

*Aus dem Zoologischen Institut der Johann-Wolfgang-Goethe-Universität,
Frankfurt/Main*

**Zur hormonalen Steuerung von Verhaltensweisen der
Fortpflanzung beim Sonnenbarsch *Lepomis gibbosus* (L.)
(Centrarchidae, Teleostei)**

Von BERND KRAMER

Mit 14 Abbildungen

Eingegangen am 10. 2. 1970

Inhalt: A. Einleitung S. 351. — B. Material und Methoden S. 352. — C. Experimente und Ergebnisse: a. Die qualitativen und quantitativen Verhaltensänderungen im Fortpflanzungszyklus S. 353. — 1. Neutrales Verhalten S. 353. — 2. Nestbau-, Balz- und Kampfverhalten der ♂♂ S. 354. — 3. Die Fächerphase S. 361. — 4. Das Kampfverhalten der ♀♀ S. 363. — b. Wirkungen von Cyproteronacetat (SCHERING) und Fremdhormonen auf das Verhalten: 1. Cyproteronacetat (SCHERING) S. 364. — 2. Die Wirkung von Testosteron und Gonadotropin S. 369. D. Diskussion S. 375. — Zusammenfassung S. 381. — Summary S. 382. — Literaturverzeichnis S. 384.

A. Einleitung

Diese Arbeit versucht, die Bedeutung von Sexualhormonen für die Motivierung des Fortpflanzungs- und Kampfverhaltens beim Sonnenbarsch aufzuklären. Eine Vielzahl von sich häufig widersprechenden Einzeluntersuchungen an anderen Fischen liegt vor (Literaturübersicht bei BAGGERMAN 1968). Die hormonale Abhängigkeit des aggressiven, Nestbau- und Balzverhaltens scheint jedoch nur beim Stichling systematisch untersucht worden zu sein (BAGGERMAN 1957, 1966; HOAR 1962 a, b; WAI und HOAR 1963); hier war neben Androgen auch das Gonadotropin des Hypophysenvorderlappens direkt verhaltenswirksam. Über die Centrarchiden liegen nur zwei Arbeiten vor: eine mehr beiläufige Untersuchung HALES (1956) über die Auswirkung einer Kastration auf die Aggression von *Lepomis cyanellus* und eine Arbeit von J. F. R. SMITH (1969) an *L. gibbosus* und *L. megalotis*, von der ich erst nach Abschluß der dieser Veröffentlichung zugrundeliegenden Diplomarbeit Kenntnis erhielt. Beide Autoren stellen nur einen geringfügigen Einfluß der Kastration auf aggressives Verhalten fest; der Nestbau steht jedoch unter der Kontrolle von Androgen (SMITH 1969). Die ethologische Methodik beider Arbeiten erscheint mir nur beschränkt aussagekräftig (s. Diskussion).

Die vorliegende Arbeit geht von einer Analyse des Fortpflanzungs- und Kampfverhaltens von *L. gibbosus* aus; erst dadurch war es möglich, hormon- oder wirkstoffinduzierte Verhaltensänderungen voll zu erfassen und zu deuten. In Utrecht wurde im August 1969 anlässlich der 5. Conference of European Comparative Endocrinologists kurz über einen Teil der hier dargestellten Ergebnisse berichtet (KRAMER, MOLENDA und FIEDLER 1969).

Herrn Prof. Dr. M. LINDAUER und Herrn Prof. Dr. D. BURKHARDT danke ich für die Überlassung eines Arbeitsplatzes und großzügige Unterstützung. Mein ganz besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. K. FIEDLER, der diese Arbeit anregte und mir stets mit seinem

Rat zur Seite stand. Herrn Dr. V. BLÜM, Ruhr-Universität Bochum, danke ich sehr für die Überlassung des *Perca*-Gonadotropins. Zu Dank verpflichtet bin ich auch dem National Institute of Health, Endocrinology Study Section, Bethesda, Maryland (USA), das uns die hochgereinigten standardisierten Hormone NIH-LH-S 14 und NIH-P-S 8 überließ. Weiterhin danke ich der Firma Schering A. G., Berlin, die uns Cyproteronacetat zur Verfügung stellte.

B. Material und Methoden

Meine Untersuchungen gliederten sich in folgende Arbeitsgänge:

- je nach Versuch quantitative Registrierung von Kampf- und Bauhandlungen oder aller Verhaltensweisen nebeneinander,
- Hormoninjektionen,
- histologische Untersuchungen der Gonaden von Kontroll- und Versuchstieren.

zu a): Sonnenbarsch-♂♂ von 7–8 cm Standard-Länge (= Entfernung Schwanzflos-senansatz — Schnauzenspitze) und 14 bis 19 g Gewicht besetzen bei ausreichend langer und genügend intensiver Beleuchtung im Gemeinschaftsaquarium ein Territorium, in dem sie mit dem Schwanz eine Grube ausschlagen, die sie gegen die Mitbewohner des Beckens verteidigen. In der Regel können in einem 260 l-Becken, das mit zehn Fischen besetzt ist, zunächst nur 2 ♂♂ ein Revier behaupten, später gelingt dies auch schwächeren; die noch schwächeren ♂♂ und die ♀♀ dürfen sich nur an der Wasseroberfläche aufhalten.

Für die Hormonversuche wurden die Fische in unterteilten 60 l-Becken isoliert gehalten; schon ♂♂ mit einer Standardlänge von kaum mehr als 5 cm und gut 5 g Gewicht zeigten nach kurzer Eingewöhnungszeit die typische Ausmuldebewegung und andere für die Bauphase charakteristische Handlungen. Auch manche ♀♀ bauen unter diesen Bedingungen und bringen z. T. richtige Gruben zustande (FIEDLER, mdl. Mitteilung; eigene Beobachtungen). Diese „revierbesetzenden“, aber auch die nicht bauenden Tiere verteidigen ihr Aquarium heftig gegen einen zugesetzten gleichgroßen oder etwas kleineren Artgenossen („Testfisch“). Dieser Testfisch wurde dem Beckeneigentümer täglich für 5 Min. zugesetzt; ich registrierte Minute für Minute alle aggressiven Handlungen gegen den Testfisch. Als solche galten: Stöße und Schnapper, die den Gegner trafen (mit 1 bewertet) und Intentionsbewegungen dazu (mit 1/2 bewertet; FIEDLER 1967). Kam es zum Maulkampf, einem ritualisierten Kampfturnier, bei dem eine Verletzung des Gegners verhindert wird, so wurde der Versuch ohne Ergebnis abgebrochen. Für eine quantitative Registrierung eignet sich diese Form des Kampfes nicht (FIEDLER 1964). Maulkämpfe traten manchmal am ersten Tag nach einer Hormoninjektion auf. In den Abbildungen 13, 7, 9 und 10 ist die Kampfstärke mit zwei Werten wiedergegeben: Der größere Wert ist der Spitzenwert, der während einer der fünf Kampfminuten erreicht wurde, der kleinere der Durchschnitt aus den 5 Min. (bezogen auf 1 Min.). Die Durchschnittswerte sind im allgemeinen geringeren Schwankungen unterworfen und daher verlässlicher; ist aber die Diskrepanz zwischen beiden Werten groß, so zeigt der Maximalwert, daß die Angriffsbereitschaft des Versuchsfisches höher gewesen sein muß als dem Durchschnittswert entspricht. Dies ist fast regelmäßig der Fall, wenn sich der Testfisch nach einer heftigen Angriffsserie „demütig“ mit angelegten unpaaren Flossen koff-hochstellt, er sich bewegungslos an der Wasseroberfläche aufhält oder noch dazu sich versteckt.

Bei einer früheren (1966) Versuchsreihe mit einem südamerikanischen Buntbarsch, dem Segelflosser *Pterophyllum scalare* Cuv. & Val., hatte sich gezeigt, daß der Stress (SELYE z. B. 1953), dem die Testfische ausgesetzt sind, doch ganz erheblich ist. 2×10 Kampfver-suche am Tag, verteilt auf den Vor- und Nachmittag, überstand der jeweilige Testfisch nur kurze Zeit lebend; in vier Wochen mußte fünfmal Ersatz beschafft werden (äußere Zeichen von Krankheitsbefall waren nicht zu erkennen). Dabei ist bemerkenswert, daß die Kampfstärke (gemessen auf die gleiche Weise wie oben beschrieben) nahezu Null war.

Ich arbeitete daher bei dem sehr viel stärker und anhaltend kämpfenden Sonnenbarsch stets mit drei Testfischen pro zehn Versuchsfischen; auf diese Weise konnten Verluste vermie-den werden. Um systematische Fehler bei der Prüfung auf Kampfstärke so weit wie nur möglich auszuschalten, ließ ich einen gegebenen Versuchsfisch immer nur gegen „seinen“ Testfisch kämpfen. Verwendung eines anderen Testfisches änderte das Ergebnis jedoch so gut wie nicht, wenn er nur gleich groß war.

Die charakteristische Bauhandlung des Sonnenbarsches, das „Fegen“ („sweeping“, H. C. MILLER 1964) wurde in einer mindestens 15minütigen Sitzung jeweils vor und nach einem Kampfversuch, beginnend von der siebten Minute nach Kampfende, festgehalten. Ein ge-sonderter Versuch zeigte, daß dieses Intervall ausreicht. Es wurden sowohl Dauer wie Zahl der Fege-Serien registriert.

Die Größe „Bauen vor dem Kampf“ lässt sich nur einwandfrei messen, wenn man vor der Sitzung auf Herumlaufen vor dem Becken, Hantieren mit dem Netz usw. verzichtet. Hält man das Netz vor die Frontscheibe, so assoziiert dies der Fisch offenbar mit dem Erscheinen des Testfisches. Ist er sexuell motiviert, so reagiert er mit „Jage“-Intentionen oder richtigem „Jagen“, die dunklen Vertikalstreifen an der Seite treten hervor (Balzkleid), und die Frequenz der Fege-Serien steigt anschließend an.

Ein „Eventgraph“ (ESTERLINE ANGUS), dessen zehn Kanäle über eine Gleichstromquelle mit dazwischengeschalteter selbstgefertigter Tastatur bedient werden konnten, erlaubte die Registrierung von Dauer und Häufigkeit mehrerer Handlungen nebeneinander. Für die ethologische Analyse des Verhaltens hormoninjizierter wie der Kontrolltiere diente ein Telefonen „Magnetophon 300“, mit dessen Hilfe ich alle auftretenden Verhaltensweisen auf Tonband zur anschließenden Auswertung festhielt.

zu b): Die Tiere wurden in MS 222 SANDOZ (Methansulfosaures Salz des Metaminobenzoësäure-Athylesters) 1 : 6000 narkotisiert. Mit einer 1 ml-Tuberkulin-Spritze und einer Kanüle Nr. 20 wurde das in dest. Wasser oder 1,2-Propylenglykol gelöste oder suspendierte Hormon¹⁾ bzw. Cyproteronacetat²⁾ in die Rückenmuskulatur oberhalb der Seitenlinie injiziert. Schwerlösliche Substanzen wurden mit einem POTTER-ELVEHJEM-Homogenisator mikrokristallin zerteilt. Die Injektionen erfolgten in der Regel einmal wöchentlich, wobei jedesmal die Seite wechselte.

zu c): Am Ende jeder Versuchsreihe dekapitierte ich die Tiere und fixierte die von umgebendem Gewebe freipräparierten Gonaden samt Vasa deferentia bzw. Ovidukten in Käformacet. Die Schnitte wurden mit Luxolechtblau MBS/Phloxin nach der von TAKAYA 1967 angegebenen Methode zur Darstellung der Mitochondrien gefärbt. Die Schnittdicke betrug 7 μ .

Das Versuchstier war der nordamerikanische Sonnenbarsch *Lepomis gibbosus* (Linnaeus). In allen Fällen verwendete ich Jungtiere, die die Geschlechtsreife allenfalls gegen Ende meiner Untersuchungen erreichten. Die Wassertemperatur betrug ca. 22° C, eine Schaltuhr regulierte die Beleuchtung mit 25 W-Tageslicht- oder Warmton-Leuchtstoffröhren auf 15 Std. pro Tag. Die Tiere wurden in abgestandenem Leitungswasser von ca. 15° DH und pH 7 gehalten. Torfextrakt „Torumin“ setzte ich dem Aquarienwasser zu einem Viertel der angegebenen Menge zu. Zur Filterung und Belüftung der Einzelbecken diente je ein Schwamminnenfilter pro Abteil, für die größeren Gesellschaftsbecken standen Wisa-Durchlüfter und EHEIM-Saugfilterpumpen, die mit Aktivkohle und Perlonalette gefüllt waren, zur Verfügung. In den Versuchsbecken dienten undurchsichtige Vinidur-Scheiben als Trennwand. Gefüttert wurden die Fische mit *Tubifex* oder Wasserflöhen (hauptsächlich *Daphnia*).

C. Experimente und Ergebnisse

a) Die qualitativen und quantitativen Verhaltensänderungen im Fortpflanzungszyklus

In den zahlreichen vorliegenden Arbeiten über das Verhalten der Sonnenbarsche Nordamerikas finden sich zwar auch qualitative Verhaltensbeschreibungen, vor allem aber erhält man Auskunft über soziale und ökologische Aspekte des Bauens, der Koloniebildung, der Synchronisation der Fortpflanzungszyklen, Orientierungs- und Wanderverhalten usw. (HASLER et al. 1958, 1958, GERKING 1959, HUNTER 1963 und viele andere). BREDER (1936) gibt eine Literaturübersicht des Fortpflanzungsverhaltens der Centrarchiden. Eine eingehende Verhaltensstudie von *Lepomis gibbosus* unter Berücksichtigung einiger verwandter Arten gibt H. C. MILLER (1964). Diese Untersuchungen sind jedoch vor allem qualitativ-beschreibender Art; es erwies sich daher als nötig, eine quantitative ethologische Analyse des Verhaltens der ♂♂ und ♀♀ durchzuführen.

1. Neutrales Verhalten

Beim Sonnenbarsch lässt sich wie bei anderen Fischen eine neutrale Phase, die gekennzeichnet ist durch das alleinige Auftreten von Schwimm- und Stabilisierungsbewegungen, Ruhe- und Schlafverhalten, Beutefanghandlungen und Fressen, Putz- und Komfortbewegungen sowie aggressivem Verhalten unterscheiden von einer Fortpflanzungsphase, in der diese Verhaltensweisen zwar auch vertreten sind, die aber durch das zusätzliche Auftreten anderer Bewegungen charakterisiert ist. H. C. MILLER (1964: 91—99) gibt eine eingehende Darstellung neutraler Verhaltensweisen; eine nochmalige Beschreibung erübrigt sich somit.

¹⁾ Luteinisierendes Hormon: NIH-LH-S14, 1 mg = 0,98 IE (Schaf); Perca-Gonadotropin (BLÜM): BL-G02-P1/101167FB
Testosteron: 17 α -Methyltestosteron MERCK, Charge 422770

²⁾ Cyproteronacetat SCHERING: 1,2 α -Methylen-6-chlor- Δ 4,6-pregnadien-17 α -ol-3,20-dien-17 α -acetat.

2. Nestbau-, Balz- und Kampfverhalten der ♂♂

Im Gesellschaftsakarium kann wochenlang eindeutiges Balzverhalten fehlen, obwohl Reviere verteidigt und Gruben ausgeschlagen werden. Die Sexualtendenz der bauenden Fische kann nicht gering sein, da von isolierten Fischen Artgenossen heftig angebalzt werden. Darum sehe ich keinen Grund, eine „Bauphase“ von einer „Bau-Balz-Laichphase“ abzgliedern (vergl. aber MACHEMER, Diss. 1968).

Die eigentliche Nestbauhandlung, das Fegen („sweeping“, H. C. MILLER 1964; „fanning“ in der älteren Literatur, so bei BREDER 1936), und die Intentionsbewegungen dazu sind eingehend beschrieben worden. Die neben dieser auffälligen Handlung vorkommenden Bewegungen hat man aber nur sehr summarisch behandelt. Ich möchte das zum Funktionskreis des Nestbaus gehörige Verhalten in folgende Instinkthandlungen aufgliedern:

S t e h e n i n d e r G r u b e : ± waagrecht, dicht über dem Boden.

S c h w i m m e n i n d e r G r u b e : ± waagrechtes, kurzes Vorwärtsschwimmen über dem Boden.

K o p f u n t e r s t e h e n : der Fisch stellt sich, oft aus einer scharfen Wendung heraus, ca. 45° oder auch steiler kopfunter.

F e g e n : die Serie alternierender Schwanzschläge, die meist in leichter Kopfunterstellung beginnt und in individuell verschiedenen starker Kopfhochstellung (ca. 45°) endet. Die Schwanzflosse „fegt“ direkt oder durch den Wasserdruck das Substrat zur Seite. Die Handlung wird vom Rand des Nestes zur Mitte hin ausgeführt. Die unpaaren und die Bauchflossen sind niedergelegt. Ein Tier in starker Baustimmung beginnt in steilerer Kopfunterstellung zu fegen als ein schwächer motiviertes Tier und kommt auch in steilerer Kopfhochstellung zum Stehen (FIEDLER, mdl. Hinweis).

F e g e - I n t e n t i o n : ein paar seitliche Schwanzschläge, die aber nicht die typische Intensität (MORRIS 1957) erreichen und denen auch die Taxiskomponente kopfunter-kopfhoch fehlen. Die Fege-Intention kann gelegentlich unscharf in Schwimmen in der Grube übergehen.

S t e i n s c h n a p p e n : der Fisch nimmt aus der Kopfunterstellung einen Stein ins Maul.

K a u e n : der Stein wird „bekaut“.

W e g t r a n s p o r t i e r e n : mit dem Stein im Maul schwimmt der Fisch mindestens bis zum Nestrand und gleichzeitig in die Höhe.

A u s s p u c k e n : noch im Schwimmen wird er ausgespuckt.

Auch das agonistische Verhalten von *Lepomis gibbosus* erscheint mir nicht klar genug beschrieben. Es besteht aus den folgenden Elementen:

S t o ß : der Gegner wird seitlich gerammt.

S c h n a p p e r : er wird außerdem gebissen.

S t o ß - u n d S c h n a p p i n t e n t i o n : der Angriff wird vor dem Gegner abgestoppt (entspricht bei MILLER dem „rush“).

K i e m e n d e c k e l s p r e i z e n : dem Gegner werden von vorn oder seitlich-vorn die Augenflecken der Kiemendeckel vorgewiesen.

M a u l k a m p f : die Gegner packen einander am Maul und suchen sich gegenseitig wegzuwerfen, wobei der ganze Körperstamm arbeitet.

Die letztgenannte Kampfesweise soll bei Sonnenbarschen nicht vorkommen (MILLER 1964). Sie kann jedoch mit einiger Sicherheit ausgelöst werden, wenn man einem einzeln gehaltenen ♀ ein ♂ zusetzt, das etwas kleiner ist. Zunächst ist das ♀ überlegen; die Änderung der Rangfolge lässt in der Regel nicht lange auf sich warten und geschieht meist in der Form des Maulkampfes. Die Intention zum Maulkampf (entspricht bei MILLER wohl dem „thrust“) sieht man oft an der Reviergrenze benachbarter ♂♂. Sie drohen einander unter ständigem Vor- und Rückwärtsschwimmen mit gespreizten Kiemendeckeln frontal an, oft in leichter Kopfhochstellung. Dies spricht dafür, daß neben der aggressiven auch die Flucht- und Rückzugstendenz stark aktiviert ist. Oft schießt ein solcher Fisch mit einer „demonstrativen Wendung“ (FIEDLER 1964) auf einen gänzlich unbeteiligten los.

H. C. MILLER beschreibt zwei weitere agonistische Verhaltensweisen. Die eine, die „Verfolgung“ („chase“) über unterschiedlich lange Zeit, ist doch wohl aufzufassen als eine auseinanderfolgende Serie von Stoßintentionen. Die andere, der „swipe“, könnte mit dem „Jagen“ identisch sein, dem aber neben der aggressiven auch eine starke Sexualtendenz zugrundeliegt und das daher beim Balzverhalten besprochen werden soll.

Abb. 1 veranschaulicht die Beziehungen, die zwischen den einzelnen Instinkthandlungen revierverteidigender und bauender ♂♂ bestehen. Die bevorzugten Handlungen gehören zum Funktionskreis des Nestbaus (SwN,

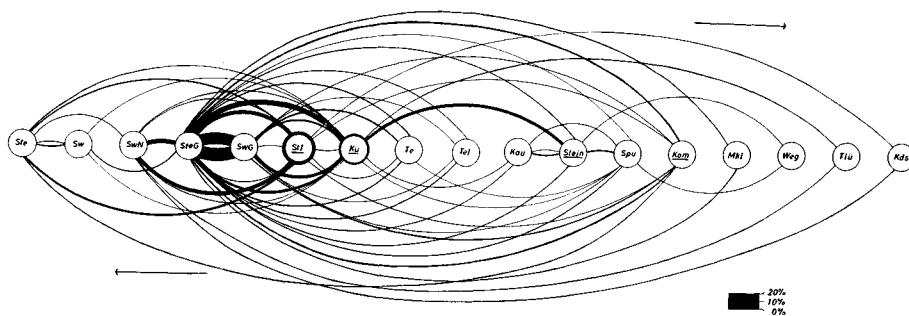


Abb. 1: Schema der Handlungsabfolge revierverteidigender, bauender *Lepomis*-♂ und durch unterschiedliche Strichdicke veranschaulichte prozentuale Kombinationshäufigkeit der Einzelbewegungen. Die Stärke der Kreise mit unterstrichenen Abkürzungen entspricht der Häufigkeit unmittelbarer Wiederholung derselben Handlung. Über der gedachten Grundlinie folgen die Bewegungen einander rechtsherum, unten linksherum. Ste = Stehen außerhalb der Grube; Sw = freies Umherschwimmen; SwN = Schwimmen zum Nest; SteG = Stehen in der Grube; SwG = Schwimmen in der Grube; StI = Stoß-Intention; Ku = Kopfunterstehen, den Boden fixierend; Fe = Fege-Serie; FeI = Intentionsbewegung zu einer Fege-Serie; Kau = Kauen; Stein = Steinschnappen; Spu = Ausspucken; Kom = Komforthandlung; MkI = Maulkampfintention; Weg = Wegtransportieren eines Steines; Flü = Flüchten ins eigene Nest; Kds = Kiemendeckelspreizen. (Darstellungsmethode von BAERENDS, BROUWER und WATERBOLK 1955)

SteG, Ku, Fe, FeI, Stein, Kau, Spu, Weg) und des agonistischen Verhaltens (StI, MkI, Kds, Flü). Auf Stehen in der Grube folgt zu 15 % aller Verhaltensweisen Schwimmen in der Grube, das mit 16 % wieder zu Stehen in der Grube zurückkehrt. Zu 4 % folgt aus Stehen in der Grube aber eine Stoßintention, die meistens wiederholt wird (3 %), ehe der Fisch einen Augenblick stehenbleibt (2 %) oder sofort zum Nest zurückschwimmt (4 %). Dort angekommen, bleibt er zunächst kurz stehen (5,5 %), worauf häufig Sichkopfunterstellen (6 %), den Boden fixierend, folgt. Dies kann wiederholt auftreten (2,5 %), worauf der Fisch entweder wirklich einen Stein aufschnappt (3 %) oder dies erst nach mehrmaligem Durchlaufen der Bahnen Kopfunterstehen — Schwimmen in der Grube (bzw. — Stehen in der Grube) und zurück auf direktem oder einem Umweg ausführt. Fegen folgt meistens auf Stehen in der Grube oder Schwimmen in der Grube. Darauf folgt bei einem isoliert gehaltenen Fisch stets Stehen in der Grube; sind andere Fische anwesend, so kann abrupt eine Stoßintention folgen. Tab. 1 gibt die genauen Zahlen für die Handlungsfolge an, Abb. 2 zeigt den Zeitverlauf.

Abb. 3 und 4 zeigen in Simultanregistrierung mit dem Polygraphen die Häufigkeit und Dauer mehrerer Verhaltensweisen pro Zeiteinheit (90 sec) in Abhängigkeit vom Zeitverlauf. Für Komfortbewegungen und Steinschnappen ist nur die Frequenz des Auftretens angegeben.

Wie HEILIGENBERG (1963) ausführt, kommt es bei einer solchen Darstellung entscheidend darauf an, sinnvolle Zeitabschnitte zu wählen. Zeigte man z. B. die Dauer des Fegens pro 10 Sek., so würde überhaupt keine Konstanz erkennbar (HEILIGENBERG 1963: „... die Häufigkeitsverteilung in kurzen Zeitabschnitten erinnert an das Knacken eines Geigerzählers...“), andererseits würde bei einem zu großen Beobachtungswischenraum jegliche Bereitschaftsschwankung „ausgebügelt“. HEILIGENBERG (1963) erwähnt, daß Zeitintervalle von 30 Sek. bis 30 Min. sich in seinen Untersuchungen als geeignet erwiesen haben. Für die Darstellung in den Abb. 3 und 4 wähle ich zwei Zeiträume: der aus 90 Sek. Beobachtung gewonnene Wert soll kurzfristige Bereitschaftsschwankungen, der aus 6 Min. gewonnene eine anhaltende Änderung erfassen.

Tab. 1: Verhaltensfolge zweier revierverteidigender, bauender ♂♂ während 100 Minuten Beobachtungszeit. Ste = Stehen; Sw = freies Umherschwimmen; SwN = Schwimmen zum Nest; SteG = Stehen in der Grube; SwG = Schwimmen in der Grube; StI = Stoß-Intention; Ku = Kopfunterstehen; Fe = Fege-Serie; FeI = Intention dazu; Kau = Kauen; Stein = Steinschnappen; Spu = Ausspucken; Kom = Komforthandlung; MkI = Maulkampf-Intention; Weg = Wegtransportieren eines Steines; Flü = Flüchten ins eigene Nest; Kds = Kiemendeckelspreizen. Von den je vier Zahlen sagt die oberste, wie oft eine Handlung einer anderen vorausging bzw. ihr folgte, die darunterstehende (Produkt der Randsummen dividiert durch die Gesamtzahl, also 2483), wie oft diese Kombination zufällig auftreten würde. Die dritte Zahl, d. i. Wert 1 geteilt durch Wert 2 gibt an, wie relativ häufig eine Folge auftrat, die unterste, welche prozentuale Häufigkeit ihr entspricht

es folgen...																		
	Ste	Sw	SwN	SteG	SwG	StI	Ku	Te	TeI	Kau	Stein	Spu	Kom	MkI	Weg	Flü	Kds	
Ste	0	20	31	0	3	36	8	0	0	0	0	0	4	0	0	1	0	103
		245	652		201	1161	1295						278	144	0	0,08		
		616	475		015	3,10	0,62						016			125	0,04	
		0,81	1,25		0,12	1,45	0,32											
Sw	33	0	0	1	0	5	16						4		0	0	0	59
		245		17,22		6,66	7,42	0	0	0	0		159					
		134,6		0,06		0,91	2,16						251					
		1,33		0,04		0,20	0,54						0,16					
SwN	1	1	0	136	1	7	2		2		0	0	0	5		0	0	162
		673	3,75	47,3	31,7	10,28	2,035	3,26	1,63				4,37					
		0,15	0,27		2,88	0,03	0,38	0,34	0,61				1,14					
		0,04		5,48	0,04	0,28	0,08	0,08	0,08				0,20					
SteG	0	21	0	0	373	108	142	17	13	2	11	24	4	0	0	0	721	
		17,12			141	81,3	90,6	14,5	7,26		1248	29,9	1683	19,45				
		1,23				264	1,33	1,57	1,17	1,79	0,16	0,37	0,36	1,23	2,76			
		0,05				15,0	4,35	5,72	0,60	0,52	0,08	0,44	0,24	0,97	0,16			
SwG	0	1	0	393	0	5,6	50	16	6	1	2	0	10	0	0	0	485	
		11,52		141,6		54,7	60,9	9,77	4,88	8,4	201		13,08					
		0,09				0,14	0,82	1,66	1,23	0,12	0,10	0,08	0,77					
		0,04		15,82		2,78	2,01	0,64	0,24	0,04	0,08		0,40					
StI	57	3	104	15	1	85	1	0	0	0	0	0	3	6	0	0	5	280
		6,66	17,7	81,2	54,8	31,6	35,2						5,55	7,56				
		4,91	4,45	5,88	0,16	0,02	2,69	0,03					0,46	0,79				
		2,29	0,12	4,79	0,60	0,04	2,62	0,04					0,12	0,24				
Ku	0	8	14	60	72	11	64	3	3	2	73	1	1	1	0	1	314	
		7,46	19,87	91,6	61,4	35,4	39,5	6,32	3,75	5,44	13,02	7,34	8,6	0,63	0,12	0,25		
		1,07	0,7	0,65	1,17	0,31	1,62	0,47	0,95	0,37	5,57	0,14	0,12	1,59	0,04	4,00	0,04	
		0,32	0,56		2,41	2,90	2,54	0,12	0,12	0,08	2,94	0,04	0,04					
Te	0	0	0	40	2	5	0	0	0	0	0	1	1	1,12	0	0	0	48
				14,0	9,38	5,42							0,89					
					2,86	0,21	0,92						0,04					
					1,61	0,08	0,20											
TeI	0	0	0	11	7	1	0	3	1	0	0	0	2	0	0	0	25	
		7,31	4,88	2,82		0		0,54	0,25				0,67					
		1,51	1,43	0,35		5,56		5,56	4,00				2,99					
		0,64	0,28	0,04				0,12	0,04				0,08					
Kau	0	0	0	11	4	2	7	1	0	0	0	6	11	0,98	0	0	0	42
				12,25	8,22	4,73	5,28	0,85				1,74	3,45	11,22	0,64			
					0,9	0,49	0,42	1,32	1,18			0,24						
		0,44	0,16	0,08		0,08	0,28	0,04										
Stein	0	1	0	9	4	3	3	2	0	0	38	7	32	0	0	3	0	102
		2,42		29,8	1995	11,5	12,8	205			1,77	4,23	2,38					
		0,41		0,3	0,20	0,26	0,23	0,98			21,45	1,65	13,45					
		0,04		0,36	0,16	0,12	0,12	0,08			1,53	0,28	1,29					
Spu	3	2	4	18	11	3	8	5	0	0	4	1	1	0	0	0	60	
		2,49	14,3	37,9	103	0,94	0,44	10,6	4,13			2,49	1,40	1,62				
		1,2	14,0	105	0,72	0,64	0,32	0,20				0,61	0,71	0,62				
		0,12	0,08	0,16		0,08	0,04	0,04				0,16	0,04	0,04				
Kom	6	1	2	26	8	7	4	1	0	0	0	0	10	0	0	0	0	65
		2,69	1,54	4,11	18,97	12,71	7,33	8,17	1,31				1,75					
		2,23	0,65	0,49	1,05	0,63	0,95	0,69	0,76				5,72					
		0,24	0,04	0,08		0,05	0,32	0,28	0,16	0,04			0,40					
MkI	2	1	0	3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7
		0,29	0,17		204			0,88										
		6,9	5,98		1,47			1,14	0,04									
		0,08	0,04		0,12													
Weg	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,07					3
													14,3					
													0,12					
Flü	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
			0,13	0,58		1,72												
			0,04															
Kds	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	5
		0,24	4,17		0,32	1,46		0,56	1,59									
		4,17	0,04		0,04	0,04		0,04	0,04									
		0,04																
	103	59	157	725	486	280	312	50	25	43	103	58	67	5	3	2	5	2483

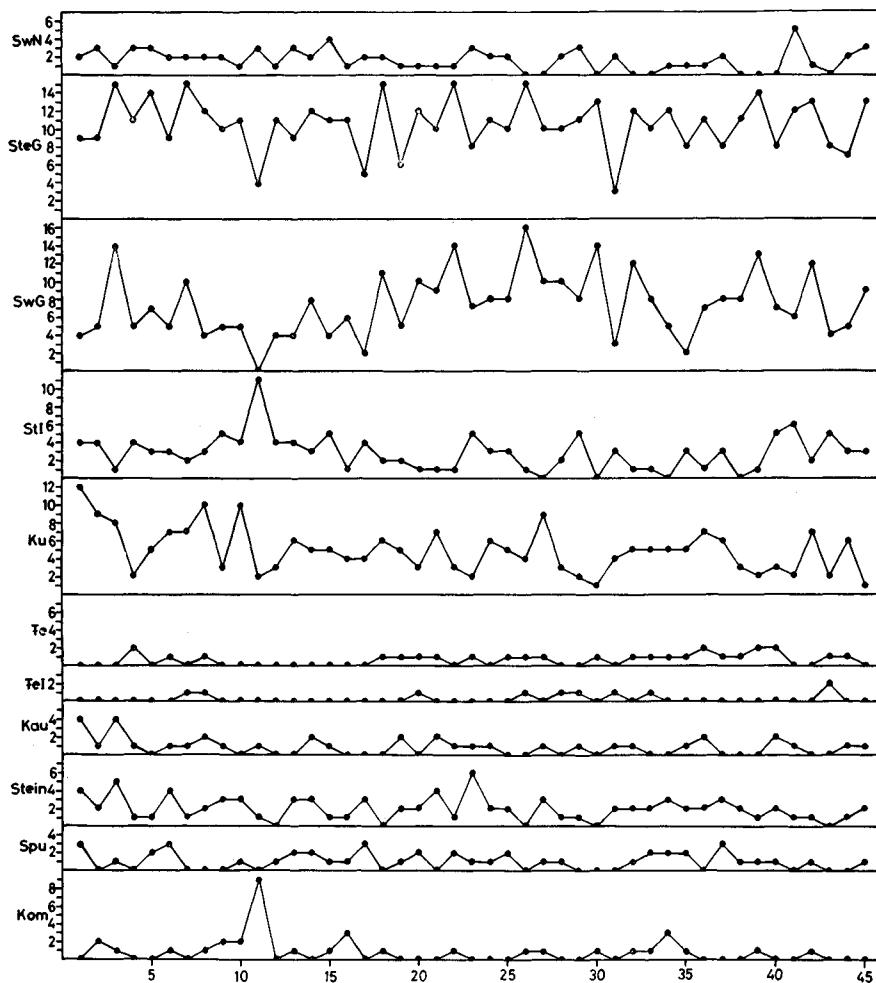


Abb. 2: Zeitverlauf der Frequenz von Instinktbewegungen eines revierverteidigenden, bauenden ♂. Ordinate: Anzahl der Handlungen pro Minute; Abszisse: Zeit in Minuten. SwN = Schwimmen zum Nest; SteG = Stehen in der Grube; SwG = Schwimmen in der Grube; StI = Stoß-Intention Ku = Kopfunterstehen, den Boden fixierend; Fe = Fege-Serie; FeI = Intention dazu; Kau = Kauen; Stein = Steinschnappen; Spu = Ausspucken; Kom = Komforthandlung

Abb. 3 zeigt, daß die kurzfristigen Änderungen für z. B. die Dauer und Häufigkeit des Fegens recht groß sind. Doch ergeben sich nur noch geringfügige Unterschiede zwischen Werten aus 6 und aus 30 Min. während der Beobachtung. Die für die Hormonversuche gewählte Zeitspanne von 15 Min. ist also ausreichend. Abb. 4 zeigt die Aktivierung der Bautendenz durch vorangegangenes Balzen. Dem Fisch war für 5 Min. ein ♀ zugesetzt worden. Während der Balz ist das Bauen gehemmt; es kann höchstens, wenn das ♀ anhaltend flieht und sich versteckt, gelegentlich im Übersprung auftreten. Nachdem das ♀ entfernt worden ist, schwimmt das Tier unruhig in der Grube hin und her [t(aN) ist groß, t(fvN) natürlich klein], die Kiemendeckel- und Brustflossenfrequenzen sind sehr hoch und es wird nur ein einziges Mal in 90 Sek. ge-

fegt. Dann setzt ein enormer Bauschub ein; die Spitzenwerte sind doppelt so hoch wie vor der Balz. Ein „Überschießen“ über den längere Zeit aufrechterhaltenen Wert ist für $t(\text{Fe})$ in den Minuten sieben bis zwölf unverkennbar; dies dürfte der Ausdruck sein für die Hemmung, unter der das Bausystem während der Balz stand, bei der, wie noch gezeigt werden soll, die aggressive und die Sexualtendenz aktiviert sind.

Es sind also zwei Wirkungen der aktivierten aggressiven und/oder Sexualtendenz auf die Bautendenz festzuhalten: zunächst wird das Bauen (typischerweise völlig) gehemmt, zum anderen erfolgt aber auch eine längere

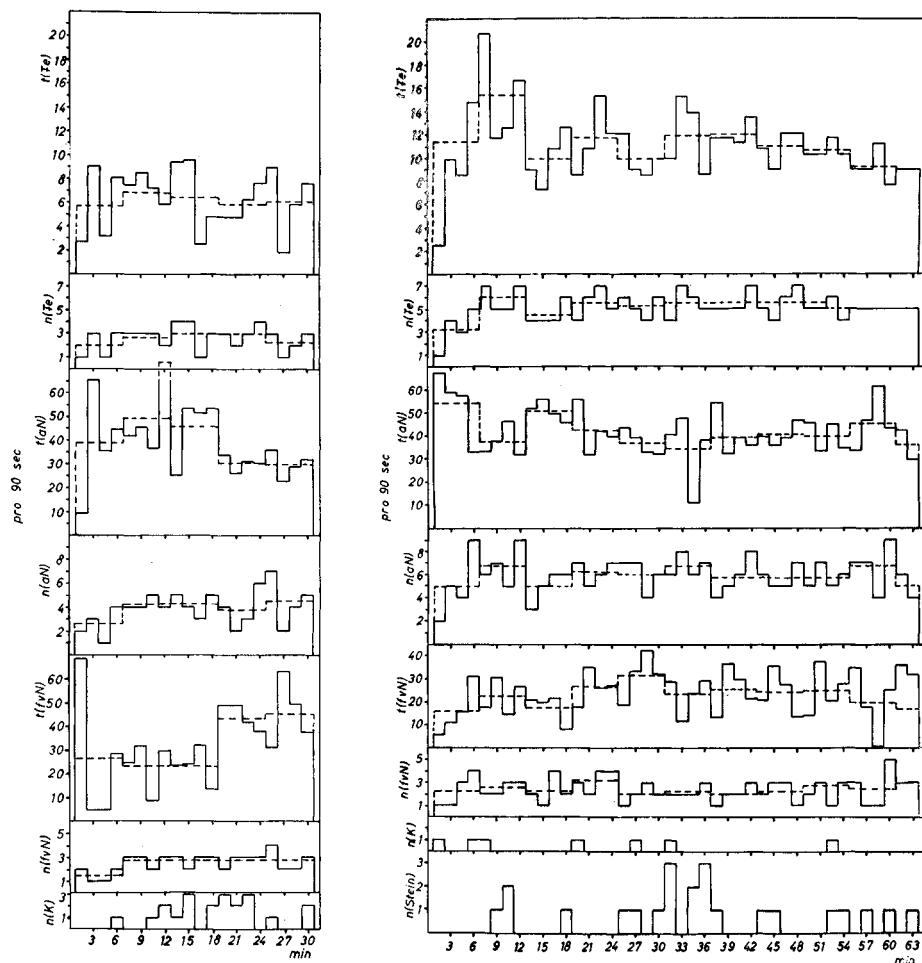


Abb. 3: (links): Zeitverlauf der Dauer pro 90 Sek. bzw. Frequenz verschiedener Verhaltensweisen eines isolierten ♂. t in Sek. Fe = Fege-Serie; aN = sich am Nest aufhalten bzw. sich dorthinwenden; fvN = sich entfernt vom Nest aufhalten bzw. sich vom Nest abwenden; K = Komforthandlung. Die durchgezogene Linie gibt die Werte für 90 Sek. Beobachtungszeit an, die gestrichelte die Mittelwerte für ebenfalls 90 Sek. aus 6 Min. Beobachtungszeit. Registrierung mit dem „Eventgraph“ (ESTERLINE ANGUS)

Abb. 4 (rechts): Wie Abb. 3. Zwischen der 30. Min. von Abb. 3 und der 1. dieser Abb. liegen 5 Minuten, in denen ein ♀ zugesetzt worden war, das intensiv angebalzt wurde. Stein = Steinschnappen, die übrigen Symbole wie unter Abb. 3

Zeit anhaltende Aktivierung, die nach über einer Stunde noch nicht abgeklungen ist. Nach den Ergebnissen von HEILIGENBERG (1963) ist die Erklärung für den letzteren Befund vielleicht die, daß während der Balz ein der aggressiven und der Sexualtendenz übergeordneter „Drang“ (v. HOLST) aktiviert wird, dem auch das Bauen untersteht. Nachdem keine Möglichkeit mehr zur Balz besteht (das ♀ wurde ja weggenommen), entlädt er sich auf das Bau-System. Ganz sicher lassen sich die dem beobachtbaren Verhalten unterliegenden Tendenzen durch „Gebrauch“ trainieren, sie „siechen im anderen Falle“ (HEILIGENBERG 1963); ich konnte dies oft beim Sonnenbarsch beobachten. Darüber hinaus müssen aber noch weitere Gründe wenigstens für die auch unter konstanten Bedingungen zyklisch auftretenden, in Phasen unterteilbaren Verhaltensänderungen während der Fortpflanzungsperioden (bei *Lepomis cyanellus* unter natürlichen Bedingungen in einem Sommer etwa 10; HUNTER 1963) herangezogen werden. Auf Hormone wurde vorn schon hingewiesen. Sollten sich die oben angegebenen Vermutungen über eine „Instinkthierar-

Tab. 2: Verhaltensfolge isolierter Kontroll-♂♂ (vgl. Abb. 12 a). Ste = Stehen; Sw = freies Umherschwimmen; Fe = Fege-Serie; Ku = Kopfunterstehen, den Boden fixierend; Stein = Steinschnappen; Kom = Komforthandlung; SwG = Schwimmen in der Grube; SwN = Schwimmen zum Nest. Von den je vier Zahlen sagt die oberste, wie oft eine Handlung einer anderen vorausging bzw. ihr folgte, die darunterstehende (Produkt der Randsummen dividiert durch die Gesamtzahl, also 1137), wie oft diese Kombination zufällig auftreten würde. Die dritte Zahl, d. i. Wert 1 geteilt durch Wert 2 gibt an, wie relativ häufig eine Folge auftrat, die unterste, welche prozentuale Häufigkeit ihr entspricht

		es folgen...								
		Ste	Sw	Fe	Ku	Stein	Kom	SwG	SwN	
Ste		0 274 215 518	59 274 054 018	0	32 591 054 281	2 1,79 1,12 0,18	12 7,76 1,55 1,06	80 430 186 7,03	41 148 277 3,61	226
Sw		56 28,3 198 492	0 16,9 0,06 0,88	1 369 1,27 4,12	47 0	8 4,84 1,65 0,70	2 26,8 0,07 0,18	27 9,18 284 2,37	141	
Fe		133 27,7 4,80 11,67	0 16,9 0,06 0,88	0 369 1,27 4,12	0 0	0 0	0 26,2 0,19 0,44	0 0	0 138	
geht voraus	Ku	5 58,8 0,08 0,44	49,7 35,6 1,38 4,31	125 35,1 35,6 10,97	0 0 0 0	2 2,32 0,86 0,18	2 10,04 0,20 0,18	108 55,6 1,94 9,48	2 19,1 0,10 0,18	293
	Stein	0 1,09 1,84 0,18	2 1,08 1,85 0,18	2 2,35 1,28 0,26	3 0	0 0	0 1,71 1,17 0,18	2 0	0 9	
Kom		11 7,8 1,41 0,97	10 4,7 2,13 0,88	0 10,2 0,39 0,35	4 0	0 0	8 1,3 6,15 0,70	2 7,4 0,27 0,18	4 25 1,60 0,35	39
SwG		21 43,9 0,48 1,84	15 26,6 0,56 1,32	6 26,2 0,23 0,53	164 57,2 2,87 14,4	5 1,7 2,94 0,44	8 7,5 1,07 0,70	0 0	0 0	219
SwN		2 14,4 0,14 0,18	3 8,7 0,34 0,26	2 86 0,23 0,18	47 188 250 412	0 0	1 2,5 0,40 0,09	17 13,7 1,24 1,49	0 0	72
		228	138	136	297	9	39	216	74	1137

chie" (TINBERGEN 1951) auch in diesem Falle bestätigen, so wäre zu fordern, daß der übergeordnete Drang und damit die ihm unterstehende aggressive, sexuelle und Bau-Tendenz von ein und demselben Hormonsystem gesteuert werden.

In der Abb. 4 lassen sich auch Auswirkungen auf die anderen Verhaltensweisen feststellen. Es sei jedoch nur auf die gegenüber der Abb. 3 geringere Zahl von Komforthandlungen hingewiesen, während das Steinschnappen, das vor der Balz nicht zu beobachten war, danach gehäuft auftritt.

Tab. 2 und Abb. 12 a zeigen die Handlungsfolge isolierter, bauender Kontroll-♂♂ in einem Hormonversuch. Durch beinahe täglich 5 Min. Gelegenheit zur Balz über längere Zeit ist die Instinktrophik positiv beeinflußt: die Tiere bauen sehr intensiv; über 12 % aller Folgen gehen vom Fegen aus. Das Fehlen von Fegeintentionen spricht für die starke Baustimmung. Die engen Beziehungen zwischen Sexual- und Bautendenz werden auch aus einem Vergleich der Abb. 1 und 12 a deutlich: die Tiere der Abb. 1 waren nicht erkennbar sexuell motiviert, die der Abb. 12 a dagegen sehr und bauten (daher) stark.

Tab. 3: Verhaltensfolge der Kontroll-♂♂ beim Kampfversuch (Tag 49, s. Abb. 10; vgl. Abb. 11a). St = Stoß und Schnapper; StI = Stoß-Intention; Kds = Kiemendeckelspreizen; Sw = Schwimmen; Ste = Stehen; Kr = Kreisen; J = Jagen. Von den je vier Zahlen sagt die oberste, wie oft eine Handlung einer anderen vorausging bzw. ihr folgte, die darunterstehende (Produkt der Randsummen dividiert durch die Gesamtzahl, also 849), wie oft diese Kombination zufällig auftreten würde. Die dritte Zahl, d. i. Wert 1 geteilt durch Wert 2 gibt an, wie relativ häufig eine Folge auftrat, die unterste, welche prozentuale Häufigkeit ihr entspricht

es folgen...								
	St	StI	Kds	Sw	Ste	Kr	J	
St	31 323 0,96 3,65	96 45,3 2,12 11,3	0	2 1,53 131 0,24	8 3,65 2,19 0,94	11 29,4 0,37 1,30	15 12,48 1,20 1,77	163
StI	19 467 0,41 2,24	8 65,6 0,12 0,94	200 55,6 3,60 23,6	0	4 528 0,76 0,47	1 42,6 0,02 0,12	4 18,1 0,22 0,47	236
Kds	91 40,0 2,27 10,8	58 56,2 103 6,83	0	1 1,91 0,52 0,12	2 4,52 0,44 0,24	50 36,4 1,37 5,88	0	202
Sw	0	2 2,22 0,90 0,24	0	0 0,18 2,78 0,59	5 0,18 1,44 0,69 0,12	1	0	8
Ste	2 3,95 0,51 0,24	12 5,56 2,16 1,41	0	5 0,19 26,3 0,59	0	0	1 1,53 0,65 0,12	20
Kr	5 31,3 0,16 0,59	53 43,9 1,21 6,24	0	0	0	90 28,5 3,16 10,59	10 12,1 0,83 1,18	158
J	20 12,27 1,63 2,36	7 17,23 0,41 0,82	0	0	0	0	35 4,74 7,38 4,12	62
	168	236	200	8	19	153	65	849

Tab. 3 und Abb. 11 a zeigen die Handlungsfolge sexuell motivierter ♂♂ in Gegenwart eines ♀. Neutrale Handlungen und solche, die auf Bautendenz zurückzuführen sind, kommen nicht oder so gut wie nicht vor; die zugehörigen Tendenzen sind unterdrückt. Aggressiv (Stoß, Stoßintention) und sexuell (Kreisen) motivierte Handlungen herrschen vor, daneben finden sich noch Kiemendeckelspreizen und Jagen. Beide entspringen keiner reinen Tendenz, sondern einem Konflikt aus Sexual- und aggressiver Tendenz³⁾. Auf Kiemendeckelspreizen folgt Kreisen häufiger als zufallsgemäß zu erwarten (relative Häufigkeit = 1,37); die Sequenz Kiemendeckelspreizen — Stoß ist noch deutlicher bevorzugt (relative Häufigkeit 2,27). In größeren Becken ist jedoch damit zu rechnen, daß sich dieses Verhältnis mehr zugunsten der Sequenz Kiemendeckelspreizen — Kreisen verschiebt, da kleine Aquarien Angriffsverhalten begünstigen (FIEDLER 1964). Die Folge Kreisen — Kreisen ist stark positiv korreliert (relative Häufigkeit 3,16). Diese Eigenschaft vieler Instinkthandlungen, bevorzugt auf sich selbst zu folgen, zeigte WIEPKEMA (1961) beim Bitterling, FIEDLER (1964) bei den *Crenilabrus*-Arten, BLÜM (1966) beim Cichliden *Sympodus*, MACHEMER (Diss. 1968) bei *Macropodus* und BARTMANN (Diss. 1968) bei *Tilapia*. Die Folge Jagen — Stoß ist bevorzugt (relative Häufigkeit 1,63), die Folge Jagen — Kreisen konnte ich nicht beobachten. Das Jagen tritt auf, wenn das ♀ beim gemeinsamen Kreisen in der Grube stehenbleibt oder wegschwimmt, also in einer Konfliktsituation.

3. Die Fächelpause

Nach dem Ablaichen verläßt das ♀ die Grube und das ♂ beginnt sofort (MILLER 1964) mit der typischen Brutpflegehandlung, dem Fächeln. Dies ist eine Bewegung, die dem Fegen prinzipiell gleicht, doch ist die Orientierung im Raum eine andere. Sie wird in waagrechter Haltung einige cm über dem Boden ausgeführt. Der Fisch bleibt dabei auf der Stelle; der durch die rhythmisch hin- und herschwingende Schwanzflosse erzeugte Vortrieb wird durch die gegensinnige Aktion der Brustflossen kompensiert. MILLER (1964) erwähnt, daß fächelnde Fische gelegentlich auch fegen, so daß die Eier im Nest zerstreut werden. Da sie sich trotzdem entwickeln, sei vermutlich der Selektionsdruck gegen in

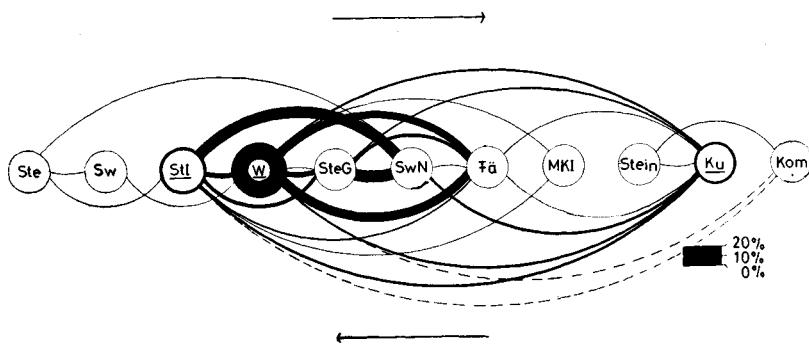


Abb. 5: Schema der Handlungsabfolge fächelnder ♂♂ und durch unterschiedliche Strichdicke veranschaulichte prozentuale Kombinationshäufigkeit der Einzelbewegungen. Die Stärke der Kreise mit unterstrichenen Abkürzungen entspricht der Häufigkeit unmittelbarer Wiederholung derselben Handlung. Ste = Stehen; Sw = Schwimmen; StI = Stoß-Intention; W = Wenden im Nest; SteG = Stehen in der Grube; SwN = Schwimmen zum Nest; Fä = Fächeln; MkI = Maulkampf-Intention an der Reviergrenze; Stein = Steinschnappen; Ku = Kopfunterstehen; Kom = Komforthandlung

³⁾ Das Kiemendeckelspreizen nestbauender ♂♂ an der gemeinsamen Reviergrenze entspringt dem Konflikt Angriff — Flucht.

Tab. 4: Verhaltensfolge fächelnder ♂♂. Ste = Stehen; Sw = Schwimmen; StI = Stoß-Intention; W = Wenden im Nest; SteG = Stehen in der Grube; SwN = Schwimmen zum Nest; Fä = Fächeln; MkI = Maulkampf-Intention; Stein = Steinschnappen; Ku = Kopf-unterstehen; Kom = Komforthandlung. Von den je vier Zahlen sagt die oberste, wie oft eine Handlung einer anderen vorausging bzw. ihr folgte, die darunterstehende (Produkt der Randsummen dividiert durch die Gesamtzahl, also 1248), wie oft diese Kombination zufällig auftreten würde. Die dritte Zahl, d. i. Wert 1 geteilt durch Wert 2 gibt an, wie relativ häufig eine Folge auftrat, die unterste, welche prozentuale Häufigkeit ihr entspricht

es folgen ...												
	Ste	Sw	StI	W	SteG	SwN	Fä	MkI	Stein	Ku	Kom	
Ste	0	4 0,11 36,3 0,32	1 2,19 0,46 0,08	0	0	5 1,92 265 0,40	1 1,62 0,62 0,08	0	0	3 1,11 2,7 0,24	0	14
	7 0,15 46,7 0,56	0	0	0	0	5 1,92 2,6 0,40	0	0	0	2 1,11 1,81 0,16	0	14
	5 2,04 2,45 0,40	0	41 30,6 1,34 3,29	0	0	143 26,8 5,33 11,45	0	1	0	6 15,5 0,39 0,48	0	196
	0	6 3,38 1,77 0,48	62 65,8 0,94 497	227 1401 1,62 18,18	9 55,8 0,16 0,72	0 81 48,9 165 6,48	9 574 157 0,72	0	26 33,4 0,78 2,08	2 30,4 0,66 0,16	422	
es gehen voraus	0	0	41 24,95 1,64 3,29	54 53,2 101 4,32	0	0	39 18,58 210 3,12	1 2,18 0,46 0,08	0	23 12,68 1,81 1,84	2 1,15 1,74 0,16	160
	0	0	3 25,9 1,16 0,24	4 55,2 0,07 0,32	144 21,9 6,58 11,52	0	11 19,3 0,57 0,88	1 226 0,44 0,08	0	3 13,14 0,23 0,24	0	166
	0	0	19 22,0 0,86 1,52	104 46,8 2,22 8,33	5 18,63 0,27 0,40	0	0	4 1,92 2,08 0,32	0	8 11,17 0,72 0,64	1 1,02 0,98 0,08	141
	0	0	6 2,81 2,13 0,48	2 5,98 0,33 0,16	4 2,38 1,68 0,32	1 2,47 0,4 0,08	5 209 2,39 0,40	0	0	0	0	18
Stein	0	0	0	0	0	3 0,96 312 0,24	0	0	0	0	4 0,05 800 0,32	7
	1 106 0,94 0,08	0	20 15,93 1,25 1,60	22 33,9 0,65 1,76	2 13,47 0,15 0,16	13 13,97 0,93 1,04	7 11,84 0,59 0,56	1 1,39 0,72 0,08	9 0,73 12,32 0,72	27 8,09 3,34 2,16	0	102
	0	0	2 1,25 1,60 0,16	2 2,66 0,75 0,16	1 1,06 0,94 0,08	1 1,09 0,92 0,08	1 0,93 1,76 0,08	0	0	1 0,63 1,59 0,08	0	8
	13	10	195	415	165	171	145	17	9	99	9	1248

der Fächelphase auftretendes Fegen gering. Eine Handlung, die zwischen Fegen und Fächeln steht (also ein simultaner Kompromiß) und eine Übergangsbewegung im Sinne von LIND (1959) darstellen dürfte, konnte ich an einem Tier⁴⁾ beobachten: der Fisch steht zunächst waagrecht wie beim Fächeln einige cm über dem Boden. Die Schwanzflosse beginnt zu schwingen, wenig später wird die Amplitude größer (typisch für Fegen) und die Schwanzflosse senkt sich (der Fisch kommt also in Kopfhochstellung). Noch bevor die Schwanzflosse den Grund erreicht — wie dies bei richtigem Fegen über einige Zeit der Fall ist —, hört die Bewegung auf; wie beim Fegen folgt also „Stehen kopfhoch“. Fächeln wird dagegen durch eine schnelle Wendebewegung beendet, der Fisch bleibt während der ganzen Zeit waagrecht.

Abb. 5 und Tab. 4 stellen die Handlungsfolge für fächelnde ♂♂ dar. Alle darin vorkommenden Handlungen außer dem Wenden (W) wurden schon oben beschrieben. Unter Wenden verstehe ich die schnelle „Drehung auf der Stelle über dem Nest“. Mehrfaches Wenden tritt nach jeder Fächel-Serie auf, darauf kann wieder Fächeln folgen, aber auch eine Stoßintention oder Kopfunterstehen. Fegen ist normalerweise nicht zu beobachten, Steinschnappen und Kopfunterstehen kommen aber weiterhin vor. Dies ist möglicherweise Ausdruck für eine zwar starke aber nicht ganz vollständige Hemmung des Bausystems durch das Brutpflegesystem in der Fächelphase. Noch weniger vollständig wäre dann die Hemmung, wenn die beschriebene Übergangsbewegung auftritt oder gar die Eier aus dem Nest gefegt werden.

4. Das Kampfverhalten der ♀♀

Wie schon oben beschrieben, verteidigen isoliert gehaltene ♀♀ ihr Aquarium gegen einen zugesetzten Artgenossen. Abb. 14 a und Tab. 5 geben die Handlungsfolge für eine solche Begegnung an. Von den darin vorkommenden Bewegungen sind noch nicht erklärt: die Laichbewegung (LB), die lediglich vom ♀ ausgeführt wird, während es zusammen mit dem ♂ stets auf der Innenbahn in der Grube kreist. Das ♀ neigt den Rücken weg vom ♂, eine Berührung der Bauchregion des ♂ kann dabei gelegentlich vorkommen, ist jedoch entgegen MILLER (1964) nicht die Regel (FIEDLER, mdl. Hinweis). Weiters Kreisen (wKr): die „Revierbesitzerin“ umkreist den Eindringling, der mitkreisen oder stehenbleiben kann; die Kreise sind weiter als bei einer Balz. Schwanzschlag: während des Umkreisens des Gegners oder aus dem Stand wirft sie ihm mit einem Schlag der Schwanzflosse einen Wasserstrom entgegen.

BAERENDS und BAERENDS (1950) betrachten das Schwanzschlagen bei Cichliden als „Demonstrationsbewegung der Stärke“, FIEDLER (1964) beschreibt es für die *Crenilabrus*-Arten als defensiv; es tritt im Konflikt auf. Sonnenbarsch-♀♀, die ihr Aquarium verteidigen, kreisen mit dem Eindringling unter Schwanzschlagen entgegen der für die Balz geltenden Regel auf der Außenbahn (dies ist offenbar verbunden mit „superiorsein“) und führen von Zeit zu Zeit die Laichbewegung aus. Es sind also offenbar drei Tendenzen aktiviert, wie aus Abb. 14 a und Tab. 5 ersichtlich: Flucht (Schwanzschlag⁵⁾), Aggression (Stoß, Stoßintention) und Sex (Laichbewegung). Dies steht in gewissem Gegensatz zu den Befunden von OEHLMERT (1958) für Cichliden-♀♀. Bei ihnen verträgt sich sexuelle Stimmung nur mit Furcht, nicht mit Aggression. Sie können nicht mit ♂♂ ablaichen, denen gegenüber sie auch nur geringfügig aggressiv gestimmt sind.

⁴⁾ In der Grube dieses Fisches waren auf dem blankgefegten Glasboden des Aquariums deutlich Eier zu erkennen; trotzdem war er nicht richtig in die Fächelphase „eingeklinkt“, denn von Zeit zu Zeit wurden, wie dies bei einem balzenden ♂ der Fall ist, seine Flossen dunkler und die senkrechten Querstreifen der Körperseiten sichtbar; parallel dazu jagte er.

⁵⁾ enthält sicher auch eine aggressive Komponente.

Tab. 5: Verhaltensfolge isolierter Kontroll-♀♂ beim Kampf (vgl. Abb. 14a). St = Stoß und Schnapper; StI = Stoß-Intention; Kds = Kiemendeckelspreizen; Sw = freies Umherschwimmen; Ste = Stehen; wKr = weites Kreisen; Kom = Komforthandlung; S = Schwanzschlag; LB = Laichbewegung; J = Jagen; Mk = Maulkampf; Ku = Kopfunterstehen. Von den je vier Zahlen sagt die oberste, wie oft eine Handlung einer anderen vorausging bzw. ihr folgte, die darunterstehende (Produkt der Randsummen dividiert durch die Gesamtzahl, also 871) wie oft diese Kombination zufällig auftreten würde. Die dritte Zahl, d. i. Wert 1 geteilt durch Wert 2 gibt an, wie relativ häufig eine Folge auftrat, die unterste, welche prozentuale Häufigkeit ihr entspricht

es folgen...														
	St	StI	Kds	Sw	Ste	wKr	Kom	S	LB	J	Mk	Ku		
St	5 3,93 1,27 0,57	37 15,3 2,42 4,25	1 10,1 0,99 0,11	1 12,0 0,83 0,11	8 6,39 1,25 0,92	3 11,52 0,26 0,34	0 6,73 0,45 0,34	3 6,73 0,45 0,34	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	58	
	20 15,45 1,29 2,30	32 60,2 0,53 3,68	150 39,2 38,3 17,24	0 0 0	10 25,1 0,40 1,15	10 45,3 2,21 1,15	1 0,79 0,11 0,34	3 26,5 0,11 0,34	0 0 0	1 2,36 0,42 0,11	0 0 0	1 1,05 0,95 0,11	228	
	21 10,38 2,02 2,41	42 40,4 1,04 4,83	1 26,7 0,04 0,11	3 3,16 0,95 0,34	24 16,9 1,42 2,76	39 30,4 1,28 4,48	0 0 0	20 17,75 1,13 2,30	0 0 0	1 1,58 0,63 0,11	2 0,53 0,38 0,23	0 0 0	153	
	0 4,76 1,89 1,03	9 4,76 1,89 1,03	0 0 0	0 0 0	7 1,99 3,52 0,80	1 3,58 0,28 0,11	0 0 0	0 0 0	0 0 0	1 1,86 0,54 0,11	0 0 0	0 0 0	18	
Ste	4 6,51 0,61 0,46	41 25,4 1,61 4,72	0 0 0	12 198 6,06 1,38	0 0 0	26 19,1 1,36 2,99	1 0,33 3,0 0,11	8 11,3 0,71 0,92	2 254 0,79 0,23	0 0 0	1 0,33 3,0 0,11	1 0,44 2,27 0,11	96	
	6 11,7 0,51 0,69	39 457 0,85 4,48	0 0 0	0 0 0	28 19,1 1,47 3,22	34 34,4 0,99 3,91	1 0,60 0,17 0,11	46 20,1 22,9 5,28	18 4,57 3,94 2,07	0 0 0	0 0 0	1 0,79 1,27 0,11	173	
	0 0,53 0,53 0,23	2 0,53 3,77 0,23	0 0 0	0 0 0	0 0 0	1 0,60 0,17 0,11	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	3	
	1 6,98 0,14 0,1	19 27,2 0,70 2,18	0 0 0	1 2,13 0,47 0,11	12 11,36 1,06 1,38	44 20,5 2,14 5,06	0 0 0	20 11,95 1,67 2,30	3 2,72 1,10 0,34	2 1,06 1,89 0,23	0 0 0	1 0,47 2,13 0,11	103	
LB	0 6,34 0,63 0,46	4 0,50 2,00 0,11	0 0 0	1 2,65 1,51 0,46	4 4,77 2,93 1,61	14 2,79 0,36 0,11	0 0 0	1 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	24	
	0 2,38 1,68 0,46	4 0,99 1,01 0,11	0 0 0	1 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	4 0,09 4,34 0,46	0 0 0	0 0 0	0 0 0	9	
	0 0,53 0,53 0,11	1 0,22 0,45 0,11	0 0 0	1 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	2	
	2 0,27 7,41 0,23	0 0,44 2,27 0,11	0 0 0	0 0 0	1 0,79 1,27 0,11	1 0,79 1,27 0,11	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	4	
	59 230	230 152	152 18	18 96	96 173	3 3	101 23	23 9	9 3	3 4			871	

b) Wirkungen von Cyproteronacetat und Fremdhormonen auf das Verhalten

1. Cyproteronacetat (SCHERING)

Sieben von zehn halbwüchsigen Tieren der Standardlänge 6,5 bis 8,6 cm und einem Gewicht von 8,6 bis 13,9 g wurden mit Cyproteronacetat in den Dosen 0,03 mg/g Körpergewicht (KG), 0,3 mg/g KG und 1 mg/g KG injiziert.

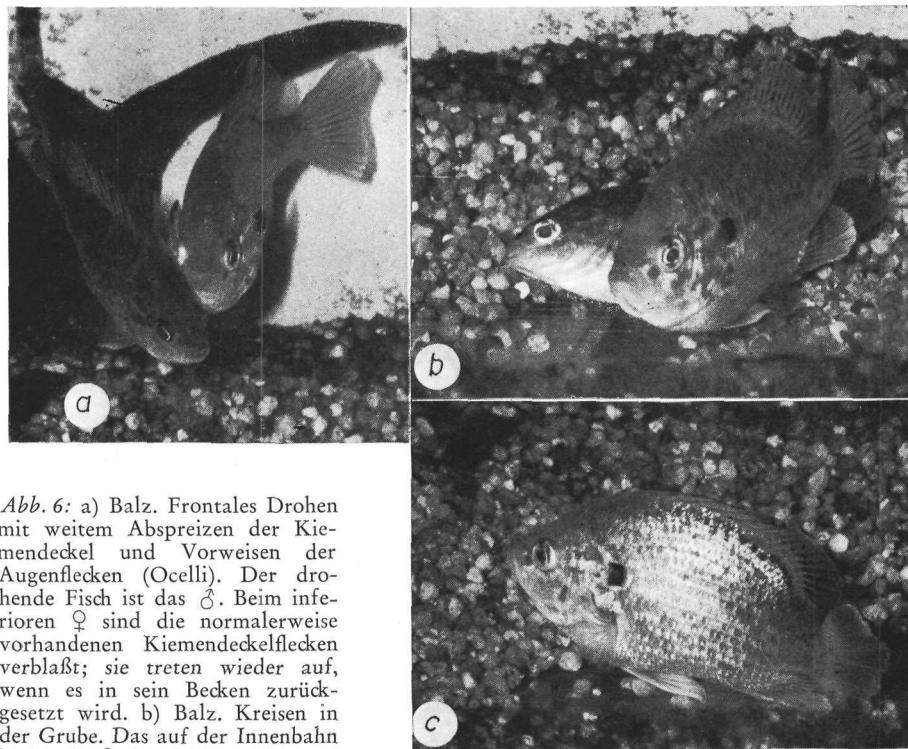


Abb. 6: a) Balz. Frontales Drohen mit weitem Abspreizen der Kiemendeckel und Vorweisen der Augenflecken (Ocelli). Der drohende Fisch ist das ♂. Beim inferioren ♀ sind die normalerweise vorhandenen Kiemendeckelflecken verblaßt; sie treten wieder auf, wenn es in sein Becken zurückgesetzt wird. b) Balz. Kreisen in der Grube. Das auf der Innenbahn kreisende ♀ führt die Laichbewegung aus; nur selten treten dabei wirklich Eier aus der Genitalpapille. c) Die typische Nestbauhandlung des Sonnenbarsch-♂, das Fegen mit der Schwanzflosse. Der Schwanzstiel ist gerade zum Beobachter hin eingebogen. Obwohl der Aquarienboden schon blankgefegt ist, werden Dauer und Frequenz der Nestbauhandlungen nicht vermindert.

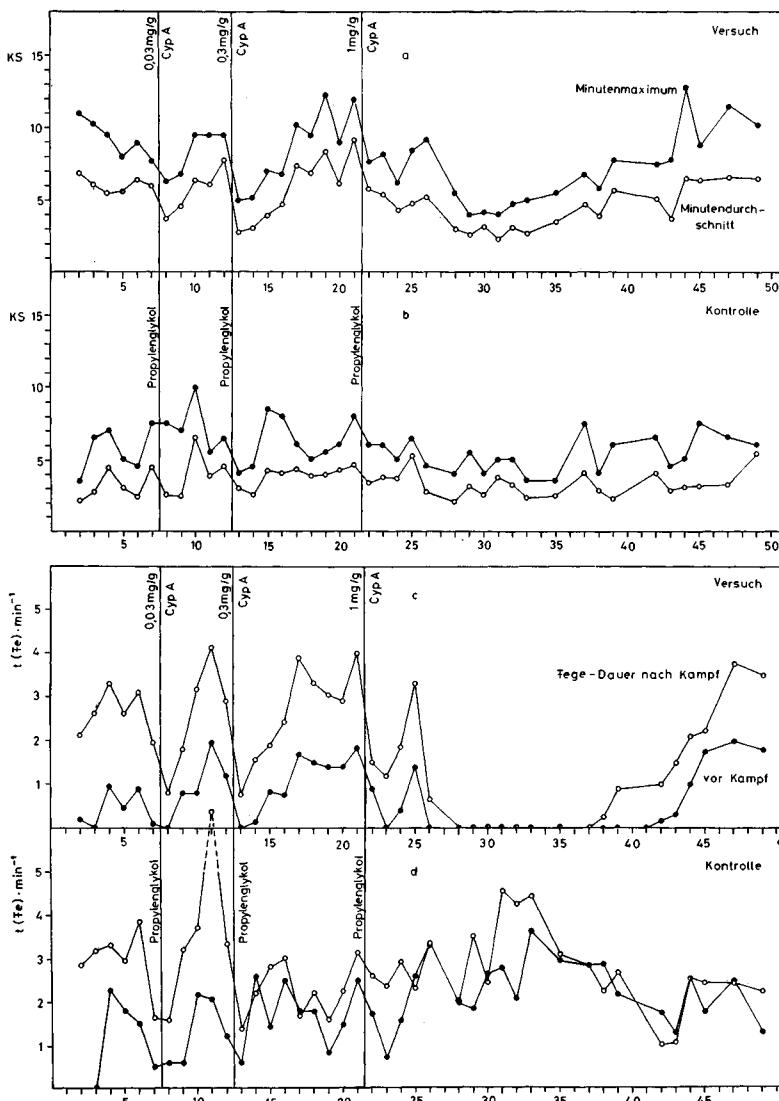
a Die Wirkung auf das Verhalten der ♂♂

Die niedrigste Dosis erwies sich, wie Abb. 7 zeigt, als unwirksam. Die in den beiden ersten Tagen nach der Injektion (merkwürdigerweise nicht immer) auftretende Erniedrigung des Kämpfens und des Bauens ist auf den sog. „Spritzeffekt“ zurückzuführen und tritt auch bei Kontrolltieren auf. Er wird auf die Verletzung mit der Kanüle und/oder die Belastung des Tierkörpers mit dem Lösungs- bzw. Suspensionsmittel zurückzuführen sein. Wie ein Versuch an einem Kontrolltier zeigt, bei dem nur eine sterile Kanüle eingestochen wurde (Abb. 10), scheint die zweite Erklärungsmöglichkeit größere Bedeutung zu haben.

Die nächsthöhere Dosis von 0,3 mg Cyproteronacetat/g KG erniedrigte die Werte bis zum vierten Tag p. I. gegenüber den entsprechenden nach der ersten Injektion. Dies gilt für alle drei beobachteten Verhaltensparameter. Anschließend wurden wieder die alten Werte erreicht oder (Kampfstärke) sogar ein wenig überschritten. Die Dosis von 1 mg/g KG bewirkte eine eindeutige Dämpfung nach einer Anlaufzeit von vier Tagen für das Bauen und fünf Tagen für das Kämpfen. Die Kurven für das Bauen zeigen den Sachverhalt besonders klar, da es sich hierbei um eine reine Tendenz handelt, und die Ergebnisse nicht wie bei den Kampfversuchen von mindestens drei Tendenzen (Flucht, Angriff und Sex) und darüber hinaus vom Verhalten des

Testfisches abhängig sind. Am vierten Tag p. I. ist eine durch den „Spritzeffekt“ bedingte Dämpfung völlig abgeklungen; am fünften Tag tritt ein drastischer Abfall ein. Zehn Tage lang beobachtete ich überhaupt kein Fegen mehr, Bauen vor dem Kampf tritt erst nach 14 Tagen wieder auf. Es folgt ein anhaltender Anstieg zu sehr hohen Werten. Die Kurven für das Kontrolltier zeigen während dieser Zeit keinen Abfall. Das späte Einsetzen der Wirkung des Cyproteronacetats wird sicher hinreichend durch die außerordentlich schlechte Löslichkeit dieser Substanz selbst in Propylenglykol erklärt.

Die Kampfstärke wurde durch Cyproteronacetat wesentlich weniger stark erniedrigt als das Bauen. Der geringe Unterschied zwischen maximaler und durchschnittlicher Aggressivität zur Zeit der stärksten Wirkung des Hemmstoffes weist darauf hin, daß die Tiere nicht in der Lage waren, stärker



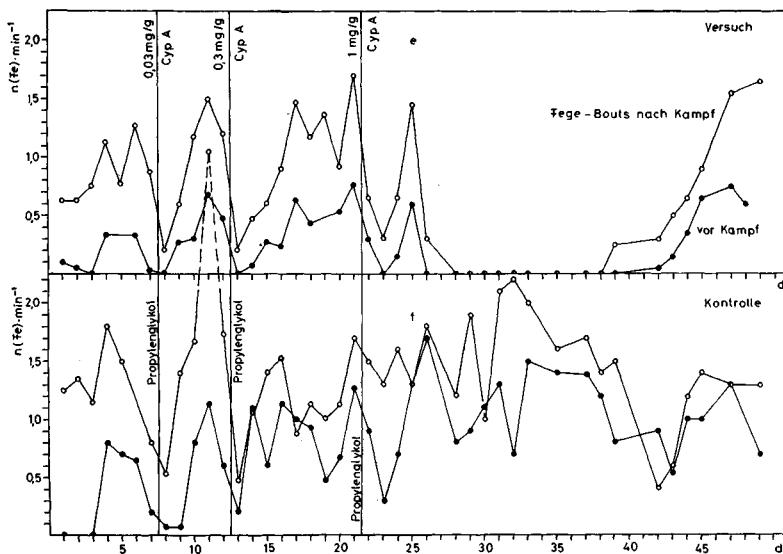


Abb. 7: Die Wirkung von Cyproteronacetat in Propylenglykol auf das Verhalten von Sonnenbarsch-♂♂ (n = 2). Der jeweils untere Teil der Systeme gibt die Werte für ein Kontroll-♂ an, das die seinem Körpergewicht entsprechenden Volumina Propylenglykol erhielt. Abszisse: Zeit in Tagen, Ordinaten: KS = Kampfstärke; $n(Fe)min^{-1}$ = Dauer des Fegens pro Minute Beobachtungszeit; $n(Fe)min^{-1}$ = Zahl der Fege-Serien pro Minute Beobachtungszeit. In System a und b geben die oberen Kurven (●—●) das während eines fünfminütigen Kampfversuches aufgetretene Maximum für eine Minute, die unteren (○—○) den Durchschnittswert an. In den Systemen c, d, e und f stellen die ausgefüllten Kreise die aus einer mindestens 15minütigen Beobachtungszeit ermittelten Werte vor einem Kampfversuch dar, die nicht ausgefüllten diejenigen für die Zeit nach dem Kampf, beginnend von der 7. Minute nach Kampfende

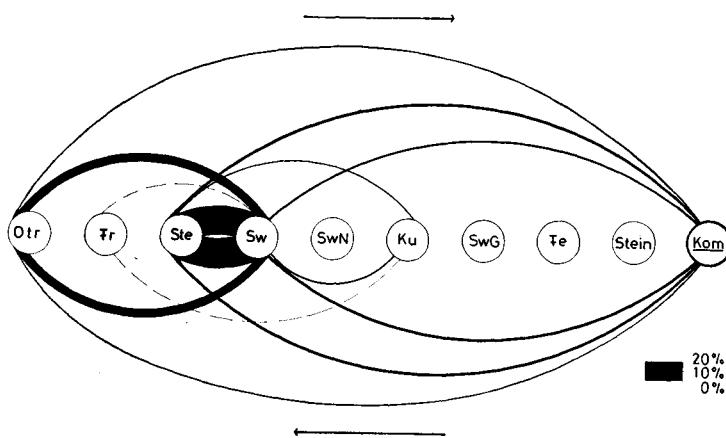


Abb. 8: Schema der Handlungsfolge dreier mit Cyproteronacetat behandelter ♂♂ zur Zeit der stärksten Wirkung des Hemmstoffes (Tage 30, 31 und 32, s. Abb. 7). Die prozentuale Kombinationshäufigkeit der Einzelbewegungen ist durch unterschiedliche Strichdicke veranschaulicht. Die Stärke des Kreises mit unterstrichener Abkürzung entspricht der Häufigkeit unmittelbarer Wiederholung dieser Handlung. Otr = an der Oberfläche Treiben; Fr = Fresshandlung; Ste = Stehen; Sw = freies Umherschwimmen; SwN = Schwimmen zum Nest; Ku = Kopfunterstehen, den Boden fixierend; SwG = Schwimmen in der Grube; Fe = Fege-Serie; Stein = Steinschnappen; Kom = Komforthandlung

zu kämpfen und die Erniedrigung eine echte Motivationsänderung bedeutet. Während der ganzen Versuchszeit trat jedoch Kreisen mit dem Testfisch (eine sexuell motivierte Handlung) auf. Die Kreise waren weiter als bei einer Balz unbehandelter Tiere, und sie schwammen nicht in, sondern einige cm über der Grube. Jagen trat nicht auf, dies ist verständlich, da die aggressive Tendenz ja gedämpft und der Konflikt folglich gemildert ist.

Abb. 8 und Tab. 6 zeigen die Handlungsabfolge der mit Cyproteronacetat behandelten ♂♂ nach einem Kampfversuch. Das Verhalten von Kontrolltieren würde dem in Abb. 12 a und Tab. 2 gezeigten entsprechen. Die Darstellung ist so gewählt, daß die Sequenzdiagramme unmittelbar miteinander verglichen werden können. Bei den Versuchstieren sind einige Hand-

Tab. 6: Verhaltensfolge dreier mit Cyproteronacetat behandelter ♂♂ zur Zeit der stärksten Wirkung des Hemmstoffes (Tage 30, 31 und 32, s. Abb. 7). Ste = Stehen; Sw = freies Umherschwimmen; Otr = an der Oberfläche Treiben; Kom = Komforthandlung; Ku = Kopfunterstehen, den Boden fixierend; Fr = Freßhandlung. Von den je vier Zahlen sagt die oberste, wie oft eine Handlung einer anderen vorausging bzw. ihr folgte, die darunterstehende (Produkt der Randsummen dividiert durch die Gesamtzahl, also 623), wie oft diese Kombination zufällig auftreten würde. Die dritte Zahl, d. i. Wert 1 geteilt durch Wert 2 gibt an, wie relativ häufig eine Folge auftrat, die unterste, welche prozentuale Häufigkeit ihr entspricht

es folgen...							
	Ste	Sw	Otr	Kom	Ku	Fr	
Ste	0	184 93,8 196 29,5	0	20 19,25 104 3,21	10 5,15 1,94 1,6	0	214
	203 94,1 2,16 32,6	0	54 27,3 1,98 8,67	14 24,6 0,57 2,25	3 6,6 0,45 0,48	0	274
	0	54 26,7 2,02 8,67	0	7 5,48 1,28 1,12	0	0	61
	11 19,25 0,57 1,77	24 24,55 0,98 3,85	8 5,57 1,43 1,28	13 503 2,58 2,09	0	0	56
Otr	0	10 6,57 1,52 1,6	0	2 1,35 1,48 0,32	2 0,36 5,56 0,32	1 0,07 14,3 0,16	15
	0	1 1,31 0,76 0,16	0	0	0	2 0,01 200 0,32	3
	214	273	62	56	15	3	623

lungen (Schwimmen zum Nest, Schwimmen in der Grube, Fegen, Steinschnappen) ganz ausgefallen. Es traten jedoch zwei Verhaltensweisen auf, die die Kontrolltiere entweder überhaupt (Otr) oder zum entsprechenden Zeitpunkt (Fr) nicht zeigten: das Treiben an der Oberfläche in Kopfhochstellung (ca. 45°) unter leichten Schwanzschlägen, das in genau gleicher Weise beim Einschläfern der Fische in einer MS 222-Lösung auftritt und

Fressen. Die Folgen Stehen — Schwimmen (29,5 %) und umgekehrt (32,6 %) herrschen vor; außer dem Treiben an der Oberfläche spielen noch Komforthandlungen eine Rolle. Die einzige Verhaltensweise, die für eine geringe Baustimmung sprechen könnte, das Kopfunterstehen, scheint hier Freßappetenz anzudeuten. Das Treiben an der Oberfläche kann minutenlang anhalten; besser als in den Zahlen für die prozentuale Häufigkeit der Abfolgen kommt seine Bedeutung zum Ausdruck in einem Vergleich der allgemeinen Aktivität: bei den Versuchsfischen zählte ich 6,9 Instinkthandlungen pro Min.⁶), bei den Kontrolltieren 17,5 pro Min.⁷).

β Die Wirkung auf das Verhalten der ♀♀

Die Wirkung der Cyproteronacetatbehandlung auf die Kampfstärke der ♀♀ ähnelt der der ♂♂ (s. Abb. 9), doch tritt die stärkste Hemmwirkung ein oder zwei Tage später auf. Ein gleichzeitiger unerklärlicher — wenn auch

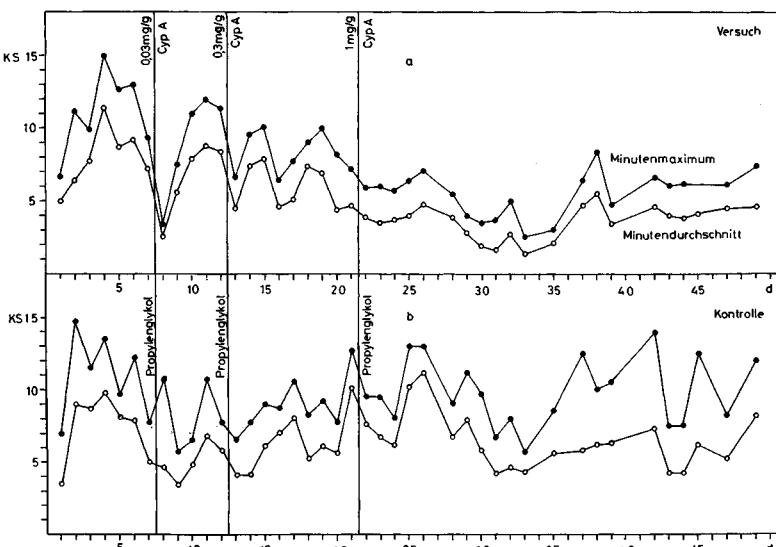


Abb. 9: Die Wirkung von Cyproteronacetat in Propylenglykol auf die Kampfstärke von Sonnenbarsch-♀♀ (n = 4). Die Kontrolltiere (n = 2) erhielten eine ihrem Körpergewicht entsprechende Menge Propylenglykol. Die oberen Kurven (●—●) geben das während eines fünfminütigen Kampfversuches aufgetretene Maximum für eine Minute, die unteren (○—○) den Durchschnittswert an. Abszisse: Zeit in Tagen

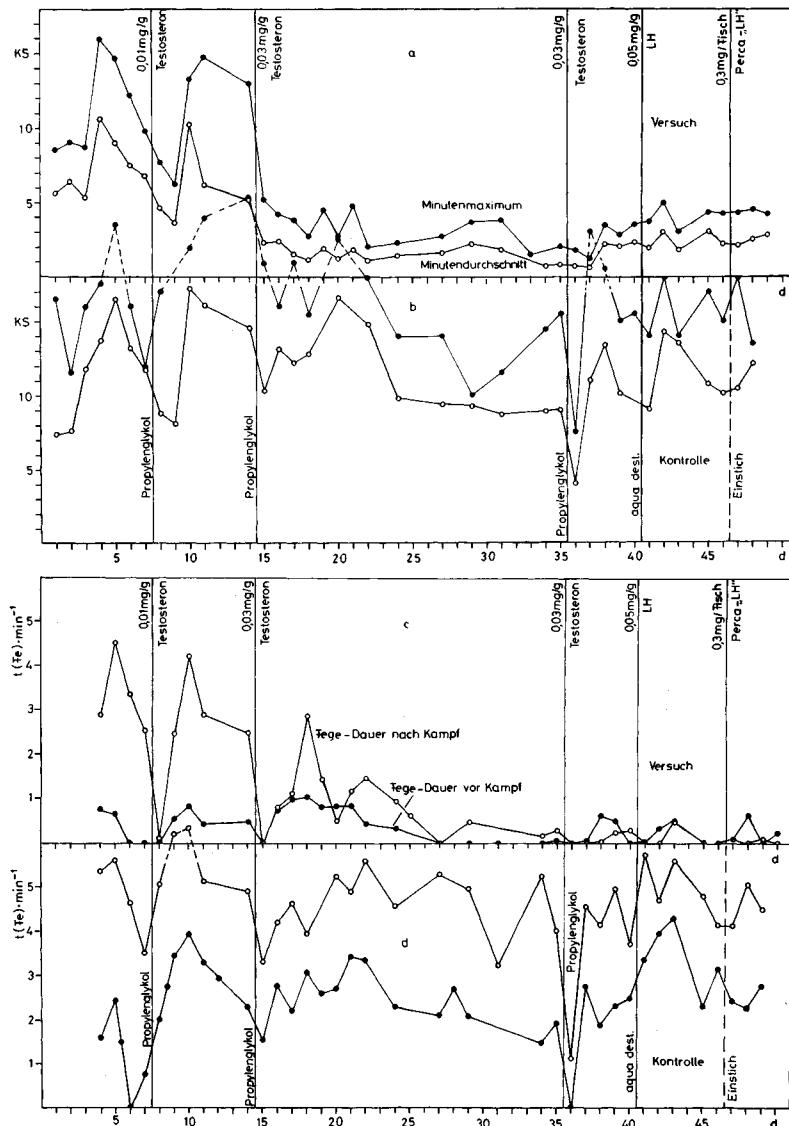
nicht so starker — Abfall der Kampfstärke der Kontroll-♀♀ muß erwähnt werden. Das Treiben an der Oberfläche zeigten die Versuchs-♀♀ ebenfalls; ein allgemeiner Aktivitätsverlust ging damit parallel. Eine sexuell motivierte Handlung — die Laichbewegung — konnte ich mehrfach auch zur Zeit der stärksten Hemmwirkung beobachten.

2. Die Wirkung von Testosteron und Gonadotropin

Sieben von zehn halbwüchsigen Tieren der Standardlänge 5,7 bis 6,1 cm und einem Gewicht von 6,6 bis 8,0 g erhielten drei Testosteron-Injektionen (0,01 mg/g KG und zweimal 0,03 mg/g KG, 0,05 mg/g KG LH und anschließend die ♂♂ 0,3 mg/Fisch Perca-Gonadotropin (BLÜM) bzw. die ♀♀ 0,10 mg/kg KG LH.

a Die Wirkung auf das Verhalten der ♂♂

Abb. 10 zeigt die Wirkung der Hormoninjektionen auf Kampfstärke, Dauer des Fegens pro Minute und Frequenz der Fege-Serien für die ♂♂. Eine Dosis von 0,01 mg/g KG Testosteron hatte keinen Effekt. Eine nicht erwartete Wirkung trat nach der Injektion von 0,03 mg/g KG ein: die Kampfstärke sank drastisch ab; auch nach 20 Tagen stieg sie noch nicht wieder an. Die Kurvenzüge für die Stärke des Bauens laufen nicht ganz parallel: nach dem Abklingen des „Spritzeffektes“ stiegen sie wieder an zu normalen Werten (vierter Tag p. I.), dann erst setzte ein allmäßlicher Abfall ein; Bauen vor dem Kampf trat schließlich nicht mehr auf. Die Tiere hatten zuvor



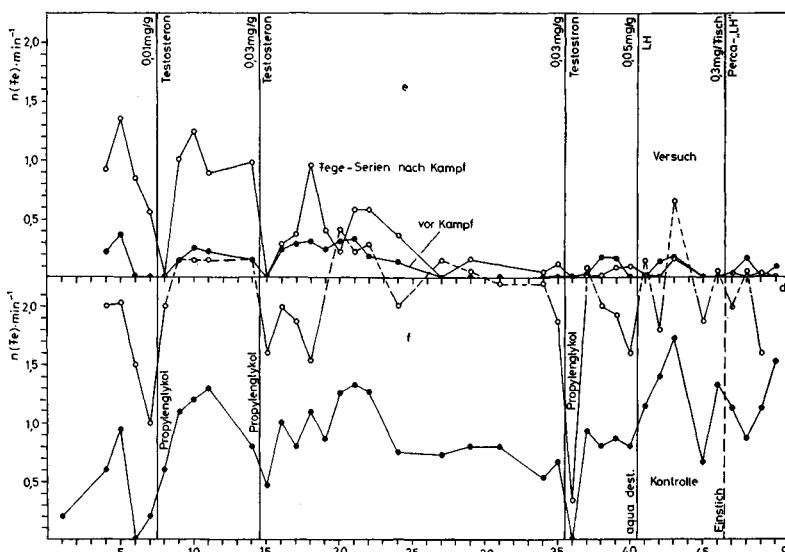


Abb. 10: Die Wirkung von Testosteron in Propyenglykol, Luteinisierungshormon vom Schaf und Perca-Gonadotropin auf das Verhalten von Sonnenbarsch-♂♂ (n = 3). Der jeweils untere Teil der Systeme gibt die Werte für ein Kontroll-♂ an, das die seinem Körpergewicht entsprechenden Volumina des Lösungsmittels erhielt; bei der letzten Injektion wurde nur eine Kanüle eingestochen. Abszisse: Zeit in Tagen; Ordinaten: KS = Kampfstärke; $t(Fe) \cdot \text{min}^{-1}$ = Dauer des Fegens pro Minute Beobachtungszeit; $n(Fe) \cdot \text{min}^{-1}$ = Zahl der Fege-Serien pro Minute Beobachtungszeit. In System a und b geben die oberen Kurven (●—●) das während eines fünfminütigen Kampfversuches aufgetretene Maximum für eine Minute, die unteren (○—○) den Durchschnittswert an. In den Systemen c, d, e und f stellen die ausgefüllten Kreise die aus einer mindestens 15minütigen Beobachtungszeit ermittelten Werte vor einem Kampfversuch dar, die nicht ausgefüllten diejenigen für die Zeit nach dem Kampf, beginnend von der 7. Minute nach Kampfende

anhaltend mit dem Testfisch in der Grube gekreist; Injektion des Testosterons hemmte die Sexualtendenz. Die Vermutung lag nahe, daß das exogene Testosteron die Gonadotropin-Ausschüttung der Hypophyse über einen negativen feedback-Mechanismus hemmte, und daß die Tiere daher kein eigenes Androgen mehr bilden konnten. Der Grund für die Abschwächung der genannten Tendenzen wäre dann Testosteron-Mangel. Daher wurde den Tieren nach 21 Tagen noch einmal die gleiche Menge Testosteron injiziert. Ein schwacher Anstieg von Kampf- und Bautendenz war am dritten Tag p. I. zu verzeichnen; einen Einfluß auf die Sexualtendenz konnte ich nicht feststellen.

Es könnte aber auch Gonadotropin einen direkten Einfluß auf das Verhalten haben. Injiziertes luteinisierendes Hormon vom Schaf wirkte zwar schwach, doch schneller als Testosteron: schon am zweiten Tag p. I. kam ein Anstieg vor allem des Bauens vor dem Kampf, gefolgt von einem Abfall spätestens nach dem dritten Tag.

Das (die) aktive(n) Zentrum (bzw. Zentren) des Säuger-Gonadotropinmoleküls könnte so verschieden sein von dem (denen) des entsprechenden Fisch-Hormonmoleküls, daß es von den rezeptorischen Strukturen des ZNS nicht „verstanden“ wird; mit Fisch-Gonadotropin sollte dann eine größere

⁶⁾ Mittelwert aus 90 Min. Beobachtungszeit.

⁷⁾ Mittelwert aus 65 Min. Beobachtungszeit.

Wirkung zu erzielen sein. Aus Flußbarsch-Hypophysen gewonnenes Gonadotropin (BLÜM) diente zur Prüfung dieser Frage. Das Präparat entspricht in seiner Ausfällbarkeit mit Salzen (isoelektrischer Punkt) der LH-Fraktion von Säger-Hypophysen. Eine schwache Steigerung der durchschnittlichen Kampfstärke und des Bauens vor dem Kampf (ausgehend vom Wert Null) war das Ergebnis.

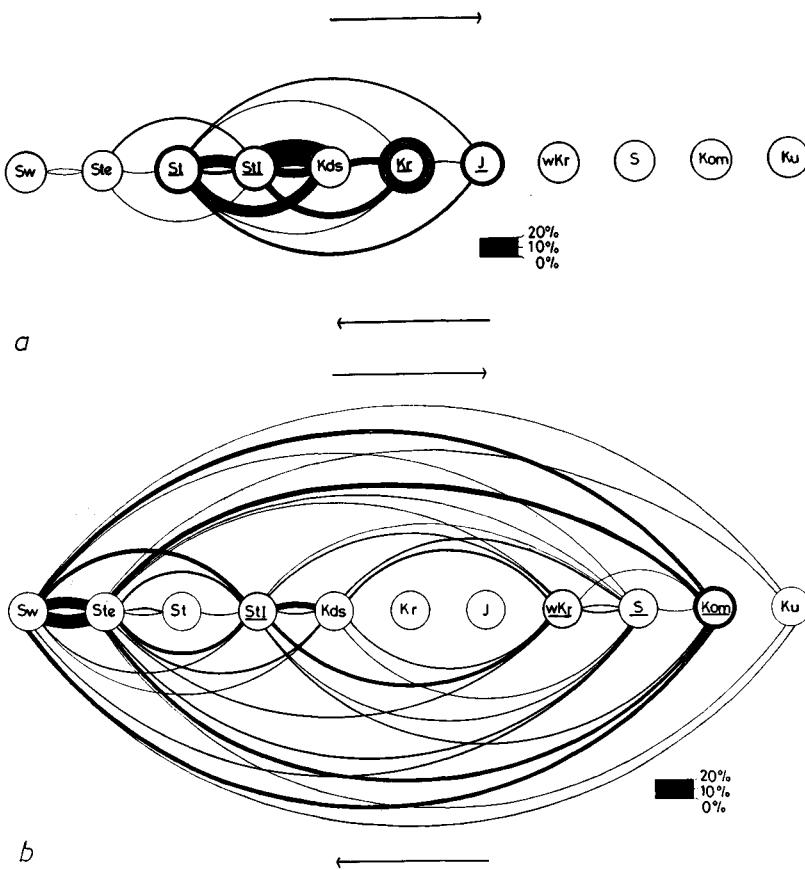


Abb. 11: Schema der Handlungsabfolge im Kampfversuch von Kontroll-♂♂ (a) und (b) hormonbehandelter ♂♂ (Tag 49, s. Abb. 10). Die prozentuale Kombinationshäufigkeit der Einzelbewegungen ist durch unterschiedliche Strichdichte veranschaulicht. Die Stärke der Kreise mit unterstrichenen Abkürzungen entspricht der Häufigkeit unmittelbarer Wiederholung derselben Handlung. Sw = freies Umherschwimmen; Ste = Stehen; St = Stoß; StI = Stoß-Intention; Kds = Kiemendeckspreizen; Kr = Kreisen; J = Jagen; wKr = weites Kreisen; S = Schwanzschlag; Kom = Komforthandlung; Ku = Kopfunterstehen

Abb. 11 b und Tab. 7 geben die Handlungsfolge für die Versuchstiere am Ende der Hormonbehandlung an (Tag 49, s. Abb. 10). Neutrale Handlungen (Schwimmen, Stehen, Komfortbewegungen) herrschen vor, aggressive Handlungen (Stoß, Stoßintention) spielen eine geringere Rolle, das sexuell motivierte Kreisen tritt nicht auf, statt dessen wird der Testfisch unter Schwanzschlägen (Fluchttendenz ist aktiviert) in weiten Kreisen umschwommen. Die Voraussetzung für das Auftreten von Jagen, der intensive Konflikt zwischen Sexual- und aggressiver Tendenz ist nicht gegeben; es wurde kein

Tab. 7: Verhaltensfolge Testosteron-Gonadotropin-behandelter ♂♂ beim Kampfversuch (Tag 49, s. Abb. 10; vgl. Abb. 11 b). St = Stoß; StI = Stoß-Intention; Kds = Kiemen-dekelspreizen; Sw = Schwimmen; Ste = Stehen; wKr = weites Kreisen; Kom = Komfort-handlung; S = Schwanzschlag; Ku = Kopfunterstehen. Von den je vier Zahlen sagt die oberste, wie oft eine Handlung einer anderen vorausging bzw. ihr folgte, die darunter-stehende (Produkt der Randsummen dividiert durch die Gesamtzahl, also 713), wie oft diese Kombination zufällig auftreten würde. Die dritte Zahl, d. i. Wert 1 geteilt durch Wert 2 gibt an, wie relativ häufig eine Folge auftrat, die unterste, welche prozentuale Häufigkeit ihr entspricht

es folgen...										
	St	StI	Kds	Sw	Ste	wKr	Kom	S	Ku	
St	2	2	0	1	5	1	0	2	0	13
	0,2	1,9		2,8	3,2	1,0		0,8		
	1000	105		0,36	1,56	1,00		2,50		
	0,28	2,0		0,14	0,70	0,14		0,28		
StI	5	10	41	8	28	8	2	4	0	106
	1,8	15,5	8,8	22,9	25,9	8,2	14,9	6,8		
	2,78	0,65	4,66	0,35	1,08	0,98	0,13	0,59		
	0,70	1,40	5,75	1,12	3,93	1,12	0,28	0,56		
Kds	1	8	2	4	12	17	2	12	0	58
	1,0	85	48	125	139	45	81	37		
	1,00	0,94	0,42	0,32	0,86	3,78	0,25	3,25		
	0,14	1,12	0,28	0,56	1,68	2,39	0,28	1,68		
Sw	1	29	1	0	85	2	26	5	4	153
	2,6	22,3	12,7		37,4	11,8	21,5	9,9	1,7	
	0,38	1,30	0,08		227	0,17	1,21	0,55	2,35	
	0,14	4,07	0,14		11,91	0,28	3,65	0,70	0,56	
gehen voraus	3	17	1	106	0	5	35	5	3	175
	2,9	25,5	14,5	37,8		13,5	24,5	11,3	2,0	
	1,07	0,67	0,07	2,80		0,37	1,43	0,44	1,50	
	0,41	2,39	0,14	14,87		0,78	4,91	0,78	0,41	
es	0	19	9	0	3	12	3	9	0	55
		8,0	4,6		12,2	4,2	7,7	3,5		
		2,38	1,95		0,25	286	0,39	2,57		
		2,66	1,26		0,41	1,68	0,41	1,26		
wKr	0	10	1	25	27	0	31	3		97
		14,2	8,0	20,9	23,7		13,6	6,3		
		0,70	0,12	1,20	1,14		2,28	0,48		
		1,40	0,14	3,51	3,78		4,35	0,41		
S	0	9	4	7	11	10	0	8	0	49
		7,1	4,1	10,6	11,9		3,8		3,2	
		1,27	0,98	0,66	0,92		2,63		2,50	
		1,26	0,56	0,98	1,54		1,40		1,12	
Ku	0	0	0	3	3	0	1	0	0	7
				1,5	1,7		1,0			
				200	176		100			
				0,41	0,41		0,14			
	12	104	59	154	174	55	100	46	8	713

einziges Mal beobachtet. Die allgemeine Aktivität kämpfender Versuchs-♂♂ betrug 23,8 Instinkthandlungen/Min., der Kontrolltiere 33,9/Min. Auch die Baustimmung ist (ebenfalls am dritten Tag nach der *Perca*-Gonadotropin-Injektion) schon wieder sehr niedrig: Fegen tritt überhaupt nicht mehr auf (s. Abb. 12 b und Tab. 8), das noch recht häufige Kopfunterstehen und das einige Male (s. Tab. 8) beobachtete Schwimmen in der Grube zeigen jedoch, daß die Bautendenz noch nicht erloschen ist. Die allgemeine Aktivität isolierter Versuchs-♂♂ betrug 10,3 Instinkthandlungen/Min., der Kontroll-♂♂ 17,5/Min.

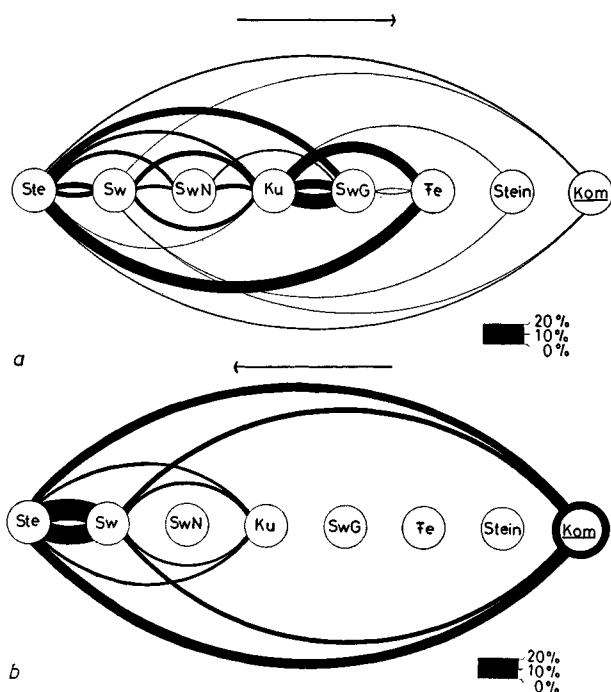


Abb. 12: Schema der Handlungsabfolge isolierter Kontroll-♂♂ (a) und (b) hormonbehandelter ♂♂ (Tag 49, s. Abb. 10). Die prozentuale Kombinationshäufigkeit der Einzelbewegungen ist durch unterschiedliche Strichdicke veranschaulicht. Die Stärke der Kreise mit unterstrichener Abkürzung entspricht der Häufigkeit unmittelbarer Wiederholung derselben Handlung. Ste = Stehen; Sw = Schwimmen; SwN = Schwimmen zum Nest; Ku = Kopfunterstehen; SwG = Schwimmen in der Grube; Fe = Fegen; Stein = Steinschnappen; Kom = Komforthandlung

β Die Wirkung auf das Verhalten der ♀♀

Abb. 13 zeigt die Kampfstärke der ♀♀. Die Feststellung einer eindeutigen Beziehung zwischen den Hormoninjektionen und der Kampfstärke erscheint kaum möglich; deutlicher ist eine Motivationsänderung aus dem Vergleich der Sequenzdiagramme von Kontroll- und Versuchstieren abzulesen

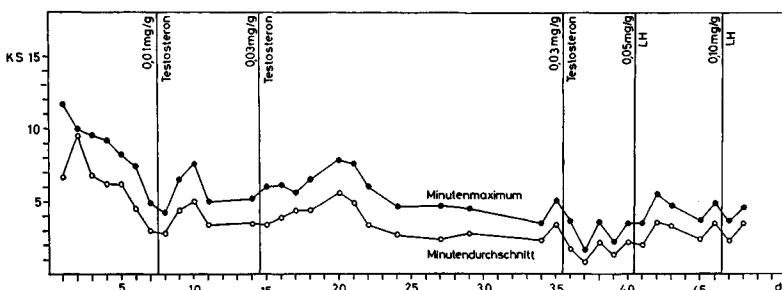


Abb. 13: Die Wirkung von Testosteron in Propylenglykol und Luteinisierungshormon (vom Schaf) auf die Kampfstärke der ♀♀ (n = 4). Die obere Kurve (●—●) gibt das während eines fünfminütigen Kampfversuches aufgetretene Maximum für eine Minute, die untere (○—○) den Durchschnittswert an. Abszisse: Zeit in Tagen

Tab. 8: Verhaltensfolge isolierter, Testosteron-Gonadotropin-behandelter ♂♂ (vgl. Abb. 12 b). Ste = Stehen; Sw = freies Umherschwimmen; Ku = Kopfunterstehen; Stein = Steinschnappen; Kom = Komforthandlung; SwG = Schwimmen in der Grube; Fu = Futter schnappen. Von den je vier Zahlen sagt die oberste, wie oft eine Handlung einer anderen vorausging bzw. ihr folgte, die darunterstehende (Produkt der Randsummen dividiert durch die Gesamtzahl, also 924), wie oft diese Kombination zufällig auftreten würde. Die dritte Zahl, d. i. Wert 1 geteilt durch Wert 2 gibt an, wie relativ häufig eine Folge auftrat, die unterste, welche prozentuale Häufigkeit ihr entspricht

	Ste	Sw	Ku	Stein	Kom	SwG	Fu	
Ste	0 31,9 6,77 234	216 21,1 118 2,71	25 21,1 118 2,71	0 82,4 1,03 9,19	85 2,51 0,80 0,22	2 3,58 0,84 0,32	3 3,58 0,84 0,32	331
Sw	193 100,4 1,92 20,9	0 18,13 1,71 3,35	31 18,13 1,71 3,35	0 54 0,93 5,84	54 58,2 0,93 0,22	2 2,15 0,93 0,22	4 3,07 1,31 0,43	284
Ku	27 21,6 1,25 2,92	26 5,87 4,43 2,81	0 0 0,13 0,22	2 3 15,17 0,2 0,32	3 0 15,17 0,2 0,32	0 0 0 0,32	3 0,66 4,54 0,32	61
Stein	0	0	0	0	1 0,25 4,0 0,11	0	0	1
Kom	101 814 1,24 1093	42 22,1 1,90 4,54	3 14,7 0,2 0,32	0 81 57,2 1,41 8,76	81 57,2 1,41 8,76	3 1,74 1,72 0,32	0	230
SwG	4 247 162 0,43	2 0,67 299 0,22	0 0 0 0	0 1 1,74 0,57 0,11	1 1,74 0,57 0,11	0 0 0 0	0	7
Fu	2 354 0,57 0,22	3 0,96 0,33 0,32	0 0 0 0	0 5 2,49 0,2 0,54	5 2,49 0,2 0,54	0 0 0 0	0	10
	327	89	59	2	230	7	10	924

(Abb. 14; Tab. 9, Tab. 5). Die Stärke der Bahnen, die in Abb. 14 b zu den neutralen Handlungen Schwimmen und Komfortbewegungen führen, hat deutlich zugenommen. Aggressive Handlungen (Stoß, Stoßintention) traten seltener auf, sexuell motivierte (Laichbewegung) wurden nur vereinzelt beobachtet (s. Tab 9). Die Zahl des teilweise sexuell motivierten Kreisens (wKr) um den Testfisch nahm um 2/3 ab, nicht dagegen die Häufigkeit der Schwanzschläge. Die allgemeine Aktivität war vermindert: bei unbehandelten ♀♀ zählte ich während des Kampfes 37,9 Instinkthandlungen/Min., bei behandelten nur 29,8/Min.

D. Diskussion

Die antiandrogene (und allerdings auch gestagene) Wirksamkeit von Cyproteronacetat ist in der Literatur vielfältig belegt. Nach NEUMANN, ELLGER und v. BERSWORDT-WALLRABE (1967) sollten nur solche Substanzen als Antiandrogene bezeichnet werden, die wie das Cyproteronacetat „über eine Blockade der Androgen-Rezeptoren wirken“, nicht dagegen solche, „die über

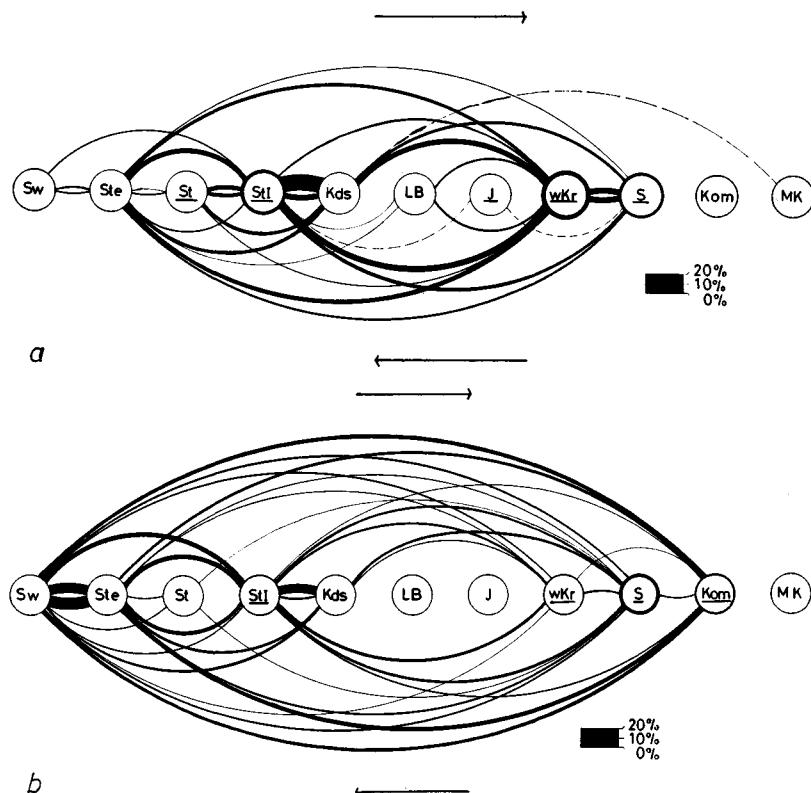


Abb. 14: Schema der Handlungsabfolge kämpfender Kontroll-♀♀ (a) und (b) Testosteron-Gonadotropin-behandelter ♀♀ (Tag 49, s. Abb. 13). Die prozentuale Kombinationshäufigkeit der Einzelbewegungen ist durch unterschiedliche Strichdicken veranschaulicht. Die Stärke der Kreise mit unterstrichener Abkürzung entspricht der Häufigkeit unmittelbarer Wiederholung derselben Handlung. Sw = Schwimmen; Ste = Stehen; St = Stoß und Schnapper; StI = Stoß-Intention; Kds = Kiemendeckelspreizen; LB = Laichbewegung; J = Jagen; wKr = weites Kreisen; S = Schwanzschlag; Kom = Komforthandlung; Mk = Maulkampf

eine hypophysäre Hemmwirkung ... die Testosteronproduktion drosseln“, wie dies bei Säugetieren für Östrogene und Gestagene gilt.

Mit Cyproteronacetat konnte die Differenzierung männlicher Foeten (Kaninchen, Ratte, Maus) in weiblicher Richtung erzielt werden (HAMADA, NEUMANN und JUNKMANN 1963, NEUMANN und HAMADA 1963, NEUMANN und EGER 1965, 1966, 1967, EGER und NEUMANN 1966, JOST 1966, NEUMANN, EGER und v. BERSWORLDT-WALLRABE 1966, EGER 1967). Bei männlichen Küken hemmte Cyproteronacetat die Kammentwicklung (WOLLMAN und HAMILTON 1968). Auch für erwachsene Tiere ist eine Vielfalt von Wirkungen beschrieben worden, die sich alle auf eine (vermutlich kompetitive) Hemmung körpereigenen Testosterons und anderer Androgene der Gonade und der Nebenniereinde (WOLLMANN und HAMILTON 1967 b) zurückführen lassen (s. einen Teil der vorgenannten Arbeiten; außerdem JUNKMANN und NEUMANN 1964, NEUMANN, RICHTER und GÜNZEL 1965, v. BERSWORLDT-WALLRABE und NEUMANN 1967, BLOCH und DAVIDSON 1967, WOLLMAN und HAMILTON 1967 a). Die Libido männlicher Ratten, gemessen an der Zahl voll-

Tab. 9: Verhaltensfolge Testosteron-Gonadotropin-behandelter ♀♀ beim Kampf (Tag 49, s. Abb. 13; vgl. Abb. 14 b). St = Stoß; StI = Stoß-Intention; Kds = Kiemendeckelspreizen; Sw = Schwimmen; Ste = Stehen; wKr = weites Kreisen; Kom = Komforthandlung; S = Schwanzschlag; LB = Laichbewegung. Von den je vier Zahlen sagt die oberste, wie oft eine Handlung einer anderen vorausging bzw. ihr folgte, die darunterstehende (Produkt der Randsummen dividiert durch die Gesamtzahl, also 895), wie oft diese Kombination zufällig auftreten würde. Die dritte Zahl, d. i. Wert 1 geteilt durch Wert 2 gibt an, wie relativ häufig eine Folge auftrat, die unterste, welche prozentuale Häufigkeit ihr entspricht

es folgen...										
	St	StI	Kds	Sw	Ste	wKr	Kom	S	LB	
St	2	2	1	4	5	3	0	5	0	22
	0,5	4,0	2,0	4,6	4,9	1,3		2,5		
	4,00	5,00	0,50	0,87	1,02	2,31		2,00		
	0,22	0,22	0,11	0,45	0,56	0,34		0,56		
StI	2	7	73	11	33	14	6	14	0	160
	3,9	28,9	14,5	33,3	35,8	9,7	15,0	17,9		
	0,56	0,24	5,03	0,33	0,92	1,44	0,40	0,78		
	0,22	0,78	8,15	(23)	3,68	1,56	0,67	1,56		
Kds	2	11	3	11	27	9	1	17	0	81
	2,0	14,7	7,3	16,8	18,1	4,9	7,6	9,0		
	1,00	0,75	0,41	0,65	1,49	1,84	1,32	1,89		
	0,22	1,23	0,34	1,23	3,01	1,01	0,11	1,9		
Sw	3	41	1	0	92	10	25	14	2	188
	4,6	34,0	17,0		42,0	11,3	17,7	21,0	1,3	
	0,65	1,21	0,06		2,19	0,89	1,41	0,67	0,15	
	0,34	4,58	0,11		10,27	1,13	2,79	2,79	0,22	
Ste	3	38	0	116	0	6	28	7	0	199
	4,9	36,0		41,4		12,0	18,7	22,2		
	0,61	1,06		28,0		0,50	1,50	0,32		
	0,34	4,24		129,5		0,67	3,13	0,78		
wKr	2	26	2	4	2	7	6	6	0	55
	1,4	10,0	5,0	11,4	12,3	3,3	5,2	6,1		
	1,43	2,60	0,40	0,35	0,16	2,12	1,15	0,98		
	0,22	2,9	0,22	0,45	0,22	0,78	0,67	0,67		
Kom	3	13	0	22	26	1	15	4	0	84
	2,1	15,2		17,4	18,8	5,1	7,9	9,4		
	1,43	0,86		12,6	13,8	0,20	1,90	0,43		
	0,34	1,45		2,46	2,9	0,11	1,67	0,45		
S	5	22	1	17	15	3	3	31	4	101
	2,5	183	9,1	21,0	22,6	6,1	9,5	11,3	0,7	
	2,00	1,20	0,11	0,81	0,66	0,49	0,32	2,74	5,72	
	0,56	2,46	0,11	1,9	1,67	0,34	0,34	3,46	0,45	
LB	0	2	0	0	0	1	0	2	0	5
		0,9				0,3		0,2		
		2,22				3,33		10,00		
		0,22				0,11		0,22		
	22	162	81	186	200	54	84	100	6	895

ständiger Deckakte innerhalb zweier kurzer Zeitintervalle, während derer brünstige weibliche Tiere geboten wurden, ließ sich nach 14 Tagen um 70 % verringern; eine Aktivitätsverminderung ging damit parallel (STEINBECK, ELEGER und NEUMANN 1967, unveröffentlicht).

Die Wirkung einer Testosteronbehandlung (0,03 mg/Tag und Tier) kann im Samenblasentest bei Mäusen schon durch eine zehnfach höhere Cyproteron-acetat-Dosis um ca. 75 % erniedrigt werden (NEUMANN *et al.* 1967: 83). In der vorliegenden Untersuchung war selbst eine Dosis von 1 mg CypA/g KG

nicht in der Lage, die Sexualtendenz zu unterdrücken. Dies ist um so erstaunlicher, als die vielfältigen physiologischen Folgen des bei dieser Dosis anzunehmenden \pm vollständigen Androgen-Mangels⁸⁾ und mögliche toxische Nebenwirkungen die allgemeine Aktivität der Fische, gemessen an der Zahl der Instinkthandlungen/Min., um 2/3 dämpften und das tranceartige Treiben an der Oberfläche hervorriefen. Eine mögliche Erklärung wäre, daß — wie für Säuger nachgewiesen — Cyproteronacetat aufgrund seiner gestagenen Eigenschaften zentral hemmend wirkte; der Abfall in den Kurven für Aggressivität und Nestbau (s. Abb. 7) könnte dann durch Gonadotropin-Mangel und/oder dadurch verursachtem Androgen-Mangel bedingt sein. Die Sexualtendenz der behandelten Fische bestand weiterhin; diese Beobachtung ist unvereinbar mit einer solchen Interpretation (wenn man nicht annehmen will, daß weder Gonadotropin noch Androgen Sexualverhalten motivieren).

Gegen eine zentral hemmende Wirkung des Gestagens Cyproteronacetat bei Fischen sprechen auch die Befunde BLÜMS (1966): er konnte an mit Progesteron injizierten *Pterophyllum scalare* und *Sympodus aequifasciata* (Cichlidae) keinerlei Verhaltensänderungen erkennen. SUNDARARAJ und GOSWAMI (1968) erhielten am Kiemensackwels *Heteropneustes fossilis* (im Gegensatz zu Östrogen und Testosteron) nach Progesteron-Applikation keine Veränderungen an den basophilen Hypophysenzellen und lediglich eine schwache Ovarien-Regression. Progesteron kommt in den Gonaden von Knochenfischen vor (LUPO und CHIEFFI 1964). Ob es bei ihnen außer seiner Rolle als Zwischenprodukt der Steroidbiosynthese Bedeutung hat, ist noch ungeklärt.

Das Weiterbestehen der Sexualtendenz läßt sich wohl nur deuten, indem man dem Gonadotropin⁹⁾ eine direkte Verhaltenswirksamkeit für diese Tendenz zuschreibt, da anzunehmen ist, daß die „bremsende“ Wirkung des körpereigenen Androgens auf die Hypophyse durch das Antiandrogen aufgehoben wurde, und daß eine verstärkte Gonadotropin-Abgabe erfolgte.

Für diese Interpretation ist die Existenz eines negativen feedback-Mechanismus zwischen Gonade und Hypophyse (Endproduktthemmung) wie bei Säugern erforderlich. GOGAN (1968) wies einen solchen Rückkopplungsmechanismus bei der Ente nach, BASU (1968) bei *Rana hexadactyla*. Die Ergebnisse BARTMANNS an Cichliden-♀♀ (*Tilapia mossambica*) und diejenigen von SUNDARARAJ und GOSWAMI (1968) an *Heteropneustes fossilis* lassen vermuten, daß ein solcher Mechanismus auch bei Fischen weit verbreitet ist. Auch beim Sonnenbarsch ist seine Existenz sehr wahrscheinlich: die histologische Untersuchung der Gonaden von mit Testosteron/Gonadotropin behandelten Tieren (zeitliche Aufeinanderfolge und Dosen der Injektionen s. Abb. 10 und Abb. 13) ergab deutliche Degenerationserscheinungen in beiden Geschlechtern. Diese führt ich auf die zentrale Hemmwirkung des Testosterons zurück; die kürzer währende Behandlung mit Gonadotropin hatte die Gonadenregression nicht rückgängig machen können.

Testosteron (0,03 mg/g KG) hemmte im Gegensatz zu Cyproteronacetat die Sexualtendenz; dies ist eine weitere Stütze für die obige Interpretation der Bedeutung des Gonadotropins für die Steuerung von Sexualverhalten. Es muß zunächst offen bleiben, ob nicht auch Androgen in physiologischen Dosen als Synergist eine begrenzte motivierende Wirkung hat.

⁸⁾ BEACH (1961, S. 251) gibt allein zwölf Wirkungen an und betont, daß seine Auffassung noch unvollständig sei.

⁹⁾ Hinweise für die Existenz nur eines gonadotropen Hormons bei Fischen geben BURZAWA-GERARD und FONTAINE (1965) sowie YAMAZAKI und DONALDSON (1968).

Eine gleichartige Bedeutung des Gonadotropins für Sexualverhalten kann nach einem Bericht TAVOLGAS (1955) für *Bathygobius soporator*-♂♂ angenommen werden: die Kastration bedingte keine Verminderung sexueller Verhaltensweisen, Hypophysektomie eliminierte sie sofort. Ähnliches berichtet LILEY (1968) von *Poecilia reticulata*-♀♀. Weitere Hinweise für eine geringe oder fehlende Wirkung einer Kastration auf Balzverhalten geben NOBLE und KUMPF (1936) für *Betta splendens* und *Hemicromis bimaculatus* sowie ARONSON (1959) für *Aequidens latifrons*. ARONSON (1959) und CHIZINSKY (1968) beschreiben für *Xiphophorus maculatus*, daß Kastration sexuelles Verhalten reduziert, aber nicht eliminiert. CHIZINSKY glaubt, daß das Vorderhirn kompensierend wirke; auf die endokrinologischen Folgen einer Kastration geht er nicht ein. Bei Stichlings-♂♂ ist für eine volle Ausbildung sexuellen Verhaltens unter dem Einfluß von Androgen ein verhältnismäßig hoher Gonadotropinspiegel notwendig; Gonadotropin allein ist jedoch nicht in der Lage, den Effekt einer Kastration aufzuheben (HOAR 1962 a, b; WAI und HOAR 1963; BAGGERMAN 1968). Eine noch größere oder alleinige Bedeutung hat nach JONES und KING (1952) Androgen für das Sexualverhalten von *Salmo salar*; ein kastriertes Tier zeigte „kein Interesse“ mehr an ♀♀. Für ein abschließendes Urteil sind jedoch nach BAGGERMAN (1968) die Angaben in der Literatur aus ethologischer Sicht meist unzureichend.

Ein Vergleich der Abb. 7 mit Abb. 10 zeigt, daß bei den mit Cyproteronacetat behandelten Sonnenbarsch-♂♂ eine deutlich höhere Aggressivität auch zur Zeit der stärksten Hemmwirkung aufrecht erhalten wurde als bei den mit Testosteron (0,03 mg/g KG) injizierten. Diese Diskrepanz ist nur durch die Annahme einer direkt aggressionssteigernden Wirkung des Gonadotropins erklärliech, da ja nach den obigen Ausführungen bei den erstenen eine vermehrte Gonadotropin-Ausschüttung anzunehmen ist, bei den letzteren jedoch eine Hemmung, die schließlich zum Absinken auch des Androgen-Spiegels geführt haben muß. Die nochmalige Injektion von 0,03 mg/g KG Testosteron zeigte, daß auch Androgen einen motivierenden Einfluß auf aggressives Verhalten besitzt, wenn auch der Ausgangswert nicht wieder erreicht wurde. Dies erscheint verständlich, da die Ausschüttung des Synergisten (Gonadotropin) nochmals blockiert wurde.

Der Effekt wäre vermutlich ein wenig stärker ausgefallen, wenn Testosteron in wässriger Suspension statt echt gelöst in Propylenglykol gegeben worden wäre. Die Bedeutung der Darbietungsform des Testosterons wird durch einen weiteren Versuch demonstriert, über den noch gesondert berichtet werden soll: Die Injektion von 0,03 mg/g KG Testosteron in wässriger Suspension und eine um zwei Tage verzögerte Gabe von 0,20 und 0,25 IE/g KG Prolactin (NIH) lösten bei einem von drei brutunerfahrenen Sonnenbarschen am dritten Tag nach der Prolactin-Injektion Fächeln aus. Es fächerlte keines der vier ebenfalls brutunerfahrenen Tiere, die Testosteron in Propylenglykol gelöst erhalten hatten, sonst aber völlig gleich behandelt worden waren.

LH und *Perca*-Gonadotropin konnten die Aggressivität kaum mehr steigern (s. Abb. 10). Dies kann an der Dosis gelegen haben oder auch daran, daß das System nach den drei Testosteron-Injektionen „übersteuert“ und kaum noch reaktionsfähig war. SMITH (1969) teilt mit, daß Androgen bei männlichen *Lepomis gibbosus* und *L. megalotis* keinen nennenswerten Einfluß auf die Aggressivität habe, da kastrierte Tiere kaum weniger Kiemendeckelspreizen, Schwanzschläge und Stoßen nach einem Beckennachbarn hinter einer transparenten Kunststofftrennscheibe („fluttering“) zeigten als intakte oder scheinoperierte Tiere. Die Bedeutung des „fluttering“ ist nur schwer einzuschätzen. Aber auch Kiemendeckelspreizen und Schwanzschlagen sind nicht, wie SMITH meint, „good indicators of aggression“; beide Verhaltensweisen entspringen einem Konflikt. Die Versuchsergebnisse SMITHS lassen sich deuten

als eine Verschiebung der Lage des Konfliktes zwischen den drei Tendenzen Angriff, Flucht und Sex bei ungefähr gleichbleibender Intensität des Konfliktes; es ist damit nicht gezeigt, daß Androgen keine aggressionssteigernde Wirkung besitzt. Auch der Interpretation der Kastrationsexperimente HALES (1956) an *L. cyanellus* muß widersprochen werden. Aggressives Verhalten soll bei dieser Art ebenfalls nicht von Androgen beeinflußt werden, obwohl aus den Angaben hervorgeht, daß „driving“ (entspricht wohl dem in dieser Arbeit als Stoßintention bezeichneten Verhalten) nach der Kastration um 35 % weniger häufig auftrat als vorher. Weiterhin ist die Zahl der Kämpfe pro Stunde und Fisch vor und nach der Kastration als Maß der Aggression aufgeführt, ohne daß angegeben wird, was unter „Kampf“ verstanden werden soll (bei Sonnenbarschen gibt es Angriffs-, Verteidigungs- und Kommentkämpfe sowie Mischformen). Der Vergleich der sozialen Rangfolge einer Gruppe von vier Fischen vor mit derjenigen nach der Kastration (alle vier Fische wurden kastriert) scheint mir in keiner Beziehung zu der Frage nach dem Einfluß der Gonade auf die Aggression zu stehen. Die folgenden Autoren bestätigen für andere Arten die aggressionssteigernde Wirkung von Androgen: TAVOLGA (1955) für *Bathygobius soporator*-♂♂, CHIZINSKY (1968) für *Xiphophorus maculatus*-♂♂ und MACHEMER (Diss. 1968) für *Macro-podus opercularis*-♂♂. Bei Stichlings-♂♂ zeigte sich wiederum eine Verhaltenswirksamkeit des Gonadotropins: es fördert die Aggressivität synergistisch mit Androgen. Vor Eintritt in die Fortpflanzungsphase spielt Gonadotropin, danach Androgen die Hauptrolle (HOAR 1962 a, b; WAI und HOAR 1963; BAGGERMAN 1966, 1968). BLÜM und FIEDLER (1965) und BLÜM (1966) berichten, daß Injektion der Gonadotropine FSH und besonders LH (vom Schaf) eine Steigerung der aggressiven Tendenz bei halbwüchsigen *Syphynodon aequifasciata* bewirkt, doch läßt sich nicht entscheiden, ob dies eine Primär- oder Sekundärwirkung ist.

Die in Abb. 9 dargestellte Verminderung der Kampfstärke von Sonnenbarsch-♀♀ nach der Injektion von 1 mg/g KG CypA ist möglicherweise auf die schon erwähnten physiologischen Wirkungen ± vollständigen Androgen-Mangels bzw. auf toxische Nebenwirkungen zurückzuführen. Auch der in Abb. 13 dargestellte Versuch gibt keine schlüssige Auskunft über die Rolle des Androgens bei ♀♀; immerhin zeigt er übereinstimmend mit dem histologischen Befund am Ovar die zentrale Hemmwirkung von Testosteron auf die Hypophyse. Ein Vergleich der Abb. 14 a mit 14 b und der Tab. 5 mit Tab. 9 unterstreichen dies.

SMITH (1969) berichtet, daß Kastration von *Lepomis gibbosus*- und *L. megalotis*-♂♂ den Nestbau unterband, Methyltestosterongaben ihn jedoch wiederherstellten. In Übereinstimmung hiermit stehen die Ergebnisse des Cyproteronacetat- (Abb. 7) und des Testosteron/Gonadotropin-Versuchs (Abb. 10). Der S. 370 erwähnte unterschiedliche Zeitverlauf der Hemmung von Sexualtendenz und Aggressivität einerseits und des Bauens andererseits nach Injektion von 0,03 mg/g KG Testosteron zeigt deutlich, daß Bauen in stärkerem Maße androgenabhängig ist als die beiden anderen Tendenzen. Da wegen Gonadotropin-Mangels (durch Endproduktthemmung) der laufend stattfindende Abbau von endogenem und exogenem Androgen nicht mehr vom Hoden-Interstitialtum ausgeglichen werden konnte, verminderte sich aber schließlich auch die Bautendenz; erneute Testosteron-Injektion ließ sie wieder ansteigen.

Zwei Gründe müssen dafür verantwortlich gemacht werden, daß der Effekt nicht stärker ausfiel: 1. Bei Sonnenbarsch-♂♂ ist ein Antagonismus zwischen Gonadotropin und Prolactin anzunehmen, da die histologische Untersuchung der Hoden Prolactin-behandelter

Tiere regressive Veränderungen zeigte und Prolactingaben das Nestbauverhalten hemmten. Der „antigonadale Effekt“ des Prolactins wurde erstmals beschrieben für Vögel von RIDDLE und BATES (1933) und BATES, LAHR und RIDDLE (1935); er ließ sich auch bei den Cichliden *Sympodus* und *Pterophyllum* nachweisen (BLÜM 1966). Die erneute Injektion von 0,03 mg Testosteron/g KG mußte bei den Tieren der Abb. 10 zu einer nochmaligen Blockade der Gonadotropin-Ausschüttung führen, wodurch eine vermehrte Prolactin-Abgabe aus der Hypophyse erfolgen konnte. Hierdurch wurde das Brutpflegesystem stimuliert (FIEDLER 1962; BLÜM und FIEDLER 1964, 1965; BLÜM 1966 und BARTMANN Diss. 1968) und gleichzeitig das Bausystem unterdrückt. Tatsächlich zeigten Testosteron-behandelte Sonnenbarsch-♂♂ vereinzelt eine Bewegungskoordination, die dem Fächeln brutpflegender Tiere gleicht. (Dies ist jedoch nicht als Stütze für die Hypothese von SMITH und HOAR [1967] über die hormonale Steuerung des Brutpflegeverhaltens vom Stichling anzusehen; hierzu s. E. MOLENDA, 1969, Staatsexamensarbeit in Biologie d. nat. Fak. d. J.-W.-Goethe-Universität, Frankfurt/M.) 2. Die Gabe von Methyltestosteron in wäßriger Suspension (statt gelöst in Propylenglykol) würde eine stärkere Zunahme der Bauhandlungen ausgelöst haben, wie das Verhalten der mit Prolactin/Testosteron-behandelten Tiere bei noch unwirksamen Prolactindosen zeigte. Als Grund hierfür ist anzunehmen, daß nach Injektion von feinkristallinem Methyltestosteron in wäßriger Suspension die Aufnahme in das Blut langsamer (Depot-Effekt) erfolgte (daher keine so ausgeprägte Hemmung der Gonadotropin-Ausschüttung) als bei den mit echt in Propylenglykol gelöstem Methyltestosteron behandelten Tieren. (Propylenglykol ist unbegrenzt mit Wasser mischbar, daher ist ein Depot-Effekt wie bei der Verwendung von Mineiralöl ausgeschlossen.)

Die Steigerung der Bautendenz nach Injektion von LH und *Perca*-Gonadotropin (s. Abb. 10) läßt aber auch einen direkten Einfluß von Gonadotropin auf Nestbauverhalten vermuten, da mit einer sekundären Wirkung über die Gonade innerhalb von zwei bis drei Tagen nicht zu rechnen ist (MACHEMER, Diss. 1968). Die Kastrationsversuche SMITHS (1969) sowie die oben dargestellten Beobachtungen legen jedoch nahe, dem Androgen für die Motivierung von Nestbauverhalten die Hauptrolle zuzuschreiben.

An anderen Fischen ist die hormonale Steuerung des Nestbauverhaltens bisher nur wenig untersucht worden. FORSELIUS (1957) berichtet, daß Testosteron-Verabreichung den Nestbau des Anabantiden *Colisa lalia* hemmt; dies scheint ein Dosiseffekt (durch Endproduktemmung) zu sein (MACHEMER, Diss. 1968). MACHEMER und FIEDLER (1965) und MACHEMER (Diss. 1968) beschreiben für den Schaumnestbau eines anderen Anabantiden, des Paradiesfisches *Macropodus opercularis*, die Steuerung durch ein synergistisches Zusammenwirken von Prolactin und Testosteron. Prolactin regt die Bildung von körpereigenem Schleim an, der das Baumaterial darstellt, Testosteron stimuliert die Bautendenz. Beim Stichling zeigte sich auch bei der Bautendenz eine Verhaltenswirksamkeit des Gonadotropins: das Nestbauverhalten der ♂♂ und auch der normalerweise nicht bauenden ♀♀ kommt erst durch die synergistische Wirkung von Androgen und Gonadotropin zur vollen Ausbildung.

Zusammenfassung

Zur Lösung der Frage, welche Rolle Sexualhormone bei der Steuerung des Fortpflanzungszyklus des nordamerikanischen Sonnenbarsches *Lepomis gibbosus* (L.) spielen, war zunächst eine ethologische Analyse des Normalverhaltens notwendig.

1. Das Leben von Sonnenbarschen verläuft in zyklisch aufeinanderfolgenden Phasen, von denen jede durch ein anderes Verhaltensprogramm gekennzeichnet ist. Bei den ♂♂ sind drei Phasen zu unterscheiden: 1. eine neutrale Phase, charakterisiert dadurch, daß außer elementaren Schwimm- und Stabilisierungsbewegungen, Ruhe- und Schlafverhalten, Beutefanghandlungen und Fressen, Putz- und Komfortbewegungen sowie aggressivem Verhalten keine weiteren Verhaltensweisen auftreten. 2. Ihr schließt sich an die Bau-Balz-Laichphase. Sie wird dadurch eingeleitet, daß die ♂♂ ein Territorium gegen

Artgenossen verteidigen und mit dem Schwanz eine Nestgrube ausschlagen (Fegen). Bei der Balz der Sonnenbarsch- $\sigma\sigma$ treten rein aggressiv und rein sexuell motivierte Verhaltensweisen auf, daneben auch solche, die einen Konflikt dieser Tendenzen anzeigen (Kiemendeckelspreizen, Jagen). Während der Balz ist das Bausystem unterdrückt; danach ist es für längere Zeit deutlich aktiviert. Abgelaicht wird nach lange anhaltendem Kreisen mit dem φ in der Grube. 3. Die Fädelphase beginnt nach dem Ablaichen; das φ verläßt die Grube. Bau- und Sexualtendenz sind durch das Brutpflegesystem unterdrückt, nicht dagegen die aggressive Tendenz.

Das Verhalten der $\varphi\varphi$ gliedert sich in 1. eine neutrale Phase (wie für die $\sigma\sigma$ beschrieben) und 2. eine Sexualphase, in der vor allem Fluchttendenz und Sexualtendenz das Verhalten bestimmen. Die bei Cichliden- $\varphi\varphi$ (OEHLERT 1958) gefundene prinzipielle Unverträglichkeit von Sexual- und aggressiver Tendenz trifft für Sonnenbarsch- $\varphi\varphi$ nicht zu.

2. Selbst in hoher Dosis (1 mg/g KG) konnte Cyproteronacetat (SCHERING) die Sexualtendenz der $\sigma\sigma$ und $\varphi\varphi$ nicht hemmen; dies ließ sich nur durch Injektion von Testosteron (0,03 mg/g KG) in Propylenglykol erreichen. Ein negativer feedback-Mechanismus liefert die Erklärung hierfür: Androgen wirkt über das Hypophysen-Zwischenhirnsystem „zentral hemmend“ auf die Gonadotropin-Ausschüttung ein; Cyproteronacetat vermindert diese Hemmwirkung, exogenes Testosteron verstärkt sie. Die Versuchsergebnisse sprechen für eine Steuerung der Sexualtendenz durch Gonadotropin; es muß zunächst offenbleiben, ob nicht auch Androgen einen (dann allerdings begrenzten) motivierenden Einfluß besitzt.

Cyproteronacetat-behandelte $\sigma\sigma$ (1 mg/g KG) blieben deutlich aggressiver als mit Testosteron (0,03 mg/g KG) injizierte; die aggressive Tendenz erscheint somit von Gonadotropin gesteuert. Erhalten jedoch mit Testosteron (0,03 mg/g KG) zentral gehemmte $\sigma\sigma$, bei denen ein niedriger Gonadotropin- und schließlich auch Androgen-Spiegel zu vermuten ist, eine nochmalige Testosteron-Injektion (0,03 mg/g KG), so steigt ihre Aggressivität an (s. Abb. 10). Gonadotropin und Androgen müssen demnach synergistisch an der Steuerung des aggressiven Verhaltens der $\sigma\sigma$ beteiligt sein. Für die $\varphi\varphi$ kann hierzu noch nichts ausgesagt werden; deutlich ist jedoch eine mit histologischer (Ovar) und ethologischer Methodik erfaßte Hemmwirkung des exogenen Testosterons.

Cyproteronacetat (1 mg/g KG) unterband den Nestbau für 10 Tage vollständig (s. Abb. 7). Injiziertes Testosteron (0,03 mg/g KG) hemmte die Bau-tendenz im Gegensatz zur aggressiven und besonders der Sexualtendenz zunächst nicht (s. Abb. 10); das anschließende langsame Absinken ist zurückzuführen auf Androgen-Mangel, bedingt durch die zentrale Hemmung. Injiziertes Gonadotropin steigerte die Bautätigkeit zentral gehemmter Tiere geringfügig innerhalb von zwei bis drei Tagen: das Nestbauverhalten der Sonnenbarsch- $\sigma\sigma$ wird vor allem motiviert von Androgen, weniger stark von Gonadotropin.

Summary

On hormonal control of reproductive behaviour of sunfish

An ethological analysis of the behaviour of the North-American pumpkin-seed sunfish has been carried out in order to determine the background for an investigation into the significance of sexual hormones on the motivation of reproductive and aggressive behaviour in this species.

1. There are reproductive cycles, divided into consecutive phases, each of which is characterized by another programme of motor-patterns. In the ♂♂ three phases can be discerned: (1) a neutral phase, in which only elementary swimming- and stabilizing movements, resting and sleeping, prey-catching and eating as well as aggressive behaviour can be observed, (2) a sexual phase, and (3) a parental phase. The sexual phase begins with the defence of a territory and the performance of nest-building activities "sweeping" [MILLER 1964] with the tail). In the courtship of ♂♂ the aggressive and sexual tendencies are high, motor patterns indicating a conflict between these tendencies are also performed, e. g. opercular spreads. During courtship the building system is strongly inhibited; afterwards it is considerably activated for some time. Spawning occurs after prolonged circling with the ♀ in the nest-pit. After spawning the parental phase begins; the ♀ leaves the nest-pit. The building- and the sexual tendencies, but not the aggressive tendency, are restrained by the parental system.

The behaviour of the ♀♀ may be divided into two phases: (1) a neutral phase (as described for the ♂♂) and (2) a sexual phase, in which the sexual and the fleeing tendencies are high. The sexual and the aggressive tendencies, however, are not incompatible with one another, as in cichlid ♀♀ (OEHLERT 1958).

2. Even at a high dose (1 mg/g body weight), cyproterone acetate (SCHERING) did not restrain the sexual tendency of the ♂♂ or of the ♀♀ noticeably; this was accomplished by injecting testosterone (0.03 mg/g b. w.) in propylene glycol. A negative feedback mechanism must be responsible for this effect: androgen "centrally" inhibits the secretion of gonadotrophic hormone via the brain; administration of cyproterone acetate weakens this inhibition. It is reinforced, on the other hand, by exogenous testosterone. The conclusion is that the sexual tendency is highly stimulated by gonadotropin; androgen, however, may also possess some motivating influence.

Cyproterone acetate-treated (1 mg/g b. w.) ♂♂ remained considerably more aggressive than testosterone-treated (0.03 mg/g b. w.) animals, which demonstrates the stimulating effect of gonadotropin on aggressive behaviour. By testosterone administration (0.03 mg/g b. w.) "centrally inhibited" ♂♂, however, which have a presumably low level of gonadotrophic and androgenic hormones, become more aggressive when injected with testosterone (0.03 mg/g b. w.) once more (Fig. 10). Therefore we may conclude that aggressive behaviour in the ♂♂ is regulated by a synergistic action of gonadotropin and androgen. This point is not yet clear in the ♀♀; an inhibiting effect of the exogenous testosterone, however, is obvious in the histology of the ovary and in behaviour.

Cyproterone acetate (1 mg/g b. w.) restrained nest-building activities completely for 10 days (Fig. 7). In contrast to the aggressive and sexual tendencies, testosterone administration (0.03 mg/g b. w.) did not inhibit the building tendency for about one week (Fig. 10), then only a decline was observed. This reflects a deficiency of androgen, owing to the "centrally inhibiting" effect of exogenous testosterone. Injection of gonadotropin stimulated nest-building activities of "centrally inhibited" animals to some extent within two to three days: the nest-building behaviour of pumpkin-seed sunfish ♂♂ is highly stimulated by androgen, but gonadotropin also has some motivating influence.

Literaturverzeichnis

- ARONSON, L. R. (1959): Hormones and reproductive behavior: some phylogenetic considerations. In: „Comparative Endocrinology“ (A. Gorbmann ed.), Wiley, New York • BAERENDS, G. P. (1958): Comparative methods and the concept of homology in the study of behaviour. *Extr. Arch. Néerl. Zool.* 13, 1. Suppl., 401—417 • DERS. (1966): Über einen möglichen Einfluß von Triebkonflikten auf die Evolution von Verhaltensweisen ohne Mitteilungsfunktion. *Z. Tierpsychol.* 23, 385—394 • BAERENDS, G. P., und J. M. BAERENDS VAN ROON (1950): An introduction to the study of ethology of Cichlid fishes. *Behaviour Suppl.* 1, 243 pp. • BAERENDS, G. P., R. BROUWER und H. T. WATERBOLK (1955): Ethological studies on *Lebistes reticulatus*. 1. An analysis of the male courtship pattern. *Behaviour* 8, 249—335 • BAGGERMAN, B. (1957): An experimental study of the timing of breeding and migration in the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.). *Arch. Néerl. Zool.* 7, 105—318 • DIES. (1966): On the endocrine control of reproductive behaviour in the male three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.). *Symp. Soc. exp. Biol.* 20, 427—456 • DIES. (1968): Hormonal control of reproductive and parental behaviour in fishes. In: „Perspectives in Endocrinology“ (Barrington, E. J. W., und C. Barker Jørgensen eds.), Academic Press, London—New York • BARTMANN, W. D. (1968): Die Maulbrutpflege bei Buntbarschweibchen (Cichlidae, Teleostei) und ihre endokrinen Grundlagen. *Diss. nat. Fak. d. J. W. Goethe-Univ., Frankfurt/M.* • BASU, S. L. (1968): Effects of testosterone and estrogen on spermatogenesis in *Rana hexadactyla* Lesson. *J. Exp. Zool.* 169, 133—142 • BATES, R. W., E. L. LAHR und O. RIDDELL (1935): The cross-action of prolactin and follicle stimulating hormone on the mature ovary and sex accessories of fowl. *Amer. J. Physiol.* 3, 361—368 • BEACH, F. A. (1961): Hormones and behavior. Cooper Square Publishers, Inc. New York • BERGMANN, H.-H. (1968): Eine deskriptive Verhaltensanalyse des Segelflossers (*Pterophyllum scalare* Cuv. u. Val., Cichlidae, Pisces). *Z. Tierpsychol.* 25, 559—587 • BERN, H. A. (1967): Hormones and endocrine glands of fishes. *Science* 158, 455—462 • BERN, H. A. und G. CHIEFFI (1968): Bibliography on the steroid hormones of fishes. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli* 36, 287—320 • BLOCH, G. J., und J. M. DAVIDSON (1967): Antiandrogen implanted in brain stimulates male reproductive system. *Science* 155, 593 • BLÜM, V. (1966): Zur hormonalen Steuerung der Brutpflege einiger Cichliden. *Zool. Jb. Physiol.* 72, 264—294 • DERS. (1968): Das Kampfverhalten des braunen Diskusfisches *Sympodus aequifasciata axelrodi* L. P. Schultz (Cichlidae, Teleostei). *Z. Tierpsychol.* 25, 395—408 • BLÜM, V., und K. FIEDLER (1964): Der Einfluß von Prolactin auf das Brutpflegeverhalten von *Sympodus aequifasciata axelrodi* L. P. Schultz (Cichlidae, Teleostei). *Naturwiss.* 6, 149—150 • DIES. (1965): Hormonal control of reproductive behaviour in some Cichlid fish. *Gen. Comp. Endocrinol.* 5, 186—196 • BREDER, C. M. jr. (1936): The reproductive habits of the North-American sunfishes (family Centrarchidae). *Zoologica (New York)* 21, 1—48 • DERS. (1940): The nesting behavior of *Eupomotis gibbosus* in a small pool. *Zoologica* 25, 353—360 • BREDER, C. M. jr. und D. E. ROSEN (1966): Modes of reproduction in fishes. The Natural History Press, Garden City, New York • BURZAWA-GÉRARD, E. und Y. A. FONTAINE (1965): Activités biologiques d'un facteur hypophysaire gonadotrope purifié de poisson téléostéen. *Gen. Comp. Endocrinol.* 5, 87—95 • DIES. (1966): Sur le problème de l'unicité ou de la dualité de l'hormone gonadotrope hypophysaire d'un téléostéen, la carpe. Étude de poids moléculaire de la ou des substances actives. *Annls. Endocrinol. Paris* 27, 305—309 (Suppl.) • CHIZINSKY, W. (1968): Effects of castration upon sexual behavior in male Platypis, *Xiphophorus maculatus*. *Physiol. Zool.* 41, 466—479 • FIEDLER, K. (1962): Die Wirkung von Prolactin auf das Verhalten des Lippfisches *Crenilabrus ocellatus* (Forskål). *Zool. Jb. Physiol.* 69, 609—620 • DERS. (1964): Versuche zur Neuroethologie von Lippfischen und Sonnenbarschen. *Verh. Dtsch. Zool. Ges. Kiel*, 569—580 • DERS. (1964): Verhaltensstudien an Lippfischen der Gattung *Crenilabrus* (Labridae, Perciformes). *Z. Tierpsychol.* 21, 521—591 • DERS. (1966): Degenerationen und Verhaltenseffekte nach Elektrokoagulationen im Gehirn von Fischen (*Diplodus*, *Crenilabrus* — Perciformes). *Verh. Dtsch. Zool. Ges. Göttingen*, 351—366 • DERS. (1967): Ethologische und neuroanatomische Auswirkungen von Vorderhirnexcitirationen bei Meerbrassen (*Diplodus*) und Lippfischen (*Crenilabrus*, Perciformes, Teleostei). *J. Hirnforschung* 9, 481—563 • DERS. (1967): Verhaltenswirksame Strukturen im Fischgehirn. *Verh. Dtsch. Zool. Ges. Heidelberg*, 602—616 • FORSELLUS, S. (1957): Studies of Anabantid fishes I. *Zool. Bidr. Uppsala* 32, 93—302 • GERKING, S. D. (1959): The restricted movement of fish populations. *Biol. Rev.* 34, 221—241 • GOGAN, F. (1968): Sensibilité hypothalamique à la testostérone chez le Canard. *Gen. Comp. Endocrinol.* 11, 316—327 • GREENBERG, B. (1947): Some relations between territory, social hierarchy and leadership in the green sunfish (*Lepomis cyanellus*). *Physiol. Zool.* 20, 269—299 • HAMADA, H., F. NEUMANN und K. JUNKMANN (1963): Intrauterine antimaskuline Beeinflussung von Rattenfötten durch ein stark gestagen wirksames Steroid. *Acta Endocr. (Kbh.)*, 44, 380 • HALE, E. B. (1956b): Effects of forebrain lesions on the aggressive behaviour of green sunfish *Lepomis cyanellus*. *Physiol. Zool.* 29,

- 107—127 • HASLER, A. D., R. M. HORRAL, W. J. WISBY und W. BRAEMER (1958): Sun-orientation and homing in fishes. Limnol. and Oceanogr. 3, 353—361 • HASLER, A. D. und W. J. WISBY (1958): The return of displaced largemouth bass and green sunfish to a home area. Ecology 39, 289—293 • HEILIGENBERG, W. (1963): Ursachen für das Auftreten von Instinktbewegungen bei einem Fische (*Pelmatochromis subocellatus kribensis* Boul., Cichlidae). Z. vergl. Physiol. 47, 339—380 • Ders. (1964): Ein Versuch zur ganzheitsbezogenen Analyse des Instinktverhaltens eines Fisches (*Pelmatochromis subocellatus kribensis* Boul., Cichlidae). Z. Tierpsychol. 21, 1—52 • Ders. (1965): A quantitative analysis of digging movements and their relationship to aggressive behaviour in Cichlidae. Anim. Behav. 13, 163—170 • HOAR, W. S. (1962a): Hormones and the reproductive behaviour of the male three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). Anim. Behav. 10, 247—266 • Ders. (1962b): Reproductive behaviour of fish. Gen. Comp. Endocr. 1, 206—216 • HOLST, E. v., und U. v. ST. PAUL (1960): Vom Wirkungsgefüge der Triebe. Naturwiss. 47, 409—422 • HUNTER, J. R. (1963): The reproductive behavior of the Green Sunfish, *Lepomis cyanellus* Rafinesque. Zoologica (N.Y.) 48, 13—24 • JONES, J. W., und G. M. KING (1952): The spawning of the male salmon parr (*Salmo salar* L. juvenile). Proc. zool. Soc. Lond. 122, 615—619 • JUNKMANN, K., und F. NEUMANN (1964): Zum Wirkungsmechanismus von an Fötten antimaskulin wirksamen Gestagene. Acta Endocr. (Kbh.), Suppl. 90, 139 • KEENLEYSIDE, M. H. A. (1966): Behavior of male sunfish towards females of three species (genus *Lepomis*). Am. Zoologist 6, 300 • KRAMER, B. (1969): Zur hormonalen Steuerung von Verhaltensweisen der Fortpflanzung beim Sonnenbarsch *Lepomis gibbosus* (L.) (Centrarchidae, Teleostei). Diplomarbeit nat. Fak. d. J. W. Goethe-Univ., Frankfurt/M. • KRAMER, B., W. MOLENDA und K. FIEDLER (1969): Behavioural effect of the antiandrogen cyproterone acetate (Schering) in *Tilapia mossambica* and *Lepomis gibbosus*. Gen. Comp. Endocr. 13, 515 • LILEY, N. R. (1968): The endocrine control of reproductive behaviour in the female Guppy, *Poecilia reticulata* (Peters). Anim. Behav. 16, 318—331 • LIND, H. (1959): The activation of an instinct caused by a „transitional action“. Behaviour 14, 123—135 • LUPO, C., und G. CHIEFI (1963): Oestrogens and progesterone in the ovaries of the marine teleost *Conger conger*. Nature 197, 596 • DIES. (1964): Ormoni sessuali e attività steroide-3 β -ole-deidrogenasica del testicolo di *Morone labrax*. Atti acad. naz. Lincei 34, Ser. 8, 443—446 • MACHEMER, L. (1968): Der Schaumnestbau beim Paradiesfisch, *Macropodus opercularis* L. (Anabantidae, Teleostei) und seine hormonale Kontrolle. Diss. nat. Fak. d. J. W. Goethe-Univ., Frankfurt/M. • MACHEMER, L., und K. FIEDLER (1965): Zur hormonalen Steuerung des Schaumnestbaus beim Paradiesfisch, *Macropodus opercularis* L. Naturwiss. 23, 648—649 • METUZALS, J., G. BALLINTIJN-de VRIES und G. P. BAERENDS (1968): The correlation of histological changes in the adenohypophysis of the Cichlid fish *Aequidens portalegrensis* (Hensel) with behaviour changes during the reproductive cycle. I. Koninkl. Nederl. Akademie van Wetenschappen — Amsterdam Proceedings, Series C, 71, Nr. 4 • MILLER, H. C. (1964): The behavior of the Pumpkinseed-Sunfish, *Lepomis gibbosus* (L.), with notes on the behavior of other species of *Lepomis* and the Pigmy Sunfish, *Elassoma evergladei*. Behav. 22, 88—151 • MOLENDA, E. (1969): Zur hormonalen Steuerung der Brutpflege beim Dreistachligen Stichling, *Gasterosteus aculeatus* L. Staats-examensarbeit in Biologie, nat. Fak. d. J. W. Goethe-Univ., Frankfurt/M. • MORRIS, D. (1957): „Typical intensity“ and its relation to the problem of ritualisation. Behaviour 11, 1—12 • NEUMANN, F., W. ELGER und R. v. BERSWORLDT-WALLRABE (1967): Intersexualität männlicher Feten und Hemmung androgenabhängiger Funktionen bei erwachsenen Tieren durch Testosteronblocker. Dtsch. Med. Wschr. 8, 360—366 • NEUMANN, F., W. ELGER, H. STEINBECK und R. v. BERSWORLDT-WALLRABE (1967): Antiandrogene. 13. Symp. Dtsch. Ges. Endokr., Würzburg, 78—101 • NEUMANN, F., K. D. RICHTER und P. GÜNZEL (1965): Wirkungen von Antiandrogenen. Zbl. Vet.-Med. Reihe A, 12, 171 • NOBLE, G. K., und KUMPF, K. F. (1936): The sexual behaviour and secondary sexual characteristics of gonadectomised fish. Anat. Rec. (Suppl.) 67, 113 • OEHLMERT, B. (1958): Kampf und Paarbildung einiger Cichliden. Z. Tierpsychol. 15, 141—174 • RIDDLE, O., R. W. BATES und S. W. DYKSHORN (1933): The preparation, identification and assay of prolactin—a hormone of the anterior pituitary. Amer. J. Physiol. 105, 191 • SELYE, H. (1953): Einführung in die Lehre vom Adaptationssyndrom. Stuttgart, Thieme-Verl. • SMITH, R. J. F. (1969): Control of prespawning behaviour of sunfish (*Lepomis gibbosus* and *L. megalotis*). I. Gonadal Androgen. Anim. Behav. 17, 279—285 • SMITH, R. J. F., und W. S. HOAR (1967): The effects of prolactin and testosterone on the parental behaviour of the male stickleback *Gasterosteus aculeatus*. Anim. Behav. 15, 342—352 • SUNDARARAJ, B. I. und S. V. GOSWAMI (1968): Effects of estrogen, progesterone, and testosterone on the pituitary and ovary of catfish, *Heteropneustes fossilis* (Bloch). J. exp. Zool. 169, 211—227 • TAKAYA, K. (1967): Luxol Fast Blue MBS and Phloxine; a stain for mitochondria. Stain Technology 42, 207—211 • TAVOLGA, W. N. (1955): Effects of gonadectomy and hypophysectomy on prespawning behaviour in males of the Gobiid fish *Bathygobius soporator*. Physiol. Zool. 28, 218—231 • TINBERGEN, N. (1951): The study of instinct. Oxford, Clarendon Press • WAI, E., und W. S. HOAR

(1963): The secondary sex characters and reproductive behaviour of gonadectomized sticklebacks treated with methyl testosterone. *Canad. J. Zool.* 41, 611—628 • WIEPKEMA, P. R. (1961): An ethological analysis of the reproductive behaviour of the Bitterling (*Rhodeus amarus* Bloch). *Extr. Arch. Néerl. Zool.* 14, 103—199 • WOLLMAN, A. L., und J. B. HAMILTON (1966): Hepatic metabolism and the antiandrogenic activity of cyproterone acetate. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.* 122, 1116 • Dies. (1967a): Prevention by cyproterone acetate of androgenic, but not of gonadotrophic, elicitation of persistent estrus in rats. *Endocr.* 81, 350—356 • Dies. (1967b): Inhibition by an antiandrogen of stimulation provided by four androgenic compounds. *Endocr.* 81, 1473 • Dies. (1968): Direct action upon avian target organs by the antiandrogen cyproterone acetate. *Anat. Rec.* 161, 99—103 • YAMAZAKI, F., und E. M. DONALDSON (1968): The effects of partially purified salmon pituitary gonadotropin on spermatogenesis, vitellogenesis, and ovulation in hypophysectomized goldfish (*Carassius auratus*). *Gen. Comp. Endocr.* 11, 292—299.

Anschrift des Verfassers: Dipl.-Biol. Bernd Kramer, Zoologisches Institut der Universität, 6000 Frankfurt/M., Siesmayerstr. 70.