis*.

Erklärung zur Urheberschaft

Da der von Machnik, Markowski und Kramer eingereichte Artikel, der Kapitel 3 der Ergebnisse vorliegender Arbeit zugrunde liegt, mehrere Autoren hat, ist es nötig, meinen Anteil an diesem Artikel klar abzugrenzen:

Der Artikel umfasst Versuche zur *Veränderung der Pulsdauer durch Interaktion mit Nachbarn* und zwei unterschiedlich konzipierte Rückspielversuche (Versuchsreihe I und II). Alle diese Versuche fanden in den Räumen der AG Kramer (Zoologie, NWF III, Universität Regensburg) statt und wurden von Bernd Kramer angeleitet und betreut.

Die Versuche zur *Veränderung der Pulsdauer durch Interaktion mit Nachbarn* sowie Versuchsreihe I der Rückspielversuche wurden von Bianca Markowski geplant, durchgeführt und ausgewertet. Die im Feld von Bernd Kramer aufgenommenen Entladungspulse, die in den Versuchsreihen I und II verwendet wurden, wurden ebenfalls von Bianca Markowski den gerätetechnischen Anforderungen der Digital-zu-Analog-Konverter angepasst.

Versuchsreihe II der Rückspielversuche wurde von mir geplant, durchgeführt und ausgewertet. Die Messungen der Feldstärke der Reizpulse wurden ebenfalls von mir durchgeführt. Zudem erstellte ich die Amplitudenspektren des kürzesten und des längsten Entladungspulses sowie die Histogramme der für die Einspielungen verwendeten Interpulsintervall-Muster. Auch die Abbildung des Versuchsaufbaus stammt von mir.

Das Manuskript wurde von allen drei Autoren in Zusammenarbeit weiterentwickelt, verbessert und vollendet.

Kapitel 4

Elektrosensorische Partnerwahl beim Nilhecht *Marcusenius altisambesi* (Mormyridae, Teleostei): Kryptisches Werbesignal der Männchen in der Ruhephase

Zusammenfassung

Interpulsintervall-Muster, die von *Marcusenius altisambesi* und *M. pongolensis* während der Ruhephase am Tag erzeugt werden, zeigen in der Regel mittlere Entladungsraten von 4 bis 12 Hz mit hoher IDI-(inter-discharge interval)-Bandbreite („unregelmäßiges Ruhemuster“ mit bimodaler Intervallverteilung). Alle vier männlichen *Marcusenius altisambesi*, die ich auf ihr sichtbares und elektrisches Verhalten untersuchte, erzeugten tagsüber bei dieser Art bisher unbekannte, regelmäßige IDI-Ruhemuster von erhöhter mittlerer Entladungsrate (etwa 16 bis 28 Hz) und unimodaler Intervallverteilung, wenn sie in Männchen-Weibchen-Paaren gehalten wurden. Die vier untersuchten Weibchen behielten ihr unregelmäßiges Ruhemuster niedriger mittlerer Entladungsrate während der Ruhephase bei. Dieselben vier männlichen *M. altisambesi* generierten, wenn sie in gleichgeschlechtlichen Paaren gehalten wurden, nur unregelmäßige IDI-Ruhemuster niedriger mittlerer Entladungsrate. Da nicht bekannt ist, welche Funktion tagsüber gesendete Ruhemuster besitzen, verglich ich die Attraktivität der beiden Ruhe mustertypen auf weibliche Versuchsfische. Dazu spielte ich das eine IDI-Muster zur Linken und gleichzeitig das andere zur Rechten des weiblichen Versuchsfisches ein, dem fünf (elektrisch transparente) Wohnröhren in unterschiedlich großen Abständen von den Reizdipolen zur Wahl standen und erfasste den Aufenthaltsort des Versuchstieres.

Alle sechs weiblichen Versuchstiere bevorzugten Wohnröhren, die näher an einem der beiden Reizdipole lagen. Fünf der sechs Weibchen hielten sich signifikant länger bei dem Dipol auf, der ein regelmäßiges IDI-Muster erhöhter mittlerer Pulsrate sendete (Repeated Measures ANOVA: $F_{2,14} \geq 6,31$, $P \leq 0,0055$, $r^2 \geq 0,3107$). Eines der Tiere bevorzugte das unregelmäßige IDI-Muster niedriger mittlerer Pulsrate

(Repeated Measures ANOVA: $F_{2,14}=4,981$, $P=0,0148$, $r^2=0,2600$). Die unterschiedlich starke Attraktivität der beiden IDI-Ruhemuster zeigt, dass Weibchen das von einem Männchen erzeugte IDI-Ruhemuster auch während der inaktiven Ruhephase am Tag differenziert bewerten.

Abkürzungsverzeichnis

DAM, Digital-zu-Analog-Konverter mit Mikroprozessor und Gedächtnisfunktion

IDI (inter-discharge interval), Inter-Puls-Zeitintervall

SL, Standardlänge

Einleitung

Schwachelektrische Fische erzeugen elektrische Organentladungen zur nächtlichen Elektroortung und Elektrokommunikation (reviews: Kramer, 1990, 1996; Moller, 1995; Bullock et al., 2005; Ladich et al., 2006). Die Elektrokommunikation der afrikanischen Mormyiformes besitzt zwei Komponenten: die Pulskurve der elektrischen Organentladung und das Interpulsintervall-(IDI, inter-discharge interval)-Muster. Die Entladungskurve ist artspezifisch (Hopkins, 1988 1999; Kramer, 1996), weist aber in diesen artspezifischen Grenzen individuelle Unterschiede zum Beispiel in der Pulsdauer auf (Kramer und Westby, 1985; Bratton und Kramer, 1988). Das IDI-Muster hingegen ist sehr variabel und verändert sich schnell mit dem Erregungszustand des Senders. So erzeugen Mormyriden in bestimmten Situationen für das sichtbare Verhalten typische IDI-Muster (Kramer, 1990, 1996; Scheffel und Kramer, 2000, 2006; Werneyer und Kramer, 2002, 2005; Arnegard und Carlson, 2005; Ladich et al., 2006; Machnik und Kramer, 2008b).

Die von mir auf ihr sichtbares und elektrisches Verhalten untersuchte Art *Marcusenius altisambesi* ist im Aquarium territorial, zeigt sich aber auch sozial und sucht die Nähe von Artgenossen. Im Labor waren die Tiere durch Gaze-Trennwände semi-isoliert: Kommunikation (visuell, elektrisch, akustisch ohne Einschränkungen) war möglich, ohne dass sich die Fische ernsthaft verletzen konnten (räumliche und mechanische Einschränkung). Sie hatten die Möglichkeit, sich in ihre sicheren Reviere zurückzuziehen. Ich beobachtete paarweise gehaltene Tiere während verschiedener Verhaltenssituationen (Ruheverhalten am Tag, nächtliches Umherschwimmen, Futtersuche, agonistische Auseinandersetzungen an der Gaze-Trennwand). Dabei fielen mir sehr regelmäßige IDI-Ruhemuster auf, die

ungewöhnlich für ruhende Mormyriden sind. Es ist nicht bekannt, welche Funktion diese regelmäßigen IDI-Ruhemuster haben und ob sie bei *M. altisambesi* eine kommunikative Aufgabe erfüllen. Ich entwickelte daher ein Experiment, in dem ich untersuchte, ob *M.-altisambesi*-Weibchen sich gegenüber einem regelmäßigen Ruhemuster anders verhalten als gegenüber einem unregelmäßigen.

Material und Methoden

Tiere

Die verwendeten Fische gehören nach aktueller Taxonomie der Art *Marcusenius altisambesi* Kramer, Skelton, van der Bank und Wink 2007 an, einer erst kürzlich entdeckten und neu beschriebenen Art (Kramer et al., 2007). *Marcusenius altisambesi* besitzt Populationen in mehreren Flusssystemen des südlichen subtropischen Afrika (siehe fishbase.org). Alle Versuchstiere stammten aus der Okavango-Population von *M. altisambesi*. Sie wurden in der Guma Lagoon im westlichen Okavango-Delta ($18^{\circ}57'46.6''S$, $22^{\circ}22'25.3''E$) von F. H. van der Bank und B. Kramer zwischen dem 10. und 12. August 2004 gefangen.

Um Aufnahmen von IDI-Mustern aus verschiedenen Verhaltenssituationen zu erhalten, untersuchte ich das elektrische und sichtbare Verhalten von acht Tieren (Männchen M1-M4: SL 13,7-15,3 cm; Weibchen W1-W4: SL 12,8-14,3 cm), die für die Aufnahmen zeitweise isoliert, in Weibchen-Weibchen- bzw. Männchen-Männchen- oder in Männchen-Weibchen-Paaren gehalten wurden.

Die beiden für die Einspielversuche verwendeten Interpulsintervall-Muster (Abb. 1) stammten von einem dieser *M.-altisambesi*-Männchen (M1: SL 15,3 cm). Die für die Einspielversuche verwendete Entladungskurve (Abb. 2) stammte von demselben Männchen. Vor den Versuchen wurde dieses Tier mehr als 3 Monate von den Versuchstieren getrennt gehalten, um ein individuelles Wiedererkennen an der Entladungskurve zu verhindern (Hanika und Kramer, 2005).

Tierhaltung

Wenn die verwendeten Tiere nicht im Versuch waren, wurden sie zu zweit oder zu dritt in Aquarien gleicher Größe (Maße: 250 x 50 x 50 cm, Füllhöhe: 40 cm) bei Temperaturen zwischen 25 und 27°C und einer Leitfähigkeit von ca. 100 µS/cm bei einer Fotoperiode von 12h:12h hell:dunkel gehältert. Die Bedingungen im Versuchsbecken waren ähnlich, wurden aber in engeren Grenzen gehalten

($25,0 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$, $100 \pm 3 \mu\text{S}/\text{cm}$). Die Fische wurden fünfmal pro Woche mit frisch aufgetauten Larven von *Chironomus* sp. einige Stunden nach Abschluss der Versuche (falls im Versuch) gefüttert.

Aufnahme und Analyse von Interpulsintervall-Mustern

Für die Aufzeichnung der IDI-Muster wurde das Versuchsbecken (Maße: $290 \times 70 \times 50 \text{ cm}$; Füllhöhe: 40 cm) mit einer Gaze-Trennwand geteilt. Die Aufnahme von IDI-Ruhemustern erfolgte nur am Tag, da die Tiere in der Nacht wesentlich aktiver sind. Als IDI-Ruhemuster werden in der vorliegenden Studie ausschließlich Muster bezeichnet, die entstanden, während die Fische, ohne sich zu bewegen oder auf der Stelle zu schwimmen, in ihren Verstecken verharnten; lediglich die Atembewegungen der Kiemendeckel waren sichtbar. Bei den Aufnahmen achtete ich darauf, dass dieser Zustand mindestens 30 s anhielt. Ich machte Aufnahmen von acht isolierten Tieren (4 Weibchen: W1-W4), 4 Männchen: M1-M4). Anschließend bildete ich aus diesen acht Tieren Paare und zeichnete nacheinander IDI-Muster bei diesen auf. Ich untersuchte dabei 4 Männchen-Männchen- (M1/M2; M1/M3; M2/M4; M3/M4), 4 Weibchen-Weibchen- (W1/W2; W1/W3; W2/W4; W3/W4) und 4 Männchen-Weibchen-Paare (M1/W4; M2/W3; M3/W2; M4/W1). Bevor ich mit den Aufzeichnungen begann, verbrachten die Tiere mindestens sieben Tage im Versuchsbecken, um sich an die Umgebung und, falls vorhanden, den Nachbarn zu gewöhnen. Anschließend machte ich bei jedem isolierten Tier und bei allen Paaren drei Aufnahmen innerhalb einer Woche an nicht aufeinander folgenden Tagen.

Die Ableitungsbedingungen und die Form der Auswertung folgten den Angaben von Scheffel und Kramer (2000, 2006) und Werneyer und Kramer (2002, 2005). Zum Ableiten der von den Fischen erzeugten Entladungspulse aus dem Versuchsbecken verwendete ich Graphitelektroden (Länge: 25 cm ; Durchmesser: $0,5 \text{ cm}$) mit niedriger Impedanz. Vier Elektrodenpaare waren so angebracht, dass alle Entladungen unabhängig von der Position der Fische im Becken aufgezeichnet wurden. Die gemessenen Signale wurden für jedes Elektrodenpaar getrennt (über einen differentiellen Vorverstärker mit acht Eingängen, hergestellt in der Elektronikwerkstatt der biologischen Fakultät der Universität Regensburg) verstärkt und getrennt von einem 8-kanaligen, echtzeitfähigen Prozessrechnersystem (Hydra Light Process Computer, Kinzinger Systeme GmbH, Rastadt, Deutschland) mit einer Abtastrate von 50 kHz analog/digital gewandelt. Diese parallelen Datenströme

wurden auf der Festplatte eines PCs gespeichert. Entsprechend der Abtastrate wurden die Datenströme mit einem im Software-Paket Diadem 8.10 (National Instruments Inc., Austin, Texas, USA) erstellten Programm in Zeit-Amplituden-Informationen gewandelt. Bei einzeln gehaltenen Tieren konnte die Abfolge der IDIs anschließend durch ein Schwellenkriterium in Diadem 8.10 gewonnen werden. Bei zwei zusammen gehaltenen Tieren erfolgte die Zuordnung der einzelnen Pulse zu den Tieren manuell ebenfalls in einem in Diadem 8.10 erstellten Programm durch Auswertung der Amplituden der aufgezeichneten Pulse in Abstimmung mit der Position der einzelnen Tiere zu den Ableitelektrodenpaaren. Die dafür notwendigen Aufnahmen des Verhaltens der Versuchstiere wurden unter Verwendung von Infrarotscheinwerfern (Modell UF 500 FL, Derwent Systems, Cramlington, UK, Emissionsbereich $\lambda \geq 800$ nm), einer infrarotempfindlichen Kamera (Model FK 6990 B-IQ, Cohu, San Diego, CA, USA; Objektiv: Pentax/Cosmicar 1.0: 8-48 mm, Tokio, Japan) und eines Videorekorders (Panasonic AG-7330, Hifi, S-VHS) erzeugt. Mit Hilfe eines in regelmäßigen Abständen von einem Funktionsgenerator (Modell 3314A, Hewlett-Packard Company, Everett, Staat Washington, USA) erzeugten Synchronisationssignals, das sowohl auf der Videoaufnahme als auch auf der Aufnahme der IDI-Muster erschien, konnten die Verhaltensaufnahmen mit den IDI-Mustern synchronisiert werden.

Aufnahme und Analyse von elektrischen Organentladungen

Für die Aufnahme des Entladungspulses bei 25°C und 100 µS/cm Leitfähigkeit befand sich der Fisch in einer Linie zwischen einem Paar Kohleelektroden mit niedriger Impedanz. Das Elektrodenpaar war über einen differenziellen Vorverstärker (1-100 000 Hz; hergestellt in der Elektronikwerkstatt der biologischen Fakultät der Universität Regensburg) mit einem digitalen Oszilloskop (TDS 420, Tektronix Holland, NV, Heerenveen, The Netherlands; 150 MHz Bandbreite, 1 MΩ Eingangswiderstand, 250 kHz Abtastrate, 11 bit Vertikalauflösung, 2500 Punkte pro Zeitablenkung) verbunden.

Die verwendete elektrische Organentladung war ein biphasischer, kurzer Puls mit einer positiven Phase, der eine negative folgte. Derartige Pulse sind typisch für die Gattung *Marcusenius*, und sie werden detaillierter bei Kramer et al. 2007 beschrieben. Die biphasischen Pulse von *M. altisambesi* besitzen vor der ersten Phase eine negative Vorphase geringer Amplitude, die nicht bei allen *Marcusenius*-

Arten auftritt. Ich verwendete mit dem Software-Paket FAMOS (imc, Berlin) erzeugte Programme zur Bestimmung der Pulsdauer. Das Schwellenkriterium legte ich dabei bei $\pm 2\%$ der positiven Spitzenamplitude P des Entladungspulses fest. Dies war auf Grund des asymptotischen Beginns und Endes der Entladungen von *M. altisambesi* nötig. Diese begann, wenn die ansteigende Flanke der kopfpositiven ersten Phase P die +2%-Schwelle der jeweiligen Spitzenamplitude P erreichte, und endete, sobald die steigende Flanke der negativen Phase N die -2%-Schwelle der Spitzenamplitude P kreuzte. Der für die Versuche verwendete Entladungspuls hatte eine Dauer von 339,4 μ s. Ein von FAMOS bereitgestelltes Fourier-Transformationsprogramm lieferte zudem ein Amplitudenspektrum dieses Pulses (im Zeitfenster der Grundlinie zentriert, 2¹³ Datenpunkte, 50 kHz Abtastrate, 0,2 Hz Frequenzauflösung).

Einspielung von Interpulsintervall-Mustern und elektrischen Organentladungen

Die zwei für die Einspielversuche ausgewählten Muster (Abb. 1), die von demselben *M.-altisambesi*-Männchen aufgenommen worden waren, wurden durch ein in QuickBasic erstelltes Programm in ein für den DAM geeignetes Format umgewandelt und in den Speicher des DAM geladen. Der DAM erzeugte nach Konfigurierung und Ansteuerung über den Computer die ausgewählte Pulskurve im Takt des gewählten, natürlichen Intervallmusters. Das in Abbildung 1A gezeigte Ruhemuster hatte das Tier in Anwesenheit eines männlichen Nachbarn erzeugt und das in Abbildung 1B gezeigte Ruhemuster in Anwesenheit eines Weibchens. Beide IDI-Muster-Aufnahmen umfassen 100 s. Sie wurden während der Versuche für die benötigte Einspielzeit von 50 min in einer Schleife wiedergegeben. Dabei achtete ich darauf, dass die Endpunkte der IDI-Muster-Schleife in Intervalllänge und Trend einen fließenden Übergang bildeten.

Die amplitudennormierte Entladungskurve wurde unter Verwendung eines FAMOS-Programms auf 500 kHz neu abgetastet und auf eine vertikale Auflösung von 8 bit gebracht, um die gerätetechnischen Anforderungen des DAM zu erfüllen. Über den Computer wurden die Dateien an die beiden DAMs übertragen, so dass analoge Output-Signale an die Dipole geschickt werden konnten. Der DAM ist ein in der Elektronikwerkstatt der Universität Regensburg hergestellter, über einen Mikroprozessor gesteuerter D/A-Wandler mit Gedächtnisfunktion (Kramer und Weymann, 1987). Das bipolare Output-Signal wurde über die DAMs direkt an die Dipole geschickt.

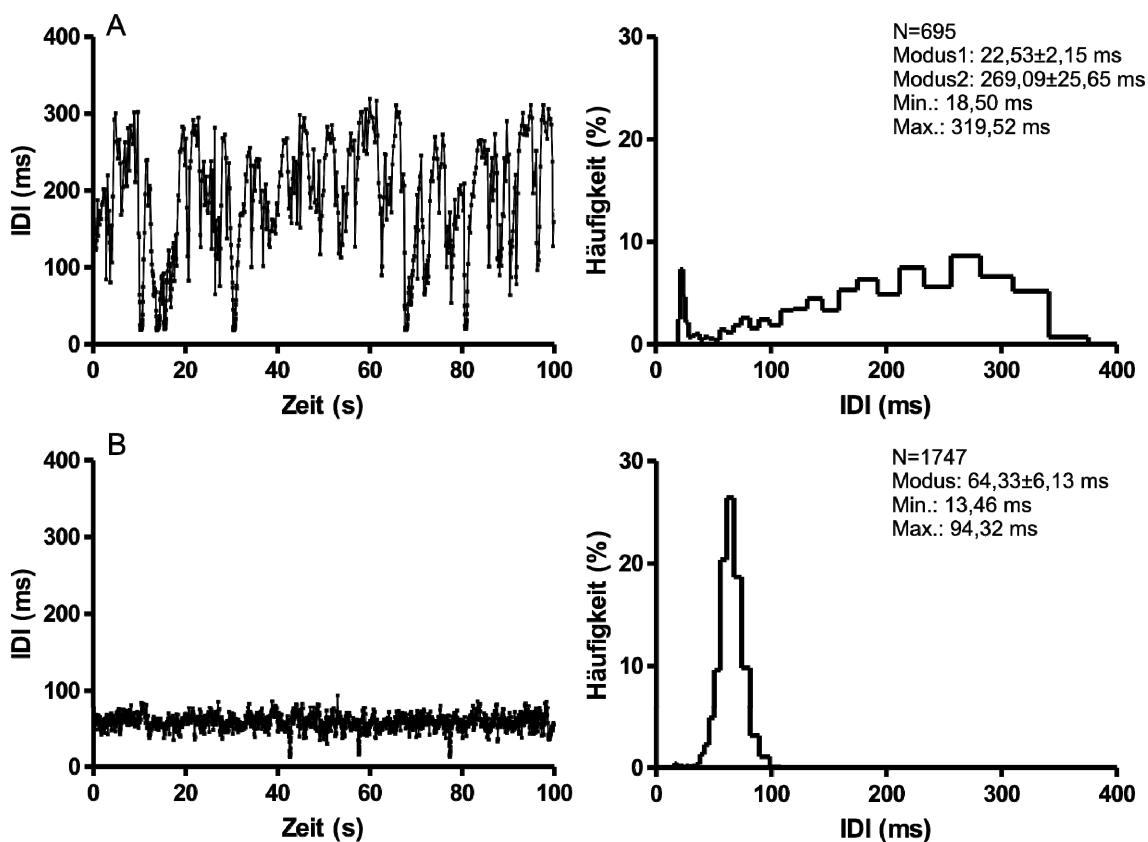


Abb. 1. **A** IDI-Ruhemuster (6,95 Hz) eines männlichen *Marcusenius altisambesi* **B** IDI-Ruhemuster (17,47 Hz) desselben Tieres wie **A**, jedoch mit weiblichem Nachbar. Linke Seite, Interpulsintervalle (ms) über der Zeit (s); rechte Seite, Histogramme der Muster zu ihrer linken (zusammen mit statistischen Daten \pm SF).

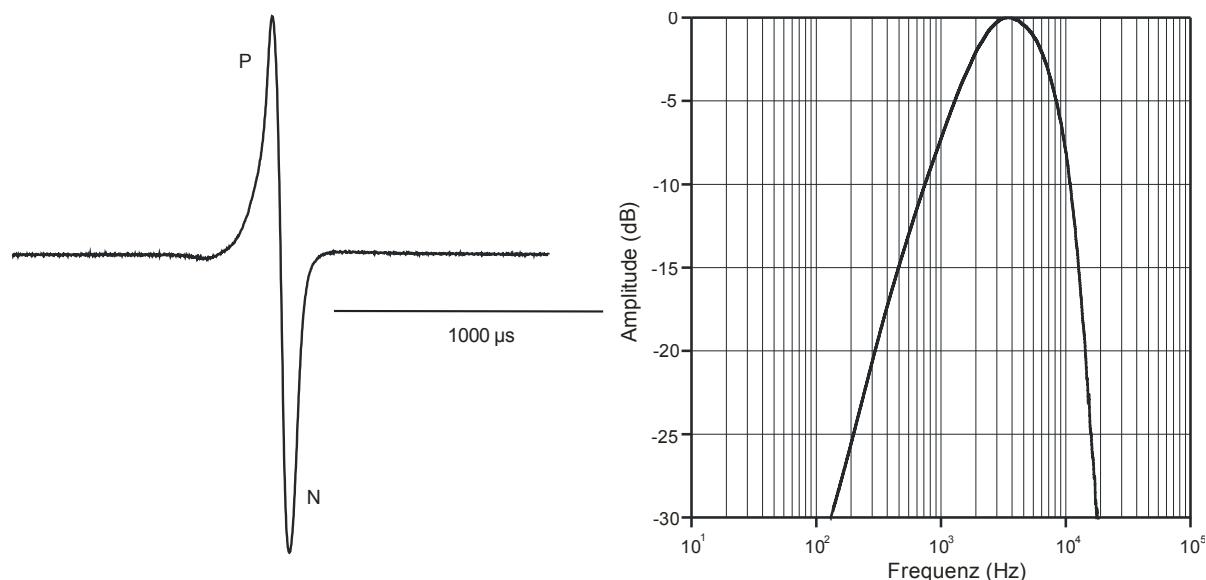


Abb. 2. Für die Einspielungen verwendet Entladungspuls von 339,4 μ s Dauer (bei einem Schwellenkriterium von $\pm 2\%$ der P-Phase). Links, Entladungspuls (Volt über Zeit); rechts, zugehöriges Amplitudenspektrum mit $A_{max}=3,40$ kHz und einer -10 dB Grenzfrequenz der hochfrequenten Flanke von $A_{-10dB}=10,83$ kHz (Amplitude in dB re: höchste Amplitude = 0 dB über Frequenz in Hz).

Durchführung der Einspielversuche und Erfassung des Verhaltens

Da die nachtaktiven Mormyriden IDI-Ruhemuster nur während des Tages (Ruhephase) an Ruheplätzen oder in ihren Verstecken erzeugen, fanden die Einspielversuche ebenfalls am Tag statt. Der Bereich, in dem der Versuchsfisch untergebracht war, besaß fünf für das Tier geeignete Wohnröhren, die unterschiedlich weit von den beiden Reizdipolen entfernt waren (Abb. 3). Der Abstand der Röhren voneinander betrug 20 cm. Der Abstand der äußeren Röhren (H1 und H5 in Abb. 3) zu der jeweils benachbarten Gaze-Trennwand betrug 10 cm. Die Dipole waren unmittelbar hinter den Gaze-Trennwänden am Aquarienboden befestigt. Die Gaze-Trennwände verhinderten den direkten Kontakt des Tieres mit den Dipolen, ohne die Elektrokommunikation zu behindern. Einen derartig eingeschränkten Kontakt zu Artgenossen kannten die Tiere bereits aus den Hälterungsbecken.

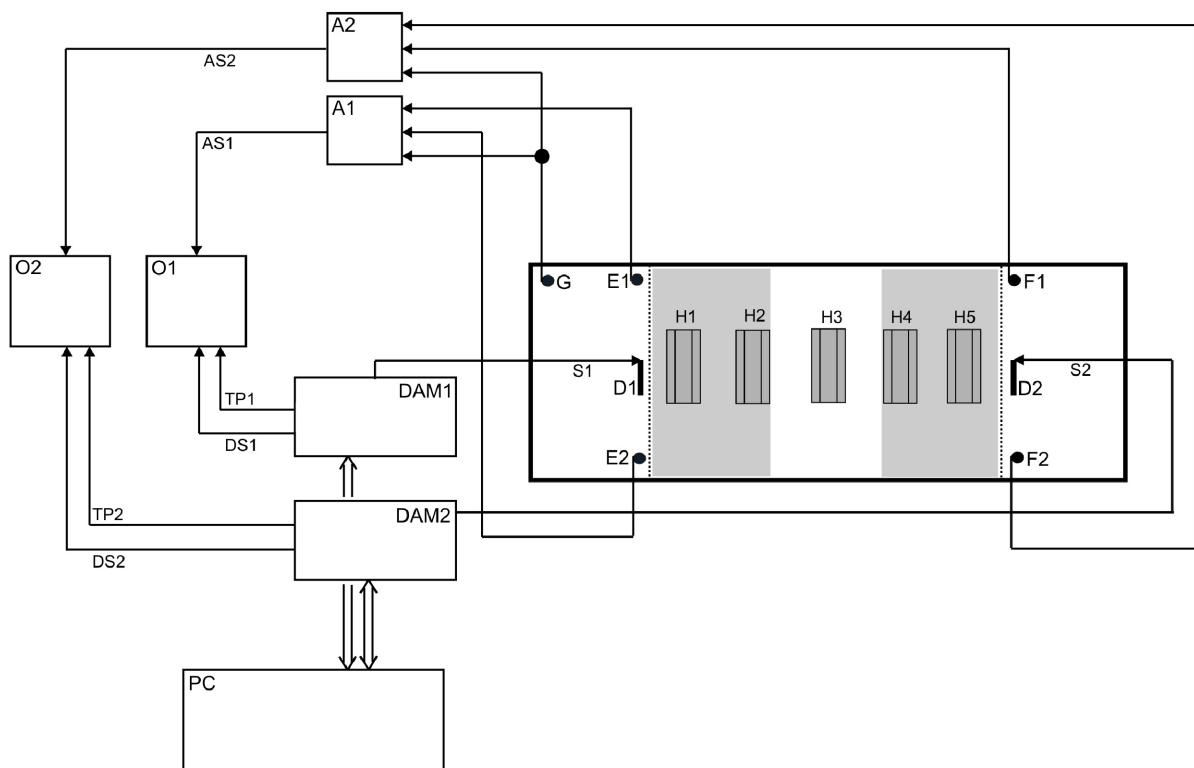


Abb. 3. Aufbau für Rückspielexperimente: „graue“ Bereiche zur Bestimmung der Aufenthaltszeit am linken bzw. rechten Dipol; „weißer“ Bereich, neutrale Zone (keinem Dipol zugeordnet); E1 und E2, F1 und F2, Ableitelektrodenpaare; G, Erdungselektrode; A1, A2, differentielle Vorverstärker; O1, O2, Oszilloskope; DAM1, DAM2, Digital-zu-Analog-Konverter; PC, Steuerrechner; D1, D2, Reizdipole; H1-H5, Wohnröhren; TP1, TP2, externer Triggerpuls; S1, S2, DS1, DS2, Rückspielpuls-Output.

Ich untersuchte, in welcher der Wohnröhren sich das Versuchstier während der Einspielung wie lange aufhielt, wie anziehend die eingespielten IDI-Muster also auf das Weibchen wirkten. Hierzu wurde der verwendete Entladungspuls (Abb. 2) links und rechts vom Versuchstier im Takt der beiden unterschiedlichen Ruhemuster (Abb. 1) eingespielt. Welches IDI-Muster dabei auf welcher Seite eingespielt wurde, bestimmte für jedes Tier vor Beginn der ersten Einspielung ein Münzwurf. Nach Zuordnung der beiden IDI-Muster zu jeweils einer Seite wurde nicht mehr variiert, da am selben Ort bleibende Nachbarn simuliert werden sollten. Eine einzelne Einspielung war 50 min lang, ausgewertet wurden aber nur die letzten 30 min. Da Ruheverhalten beobachtet werden sollte, dienten die ersten 20 min dazu, dem Versuchstier die Möglichkeit zu geben, sich ausgiebig mit beiden Sendern zu beschäftigen und sich dann einen „attraktiven“ Ruheplatz in einer der Wohnröhren auszusuchen. Pro Tag fand eine solche Einspielung statt (pro Tier insgesamt 15 Wiederholungen). Gemessen wurde die kumulativ in der Nähe des jeweiligen Dipols verbrachte Aufenthaltszeit als Maß für Anziehungskraft und Attraktivität des über diesen gesendeten IDI-Musters. Für die Bestimmung der Aufenthaltszeiten unterteilte ich das Becken in drei Bereiche (Abb. 3; „graue“ Bereiche für linken bzw. rechten Dipol, „weißer“ Bereich neutral). In den beiden Bereichen, die jeweils einem der Dipole zugerechnet waren, befanden sich jeweils zwei Wohnröhren. Im neutralen Bereich nur eine, die von beiden Dipolen gleich- und maximal weit entfernt war. Ich wählte diese Gestaltung des Versuchsbeckens, da *M. altisambesi* im Aquarium territorial ist, und nicht klar war, welchen Abstand die Tiere voneinander bevorzugen. Auch schreckhaftere Weibchen konnten so eine Bevorzugung zeigen, indem sie Wohnröhre H2 oder H4 (Abb. 3) als Ruheplatz wählten. Als Begrenzungen der Bereiche dienten die zum neutralen Bereich hin liegenden Wände der Wohnröhren. Ein Eintritt in einen der Bereiche fand statt, sobald das Versuchstier die Begrenzung mit mindestens der Hälfte seines Körpers übertrat.

Die Reaktionen der Versuchstiere wurden während der Versuche mit einer Kamera (Model FK 6990 B-IQ, Cohu, San Diego, CA, USA; Objektiv: Pentax/Cosmicar 1.0: 8-48 mm, Tokio, Japan) und einem Videorekorders (Panasonic AG-7330, Hifi, S-VHS) aufgezeichnet.

Für die statistischen Auswertung verwendete ich das Software-Paket Prism v4 mit $\alpha=0,05$ (beidseitig).

Ergebnisse

Interpulsintervall-Muster

Alle vier untersuchten *Marcusenius-altisambesi*-Männchen erzeugten, wenn sie isoliert oder in einem Männchen-Männchen-Paar gehalten wurden, während der Ruhephase am Tag in ihren Wohnröhren oder Verstecken (zum Beispiel zwischen Pflanzen liegend) IDI-Muster mit niedrigen mittleren Entladungsraten, während derer immer wieder kurze Beschleunigungen der Entladungsrate, so genannte „rasps“ (Moller, 1995), vorkamen (Abb. 4A; Tabelle 1 bzw. 5B; Tabelle 2).

Tabelle 1. Deskriptive Statistik der von isolierten Tieren aufgenommenen IDI-Muster.

Weibchen isoliert	Beobachtung	Gesamtdauer (s)	I_{\min} (ms)	I_{mittel} (ms)	I_{\max} (ms)	Mittlere Entladungs- rate (Hz)	# Intervalle (N)
W1	1	50	21,67	118,66	521,01	8,42	421
	2	80	13,68	145,62	327,12	6,88	550
	3	50	17,39	102,50	332,85	10,05	525
W2	1	60	14,72	180,83	315,15	5,53	332
	2	50	14,54	127,55	371,30	7,84	392
	3	50	12,90	93,81	384,51	10,66	533
W3	1	50	12,90	224,71	743,82	4,46	223
	2	50	14,12	231,48	391,91	4,32	216
	3	50	12,71	120,07	314,29	8,06	403
W4	1	60	17,91	181,16	414,16	5,52	331
	2	50	13,36	165,56	1651,51	6,04	302
	3	50	18,88	147,49	491,01	6,78	339
Männchen isoliert	Beobachtung	Gesamtdauer (s)	I_{\min} (ms)	I_{mittel} (ms)	I_{\max} (ms)	Mittlere Entladungs- rate (Hz)	# Intervalle (N)
M1	1	50	17,36	124,38	377,62	8,04	402
	2	50	15,54	118,34	329,67	8,45	422
	3	100	18,50	144,52	319,52	6,95	695
M2	1	50	14,88	138,70	1495,32	7,21	360
	2	60	23,73	89,21	416,65	11,21	673
	3	60	18,95	185,53	1338,40	10,37	622
M3	1	80	14,70	185,28	552,84	5,39	431
	2	50	12,69	146,41	493,02	6,83	341
	3	70	16,42	191,57	320,98	5,22	365
M4	1	50	11,27	141,24	361,11	7,08	354
	2	50	14,71	114,68	514,55	8,72	436
	3	50	13,18	111,61	394,41	8,96	448

I_{\min} , I_{\max} , kürzestes und längstes Intervall im IDI-Muster; I_{mittel} , mittleres Intervall; # Intervalle, Gesamtzahl der Intervalle im IDI-Muster.

Die mittlere Entladungsrate lag bei isolierten Männchen zwischen $5,81 \pm 0,51$ Hz (Tier M3) und $9,60 \pm 1,22$ Hz (Tier M2) sowie zwischen $5,73 \pm 0,61$ Hz (Tier M3) und $7,69 \pm 2,22$ Hz (Tier M4) bei paarweise gehaltenen Männchen. Solche Muster sind als Ruhemuster bereits bei anderen Mormyriden beschrieben worden (Kramer, 1974, 1990, 1996; Werneyer und Kramer, 2002; Ladich et al., 2006; Machnik und Kramer, 2008b). Sie zeichnen sich durch mittlere Entladungsraten zwischen 4 und 12 Hz und eine breit gestreute Intervallverteilung mit 2 oder 3 Modi aus. Die vier untersuchten Weibchen erzeugten solche IDI-Muster während der Ruhephase am Tag unabhängig von Isolation (Abb. 4B; Tabelle 1) oder dem Geschlecht vorhandener Nachbarn (Abb. 5A,C; Tabelle 2, 3). Die mittlere Entladungsrate lag bei isolierten Weibchen zwischen $5,61 \pm 1,23$ Hz (Tier W3) und $8,45 \pm 0,92$ Hz (Tier W1), zwischen $6,30 \pm 0,49$ Hz (Tier W2) und $7,20 \pm 0,83$ Hz (Tier W1) bei paarweise gehaltenen Weibchen und zwischen $4,63 \pm 0,19$ Hz (Tier W3) und $7,81 \pm 1,33$ Hz (Tier W1) in Männchen-Weibchen-Paaren.

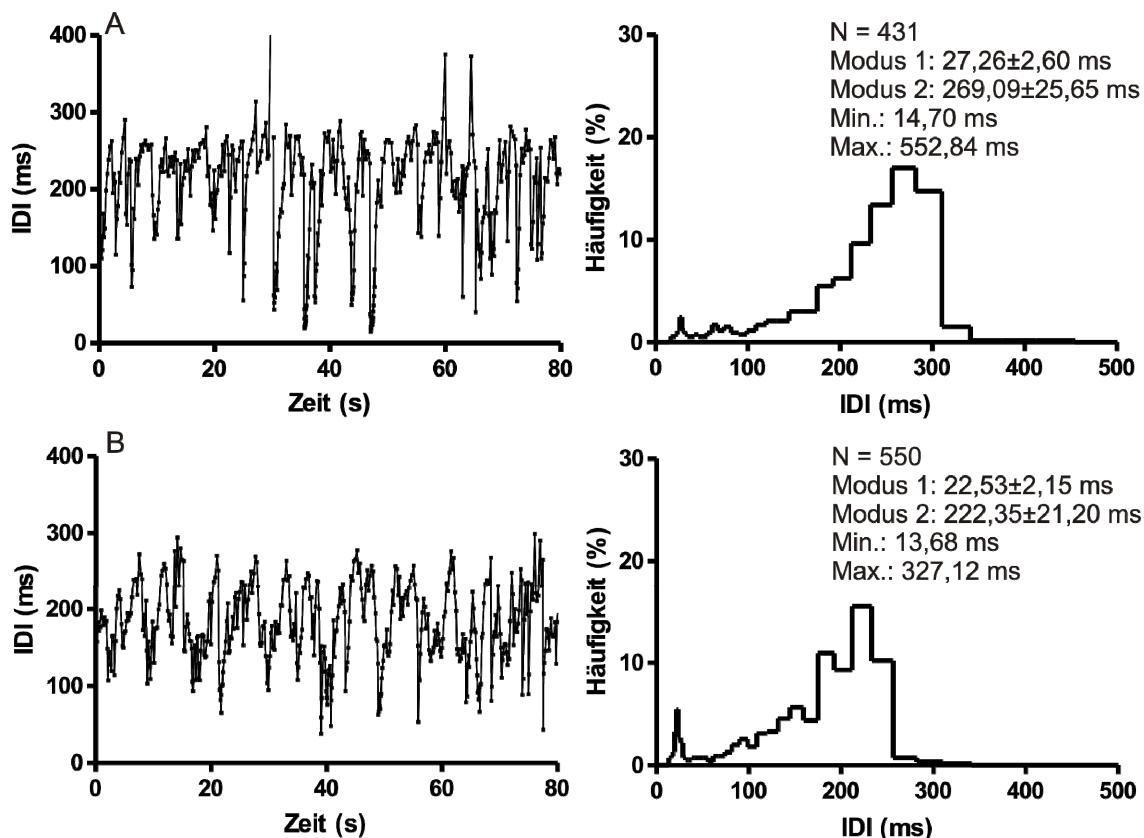


Abb. 4. **A** IDI-Ruhemuster eines isolierten männlichen *Marcusenius altisambesi*. **B** IDI-Ruhemuster eines isolierten weiblichen *Marcusenius altisambesi*. Linke Seite, Interpulsintervalle (ms) über die Zeit (s); rechte Seite, Histogramme der Muster zu ihrer linken (zusammen mit statistischen Daten \pm SF).

Männchen, die in gemischtgeschlechtlichen Paaren gehalten wurden, erzeugten während der Ruhephase regelmäßige IDI-Ruhemuster („regularized IDIs“; Moller,

1995) mit höheren Entladungsraten (Abb. 5C, Tabelle 3). Diese Veränderung des männlichen Ruhemusters konnte bei allen vier dahingehend untersuchten, gemischt-geschlechtlichen Paaren beobachtet werden. Die Entladungsrate der erzeugten IDI-Ruhemuster war dabei vom jeweiligen Männchen abhängig, war nur geringen Schwankungen unterworfen und lag während der Beobachtungen zwischen $18,49 \pm 0,90$ Hz (Tier M3) und $24,75 \pm 1,58$ Hz (Tier M4).

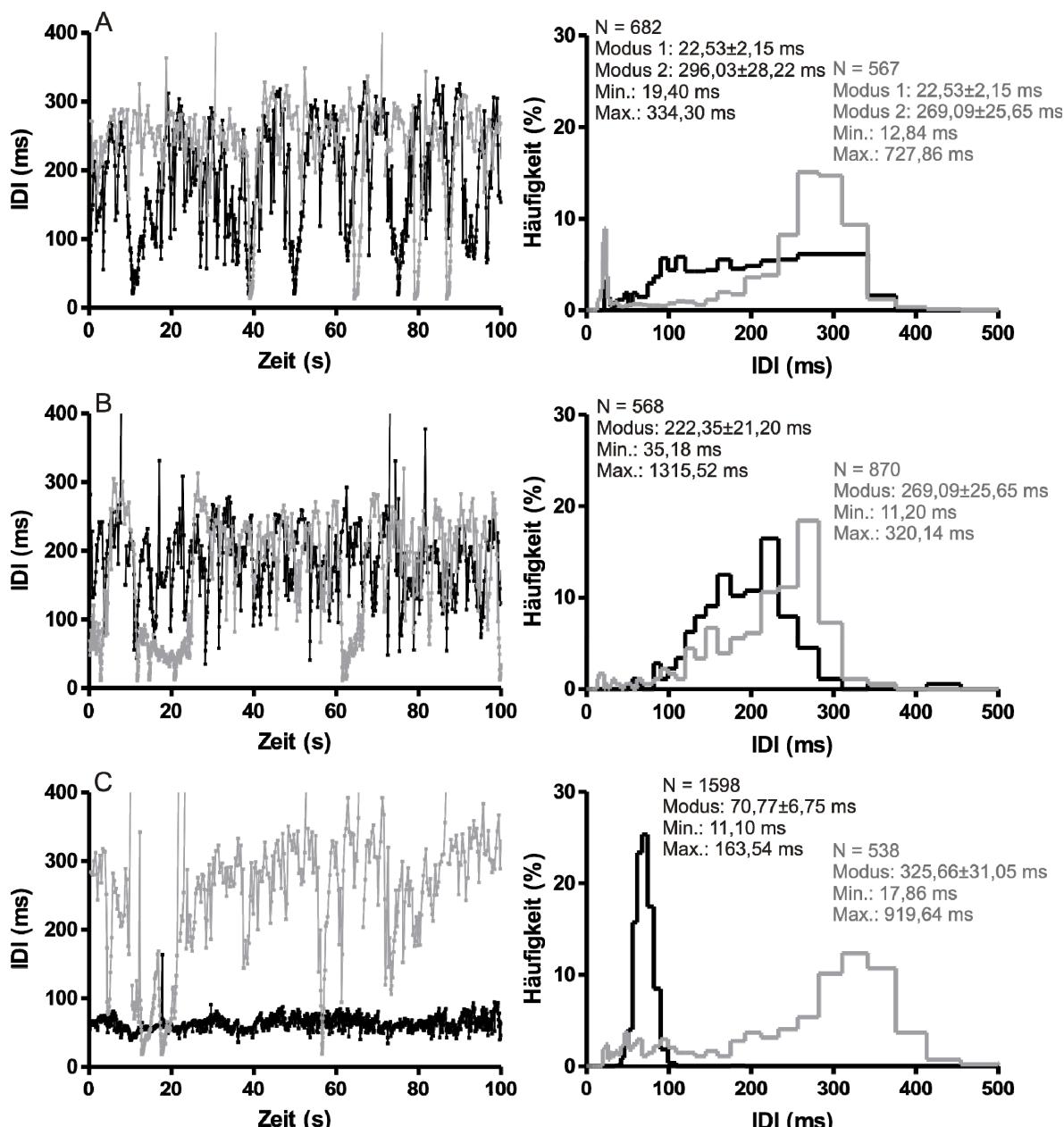


Abb. 5. **A** Am Tag erzeugte IDI-Ruhemuster zweier weiblicher *Marcusenius altisambesi*. **B** Am Tag erzeugte IDI-Ruhemuster zweier männlicher *Marcusenius altisambesi*. **C** Am Tag erzeugte IDI-Ruhemuster eines in Kommunikationskontakt stehenden, gemischt-geschlechtlichen *Marcusenius altisambesi* Paars (in grau, Weibchen; in schwarz, Männchen). Linke Seite, Interpulsintervalle (ms) über der Zeit (s); rechte Seite, Histogramme der Muster zu ihrer linken (zusammen mit statistischen Daten \pm SF).

Tabelle 2. Deskriptive Statistik der von gleich-geschlechtlichen Paaren aufgenommenen IDI-Muster.

Männchen- Männchen- Paar	Beobachtung	Gesamtdauer (s)	I_{\min} (ms)	I_{mittel} (ms)	I_{\max} (ms)	Mittlere Entladungs- rate (Hz)	# Intervalle (N)
M1	1	100	35,18	176,40	1315,52	5,68	568
M2		100	11,20	115,00	320,14	8,70	870
	2	50	16,74	155,28	451,36	6,44	322
		50	18,83	127,71	389,50	7,83	392
	3	50	12,65	180,51	384,12	5,54	277
		50	19,31	175,74	892,03	5,69	285
M1	1	50	14,29	176,68	686,72	5,66	283
M3		50	12,22	90,74	347,91	11,02	551
	2	100	11,15	211,86	451,55	4,72	472
		100	18,51	170,36	891,11	5,87	587
	3	50	14,32	146,63	299,58	6,82	341
		50	16,98	126,90	314,51	7,88	394
M2	1	30	15,87	180,51	851,11	5,54	166
M4		30	13,76	187,97	411,67	5,32	160
	2	50	12,24	147,49	391,12	6,78	339
		50	19,43	112,61	351,06	8,88	444
	3	40	17,69	113,38	1986,32	8,82	353
		40	17,36	102,88	1016,10	9,72	389
M3	1	50	18,47	83,89	332,99	11,92	596
M4		50	26,84	147,28	393,19	6,79	340
	2	40	14,61	147,49	391,34	6,78	271
		40	26,89	230,95	345,23	4,33	173
	3	50	16,19	228,31	412,83	4,38	219
		50	18,47	118,62	418,93	8,43	422
Weibchen- Weibchen- Paar	Beobachtung	Gesamtdauer (s)	I_{\min} (ms)	I_{mittel} (ms)	I_{\max} (ms)	Mittlere Entladungs- rate (Hz)	# Intervalle (N)
W1	1	50	18,49	179,21	467,29	5,58	279
W2		50	13,01	156,74	390,37	6,38	319
	2	100	15,13	130,21	300,72	7,68	768
		100	18,05	184,50	411,83	5,42	542
	3	50	14,20	119,90	363,49	8,34	417
		50	17,85	140,85	383,39	7,10	355
W1	1	100	19,40	146,92	334,30	6,82	682
W3		100	12,84	176,37	727,86	5,67	567
	2	50	21,86	127,23	632,31	7,86	393
		50	19,57	175,13	1011,10	5,71	286
	3	50	15,39	126,58	319,61	7,90	395
		50	17,96	144,09	471,35	6,94	347
W2	1	50	11,45	226,76	315,50	4,41	221
W4		50	22,50	111,36	611,12	8,98	449
	2	100	17,51	117,79	391,13	8,49	849
		100	13,79	142,86	371,20	7,00	700
	3	50	12,25	165,02	466,91	6,06	303
		50	12,24	143,27	631,05	6,98	349
W3	1	50	15,78	191,20	316,89	5,23	262
W4		50	12,18	179,86	310,41	5,56	278
	2	100	12,23	147,49	817,31	6,78	678
		100	13,94	200,80	516,19	4,98	498
	3	100	11,61	175,44	410,12	5,70	570
		100	15,29	148,81	355,20	6,72	672

I_{\min} , I_{\max} , kürzestes und längstes Intervall im IDI-Muster; I_{mittel} , mittleres Intervall; # Intervalle, Gesamtzahl der Intervalle im IDI-Muster.

Tabelle 3. Deskriptive Statistik der von Männchen-Weibchen-Paaren aufgenommenen IDI-Muster.

Männchen-Weibchen-Paar	Beobachtung	Gesamtdauer (s)	I_{\min} (ms)	I_{mittel} (ms)	I_{\max} (ms)	Mittlere Entladungsrate (Hz)	# Intervalle (N)
M1 W4	1	100	15,44	51,18	112,34	19,54	1954
		100	13,71	182,48	661,05	5,48	548
	2	100	13,46	57,35	94,32	17,47	1747
		100	17,29	156,49	321,31	6,39	639
	3	100	11,10	51,29	163,54	15,98	1598
		100	17,86	205,30	919,64	5,38	538
	M2	100	14,18	49,73	151,01	20,11	2011
	W3	100	17,34	231,48	411,31	4,32	432
	2	100	17,16	49,98	99,56	20,01	2001
		100	15,21	200,80	494,72	4,98	498
M3 W2	3	100	13,19	50,35	70,11	19,86	1986
		100	18,81	217,86	889,51	4,59	459
	1	50	14,14	58,51	134,29	17,09	855
		50	17,29	176,68	391,54	5,66	283
	2	100	13,45	49,58	122,41	20,17	2017
		100	14,00	172,12	316,12	5,81	581
	3	100	16,31	54,88	147,87	18,22	1822
		100	15,31	169,20	514,91	5,91	591
	M4	100	16,61	35,89	89,66	27,86	2786
	W1	100	15,45	97,66	752,51	10,24	1024
M4 W1	2	100	14,10	42,27	92,47	23,66	2366
		100	10,61	176,06	483,78	5,68	568
	3	100	13,91	44,01	94,33	22,72	2272
		100	13,81	132,98	611,34	7,52	752

I_{\min} , I_{\max} , kürzestes und längstes Intervall im IDI-Muster; I_{mittel} , mittleres Intervall; # Intervalle, Gesamtzahl der Intervalle im IDI-Muster

Rückspielversuche

Nach Beginn der Einspielung der IDI-Muster verließen alle weiblichen Versuchsfische ihre Wohnröhre, um im ganzen Versuchsbecken umherzuschwimmen. Dabei hielten sich die Tiere im Besonderen an den Gaze-Trennwänden auf. Häufig konnten Wechsel zwischen den beiden Bereichen an den Dipolen beobachtet werden. Die Fische beruhigten sich allerdings auch schnell wieder und zogen sich dann in eine der Wohnröhren zurück, in denen sie den Tag verbringen. Wechsel zwischen den Wohnröhren fanden während der 50 min Einspielung vielfach statt.

In den ersten zwei bis drei Tagen bevorzugte keines der Weibchen eines der Muster. Die Weibchen hielten sich überwiegend in der Wohnröhre im neutralen Bereich des Beckens auf, also möglichst weit entfernt von beiden Reizgebern, schwammen diese aber von dort immer wieder an. Erst nach dieser Gewöhnungsphase änderte sich das Verhalten der weiblichen Versuchsfische, und alle sechs Weibchen suchten bevorzugt Wohnröhren auf, die näher an einem der beiden sendenden Reizdipole lagen (Abb. 6). Fünf der sechs Weibchen hielten sich insgesamt signifikant länger in Wohnröhren auf, die näher bei dem Dipol lagen, über

den das IDI-Muster mit der regelmäßigen Entladungsrate gesendet wurde (Repeated Measures ANOVA: $F_{2,14} \geq 6,31$, $P \leq 0,0055$, $r^2 \geq 0,3107$; Tukey's Multiple Comparison Test als post-hoc Test; Abb. 6). Eines der Tiere bevorzugte das IDI-Muster mit der niedrigen Entladungsrate (Repeated Measures ANOVA: $F_{2,14} = 4,981$, $P = 0,0148$, $r^2 = 0,2600$; Tukey's Multiple Comparison Test als post-hoc Test; Abb. 6).

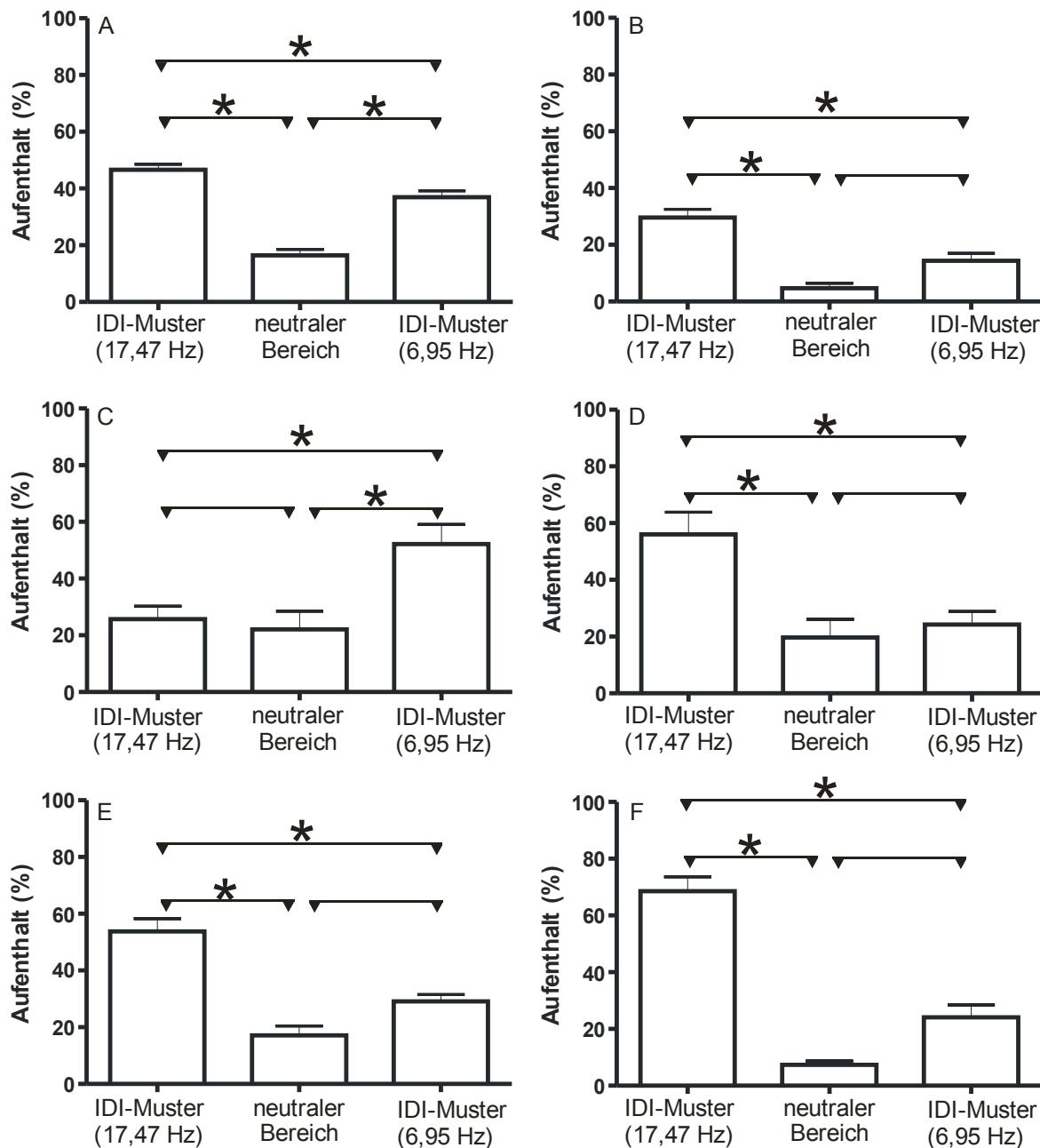


Abb. 6. Aufenthaltszeit (in %) von 6 weiblichen Versuchstieren (A-F) im Bereich des jeweiligen Dipols bzw. des neutralen Bereichs in Abhängigkeit von den eingespielten IDI-Mustern. Mit Sternen markierte Balken zeigen signifikante Unterschiede an ($\alpha \leq 0,05$; Tukey's post-hoc Test). Alle Versuchstiere wichen signifikant von einer Gleichverteilung ab ($P \leq 0,0055$).

Diskussion

Männliche *Marcusenius altisambesi* erzeugen in Anwesenheit von Weibchen regelmäßige IDI-Ruhemuster mit wenig Variation in der instantanen Entladungsrate. Ob dieses oder andere am Tag erzeugte IDI-Ruhemuster überhaupt informativ sind und kommunikative Aufgaben haben, war bisher nicht bekannt. Bei einer anderen Art aus dem *Marcusenius-macrolepidotus*-Komplex, *M. pongolensis*, konnten aber ebenfalls regelmäßige IDI-Ruhemuster mit wenig Variation in der Entladungsrate der IDIs beobachtet werden (Werneyer und Kramer, 2005; mittlere Entladungsrate etwa bei 20 Hz). Allerdings waren es bei dieser Art die Weibchen und nicht die Männchen, die am Tag regelmäßig entluden. Am Tag erzeugte das Weibchen regelmäßige IDI-Ruhemuster, ohne dass Interaktion zwischen ihm und dem Männchen stattfand. Welche Rolle diese regelmäßigen IDI-Muster am Tag spielen, blieb dabei unklar (Werneyer und Kramer, 2005). In der Nacht erzeugte das Weibchen aber ebenfalls ein regelmäßiges IDI-Muster, wenn es das Territorium des Männchens besuchte, um mit diesem abzulaichen, und tatsächlich verhielt sich das Männchen ungewöhnlich passiv und griff das in sein Revier schwimmende Weibchen nicht an. Daher wurde angenommen, dass ein in der Nacht erzeugtes regelmäßiges IDI-Muster Laichbereitschaft signalisiert. Weitere Beobachtungen scheinen dies zu bestätigen: Regelmäßige IDI-Muster wurden während des Ablaichens auch bei anderen Arten beobachtet. Bei verschiedenen *Pollimyrus*-Arten erzeugen Weibchen regelmäßige IDI-Muster während nächtlicher Besuche im Territorium des Männchens (Bratton und Kramer, 1989; Moller, 1995; Baier und Kramer, 2006). Solche Besuche finden statt, da es bei *Pollimyrus*, soweit untersucht, die Aufgabe des Männchens ist, ein Nest zu bauen und die Eier und geschlüpfte Larven zu betreuen. Zu Besuch kommende Weibchen werden von dem sein Nest bewachenden Männchen dabei heftig attackiert und müssen ihre Laichbereitschaft durch eine regelmäßige Entladungsrate anzeigen, um letztlich doch geduldet zu werden (Baier und Kramer, 2006). Auch hier signalisiert das von einem Weibchen in der Nacht gesendete regelmäßige IDI-Muster dem territorialen Männchen Laichbereitschaft.

Dass ähnliche IDI-Muster in derselben Verhaltenssituation von Arten aus verschiedenen Gattungen erzeugt werden, ist insofern nicht überraschend, da Mormyriden in bestimmten Situationen für das sichtbare Verhalten typische IDI-Muster erzeugen, die einander über die Arten ähneln (Kramer, 1990, 1996; Scheffel

und Kramer, 2000, 2006; Werneyer und Kramer, 2002, 2005; Arnegard und Carlson, 2005; Ladich et al., 2006).

Bei *Pollimyrus*-Weibchen konnten am Tag erzeugte regelmäßige IDI-Ruhemuster bisher nicht beobachtet werden. Dem am Tag von *M.-pongolensis*-Weibchen erzeugten regelmäßigen IDI-Muster konnte bisher keine Funktion zugeordnet werden. Da es sich bei der Arbeit von Werneyer und Kramer (2005) um eine deskriptive Studie des Ablaichverhaltens von *M. pongolensis* handelte, wurde nicht untersucht, ob das vom Weibchen erzeugte regelmäßige IDI-Muster neben seiner Signalfunktion beim Ablaichen in der Nacht zusätzliche Aufgaben in der intersexuellen Kommunikation dieser Art am Tag hat.

In der vorliegenden Studie konnte erstmals gezeigt werden, dass auch Unterschiede im Ruhemuster unterschiedliches Verhalten auslösen können: Fünf von sechs *M.-altisambesi*-Weibchen hielten sich länger an dem Dipol auf, über den das regelmäßige IDI-Muster eingespielt wurde. Ein regelmäßiges IDI-Ruhemuster wirkt bei *M. altisambesi* demnach auf Weibchen anziehender als ein unregelmäßiges. Da sich die Weibchen abhängig vom eingespielten IDI-Ruhemuster unterschiedlich verhielten, spielt dieses in der intersexuellen Kommunikation dieser Art offensichtlich eine Rolle. Da Männchen regelmäßige IDI-Ruhemuster nur in Anwesenheit von Weibchen erzeugten, handelt es sich anscheinend um ein (Vor-)Balzsignal, das es Männchen erlaubt, Weibchen auf sich aufmerksam zu machen.

Da am Tag gesendete regelmäßige IDI-Ruhemuster ebenfalls intersexuell wirksam werden, wird klar, warum diese bei *M. altisambesi* von Männchen und bei *M. pongolensis* von Weibchen erzeugt werden, da sich die beiden Arten zum Teil deutlich in ihrem Fortpflanzungsverhalten unterscheiden. Die Fortpflanzung von *M. altisambesi* ist im Labor zwar bisher noch nicht gelungen, aber nach Freilandbeobachtungen schwimmt diese Art während der Regenzeit in die überflutete Savanne und laicht dort in flachen Senken ab, aus denen die Jungfische wohl oft erst in der nächsten Regenzeit in den Fluss einschwimmen können (Bernd Kramer, persönliche Beobachtung: Große Jungfische wurden in der überfluteten Savanne in Senken gefangen, aus denen sie nicht in den tiefer gelegenen Fluss gelangen konnten.). Die adulten Tiere verlassen also in der Fortpflanzungszeit ihre Reviere und wandern. Anders als *M. altisambesi* laichte *M. pongolensis* immer wieder im Labor ab. Daher konnte das Ablaichverhalten bereits im Detail untersucht werden (Werneyer und Kramer, 2005). *M. pongolensis* kommt im Freiland in Flüssen vor, die

durch bergige Gebiete fließen und nur im sogenannten Lowveld Überflutungsebenen bilden. Die Tiere laichen im Fluss und müssen nicht wandern, um sich fortzupflanzen. Wahrscheinlich verbleiben sie in ihren Territorien. Im Labor suchte das Weibchen, ähnlich wie bei *Pollimyrus*, das männliche Revier auf, um dort abzulaichen (Werneyer und Kramer, 2005). Das am Tag erzeugte regelmäßige IDI-Ruhemuster könnte dabei als Balzmuster fungieren und das Männchen auf den Besuch des laichbereiten Weibchens einstimmen, so dass dieses nicht aggressiv auf das in sein Revier eindringende Weibchen reagiert. Bei *M. altisambesi* sieht die Situation ganz anders aus. Die Tiere befinden sich zum Ablaichen nicht in zuvor ausgekämpften Territorien, sondern in der praktisch unbegrenzten, überfluteten Savanne. Das Männchen balzt womöglich, um die Aufmerksamkeit von Weibchen zu erregen, die in dieser Ebene schwimmen können, wohin sie wollen.

Regelmäßige IDI-Muster haben demnach bei *M. pongolensis* und *M. altisambesi* zwei Aufgaben in der elektrischen Kommunikation: nachts zeigen Weibchen mit ihnen Laichbereitschaft an, am Tag ermöglichen sie jedoch (Vor-)Balz, um potenzielle Geschlechtspartner auf sich aufmerksam zu machen und zu binden. Welches Geschlecht aktiver balzt, ist in der Gattung *Marcusenius* anscheinend von Art zu Art verschieden. Da auch *Pollimyrus* während des Ablaichens in der Nacht regelmäßige IDI-Muster generiert, am Tag erzeugte regelmäßige IDI-Muster aber bisher unbekannt sind, schließe ich, dass ein in der Nacht erzeugtes regelmäßiges IDI-Muster das ursprüngliche intersexuell wirksame Signal war, das bei *Marcusenius* eine weitere Aufgabe erfahren hat. Womöglich entwickelte sich das Senden eines am Tag erzeugten regelmäßigen IDI-Musters bei beiden Arten aus diesem aus dem Kontext der Fortpflanzung entlehnten Signal.

III. Diskussion

In der vorliegenden Arbeit untersuchte ich die allopatrische Differenzierung der elektrischen Kommunikation zweier Arten des *Marcusenius-macrolepidotus*-Komplexes, *Marcusenius altisambesi* und *M. pongolensis* (Mormyridae, Teleostei). *M. altisambesi* besitzt ein großes Verbreitungsgebiet im südlichen subtropischen Afrika. Populationen sind aus dem Oberen Sambesi in Namibia, dem unteren Kwando, dem Linyanti (begrenzt durch Sambia im Norden, Botswana im Süden sowie Sambia und Simbabwe im Osten) und dem westlichen Okavango in Botswana bekannt (siehe fishbase.org). *M. pongolensis* ist die südafrikanische Form des Bulldog-Fisches mit Populationen im Limpopo- und im Incomati-System und in einigen anderen Flüssen. Die Abstammungslinien dieser beiden Arten trennen sich vor etwa 2 Mio. Jahren. Der Sambesi, der bis dahin über das Limpopo-Tal in den Indischen Ozean entwässerte, änderte seinen Verlauf auf Grund geologischer Veränderungen in nordöstliche Richtung und wurde so vom südöstlich fließenden Limpopo-System getrennt (Skelton, 1994; McCarthy und Rubidge, 2005). Dass Kontakt zwischen *M. altisambesi* und *M. pongolensis* heute auf natürliche Weise besteht, kann ausgeschlossen werden.

Marcusenius altisambesi und *M. pongolensis* (Mormyridae, Teleostei) wurden bis vor kurzem noch einer einzigen Art, *Marcusenius macrolepidotus*, zugerechnet. Die Trennung der verschiedenen Bulldog-Formen erfolgte auf Grund morphologischer und molekular-genetischer Unterschiede und solchen in der Form der elektrischen Organentladung (Kramer et al., 2007). Über das elektrische (Kommunikations-)Verhalten der beiden in dieser Arbeit untersuchten, allopatrischen Arten war bisher aber nicht genug bekannt, um Unterschiede auch in diesem wichtigen Bereich aufzuzeigen. Die vorliegende Arbeit strebt an, das elektrische (Kommunikations-)Verhalten von *M. altisambesi* und *M. pongolensis* im Kontext inter- und intrasexueller Selektion zu vergleichen. Da Differenzierungen in Kommunikationssignalen und im Kommunikationsverhalten wichtige evolutionsrelevante Faktoren darstellen (Kappeler, 2009), wird diese Arbeit so Teil der taxonomischen Frage, ob die bis vor kurzem einer Art zugerechneten Bulldog-Formen des Oberen Sambesi und Südafrikas zurecht getrennt wurden. Unterschiede im elektrischen Kommunikationsverhalten könnten zudem Aufschluss über unterschiedliche Selektionsdrücke und Anpassungen geben, die die allopatrische

Differenzierung dieser Arten an unterschiedliche ökologische Bedingungen vorangetrieben hat.

Signalfunktion des Interpulsintervall-Musters bei der Beurteilung von Pulsdauerunterschieden

In der vorliegenden Arbeit wurde die Wirkung von arteigenen, männlichen Entladungspulsen unterschiedlicher Dauer auf *M. altisambesi* (Machnik, Markowski und Kramer, eingereicht) und *M. pongolensis* (Machnik und Kramer, 2008a) untersucht. Damit das Verhalten der Versuchstiere während der Versuche ausschließlich durch Unterschiede in der Entladungspulsdauer beeinflusst wird, wurde ein Rückspielexperiment für Entladungspulse entwickelt, das alle Sinnesmodalitäten außer der elektrischen ausschloss. Da die ausgewählten, unterschiedlich langen Entladungspulse im Takt geeigneter, natürlicher Interpulsintervall-Muster eingespielt werden sollten, testete ich die Reaktionen von *M.-pongolensis*-Weibchen auf IDI-Muster aus verschiedenen Verhaltenssituationen.

Interpulsintervall-Muster sind sehr variabel. Sie ändern sich schnell mit dem Erregungszustand des Senders. Mormyriden erzeugen in bestimmten Situationen für das sichtbare Verhalten typische IDI-Muster (Kramer, 1990, 1996; Scheffel und Kramer, 2000, 2006; Werneyer und Kramer, 2002, 2005; Arnegard und Carlson, 2005; Ladich et al., 2006), und diese IDI-Muster aus verschiedenen Verhaltenssituationen lösen während der Rückspielversuche bei den Versuchstieren unterschiedlich starke Reaktionen aus (Kramer, 1979; Machnik und Kramer, 2008b).

Die stärksten Reaktionen wurden bei *M.-pongolensis*-Weibchen durch IDI-Muster ausgelöst, die von Männchen während einer agonistischen Auseinandersetzung aufgenommen worden waren, die schwächsten durch IDI-Muster ruhender Männchen. Sowohl das IDI-Ruhemuster als auch das agonistische IDI-Muster zeichnen sich durch eine hohe IDI-Bandbreite und schnelle Wechsel in der Entladungsrate aus, wobei aber das agonistische IDI-Muster eine deutlich höhere mittlere Entladungsrate und stärkere Kontraste aufweist als das Ruhemuster. Beide IDI-Muster erwiesen sich als schlecht geeignet, Unterschiede im Verhalten der Versuchstiere gegenüber unterschiedlich langen Entladungspulsen aufzuzeigen: Das agonistische IDI-Muster löste unabhängig von der Pulsdauer Aggression bei den Weibchen aus, das IDI-Ruhemuster hingegen weckte nur wenig Interesse. Als geeignet, Versuchstiere Pulsdauerunterschiede bewerten zu lassen, erwiesen sich

hingegen IDI-Muster, die Männchen während der nächtlichen Futtersuche und während des ruhigen, nächtlichen Umherschwimmens („exploratives Verhalten“) erzeugten. Obwohl nicht so starke Reaktionen bei den *M.-pongolensis*-Weibchen ausgelöst wurden wie durch das agonistische IDI-Muster, traten bei diesen von der Pulsdauer beeinflusste Verhaltensunterschiede deutlicher in Erscheinung. Die Wahl eines für Rückspielversuche mit *M. pongolensis* geeigneten IDI-Musters hat sich in der vorliegenden Arbeit daher als kritisch für den Erfolg einer solchen Studie herausgestellt, und sicherlich sind diese Beobachtungen auch auf ähnliche Studien mit anderen Nilhecht-Arten übertragbar.

Wieso aber sind ‚Futtersuch-‘ und ‚explorative‘ IDI-Muster für den Nachweis einer intersexuellen Bevorzugung von den vier getesteten Muster-Typen am besten geeignet? Anders als agonistische oder IDI-Ruhemuster zeichnen sie sich durch eine geringe IDI-Bandbreite und das Fehlen extremer Entladungsraten sowie plötzlicher Entladungsstopps aus. Sie erinnern in ihrer relativen Konstanz an IDI-Muster, die von Männchen während der wenigen Sekunden des Ablaichens erzeugt werden (Werneyer und Kramer, 2005), auch wenn sie nicht die hohe mittlere Entladungsrate von diesen erreichen.

Da ich intersexuelle Bevorzugung von männlichen Pulsdauerunterschieden bei *M. pongolensis* untersuchte, wären männliche ‚Ablaichmuster‘ womöglich noch besser für die Rückspielversuche geeignet gewesen als ‚Futtersuch-‘ und ‚explorative‘ IDI-Muster. Auf Grund ihrer kurzen Dauer pro Ablaichrunde und der Trennung einzelner ‚Ablaichmuster‘-Perioden durch andere Entladungsaktivität bis zum nächsten Ablaichen sind sie aber für ein Rückspielexperiment mit einer Mindestdauer nicht geeignet.

Allopatrische Differenzierung der Entladungspulsdauer

Die männliche Entladungspulsdauer hat während der allopatrischen Differenzierung bei *Marcusenius pongolensis* und *M. altisambesi* unterschiedliche Ausprägungen erfahren (Kramer et al., 2007). Bei adulten *Marcusenius-pongolensis*-Männchen nimmt die Dauer der elektrischen Organentladung stetig linear mit der Standardlänge zu, so dass Unterschiede in der Pulsdauer einen permanenten Geschlechtsunterschied darstellen. Erwachsene *M.-altisambesi*-Männchen aus dem Oberen Sambesi und dem Kwando hingegen haben nur während der Fortpflanzungszeit im Freiland für kurze Zeit extrem verlängerte Entladungskurven.

Unterschiede in der Pulsdauer stellen daher einen temporären Geschlechtsdimorphismus dar. Die Zunahme der Pulsdauer erfolgt in der Fortpflanzungszeit nicht linear, sondern folgt einer steilen sigmoidalen Anstiegskurve.

Bei *M. altisambesi* stellt die Verlängerung der Entladungspulsdauer für den Sender ein Risiko dar: da lange Entladungspulse einen deutlich höheren spektralen Niederfrequenzanteil haben als kurze, erhöht sich durch sie der Räuberdruck auf den Sender. Elektrosensible Raubwelse wie *Clarias gariepinus*, deren Elektrorezeptorgane im Niederfrequenzbereich empfindlich sind, detektieren Männchen mit verlängerten Entladungspulsen besonders gut und über größere Distanzen (Hanika und Kramer, 2000). Die Verlängerung der Entladungspulse geht demnach mit Zahavis Hypothese eines sexuell selektierten Ornaments konform, das für seinen Besitzer ein Handicap darstellt (Zahavi, 1975). Lange Entladungspulse werden daher nur bei Männchen gefunden, die trotz ihres Handicaps überlebt haben. In den Habitaten, in denen *M. pongolensis* lebt, scheint der Selektionsdruck durch räuberische Welse, obwohl diese dort auch vorkommen, hingegen nicht so stark zu sein, solange die Verlängerung des männlichen Entladungspulses moderat bleibt (Bruton, 1979).

In der vorliegenden Arbeit konnte ich zeigen, dass Pulsdauerunterschiede bei *M. pongolensis* neben ihrer intrasexuellen Bedeutung auch intersexuell eine Rolle spielen. Bisher war nur bekannt, dass territoriale Männchen Unterschiede in der Entladungspulsdauer nutzen, um Nachbarn („dear enemies“; Fisher, 1954) von fremden Eindringlingen zu unterscheiden und auf diese Weise ständige, nutzlose Auseinandersetzungen an der Reviergrenze zu vermeiden (Hanika und Kramer, 2005). Ich konnte nachweisen, dass auch Weibchen Unterschiede in der Entladungspulsdauer nutzen (Machnik und Kramer, 2008a). Daher muss auch intersexuelle Selektion eine signifikante Rolle in der Evolution der männlichen Pulskurve gespielt haben. Da die Entladungspulsdauer mit Eigenschaften des Senders korreliert, kann sie als Index (Maynard Smith und Harper, 2003) männlicher Eigenschaften dienen. Weibchen wählen auf diese Weise einen geeigneten Partner. Die Bevorzugung langer Entladungskurvenformen folgt dabei einem signifikanten linearen Trend ($P<0,0001$). Dass die Entladungspulsdauer bei *M.-pongolensis*-Männchen stetig mit der Standardlänge zunimmt, erklärt diesen Trend: Ein sich stetig linear mit den Eigenschaften des Senders veränderndes Kommunikationssignal löst Reaktionen aus, die diesem signifikanten linearen Trend folgen, wie dies bei *M.-*

pongolensis-Männchen und -Weibchen der Fall ist (Hanika und Kramer, 2005; Machnik und Kramer, 2008a).

Da die Zunahme der Entladungspulsdauer bei *M. altisambesi* während der Fortpflanzungszeit nicht linear, sondern sprungartig verläuft, ist für diese Art ein anderes Ergebnis zu erwarten als für *M. pongolensis*. Und tatsächlich zeigen sich die Unterschiede in der Zunahme der Entladungspulsdauer zwischen *M. altisambesi* und *M. pongolensis* auch deutlich in Verhaltensunterschieden zwischen diesen beiden Arten. In der vorliegenden Arbeit konnte gezeigt werden, dass eine eindeutige Bewertung von Pulsdauerunterschieden bei *M. altisambesi* anders als bei *M. pongolensis* erst ab einem Schwellenwert auftritt (Machnik, Markowski und Kramer, eingereicht). Vor dem Erreichen des Schwellenwertes ergibt sich kein konsistentes Bild hinsichtlich der Wirkung unterschiedlich langer Entladungspulse. Dass die Tiere Entladungspulse vor dem Erreichen des Schwellenwertes nicht differenziert bewerten, entspricht gut dem steilen und drastischen Anstieg der Entladungspulsdauer, wenn Männchen fortpflanzungsbereit werden (Kramer, 1997a, 1997b). Anders als bei *M. pongolensis* gibt es bei *M. altisambesi* keine Entladungspulse mit einer mittleren Pulsdauer und falls doch, dann sind diese nicht anziehender (attraktiver) als kurze Pulse. Das Verhalten korreliert demnach mit den beobachteten Pulsdauerunterschieden: Ein sich sprungartig während der Fortpflanzungszeit veränderndes Kommunikationssignal löst erst ab einem Schwellenwert, der dieser sigmoidalen Entwicklung Rechnung trägt, eine eindeutige Bevorzugung aus, wie dies bei *M. altisambesi*-Männchen und -Weibchen der Fall ist. Bis dieser Schwellenwert in der Entladungspulsdauer überschritten ist, handelt es sich bei dem (simulierten) Sender nicht um ein fortpflanzungsbereites Männchen. Welche Reaktionen unterschiedlich lange Entladungspulse bei *M. altisambesi* auslösen, hängt also davon ab, ob sie ausschließlich von fortpflanzungsbereiten Männchen erzeugt werden.

Die in der vorliegenden Arbeit durchgeführten Versuche konnten verdeutlichen, dass bei *M. altisambesi* männliche Pulsdauerunterschiede wie bei *M. pongolensis* in der Kommunikation beider Geschlechter eine Rolle spielen (Machnik, Markowski und Kramer, eingereicht), dass aber anders als bei *M. pongolensis* allein weibliche (intersexuelle) Selektion bei der Ausprägung langer männlicher Entladungspulse eine Rolle gespielt hat, während es keine Hinweise auf männliche (intrasexuelle) Selektion gibt. Dies war bisher nicht bekannt. Eine Verlängerung der männlichen Entladungspulsdauer durch wechselnden, sensorischen Kontakt zu

Nachbarn beiderlei Geschlechts zu provozieren, blieb anders als bei *M. pongolensis* (Hanika und Kramer, 2005, 2008) erfolglos. Männchen reagierten zudem in zwei unabhängigen Versuchsreihen (abgesehen von einer Ausnahme) stärker auf kurze Entladungspulse. Die vorliegende Studie lässt daher vermuten, dass es schwierig, wenn nicht unmöglich ist, eine Konkurrenzsituation zwischen *M.-altisambesi*-Männchen herzustellen, die keinen permanenten Geschlechtsunterschied als ‚Rangabzeichen‘ besitzen. Männchen konkurrieren anscheinend nicht um den Rang oder um Ressourcen. Bei den Weibchen beeinflusste hingegen die Motivationslage die Reaktionen auf die unterschiedlich langen Entladungspulse: in der einen Versuchsreihe (Januar bis September 2007) reagierten die Weibchen, die von der Pulsdauer abhängiges Verhalten zeigten, stärker auf längere und in der anderen (Januar bis Dezember 2008) stärker auf kurze Entladungspulse. Eine Erklärung für die unterschiedlichen Reaktionen der Weibchen in den beiden Versuchsreihen wird in Schwankungen der Fortpflanzungsstimmung gesehen. Die Verhaltensunterschiede lassen vermuten, dass ein Teil der weiblichen Versuchstiere während der ersten Versuchsreihe hormonell in einer Vor-Reproduktionsphase gewesen sein muss. Dies wird durch Beobachtungen von Lamml und Kramer (2007) gestützt, die zu dieser Zeit von intensivem Vokalisations- und auffälligem Verhalten zwischen Paaren bei denselben Tieren (desselben Labors), mit denen die Einspielversuche durchgeführt wurden, berichteten. Sie beobachteten, dass ein Pärchen die gleiche vertikale Position einnahm, die ein *M.-pongolensis*-Paar während des Ablaichens eingenommen hatte (Werneyer und Kramer, 2005), auch wenn es anschließend nicht zum Ablaichen kam. Vokalisationen sind auch bei anderen Mormyriden dafür bekannt, dass sie mit dem Fortpflanzungs- und Ablaichverhalten einhergehen (Crawford et al., 1986; Bratton und Kramer, 1989; Lamml und Kramer, 2006; Baier und Kramer, 2007). Im Gegensatz dazu waren die weiblichen Versuchstiere während der zweiten Versuchsreihe, die ein Jahr später durchgeführt wurde, offensichtlich hormonell nicht fortpflanzungsgestimmt. Daher waren lange männliche Entladungspulse für die meisten weiblichen Versuchstiere in der ersten Versuchsreihe anziehend, in der zweiten Versuchsreihe aber nicht. Wie stark die intersexuelle Selektion hin zu langen männlichen Entladungspulsen sein muss, wird dann klar, wenn man bedenkt, dass der Fitness-Vorteil der sich für Männchen mit derart langen Entladungspulsen während der Fortpflanzungszeit ergibt, so groß sein muss, dass er die Kosten, die durch den immens erhöhten Räuberdruck entstehen,

überwiegt. Ansonsten hätten sich lange Entladungspulse innerhalb der Population nicht ausbreiten können (Darwin, 1859; Hamilton, 1964).

Warum *M. pongolensis* lange und *M. altisambesi* kurze (Männchen) bzw. motivationsabhängig entweder kurze oder lange Entladungspulse bevorzugen (Weibchen), lässt sich aus den Unterschieden im Fortpflanzungsverhalten erklären. Aus dem Freiland gibt es Beobachtungen, dass *M. altisambesi* während der Regenzeit in die überflutete Savanne schwimmt und dort in flachen Senken ablaicht (Merron und Bruton, 1995; Skelton, 2001), aus denen die Jungfische wohl oft erst in der nächsten Regenzeit in den Fluss einschwimmen können, da diese außerhalb der Regenzeit vom tiefer gelegenen Fluss getrennt sind (Bernd Kramer, persönliche Beobachtung). Die adulten Tiere verlassen also das Flussbett und wandern zum Ablaichen in die überflutete Savanne. Aquarienhaltung lässt dieses Verhalten aber nicht zu. Anders als *M. altisambesi* laichte *M. pongolensis* immer wieder im Labor ab. Daher konnte das Fortpflanzungsverhalten dieser Art bereits im Detail untersucht werden (Werneyer und Kramer, 2005). Die Bedingungen, die die Tiere im Aquarium vorfinden, ermöglichen es ihnen demnach, das für die Fortpflanzung nötige Verhalten zu zeigen. *M. pongolensis* kommt im Freiland in Flüssen vor, die durch bergige Gebiete fließen und höchstens im terminalen Abschnitt Überflutungsebenen bilden können. Demnach laichen die Tiere im Fluss und müssen nicht wandern, um sich fortzupflanzen. Wahrscheinlich verbleiben sie in ihren Territorien. Auf Grund dieser Unterschiede ist anzunehmen, dass *M. altisambesi* etwas fehlte, das *M. pongolensis* nicht braucht und sich die beiden untersuchten Arten deswegen nicht im selben Reproduktionsstadium befanden: *M.-pongolensis*-Weibchen und -Männchen reagieren im Aquarium stärker auf lange männliche Entladungspulse, weil sie durchaus laichbereit sind. Wenn *M.-altisambesi*-Weibchen das nicht in ausreichendem Maße sind, meiden sie lange Entladungspulse, die ihnen die Anwesenheit eines laichbereiten, testosterongeladenen Männchens vermitteln. Lange Entladungspulse lösen nur bei zumindest ansatzweise fortpflanzungsgestimmten Weibchen stärkere Reaktionen aus. Die durchgeführten Versuche legen dies nahe. Dass männliche Konkurrenz für den Fortpflanzungserfolg eines Männchens eine Rolle spielt, erscheint hingegen unwahrscheinlich. Hinweise auf intrasexuelle Konkurrenz lassen die durchgeführten Versuche nicht erkennen.

Entsprechend der unterschiedlichen Ausprägung der Pulsdauerunterschiede unterscheiden sich *M. pongolensis* und *M. altisambesi* also auch in ihrem

(Kommunikations-)Verhalten. Bei beiden Arten hat die Entladungspulsdauer sowohl intra- als auch intersexuell Signalfunktion: Männchen und Weibchen beider Arten reagieren abhängig von der Pulsdauer. Die Ergebnisse zeigen aber auch, dass bei *M. pongolensis* sowohl Männchen als auch Weibchen die Gestaltung der Pulsdauerunterschiede beeinflussten, während es bei *M. altisambesi* offensichtlich nur die Weibchen waren, die in der Evolution dieser Art, seit sich die Abstammungslinien von *M. pongolensis* und *M. altisambesi* getrennt haben, eine Rolle bei der Ausprägung langer männlicher Entladungspulse gespielt haben.

Diese Beobachtungen ermöglichen es nun, darüber zu spekulieren, welche Faktoren die unterschiedliche Entwicklung von Pulsdauerunterschieden und Verhalten bei *M. pongolensis* und *M. altisambesi* beeinflusst haben, wie also aus zwei allopatrischen Populationen unterschiedliche Arten wurden. Beide Systeme der Pulsdauerverlängerung haben Vor- und Nachteile: *M.-altisambesi*-Männchen leiden nur während der Fortpflanzungszeit unter erhöhtem Selektionsdruck. Dieser entsteht durch den massiven Räuberdruck, der mit einem um ein Vielfaches (bis zu 11-fach des Weibchen-Durchschnitts) verlängerten Entladungspuls einhergeht. Bei *M. pongolensis* erzeugen selbst große Männchen Entladungspulse, die deutlich kürzer sind als die von *M.-altisambesi*-Männchen während der Fortpflanzungszeit, das aber permanent. Ein durch diese geringere Verlängerung der Entladungspulse als bei *M. altisambesi* bedingter, verstärkter Selektionsdruck durch räuberische Welse konnte bei *M. pongolensis* bisher nicht nachgewiesen werden (Bruton, 1979). Stattdessen scheint aber männliche Konkurrenz um Territorien und Weibchen, die bei *M. altisambesi* ohne Bedeutung ist (Machnik, Markowski und Kramer, eingereicht), eine Rolle bei der Ausgestaltung der Pulsdauerverlängerung gespielt zu haben. Da Männchen miteinander um die Gunst von Weibchen konkurrieren, lösen lange Entladungspulse, die von Weibchen bevorzugt werden (Machnik und Kramer, 2008a), wohl bei Konkurrenten verstärkt Aggression aus (Hanika und Kramer, 2005, 2008). Daher geht ein längerer Entladungspuls mit einem erhöhten intrasexuellen Selektionsdruck einher.

Wieso entwickelten sich die Abstammungslinien von *M. pongolensis* und *M. altisambesi* bezüglich der Gestaltung der Pulsdauerunterschiede also in unterschiedlicher Weise? Da es sich bei der Pulsdauer um ein sexuell selektiertes Signal handelt (Hanika und Kramer, 2005; Machnik und Kramer, 2008a; Machnik, Markowski und Kramer, eingereicht), sind mögliche Gründe für diese Unterschiede

wahrscheinlich im Fortpflanzungsverhalten zu finden. Einen geeigneten Partner wählen *M.-pongolensis*-Weibchen anhand männlicher Pulsdauerunterschiede (Machnik und Kramer, 2008a). Da das Fortpflanzungsverhalten von *M. pongolensis* bereits beobachtet werden konnte (Werneyer und Kramer, 2005), ist bekannt, dass das Weibchen zum Ablaichen das männliche Revier aufsucht. Die Bildung und Verteidigung von für das Ablaichen geeigneten Territorien durch Männchen wird durch einen Geschlechtsunterschied erleichtert, der Index (Maynard Smith und Harper, 2003) männlicher Qualitäten ist: Konkurrenten können auch kampflos eingeschätzt werden und Nachbarn werden von fremden Artgenossen unterschieden. Männchen können so Territorien langfristig halten, ohne sich in ständigen Kämpfen aufzureiben (Hanika und Kramer, 2005). Bei der Verteidigung ihrer Territorien unterstützen sich Nachbarn, die Grenzen bereits ausgekämpft haben, zudem gegen fremde Männchen, da solche Eindringlinge eine potenzielle Gefahr auch für das eigene Revier darstellen. Da Männchen während der Fortpflanzungszeit in ihren Territorien bleiben, lohnt es sich wahrscheinlich, diese ganzjährig zu verteidigen. Ein geeignetes, freies Territorium erst zu Beginn der Fortpflanzungszeit zu suchen, wäre womöglich zu spät, wenn diese dann bereits alle besetzt sind. Passende Territorien sind anscheinend nur auf die Ufer des Flusses und gelegentlich auch auf die von Inseln beschränkt und somit zahlenmäßig begrenzt. So wird ein permanenter Geschlechtsunterschied nötig. Eine Beschränkung der Pulsdauer erfolgt anders als bei *M. altisambesi* nicht durch den von elektrosensiblen Raubwesen erzeugten Selektionsdruck, sondern durch den Druck der auf Grund der intrasexuellen Konkurrenz ganzjährig auf *M.-pongolensis*-Männchen mit langen Entladungspulsen lastet.

Ganz anders sieht es aber bei *M. altisambesi* aus. Zum Ablaichen wandern die Tiere in die überflutete Savanne (Merron und Bruton, 1995). Ein Territorium im Fluss zu verteidigen, ist, anders als bei *M. pongolensis*, für den Fortpflanzungserfolg der Männchen nicht nötig. Intrasexuelle Auseinandersetzungen um geeignete Territorien in der überfluteten Savanne und um Weibchen sind ebenfalls unnötig, da die Überflutungsebene unbegrenzten Raum (und damit auch zahlreiche geeignete Laichplätze) bietet. Weibchen könnten sich überall in der Überflutungsebene befinden, wozu also ein stationäres Territorium verteidigen? Eine Beschränkung langer männlicher Entladungspulse als Signal zur Fortpflanzungsbereitschaft auf den akuten Fortpflanzungszeitraum muss sich in der Evolution dieser Art daher

durchgesetzt haben. Individuen, die ganzjährig lange Entladungspulse erzeugten, waren wesentlich stärkerem Räuberdruck ausgesetzt und auf Grund dessen unterlegen, da lange männliche Entladungspulse nur während der Fortpflanzungszeit positiv wirksam werden. Dann dienen sie der Anlockung von Weibchen. Die Beschränkung der Pulsdauer erfolgt bei dieser Art daher nicht wie bei *M. pongolensis* durch intrasexuelle Selektion, sondern durch den Räuberdruck, den *M.-altisambesi*-Männchen für die kurze Zeit der Fortpflanzung ertragen können.

Allopatrische Differenzierung im Interpulsintervall-Muster

Seit der Trennung der Abstammungslinien von *M. pongolensis* und *M. altisambesi* entwickelten sich diese im Bereich der elektrischen Kommunikation nicht nur in der Ausprägung der Pulsdauerunterschiede (Kramer et al., 2007) und dem Verhalten gegenüber unterschiedlich langen Entladungspulsen (Hanika und Kramer, 2005; Machnik und Kramer, 2008a; Machnik, Markowski und Kramer, eingereicht) divergent. Sowohl *M. pongolensis* als auch *M. altisambesi* zeigen situationsabhängige, artspezifische Eigenheiten in den IDI-Mustern (Werneyer und Kramer, 2005; Machnik und Kramer, unveröffentlicht). IDI-Ruhemuster, die von *M. altisambesi* und *M. pongolensis* während der Ruhephase am Tag erzeugt werden, haben in der Regel Entladungsraten von 4 bis 12 Hz mit hoher IDI-Bandbreite („unregelmäßiges Muster“) (Machnik und Kramer, 2008b; Machnik und Kramer, unveröffentlicht). *M.-altisambesi*-Männchen generieren aber am Tag in Anwesenheit von Weibchen IDI-Ruhemuster von erhöhter mittlerer Entladungsrate (etwa ≥ 16 Hz) und geringer IDI-Bandbreite („regelmäßiges Muster“), ohne dass eine Interaktion zwischen Männchen und Weibchen sichtbar wäre (Machnik und Kramer, unveröffentlicht). Auch bei *M. pongolensis* konnten bei am Tag bewegungslos ruhenden Tieren regelmäßige IDI-Ruhemuster von ähnlicher mittlerer Entladungsrate (etwa 20 Hz) beobachtet werden (Werneyer und Kramer, 2005). Allerdings waren es bei dieser Art die Weibchen und nicht die Männchen, die diese erzeugten.

Ähnlich regelmäßige IDI-Muster konnten bei *M.-pongolensis*-Weibchen auch in einer anderen Verhaltenssituation beobachtet werden. In der Nacht erzeugte das Weibchen ein regelmäßiges IDI-Muster, wenn es das Territorium des Männchens besuchte, um mit diesem abzulaichen (Werneyer und Kramer, 2005). Dabei verhielt sich das Männchen ungewöhnlich passiv und griff das in sein Revier schwimmende Weibchen nicht an. Ähnliche Beobachtungen wurden auch bei verschiedenen

Pollimyrus-Arten während nächtlicher Besuche laichbereiter Weibchen im männlichen Revier gemacht (Bratton und Kramer, 1989; Moller, 1995; Baier und Kramer, 2006). Da die von Mormyriden erzeugten Interpulsintervall-Muster in vielen Situationen artübergreifend für das sichtbare Verhalten typisch sind (Kramer, 1990, 1996; Scheffel und Kramer, 2000, 2006; Werneyer und Kramer, 2002, 2005; Arnegard und Carlson, 2005; Ladich et al., 2006; Machnik und Kramer, 2008b), wird angenommen, dass ein in der Nacht erzeugtes regelmäßiges IDI-Muster mit einer bestimmten Entladungsrate bei Mormyriden Laichbereitschaft signalisiert. Bei *Pollimyrus*-Weibchen konnten am Tag generierte regelmäßige IDI-Ruhemuster bisher aber nicht beobachtet werden. Ob die bei *M.-pongolensis*-Weibchen und *M.-altisambesi*-Männchen beobachteten, am Tag erzeugten regelmäßigen IDI-Ruhemuster daher eine kommunikative Aufgabe haben, war bisher nicht klar.

Dass am Tag erzeugte IDI-Ruhemuster Signalfunktion haben, wurde erstmals in der vorliegenden Arbeit für *M. altisambesi* wahrscheinlich gemacht (Machnik und Kramer, unveröffentlicht): Das von einem *M.-altisambesi*-Männchen am Tag erzeugte regelmäßige IDI-Ruhemuster wirkt auf Weibchen anziehender als das „normale“, unregelmäßige. Sie bewerten demnach auch während der Ruhephase das männliche IDI-Muster differenziert, so dass es eine Rolle in der intersexuellen Kommunikation dieser Art bekommt. Da Männchen regelmäßige IDI-Ruhemuster am Tag nur in Anwesenheit von Weibchen erzeugen, handelt es sich anscheinend um ein (Vor-)Balzsignal, das Männchen erlaubt, Weibchen auf sich aufmerksam zu machen und vielleicht an sich zu binden.

(Inter-)sexuell selektierte Signale sind dabei natürlich auf das Fortpflanzungsverhalten der jeweiligen Art abgestimmt. Und dadurch erklärt sich auch, dass bei *M. pongolensis* die Weibchen und bei *M. altisambesi* die Männchen dieses Balzsignal erzeugen. Diese beiden Arten zeigen eine allopatrische Differenzierung in ihrem Fortpflanzungsverhalten, die offensichtlich durch Unterschiede in ihrer Umwelt bedingt ist. Bei *M. pongolensis* konnte beobachtet werden, dass das Weibchen zum Ablaichen in das Revier des Männchens schwimmt und dabei regelmäßige IDI-Muster generiert (Werneyer und Kramer, 2005). Am Tag erzeugte IDI-Muster könnten das Männchen auf den nächtlichen Besuch des laichbereiten Weibchens einstimmen, so dass dieses das in sein Territorium schwimmende Weibchen nicht attackiert. Bei *M. altisambesi* befinden sich die adulten Tiere zum Ablaichen in der überfluteten Savanne. Territorien lassen sich

kaum abgrenzen, und Weibchen schwimmen, wohin sie wollen. Da der Raum, in dem sich die Tiere bewegen können, durch die Überflutung vervielfacht wird, nimmt die Individuendichte stark ab. Ein Männchen kann es sich kaum leisten, laichbereite Weibchen durch aggressives Verhalten zu vertreiben, muss aber auch nicht durch vom Weibchen erzeugte regelmäßige IDI-Ruhemuster besänftigt werden. Männchen müssen anscheinend selbst durch regelmäßige IDI-Muster am Tag versuchen, Weibchen anzulocken: Dass am Tag erzeugte regelmäßige IDI-Ruhemuster tatsächlich anziehend wirken, zeigten die in der vorliegenden Arbeit durchgeführten Wahlversuche (Machnik und Kramer, unveröffentlicht).

Regelmäßige IDI-Muster haben demnach bei *M. pongolensis* und *M. altisambesi* nicht nur eine Signalfunktion beim nächtlichen Ablaichen (Werneyer und Kramer, 2005). Eine weitere Aufgabe dieser regelmäßigen IDI-Muster liegt darin, potenzielle Geschlechtspartner anzulocken und auf sich aufmerksam zu machen: Am Tag dienen sie also der (Vor-)Balz. Wer aktiver balzt, ist dabei von der Art abhängig. Da auch *Pollimyrus* während des Ablaichens in der Nacht regelmäßige IDI-Muster erzeugt, am Tag generierte regelmäßige IDI-Muster aber nicht auftreten, ist wahrscheinlich, dass ersteres das ursprüngliche intersexuell wirksame Signal war, das bei *Marcusenius* eine weitere Aufgabe erfahren hat, aber ebenso wie das ursprüngliche Signal intersexuell selektiert wird.

IV. Zusammenfassung

Seit der Trennung der Abstammungslinien von *Marcusenius altisambesi* und *M. pongolensis* vor 2 Mio. Jahren entwickelten sich diese beiden Bulldog-Formen bezüglich der Verlängerung der männlichen Entladungspulsdauer divergent. *M. altisambesi* besitzt einen temporären Geschlechtsdimorphismus der Entladungspulsdauer, der nur für kurze Zeit während der Fortpflanzungsperiode auftritt. Die Zunahme der männlichen Entladungspulsdauer erfolgt in dieser Zeit sprungartig, einer steilen sigmoidalen Anstiegskurve folgend. Es war bisher nicht bekannt, ob die Verlängerung der Entladungspulse inter- und/oder intrasexuell eine Rolle spielt. Bei *M. pongolensis* liegt ein permanenter Geschlechtsunterschied der Entladungspulsdauer vor; er nimmt bei adulten Männchen während ihres Lebens stetig linear mit der Standardlänge zu, so dass die Pulsdauer ein Index männlicher Eigenschaften ist. Während experimentelle Belege zeigen, dass intrasexuelle Selektion (männliche Konkurrenz) bei *M. pongolensis* die Verlängerung der Entladungspulsdauer in der Evolution begünstigt haben muss, war bisher nichts über intersexuelle Einflüsse wie weibliche Partnerwahl bekannt.

In der vorliegenden Arbeit konnte ich zeigen, dass Pulsdauerunterschiede bei *M. pongolensis* neben ihrer intrasexuellen Bedeutung auch intersexuell eine Rolle spielen und dass bei *M. altisambesi* ausschließlich die intersexuelle Selektion die Ausprägung der männlichen Pulsdauer beeinflusst haben muss, während es keine Hinweise auf intrasexuelle Selektion gibt. *M.-pongolensis*-Weibchen wählen anhand von Pulsdauerunterschieden einen geeigneten Partner, so dass der Reproduktionserfolg eines Männchens durch eine längere, das heißt attraktivere elektrische Organentladung gesteigert wird. Bei *M. altisambesi* zeigen lange männliche Entladungspulse während der akuten Phase der Fortpflanzungszeit Fortpflanzungsbereitschaft an. Da die Entladungspulsdauer intersexuell selektiert wird, ist in dieser Zeit ein langer Entladungspuls für den Reproduktionserfolg eines Männchens notwendig. Zusätzlich werden Konkurrenten abgeschreckt. Außerhalb der Fortpflanzungszeit werden lange Entladungspulse von nicht in ausreichendem Maße fortpflanzungsbereiten *M.-altisambesi*-Weibchen abhängig von ihrer Motivationslage unterschiedlich bewertet.

Da Pulsdauerunterschiede bei beiden Arten sexuell selektiert sind, ist anzunehmen, dass ihre divergente Entwicklung auf Grund von Unterschieden im

Fortpflanzungsverhalten erfolgte. Die Unterschiede im Fortpflanzungsverhalten ergeben sich wiederum aus Unterschieden in den Umweltbedingungen, denen die Abstammungslinien dieser beiden Arten seit ihrer Trennung ausgesetzt waren.

Ein weiterer Unterschied der elektrischen Kommunikation von *M. altisambesi* und *M. pongolensis* zeigt sich in artspezifischen Eigenheiten der IDI-(inter-discharge interval)-Muster. IDI-Ruhemuster, die von *M. altisambesi* und *M. pongolensis* während der Ruhephase am Tag erzeugt werden, haben in der Regel Entladungsraten von 4 bis 12 Hz mit hoher IDI-Bandbreite („unregelmäßiges Muster“). Dass bei *M. pongolensis* laichbereite Weibchen aber am Tag regelmäßige IDI-Ruhemuster mit geringer IDI-Bandbreite („regelmäßiges Ruhemuster“) erzeugen, war bekannt. In der vorliegenden Arbeit konnte gezeigt werden, dass solche IDI-Muster auch bei *M. altisambesi* auftreten: Männchen entladen am Tag regelmäßig, wenn sie zusammen mit Weibchen gehalten werden.

Dass diese am Tag erzeugten regelmäßigen IDI-Ruhemuster Signalfunktion haben, wurde erstmals in der vorliegenden Arbeit für *M. altisambesi* wahrscheinlich gemacht: Das von einem *M.-altisambesi*-Männchen am Tag generierte regelmäßige IDI-Ruhemuster wirkt auf Weibchen anziehender als ein unregelmäßiges. Weibchen bewerten demnach auch während der Ruhephase das männliche IDI-Muster differenziert, so dass es eine Bedeutung in der intersexuellen Kommunikation dieser Art bekommt. Da Männchen regelmäßige IDI-Ruhemuster am Tag nur in Anwesenheit von Weibchen erzeugen, handelt es sich anscheinend um ein (Vor-) Balzsignal. Da es sich wie bei der Pulsdauer um ein sexuell selektiertes Merkmal handelt, beruhen die Unterschiede zwischen *M. pongolensis* und *M. altisambesi* wahrscheinlich auch hier auf Unterschieden im Fortpflanzungsverhalten. Wer bei der jeweiligen Art aktiver balzt, ist von diesen Unterschieden abhängig.

Als abschließendes Ergebnis dieser Arbeit lässt sich festhalten, dass der vorgenommene Vergleich der elektrischen Kommunikation von *M. altisambesi* und *M. pongolensis* gezeigt hat, dass die (art-)spezifischen Unterschiede in den Kommunikationssignalen von den Tieren wahrgenommen werden und ihr (Kommunikations-)Verhalten beeinflussen. Sowohl Unterschiede der Entladungspulsdauer als auch der IDI-Muster haben eine Signalfunktion und werden sexuell selektiert. Da intersexuell selektierte Kommunikationssignale aber reproduktive Isolation herstellen (Kappeler, 2009), sind die Unterschiede zu groß, als dass noch von allopatrischen Populationen gesprochen werden könnte. Die Abstammungslinien

der Bulldog-Formen des Oberen Sambesi und Südafrikas sind getrennt. *M. altisambesi* und *M. pongolensis* sind verschiedene Arten.

V. Ausblick

Der *Marcusenius-macrolepidotus*-Komplex besteht (zurzeit) aus fünf beschriebenen Arten. Untersuchungen zum Kommunikationsverhalten wurden bisher nur bei *Marcusenius altisambesi* und *M. pongolensis* durchgeführt. Weitere Beobachtungen bei *M. macrolepidotus*, *M. angolensis* und *M. devosi* stehen noch aus und könnten zusätzliche Informationen über die verschiedenen Selektionsdrücke und Anpassungen liefern, die zur allopatrischen Differenzierung dieser Arten geführt haben. Ein umfassenderer Vergleich als der, der in dieser Arbeit durchgeführt wurde, wäre dann möglich.

Die Ergebnisse dieser Arbeit legen zudem zusätzliche Untersuchungen zum Fortpflanzungsverhalten von *M. altisambesi* im Freiland und von *M. pongolensis* im Labor und im Freiland nahe, um fundiertere Erkenntnisse und einen besseren Einblick in die Ablachbedingungen dieser und ähnlicher Arten zu erhalten.

Auch eine detaillierte Untersuchung von im selben Fluss an unterschiedlichen Stellen gefangenen Tieren derselben Art könnte Einblick in herrschende Selektionsdrücke und Anpassungen an unterschiedliche Umweltbedingungen auch innerhalb eines Flusses liefern. Es ist unter anderem nicht klar, ob sich im Tiefland vorkommende *M. pongolensis* im Kommunikationsverhalten von ihren Artgenossen im Hochland unterscheiden? Die in der vorliegenden Studie untersuchten *M. pongolensis* stammten aus dem bergigen Hochland, in dem sich keine Überflutungsebenen bilden. Im Bereich der terminalen Flussabschnitte treten diese in der Regenzeit aber durchaus auf. Wie stark wirken solche Unterschiede in der Umwelt? Führen sie zu sympatrischer Differenzierung?

Weitere Untersuchungen zu „regelmäßigen“ IDI-Ruhemustern erscheinen ebenfalls vielversprechend. Wird von *M.-altisambesi*-Weibchen allein die Regelmäßigkeit der männlichen IDI-Ruhemuster bewertet oder auch die mittlere Entladungsrate? Und wie reagieren *M.-pongolensis*-Männchen auf von Weibchen erzeugte, in Rückspielversuchen präsentierte regelmäßige IDI-Ruhemuster? Lässt sich eine Abnahme der Aggressivität dokumentieren?

VI. Literaturverzeichnis

- Alcock, J.** (2005). *Animal behaviour – an evolutionary approach*, 8.te Auflage. Sunderland, Massachusetts: Sinauer.
- Arnegard, M. E. und Carlson B. A.** (2005). Electric organ discharge patterns during group hunting by a mormyrid fish. *Proceedings of the Royal Society B* **272**, 1305-1314.
- Baier, B. und Kramer, B.** (2007). Electric communication during courtship and spawning in two sibling species of dwarf stonebashers from southern Africa, *Pollimyrus castelnau* and *P. marianne* (Mormyridae, Teleostei): evidence for a non species-specific communication code? *Behaviour* **144**, 115-142.
- Basolo, A. L.** (1990). Female preference predates the evolution of the sword in swordtail fish. *Science* **250**, 808-810.
- Basolo, A. L.** (1995). Phylogenetic evidence for the role of a pre-existing bias in sexual selection. *Proceedings of the Royal Society B* **259**, 307-311.
- Bass, A. H. und Hopkins, C. D.** (1983). Hormonal control of sexual differentiation: Changes in electric organ discharge waveform. *Science* **220**, 971-974.
- Bass, A. H. und Hopkins, C. D.** (1985). Hormonal control of sex differences in the electric organ discharge (EOD) of mormyrid fish. *Journal of Comparative Physiology A* **156**, 587-604.
- Bell, C. C. und Russell, C. J.** (1978). Effect of electric organ discharge on ampullary receptors in a mormyrid. *Brain Research* **145**, 85-96.
- Bennett, M. V. L.** (1971). Electric organs. In *Fish physiology*, vol. V (ed. W. S. Hoar und D. J. Randall), S. 347-491. London, New York: Academic Press.
- Braford, M. R.** (1986). African Knifefishes. The Xenomystines. In *Electroreception* (ed. T. H. Bullock und W. Heiligenberg), S. 453-464. New York: John Wiley.
- Bratton, B. O. und Kramer, B.** (1988). Intraspecific variability of the pulse-type discharges of the African electric fish, *Pollimyrus isidori* and *Petrocephalus bovei* (Mormyridae, Teleostei) and their dependence on water conductivity. *Experimental Biology* **47**, 51-52.
- Bratton, B. O. und Kramer, B.** (1989). Patterns of the electric organ discharge during courtship and spawning in the mormyrid *Pollimyrus isidori*. *Behavioural Ecology and Sociobiology* **24**, 349-368.

- Bruton, M. N.** (1979). The food and feeding behaviour of *Clarias gariepinus* (Pisces: Clariidae) in Lake Sibaya, South Africa, with emphasis on its role as a predator of cichlids. *Transactions of the Zoological Society of London* **35**, 47-114.
- Bullock, T. H., Hopkins, C. D., Popper, A. N. und Fay, R. R.** (2005). (eds) *Electroreception*. New York: Springer.
- Burkhardt, D. und de la Motte, I.** (1988). Big 'antlers' are favoured: female choice in stalk-eyed flies (Diptera, Insecta), field collected harems and laboratory experiments. *Journal of Comparative Physiology A* **162**, 649-652.
- Carlson, B.A., Hopkins, C.D. und Thomas P.** (2000). Androgen correlates of socially induced changes in the electric organ discharge waveform of a mormyrid fish. *Hormones and Behavior* **38**, 177-186.
- Cochran, W. G. und Cox, G. M.** (1957). *Experimental designs*, 2.te Auflage. New York: John Wiley.
- Crawford, J. D., Hagedorn, M. und Hopkins, C. D.** (1986). Acoustic communication in an electric fish, *Pollimyrus isidori* (Mormyridae). *Journal Comparative Physiology* **159**, 297-310.
- Crawford, J. D.** (1991). Sex recognition by electric cues in a sound-producing mormyrid fish *Pollimyrus isidori*. *Brain Behaviour and Evolution* **38**, 20-38.
- Curtis, C. C. und Stoddard, P. K.** (2003). Mate preference in female electric fish, *Brachyhypopomus pinnicaudatus*. *Animal Behaviour* **66**, 329-336.
- Darwin, C. R.** (1859). *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: John Murray.
- Feulner, P. G. D., Plath, M., Engelmann, J., Kirschbaum, F. und Tiedemann R.** (2009). Electrifying love: electric fish use species-specific discharge for mate recognition. *Biology Letters* **5**: 225-228.
- Finger, T. E.** (1986). Electroreception in catfish. Behavior, anatomy, and electrophysiology. In *Electroreception* (ed. T. H. Bullock und W. Heiligenberg), S. 287-317. New York: John Wiley.
- Fisher, J.** (1954). Evolution and bird sociality. In *Evolution as a Process* (ed. J. Huxley, A. C. Hardy und E. B. Ford), S. 71-83. London: Allen & Unwin.
- Grafen, A.** (1990). Biological signals as handicaps. *Journal of Theoretical Biology* **144**, 517-546.

- Graff, C. und Kramer, B.** (1992). Trained weakly electric fishes, *Pollimyrus isidori* and *Gnathonemus petersii* (Mormyridae, Teleostei), discriminate between waveforms of electric pulse discharges. *Ethology* **90**, 279-292.
- Hamilton, W. D.** (1964). The genetical evolution of social behaviour. *Journal of Theoretical Biology* **7**, 1-16.
- Hanika, S. und Kramer, B.** (2000). Electrosensory prey detection in the African sharptooth catfish, *Clarias gariepinus* (Clariidae), of a weakly electric mormyrid fish, the bulldog (*Marcusenius macrolepidotus*). *Behavioural Ecology and Sociobiology* **48**, 218-228.
- Hanika, S. und Kramer, B.** (2005). Intra-male variability of its communication signal in the weakly electric fish, *Marcusenius macrolepidotus* (South African form), and possible functions. *Behaviour* **142**, 145-166.
- Hanika, S. und Kramer, B.** (2008). Plasticity of electric organ discharge waveform in the South African bulldog fish, *Marcusenius pongolensis*: tradeoff between male attractiveness and predator avoidance? *Frontiers in Zoology* **5**, 7.
- Hopkins, C. D.** (1988). Neuroethology of electric communication. *Annual Review of Neuroscience* **11**, 497-535.
- Hopkins, C. D.** (1999). Design features for electric communication. *Journal of Experimental Biology* **202**, 1217-1228.
- Hopkins, C. D., Comfort, N. C., Bastian, J. und Bass, A. H.** (1990). Functional analysis of sexual dimorphism in an electric fish, *Hypopomus pinnicaudatus*, order Gymnotiformes. *Brain Behaviour and Evolution* **35**, 350-367.
- Jørgensen, J. M.** (2005). Morphology of electroreceptive sensory organs. In *Electroreception* (ed. T. H. Bullock, C. D. Hopkins, A. N. Popper und R. R. Fay), S. 47-67. New York: Springer.
- Kappeler, P.** (2006). *Verhaltensbiologie*. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag.
- Kappeler, P.** (2009). *Verhaltensbiologie*. 2.te Auflage. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag.
- Kirschbaum, F.** (1975). Environmental factors control the periodical reproduction of tropical electric fishes. *Experimentia* **31**, 1159-1160.
- Kramer, B.** (1974). Electric organ discharge during interspecific agonistic behaviour in freely swimming mormyrid fish. A method to evaluate two (or more) simultaneous time series of events with a digital analyser. *Journal of Comparative Physiology* **93**, 203-235.

- Kramer, B.** (1978). Spontaneous discharge rhythms and social signalling in the weakly electric fish *Pollimyrus isidori* (Cuvier et Valenciennes) (Mormyridae, Teleostei). *Behavioural Ecology and Sociobiology* **4**, 61-74.
- Kramer, B.** (1979). Electric and motor responses of the weakly electric fish *Gnathonemus petersii* (Mormyridae) to play-back of social signals. *Behavioural Ecology and Sociobiology* **6**, 67-79.
- Kramer, B.** (1990). *Electrocommunication in teleost fishes: behavior and experiments*. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag.
- Kramer, B.** (1996). *Electroreception and communication in fishes*. Stuttgart: Gustav Fischer.
- Kramer, B.** (1997a). Electric organ discharges and their relation to sex in mormyrid fishes. *Naturwissenschaften* **84**, 119-121.
- Kramer, B.** (1997b). A field study of African elephantfish (Mormyridae, Teleostei): electric organ discharges in *Marcusenius macrolepidotus* (Peters, 1852) and *Petrocephalus catostoma* (Günther, 1866) as related to sex. *Journal of African Zoology* **111**, 313-341.
- Kramer, B.** (1999). Waveform discrimination, phase sensitivity and jamming avoidance in a wave-type electric fish. *Journal of Experimental Biology* **202**, 1387-1398.
- Kramer, B. und Kuhn, B.** (1994). Species recognition by the sequence of discharge intervals in weakly electric fishes of the genus *Campylomormyrus* (Mormyridae, Teleostei). *Animal Behaviour* **48**, 435-445.
- Kramer, B. und Otto, B.** (1988). Female discharges are more electrifying: spontaneous preference in the electric fish, *Eigenmannia*. *Behavioural Ecology and Sociobiology* **23**, 55-60.
- Kramer, B. und van der Bank, F. H.** (2000). The southern churchill (*Petrocephalus wesselisi*), a new species of mormyrid from South Africa defined by electric organ discharges, genetics, and morphology. *Environmental Biology of Fishes* **59**, 393-413.
- Kramer, B. und Westby, G. W. M.** (1985). No sex difference in the waveform of the pulse type electric fish, *Gnathonemus petersii* (Mormyridae). *Experientia* **41**, 1530-1531.

- Kramer, B. und Weymann, D.** (1987). A microprocessor system for the digital synthesis of pulsed and continuous discharges of electric fish (or animal vocalisations). *Behavioural Brain Research* **23**, 67-174.
- Kramer, B., Kirschbaum, F. und Markl, H.** (1981). Species specificity of electric organ discharges in a sympatric group of gymnotoid fish from Manaus (Amazonas). In *Sensory physiology of aquatic lower vertebrates* (ed. T. Szabo und G. Czéh). *Adv. Physiol. Sci.* **31**, S. 195-219. Budapest: Pergamon Press/Akadémiai Kiadó.
- Kramer, B., van der Bank, F. H. und Wink, M.** (2004). The *Hippopotamyrus ansorgii* species complex in the Upper Zambezi River System with a description of a new species, *H. szaboi* (Mormyridae). *Zoologica Scripta* **33**, 1-18.
- Kramer, B., Skelton, P. H., van der Bank, F. H. und Wink, M.** (2007). Allopatric differentiation in the *Marcusenius macrolepidotus* species complex in southern and eastern Africa: the resurrection of *M. pongolensis* and *M. angolensis*, and the description of two new species (Mormyridae, Teleostei). *Journal of Natural History* **41**, 647-708.
- Kramer, B., van der Bank, F. H., Wink, M., Flint, N. und Sauer-Gürth, H.** (2003). Evidence for parapatric speciation in the mormyrid fish, *Pollimyrus castelnau* (Boulenger, 1911), from the Okavango – Upper Zambezi River System: *P. marianne* sp. nov., defined by electric organ discharges, morphology and genetics. *Environmental Biology of Fishes* **77**, 47-70.
- Ladich, F., Collin, S. P., Moller, P. und Kapoor, B. G.** (2006). (eds) *Communication in fishes*. Enfield, NH, USA: Science Publishers Inc.
- Lamml, M. und Kramer, B.** (2006). Differentiation of courtship songs in parapatric sibling species of dwarf stonebashers from southern Africa (Mormyridae, Teleostei). *Behaviour* **143**, 783-810.
- Lamml, M. und Kramer, B.** (2007). Allopatric differentiation in the acoustic communication of a weakly electric fish from southern Africa, *Marcusenius macrolepidotus* (Mormyridae, Teleostei). *Behavioural Ecology and Sociobiology* **61**, 385-399.
- Lissmann, H. W.** (1958). On the function and evolution of electric organs in fish. *Journal of Experimental Biology* **35**, 156-191.
- Lissmann, H. W.** (1963). Electric location in fishes. *Scientific American* **208**, 50-59.

- Lissmann, H. W. und Machin, K. E.** (1958). The mechanism of object location in *Gymnarchus niloticus* and similar fish. *Journal of Experimental Biology* **35**, 451-486.
- Lissmann, H. W. und Machin, K. E.** (1963). Electric receptors in a non-electric fish (*Clarias*). *Nature* **199**, 88-89.
- Machnik, P. und Kramer, B.** (2008a). Female choice by electric pulse duration: attractiveness of the males' communication signal assessed by female bulldog fish, *Marcusenius pongolensis* (Mormyridae, Teleostei). *Journal of Experimental Biology* **211**, 1969-1977.
- Machnik, P. und Kramer, B.** (2008b). A male's playback signal turns female *Marcusenius pongolensis* receivers on or off depending on his behavioural state. *Communicative and Integrative Biology* **1**, 128-131.
- Machnik, P., Markowski, B. und Kramer, B.** (eingereicht). Intra vs intersexual selection in the dimorphic electric organ discharge of the snoutfish *Marcusenius altisambesi* (Mormyriformes, Teleostei). *Journal of Experimental Biology*.
- Markowski, B., Baier, B. und Kramer, B.** (2008). Differentiation in electrical pulse waveforms in a pair of sibling Dwarf Stonebashers, *Pollimyrus castelnau* and *P. marianne*: possible mechanisms and functions (Mormyridae, Teleostei). *Behaviour* **145**, 115-135.
- Maynard Smith, J. und Harper, D.** (2003). *Animal signals*. Oxford: Oxford University Press.
- McCarthy, T. und Rubidge, B.** (2005). *The story of earth and life: A southern African perspective on a 4.6-billion-year journey*. Johannesburg, Cape Town: Struik Publishers.
- McGregor, P. K. und Westby, G. W. M.** (1992) Discrimination of individually characteristic electric organ discharges by a weakly electric fish. *Animal Behaviour* **43**, 977-986.
- Merron, G. S.** (1993). Pack-hunting in two species of catfish, *Clarias gariepinus* and *C. ngamensis* in the Okavango Delta, Botswana. *Journal of Fish Biology* **43**, 575-584.
- Merron, G. S. und Bruton, M. N.** (1995). Community ecology and conservation of the fishes of the Okavango Delta, Botswana. *Environmental Biology of Fishes* **43**, 109-119.

- Moller, P.** (1995). *Electric fishes. History and behavior*. London: Chapman and Hall.
- Moller, P. und Serrier, J.** (1986). Species recognition in mormyrid weakly electric fish. *Animal Behaviour* **34**, 333-339.
- Paintner, S. und Kramer, B.** (2003). Electrosensory basis for individual recognition in a weakly electric, mormyrid fish, *Pollimyrus adspersus* (Günther, 1866). *Behavioural Ecology and Sociobiology* **55**, 197-208.
- Ryan, M. J. und Keddy-Hector, A.** (1992). Directional patterns of female mate choice and the role of sensory biases. *American Naturalist* **139**, 4-35.
- Ryan, M. J., Tuttle, M. D. und Barclay, M. R.** (1983). Behavioral responses of the frog-eating bat, *Trachops cirrhosus*, to sonic frequencies. *Journal Comparative Physiology* **150**, 413-418.
- Scheffel, A. und Kramer, B.** (1997). Electrocommunication and social behaviour in *Marcusenius senegalensis* (Mormyridae, Teleostei). *Ethology* **103**, 404-420.
- Scheffel, A. und Kramer, B.** (2000). Electric signals in the social behaviour of sympatric elephantfish (Mormyridae, Teleostei) from the upper Zambezi River. *Naturwissenschaften* **87**, 142-147.
- Scheffel, A. und Kramer, B.** (2006). Intra- and interspecific electrocommunication among sympatric mormyrids in the Upper Zambezi River. In *Communication in fishes* (ed. F. Ladich, S. P. Collin, P. Moller, B. G. Kapoor), S. 733-751. Enfield, New Hampshire, USA: Science Publishers Inc.
- Shumway, C. A. und Zelick, R. D.** (1988). Sex recognition and neuronal coding of electric organ discharge waveform in the pulse-type weakly electric fish, *Hypopomus occidentalis*. *Journal of Comparative Physiology A* **163**, 465-478.
- Skelton, P.** (1994). Diversity and distribution of freshwater fishes in eastern and southern Africa. *Annals du Musée Royal de l' Afrique centrale Sciences Zoologiques* **275**, 95-131.
- Skelton, P.** (2001). (eds) *A complete guide to the freshwater fishes of Southern Africa*. Cape Town, South Africa: Struik Publishers.
- Stoddard, P. K.** (1999). Predation enhances complexity in the evolution of electric fish signals. *Nature* **400**, 254-256.
- Werneyer, M. und Kramer, B.** (2002). Intraspecific agonistic interactions in freely swimming mormyrid fish, *Marcusenius macrolepidotus* (South African form). *Journal of Ethology* **20**, 107-121.

- Werneyer, M. und Kramer, B.** (2005). Electric signalling and reproductive behaviour in a mormyrid fish, the bulldog *Marcusenius macrolepidotus* (South African form). *Journal of Ethology* **23**, 113-125.
- Werneyer, M. und Kramer, B.** (2006). Ontogenetic development of electric organ discharges in a mormyrid fish, the bulldog *Marcusenius macrolepidotus* (South African form). *Journal of Fish Biology* **69**, 1-12.
- Westby, G. W. M. und Kirschbaum, F.** (1982). Sex difference in the wave form of the pulse-type electric fish, *Pollimyrus isidori* (Mormyridae). *Journal of Comparative Physiology* **145**, 399-403.
- Winemiller, K. O. und Kelso-Winemiller, L. C.** (1994). Comparative ecology of the African pike, *Hepsetus odoe*, and tigerfish, *Hydrocynus forskahlii*, in the Zambezi River floodplain. *Journal of Fish Biology* **45**, 211-225.
- Zahavi, A.** (1975). Mate selection – a selection for handicap. *Journal of Theoretical Biology* **53**, 205-214.

VII. Anhang

Nilhechte tauchen in privaten Aquarien zwar sporadisch als „Exoten“ auf, dennoch sind sie vielen Menschen nicht bekannt. Ich möchte daher abschließend Fotos von *Marcusenius macrolepidotus*, *M. pongolensis* und *M. altisambesi* zeigen – drei Arten aus dem *Marcusenius-macrolepidotus*-Komplex, die in den Regensburger Laboren der AG Kramer während der Zeit meiner Dissertation gehalten wurden. Dafür habe ich beispielhaft aus den zur Verfügung stehenden Tieren für jede Art bzw. Population ein großes und ein kleines Weibchen bzw. Männchen ausgewählt, in eine Fotoküvette gesetzt und in dieser fotografiert (Kamera: Pentax-K100D; Objektiv: Tamron-A17P).

Die Fotos wurden zwar verkleinert, die Größenverhältnisse der Tiere zueinander blieben aber bestehen, um die Fische miteinander vergleichen zu können. Männchen sind an der Einbuchtung der Analflossenbasis äußerlich gut von Weibchen zu unterscheiden, die eine gerade Analflossenbasis haben.

Die Fotos zeigen:

Bildserie 1:

Marcusenius macrolepidotus aus dem Lucite River (Mittleres Buzi-Fluss-System) (Fangort: an einer Strasse östlich von Dombe, Provinz Manica, 19°58'00"S, 33°24'52"E, gefangen von R. Bills am 29. September 2002)

Bildserie 2:

Marcusenius pongolensis aus dem Crocodile River (Incomati-Fluss-System) (Fangort: Stentor Estates in der Nähe der Stadt Kaapmuiden, Provinz Mpumalanga, 25°30'35"S, 31°11'58"E, gefangen von F. H. van der Bank und J. Engelbrecht am 14. Februar 1997)

Bildserie 3:

Marcusenius altisambesi aus dem Oberen Sambesi (Fangort: ein wenig stromaufwärts des Kalimbeza Fischeramps bei Lisikili im Ost-Caprivi, 17°32'27.3"S, 24°31'26.2"E, gefangen von F. H. van der Bank und B. Kramer am 21. August 1999)

Bildserie 4:

Marcusenius altisambesi aus dem Okavango (Fangort: Guma Lagoon im westlichen Okavango-Delta, 18°57'46.6"S, 22°22'25.3"E, gefangen von F. H. van der Bank und B. Kramer zwischen dem 10. und 12. August 2004)

Bildserie 1

Marcusenius macrolepidotus (Lucite-River, Buzi-Fluss-System)



Männchen, SL 16,9 cm



Männchen, SL 9,9 cm



Weibchen, SL 14,9 cm



Weibchen, SL 13,2 cm

Bildserie 2

Marcusenius pongolensis (Crocodile-River, Incomati-Fluss-System)



Männchen, SL 15,4 cm



Männchen, SL 12,5 cm



Weibchen, SL 16,4 cm



Weibchen, SL 11,6 cm

Bildserie 3

Marcusenius altisambesi (Oberer Sambesi)



Männchen, SL 17,5 cm



Männchen, SL 15,1 cm



Weibchen, SL 15,3 cm



Weibchen, SL 13,7 cm

Bildserie 4

Marcusenius altisambesi (Okavango)



Männchen, SL 15,3 cm



Männchen, SL 13,7 cm



Weibchen, SL 14,3 cm



Weibchen, SL 12,8 cm

Danksagung

Ich darf mich glücklich schätzen, vielen Menschen danken zu können, da ich von vielen Seiten Unterstützung erfahren habe:

Herrn Prof. Dr. Bernd Kramer bin ich nicht nur für die Überlassung des Dissertationsthemas, der technischen Geräte, Daten und der wunderbaren Tiere zu Dank verpflichtet, sondern auch für die fachliche Beratung, die wirklich schnelle und häufige Durchsicht und Verbesserung meiner Manuskripte, interessante Gespräche (nicht nur fachliche), viele hilfreiche, weiterführende Ideen und nicht zuletzt für die Freiheit, auch eigenen Ideen nachgehen zu können, selbst wenn diese nicht sofort überzeugend klangen. Eine solche Betreuung ist wirklich nicht selbstverständlich.

An der Beschaffung der Versuchstiere waren (neben Bernd Kramer) P. Skelton (South African Institute of Aquatic Biodiversity, SAIAB, Grahamstown), J. Engelbrecht (Mpumalanga Parks Board) und F. H. van der Bank (Universität Johannesburg) beteiligt. Dafür herzlichen Dank. Dr. Martin Werneyer möchte ich für die Überlassung von acht IDI-Mustern männlicher *Marcusenius pongolensis* danken.

In der Arbeitsgruppe begleiteten mich neben Bernd Kramer und Martin Werneyer weitere nette und hilfsbereite Menschen, denen ich ebenfalls danken möchte. Dazu gehören in alphabetischer Reihenfolge: Dr. Bernd Baier, Birgit Blaul, Lena Dietz, Christoph Eglhuber, Silvia Förster, Ellen Fröhlich, Susanne Füssel, Thomas Gierl, Claudia Gstöttl, Dr. Susanne Hanika, Katharina Hannig, Sabine Hartl, Lena Honold, Ana Huespe, Dr. Michael Lamml, Martina Lange, Andreas Lechner, Bianca Markowski, Kristina Münch, Norbert Pichlmaier, Daniela Schmid und Henriette Seichter. Gerne würde ich zu jedem etwas Persönliches schreiben, aber das würde bestimmt den Rahmen dieser Danksagung sprengen.

Besonders dankbar bin ich auch für die permanente Unterstützung und den Rückhalt meiner Familie. Meine Eltern Walburga und Richard Machnik förderten mich uneingeschränkt und ermöglichten mir mein Studium in Regensburg. Ich danke auch meiner Schwester Agnes Machnik und meiner Freundin Elena Köstner, die mir beide immer zur Seite standen und für mich da waren, und meinen Großeltern Wanda und Anton Mludek. Ohne diese Menschen wäre diese Arbeit nicht möglich gewesen. Dafür meinen herzlichsten Dank.

Diese Arbeit wurde von der Deutschen Forschungsgemeinschaft unterstützt.

Eidesstattliche Erklärung

Ich erkläre hiermit an Eides statt, dass ich die vorliegende Arbeit ohne unzulässige Hilfe Dritter und ohne Benutzung anderer als der angegebenen Hilfsmittel angefertigt habe; die aus anderen Quellen direkt oder indirekt übernommenen Daten und Konzepte sind unter Angabe des Literaturzitates gekennzeichnet.

Weitere Personen als die angegebenen waren an der inhaltlich-materiellen Herstellung der vorliegenden Arbeit nicht beteiligt. Insbesondere habe ich hierfür nicht die entgeltliche Hilfe eines Promotionsberaters oder anderer Personen in Anspruch genommen. Niemand hat von mir weder unmittelbar noch mittelbar geldwerte Leistungen für Arbeiten erhalten, die in Zusammenhang mit dem Inhalt der vorliegenden Dissertation stehen.

Die Arbeit wurde bisher weder im In- noch im Ausland in gleicher oder ähnlicher Form einer anderen Prüfungsbehörde vorgelegt.

Regensburg, den

(Peter Machnik)