

Intrasexuelle Konflikte bei weiblichen
Schneckencichliden
Lamprologus ocellatus

Doktorarbeit
am Lehrstuhl für Verhaltensforschung
der Universität Bielefeld
Betreuung: Prof. Dr. Fritz Trillmich

vorgelegt von
Gesine Brandtman
aus Spenge

im Juni 2002

Teile der vorliegenden Arbeit (Kap. 5) wurden publiziert in: G Brandtmann, M Scandura and F Trillmich. Female-female conflicts in the harem of a snail cichlid (*Lamprologus ocellatus*): Behavioural interactions and fitness consequences. Behaviour, 136: 1123-1144, 1999

Viele haben dazu beigetragen, dass aus Plänen und Ideen diese Arbeit werden konnte. Fritz Trillmich danke ich für die engagierte und geduldige Unterstützung dieser Arbeit und Theo Bakker für die Mühe, die er sich mit der Kokorrektur gemacht hat. Die Kritik und die Anregungen der Arbeitsgruppe Verhaltensforschung halfen an kniffligen Stellen.

Massimo Scandura implementierte mit uns die genetischen Methoden; Katja Schmidt und Elke Hippauf arbeiteten an Thermocycler und Zentrifuge und halfen, den Kampf mit dem ALF zu gewinnen. Edda Geißler zeichnete die gekerbten Boxplots und fertigte im Laufe der Zeit viele, viele Dias. Diethard Tautz und Team ermöglichten mir, in ihrem Labor Primer für *L. ocellatus* zu klonieren und Uwe Kohler überließ uns Sequenzen von ihm klonierter Primer.

Barbara und Michael Taborsky, Sigal Balshine-Earn und Petra Dierkes teilten mit uns ihr Wissen über die Arbeit am Tanganyika-See. In Toby Veall's Lodge haben wir gewohnt, und Damford Mbao und viele Helfer haben dort für uns gesorgt. Walter Brandtmann, Sandra Kolberg und Michael Wenzel waren über und unter Wasser unersetzlich.

Thomas Niemeier hat dafür gesorgt, dass mir Papier, Kalorien und Motivation nie ausgingen und leistete mit Dirk Tigler TeX-nische Hilfe. Die Deutsche Forschungsgemeinschaft förderte diese Doktorarbeit finanziell. Ein Dankeschön verdient Werner Jamin für die Pflege vieler Generationen von Buntbarschen. Allen Individuen von *L. ocellatus* danke ich für ihre Antworten auf meine Fragen.

Jeder einzelne Fisch wendet ebenso wie jedes andere Tier seine Begabungen und Fähigkeiten in zweckentsprechender Weise an, und es lassen sich, von diesen Anlagen ausgehend, mehr oder weniger richtige Schlüsse auf seine Lebensweise ziehen;

damit aber gewinnen wir leider kein Bild von dieser und dürfen deshalb nicht wagen, das uns wahrscheinlich Dünkende als Tatsache auszugeben.

aus:
Kriechtiere, Lurche, Fische (Bd. VI)
Brehms Tierleben (1928)

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung und Fragestellung	11
1.1	Konflikte in Paarungssystemen	11
1.2	Formulierung der Fragestellung	18
1.3	Zur Biologie von <i>L. ocellatus</i>	18
2	Material und Methoden	21
2.1	Laborversuche	21
2.2	Freiland	23
2.3	Statistik	25
3	Übersichtsdaten Freiland	27
3.1	Einleitung	27
3.2	Methoden	29
3.3	Habitat und Individuen-Dichte	32
3.4	Fortpflanzung	38
3.4.1	Brütende Tiere	38
3.4.2	Jungfische	40
3.5	Soziale Interaktionen	44
3.6	Diskussion	46
4	Ökologische Faktoren	51
4.1	Einleitung	51
4.2	Schneckenhäuser - eine knappe Ressource?	52
4.2.1	Methoden	52
4.2.2	Ergebnisse	54
4.3	Territorien: Ein Futter-Monopol ?	63
4.4	Räubereinfluss	69

4.4.1	Methoden	69
4.4.2	Ergebnisse	72
4.5	Diskussion	82
5	Soziale Faktoren	89
5.1	Einleitung	89
5.2	Interaktionen zwischen Jungtieren	91
5.3	Adoptionsversuche	95
5.4	Genetische Analyse-Methoden	97
5.4.1	Primersequenzen	101
5.4.2	Allelfrequenzen	101
5.5	Harems im Labor	104
5.6	Sozialsysteme Freiland	110
5.6.1	Ergebnisse Mutterschaftssicherheit Freiland	111
5.6.2	Vaterschaften Freiland	115
5.7	Diskussion	119
6	Zusammenfassung	127
	Literaturverzeichnis	130

Kapitel 1

Einleitung und Fragestellung

1.1 Konflikte in Paarungssystemen

Die Herausbildung von Paarungsmustern kann als Folge von Interessenkonflikten sowohl zwischen Männchen und Weibchen als auch innerhalb der Geschlechter betrachtet werden. Männchen konkurrieren dabei direkt oder indirekt, via monopolisierbarer Ressourcen (beschattete Nester: Pleszczyńska 1978 [52], Eiablageplätze: Sato 1994 [63]), um die Weibchen, die häufig mehr in die Nachkommen investieren. Die Fortpflanzungsraten der Weibchen sind limitierend für den Fortpflanzungserfolg, wenn die Produktion von Eiern oder Jungtieren energetisch aufwendig und langwierig ist.

Kommen paarungsbereite Weibchen oder für diese wichtige Ressourcen im Raum geklumpt vor, so ist es für dominante Männchen leichter, sich mit mehreren Weibchen zu verpaaren. Schwächere Männchen kommen dann überhaupt nicht zur Fortpflanzung. Merkmale, die Konkurrenzfähigkeit bei Männchen fördern, stehen in einem solchen System stark unter Selektion. In Systemen, bei denen die Weibchen oder ihre Nist- und Futterplätze weit verstreut liegen und deshalb nur schwer gegen Konkurrenten zu verteidigen sind, werden Kampfkraft oder Territorialität weniger stark selektioniert.

Weibchen konkurrieren ihrerseits untereinander um Ressourcen (Laichplätze: van den Berghe & Gross 1989 [74], Brandtman *et al.* 1999 [9]) und um den Zugang zu Männchen hoher Qualität. Teichhuhn-Weibchen kämpfen um schwere Männchen, wobei große Weibchen den Konflikt für sich entscheiden können (Petrie 1983a [50] und 1983b [51]). Weibchen haben nicht nur Vorteile durch ihre mit der Körpergröße verbundene Dominanz, sondern auch durch ihre höhere Fekun-

dität (Stichling: große Weibchen legen große Eier (Kraak & Bakker 1998 [35]). Damit erhöhen Männchen ihren Fortpflanzungserfolg durch die Wahl von großen Weibchen in zweifacher Hinsicht.

Leisten die Männchen Brutpflege -diese Investition ist nicht beliebig zu steigern- und ist diese entscheidend für den Fortpflanzungserfolg, so erzielen Weibchen einen höheren Fortpflanzungserfolg, wenn sie eine Verpaarung ihres Männchens mit weiteren Weibchen verhindern (Vögel: Slagsvold & Lifjeld 1994 [66], Fische: Swenson 1997 [69]). Ist die Spermienproduktion kostspielig oder die Männchen-Fertilität limitiert, sollten die Weibchen ebenfalls um Männchen konkurrieren (Nakatsuru 1982 [45], Birkhead 1991 [7], Olsson et al. 1997 [48], MacDiarmid et al. 1999 [40]). Zu Beginn der Fortpflanzungssaison sind die Spermatothoren der Teichmolch-Männchen eine knappe Ressource und die Weibchen kämpfen um diese (Waights 1996 [75]).

Ist die Futtermittelverfügbarkeit oder die Zahl der Nistplätze beschränkt (Laichhöhlen: Almada et al. 1995 [1]), werden Weibchenmerkmale auf Konkurrenzfähigkeit hin selektioniert. Dominanz und damit Zugang zu Ressourcen kann dabei nicht nur durch Körpergröße, sondern, wie z. B. in Wespenstaaten, auch über Pheromone ausgeübt werden (Röseler et al. 1984 [58]). Die Ausbildung von Waffen oder Verhaltensweisen -wie Gesang bei Weibchen- lässt sich ebenfalls durch intrasexuelle Konkurrenz erklären (Roberts 1996 [56], Langmore & Davies 1997 [38]).

Die Konflikte zwischen Weibchen sind häufig nicht so offensichtlich wie die Kämpfe der Männchen und werden in ihrer Bedeutung für die Ausbildung des Paarungsmusters deshalb unterschätzt. Die vorliegende Untersuchung zeigt ökologische und soziale Einflüsse auf das Paarungssystem von *L. ocellatus* und bestätigt die Relevanz der Labordaten durch Freilandbefunde.

Zur Untersuchung der Weibchen-Einflüsse auf das Paarungsmuster eignen sich Tierarten mit experimentell leicht zugänglichen und manipulierbaren Ressourcen besonders gut. *Lamprologus ocellatus*, ein Cichlide aus dem Tanganika-See, ist in seiner Fortpflanzung strikt an leere Schneckenhäuser gebunden. Auch außerhalb der Fortpflanzung sind Schneckenhäuser für die Tiere eine wichtige Ressource, da sie auf den offenen Sandflächen für juvenile und adulte Tiere den einzigen Schutz vor Raubfeinden darstellen. Die Weibchen dieser Art sind etwas kleiner als die Männchen, was letzteren die Möglichkeit zur Monopolisierung der Schneckenhäuser gibt. Ist ein Männchen groß genug, um mehrere Schneckenhäuser

zu verteidigen (Walter 1991 [76]), so kann es sich mit mehreren Weibchen verpaaren, die ihrerseits ein Territorium um ein Schneckenhaus herum etablieren. Diese Ressourcen-Verteidigungspolygynie (Emlen & Oring 1977 [19]) erhöht den Fortpflanzungserfolg der erfolgreichen Männchen und schließt andere Männchen von der Fortpflanzung aus.

Weibchen versuchen ihrerseits aggressiv andere Weibchen von der Ansiedlung fernzuhalten. Auch bei den Weibchen entscheidet die Körpergröße über die Dominanz und damit z. B. über den Zugang zu Schneckenhäusern, und zwar unabhängig davon, welches Tier zuerst angesiedelt war (Brandtman et al. 1999 [9]). Zwischen bereits residenten Weibchen kommt es im Labor ebenfalls zu aggressiven Auseinandersetzungen, wobei die Männchen versuchen, diese zu unterbinden (Walter & Trillmich 1994 [77]). Ein ähnliches Verhalten ist auch für andere Fischarten (Baird 1988 [4], Schradin & Lamprecht 2000 [64]), für Wildkaninchen und Berggorillas beschrieben worden (Cowan 1986 [13], Watts 1991 [79]).

Aggressive Auseinandersetzungen sind immer Ausdruck eines Konfliktes zwischen Individuen. Deshalb soll untersucht werden, welche Faktoren das Paarungsmuster von *L. ocellatus* beeinflussen und welche Kosten den Weibchen durch eine polygyne Verpaarung, bzw. durch die Nähe zu anderen Tieren, entstehen können. Im folgenden wird dabei zwischen Ressourcenverfügbarkeit und Raubfeindruck (ökologische Faktoren) und den z. T. widerstreitenden Interessen artgleicher Individuen (soziale Faktoren) unterschieden.

Ökologische Faktoren

Schneckenhäuser- eine knappe Ressource?

Weil Schneckenhäuser für das Brutgeschehen von *L. ocellatus* essentiell sind, wurde zuerst die Abundanz dieser wichtigen Ressource im Freiland gemessen. Wenn es sich bei dieser wichtigen Ressource um eine knappe Ressource handelt, sollten alle zur Verfügung stehenden Häuser besiedelt sein. In diesem Fall sollte eine experimentelle Erhöhung der Schneckenhausdichte eine Erhöhung der Individuendichte hervorrufen. Für das Paarungsmuster ergeben sich dann zwei mögliche Konsequenzen. Entweder bleibt das Geschlechterverhältnis der reproduzierenden Tiere bei höherer Dichte gleich oder das System wird stärker polygyn, weil Männchen auf einer gegebenen Fläche zusätzliche Weibchen verteidigen können. Da Weibchen um ihre Schneckenhäuser herum territorial sind, stellt sich die Frage, welche Ressourcen dort verteidigt werden (zur Funktionen von Territorien siehe

Tinbergen 1957 [71], Kohda 1995 [32]).

Territorien zum Fressen?

Sollten sich die beobachteten Abstände zwischen Weibchen nicht aus der Dichte der Schneckenhäuser ableiten lassen, könnten die Weibchen die Flächen für die Futtersuche benötigen.

Plankton als Nahrung wird durch die Nahrungsaufnahme anderer Individuen vermutlich nur unwesentlich ausgedünnt (McKaye 1981 [42]). Futterressourcen im Boden erneuern sich dagegen eher langsam und es lohnt sich, eine bestimmte Fläche zu verteidigen. Dazu wurde im Freiland untersucht, wie häufig die Tiere planktonisch oder benthisch fressen und wie weit sie sich dabei von ihren Häusern entfernen. Da die Jungfische sich nah am Eingang der Schneckenhäuser aufhalten, wurde beobachtet, ob Weibchen ihren Jungtieren ausweichen und sich deshalb zum Fressen weiter vom Schneckenhaus entfernen.

Räubereinfluß

Ein weiterer wichtiger Faktor für die Raumnutzung und das Verhalten von Tieren ist das Auftreten von Raubfeinden (Hamilton 1971 [28]). Hamiltons Theorie der selbstsüchtigen Herde sagt voraus, dass das Prädationsrisiko eines Individuums im Zentrum einer Herde niedriger sei als am Rand (Rotschenkel: Cresswell 1994 [14], Bumann et al. 1997 [11]). Viele Tierarten halten geringere Abstände ein, wenn sie die Anwesenheit von Räubern -z. B. über chemische Parameter- wahrnehmen (Krause 1993 [36], Watt et al. 1997 [78]).

Um die Relevanz der Raubfeinde beurteilen zu können, wurden im Freiland Daten zur Interaktionshäufigkeit mit Räubern aufgenommen und die Bedeutung der weiblichen Brutpflege für das Überleben der Jungen untersucht. Die Verteidigungsleistung der Weibchen sollte dem erwarteten Fortpflanzungserfolg angepaßt sein, wie für andere Cichliden gezeigt werden konnte (Carlisle 1985 [12]).

In Laborversuchen wurde getestet, ob die Räuberwahrnehmung die Abstände zwischen Weibchen verringert. Eine solche Wahrnehmung kann die Aggression zwischen Individuen herabsetzen (Wisenden & Sargent 1997 [80]) und damit als Mechanismus zur Verringerung der Abstände zwischen sonst unverträglichen Individuen dienen. Verhaltensbeobachtungen sollen zeigen, ob das für *L. ocellatus*-Weibchen der Fall ist.

Soziale Faktoren

Bei der Neuansiedlung von Weibchen sind es häufiger die großen Weibchen, die zuerst ein Schneckenhaus besiedeln (Walter & Trillmich 1994 [77]). Dieser Befund ist sowohl Ausdruck einer Männchenpräferenz für große Weibchen als auch das Ergebnis eines Konfliktes zwischen den Weibchen, den die größeren Tiere für sich entscheiden können (Brandtmann et al. 1999 [9]). Für Männchen stellt die Verpaarung mit einem großen Weibchen einen Fitnessvorteil dar, da größere Tiere mehr Eier legen. Männchen erhöhen ihren Fortpflanzungserfolg, wenn sie den Zugang zu vielen Weibchen verteidigen können. Da die Dominanz mit der Körpergröße korreliert ist, sollten große Männchen große Territorien haben und mehr Weibchen verteidigen können (Baird 1989 [4]). Aber bedeutet Territorialität auch gleichzeitig Vaterschaft? Mit der Weiterentwicklung molekulargenetischer Methoden konnten bei vielen Tierarten multiple Vaterschaften gezeigt werden (Malawi-Cichliden: Kellog 1995 [30], Fliegenschnäpper: Ellegren et al. 1995 [18]),

Im Freiland wurde untersucht, ob die Männchen aggressives Verhalten gegen Jungfischräuber zeigen und ob diese Brutpflege-Leistung eigenen Jungfischen zugute kommt. Weiter wurde getestet, ob große Entfernungen zu einem Weibchen die Vaterschaftssicherheit negativ beeinflussen. Geringe Distanzen zwischen Weibchen wären dann für die Männchen von Vorteil. Für die Weibchen kann es außer der Knappheit an Schneckenhäusern oder dem Platz-Bedarf für ein Futter-Territorium, noch andere Gründe geben, weshalb die beobachteten Abstände eingehalten werden.

Jungtierinteraktionen

Neben Adulten könnten die Jungtiere anderer Weibchen aggressiv oder sogar karnibalistisch sein. Dann wäre es günstiger, einen weiten Abstand zu anderen Weibchen einzuhalten. Kannibalismus ist für viele Tierarten beschrieben und kann in der Fischzucht zu starken wirtschaftlichen Verlusten führen (Smith & Reay 1991 [67], Sakakura & Tsukamoto 1996 [60]). Im Labor wurde überprüft, ob aggressive Jungtierinteraktionen oder Kannibalismus auftreten und welchen Einfluss die Größenunterschiede der Jungen auf diese Interaktionen haben.

Adoption

Weiter wurde getestet, ob die Weibchen sich ihrer Mutterschaft sicher sein können. Weibchen könnten ihren Nachwuchs frühzeitig vertreiben, um selbst erneut abzulaichen. Im Labor laichen die Weibchen nicht ab, solange sich noch Junge an ihrem Schneckenhaus befinden. Werden die Jungen vertrieben, versuchen diese, andere Schneckenhäuser in der Nähe zu erreichen. Weibchen, die fremde und hier besonders kleinere Junge an ihrem Haus dulden, verlängern möglicherweise ihre eigene Aufzuchtzeit zugunsten anderer Weibchen.

Es wurde untersucht, ob Weibchen gegen fremde Junge diskriminieren und welche Rolle die Größe der eigenen und fremden Jungen bei der Entscheidung 'Duldung oder Vertreibung' spielt. In einigen Cichlidenarten werden kleinere Junge zugelassen, größere aber vertrieben oder es werden Junge gekidnappt und der eigenen Brut zugeführt (McKaye & McKaye 1977 [43], Fraser et al. 1993 [22], Fraser 1995 [21]).

Mutterschaften

Da die Jungfische von *L. ocellatus* optisch nicht verschiedenen Eltern zuzuweisen sind, wurde mit genetischen Methoden (Mikrosatelliten-Analyse) untersucht, ob Weibchen fremde Jungfische an ihren Schneckenhäusern aufziehen (einen Überblick über den Aufbau und das Auffinden von Mikrosatelliten bietet das Review von Koreth et al. 1996 [34]).

Die Mutterschaftssicherheit wurde sowohl im Labor als auch im Freiland getestet. Geringe Distanzen zu anderen Weibchen könnten die Wahrscheinlichkeit von gemischten Bruten erhöhen, weil die Jungfische kleine Distanzen zwischen den Häusern vermutlich leichter überwinden.

Weiter fehlten für *L. ocellatus* Daten über die Brutgrößen im Freiland. Für die Vermischung der Bruten und die daraus resultierenden Konsequenzen sind die Standardlängen und Anzahlen der noch am Haus verbleibenden Jungfische von großer Bedeutung.

Diese Arbeit soll klären, welche -vielleicht gegenläufigen- Faktoren die Dichte von *L. ocellatus*- Weibchen beeinflussen. Es ist zu erwarten, dass die Schneckenhaus-Dichte den Rahmen für die mittlere Weibchen-Dichte vorgibt. Die individuellen Abstände sollten größer sein, wenn Territorien zum Fressen verteidigt werden müssen, wenn die Nähe zu anderen Jungtieren nachteilig oder die Mutterschaft unsicher ist. Die Interessen der Männchen und der Räuberdruck soll-

ten jedoch zu niedrigeren Abständen führen, als aus den oben genannten Gründen zu erwarten wäre. Die Arbeit kombiniert Freilandbeobachtungen mit Laborversuchen und legt die Einflüsse der Weibchen auf das beobachtete Paarungssystem dar.

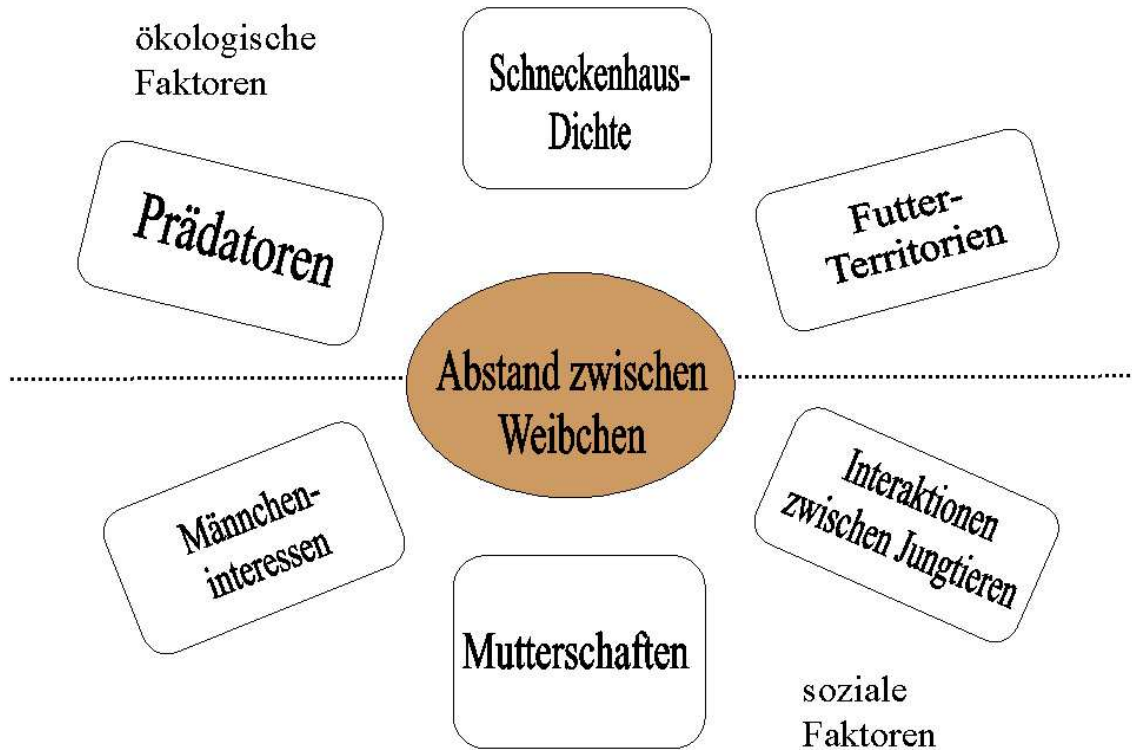


Abbildung 1.1: Ökologische und soziale Faktoren, die das Paarungsmuster von *L. ocellatus* beeinflussen können.

1.2 Formulierung der Fragestellung

ökologische Faktoren

- Wie sind die Abstandsverteilungen im Freiland?
- Ist die Schneckenhausdichte limitierend für die Siedlungsdichte von *L. ocellatus*? Lässt sich die Dichte angesiedelter Tiere durch Zugabe von Schneckenhäusern erhöhen?
- Fressen die Tiere Plankton oder Benthos? Sind die Abstände zwischen Weibchen so groß, weil der Platz zur Futtersuche benötigt wird?
- Wie häufig interagieren Schneckencichliden im Freiland mit Räubern und wie wichtig ist die Brutpflege der Mütter für das Überleben der Jungfische? Welchen Einfluss haben Räuber auf die Raumnutzung und das Verhalten von weiblichen *L. ocellatus* (Laborversuch)?

soziale Faktoren

- Vermeiden Weibchen die Nähe zu anderen Weibchen, weil die Interaktionen zwischen Jungtieren (Aggression, Kannibalismus) von Nachteil sind?
- Diskriminieren Weibchen gegen fremde Jungtiere und welchen Einfluss hat deren Größe im Vergleich zu der der eigenen Jungtiere?
- Gibt es gemischte Bruten im Labor und hat der Abstand zwischen Weibchen einen Einfluss auf den Fortpflanzungserfolg?
- Gibt es gemischte Bruten im Freiland und welchen Einfluss hat der Abstand der Weibchen auf die Mutterschaftssicherheit?
- Sind die Männchen die Väter der Jungtiere in den Männchen-Territorien? Hängt die Vaterschaftssicherheit von den Abständen zu Weibchen ab?

1.3 Zur Biologie von *L. ocellatus*

Der Schneckenbuntbarsch *Lamprologus ocellatus* gehört zur Familie der Cichliden (Ordnung *Perciformes*). Mit über 1000 Arten werden von dieser Familie ausschließlich tropische und subtropische Zonen besiedelt. Verbreitungszentren stellen das Amazonasbecken und die ostafrikanischen Grabenseen dar. Im

Tanganyika-See ist die Gattung *Lamprologus* mit etwa 30 Arten vertreten; in den anderen ostafrikanischen Seen fehlt sie dagegen ganz (Frey 1978 [23]). Die Art *L. ocellatus* ist im Tanganyika-See endemisch.

Die Weibchen (SL 25-40 mm) legen zwischen zwanzig und sechzig etwa 2 mm große Eier, die an die Innenwand einer Schneckenschale angeheftet werden. Die Männchen (SL bis 55 mm) besamen die Eier, während das Weibchen sich noch im Schneckenhaus befindet. Die Weibchen befächeln die Gelege im Innern der Schneckenhäuser mit Frischwasser. Nach etwa drei Tagen schlüpfen die Larven, die mit dem Kopf noch an der Schalenwand angeheftet sind. Nach neun bis zehn Tagen erscheinen die Jungfische am Ausgang des Schneckenhauses und beginnen dort zu fressen. Bei Gefahr werden die Jungfische durch eine Schwimmbewegung des Weibchens in das Schneckenhaus zurück gejagt (*calling movement*, v. Drachenfels 1986 [73]). Sie bleiben 20 bis 40 Tage am Schneckenhaus, dann wandern sie ab oder werden von den Weibchen vertrieben. Weibchen können alle 10 bis 20 Tage erneut ablaichen.

Die Jungen verteilen sich einzeln auf dem Sand oder verstecken sich in kleinen Schnecken- oder Muschelschalen (Bills 1996 [6]). Einige Jungfische erreichen die Häuser der Männchen und werden dort noch eine Zeit lang geduldet.

Da die Dominanzstruktur bei *L. ocellatus* von der Körpergröße der Individuen abhängt und Weibchen nur etwa 80% der Standardlänge der Männchen erreichen (Walter und Trillmich 1994 [77]), können große Männchen den Zugang zu den Schneckenhäusern kontrollieren (Walter 1991 [76]). Wie bei männlichen Schnekecicnchliden entscheidet auch bei Weibchen die Körpergröße über die Dominanz (Brandtmann et al. 1999 [9]).

Kapitel 2

Material und Methoden

2.1 Laborversuche

Als Versuchstiere dienen institutseigene Nachzuchten von *Lamprologus ocellatus*. Die Jungfische bleiben an den Schneckenhäusern (SH) ihrer Eltern, bis sie nach ca 30 Tagen von dort vertrieben werden. Anschließend werden die Tiere bis zum Versuchsbeginn in gemischtgeschlechtlichen Schwärmen gehalten. Die Tiere pflanzen sich in dieser Situation nicht fort, da ihnen keine SH zur Verfügung stehen.

Die Wassertemperatur liegt bei $26 \pm 1^\circ\text{C}$. Der Härtegrad beträgt $20 \text{ }^\circ\text{dH}$ und der Leitwert 18 Mikrosiemens bei einem pH-Wert von 7. Der Licht-Dunkelrhythmus beträgt 12 h:12 h. Der Boden der Aquarien ist mit sehr feinem, hellen Quarzsand bedeckt, Heizstab und Zuläufe der Außenfilter stellen in den Hälterbecken die einzigen Strukturen dar. Als Brutsubstrat dienen Gehäuse von *Helix pomatia* und *Neothauma tanganyicense*. Gefüttert werden die Tiere einmal täglich mit adulten und frisch geschlüpften *Artemia salina*, gefrorenen Mückenlarven und gelegentlich mit Wasserflöhen (*Daphnia*).

Eine Unterscheidung der Geschlechter geschieht anhand der Größe und einer charakteristischen Färbung der Rückenflosse adulter Tiere (Abb. 2.1). Die Männchen haben auf der Rückenflosse am Ende der Flossenstrahlen kleine orange Punkte, wohingegen die Rückenflossen der Weibchen in einem weißen Saum endet. Zur Ermittlung der Standardlänge werden die Tiere auf eine mit Millimeterpapier unterlegte Plexiglasplatte gelegt. Die Länge von der Schnauze bis zum Schwanzstiel lässt sich bis auf einen Millimeter genau bestimmen.

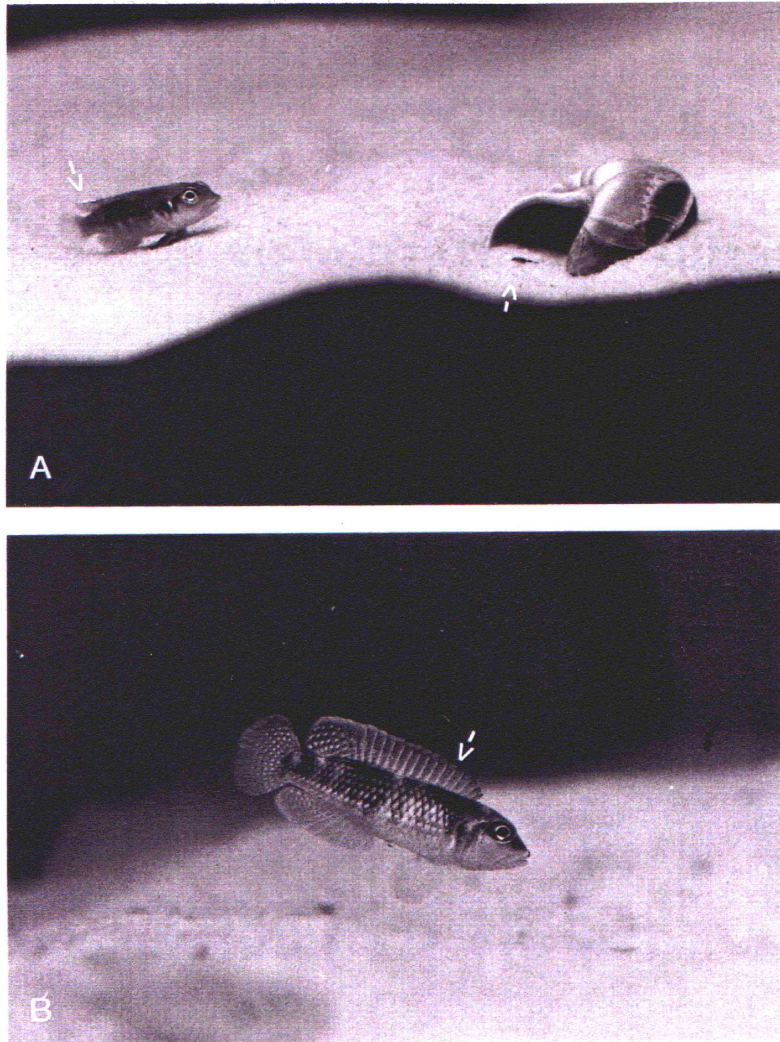


Abbildung 2.1: *L. ocellatus* . A Weibchen, erkennbar an hellem Saum der Rückenflosse (->), mit Jungtieren. B Männchen. Der vordere Saum der Rückenflosse trägt orange Punkte (->).

2.2 Freiland

L. ocellatus wurde im September/Okttober 1997 (Trockenzeit) und Februar/März 1999 (Regenzeit) im Tanganyika-See 17 km nördlich von Mpulungu, Sambia, von der Kalambo-Falls-Lodge aus Scuba tauchend untersucht ($8^{\circ}3849S$, $31^{\circ}1185E$)(Abb. 2.2). Die Wassertemperaturen betragen im September 1997 $24^{\circ}C$ und im Februar 1999 $28^{\circ}C$. Die Sichtbedingungen waren in beiden Untersuchungszeiträumen stark variabel und schwankten zwischen fünf und zehn Metern. Die Windbedingungen wirkten sich auf die Sicht aus, da die Untersuchungsgebiete in einer Tiefe von 4,5 bis 6 Metern lagen. Zur Orientierung wurden auf dem Sandboden beschriftete Steine ausgelegt, die eine Fläche von ca 40 mal 40 Metern (1997, 20 mal 20 m 1999) in Quadrate einteilten (Stein-Abstand: drei Meter). Die beiden Untersuchungsflächen lagen circa 50 Meter voneinander entfernt.

Schneckenhäuser einzelner Tiere wurden mit ca 30 cm langen Plexiglasstäbchen (Durchmesser 4 mm) markiert, an deren oberem Ende bunte Fähnchen aus Isolierband angebracht waren. Diese Stäbchen wurden im Gegensatz zu optisch massiveren Fahnen von den Tieren weder attackiert noch wurde an ihnen gegraben. Die Beobachtungen wurden auf weißen Kunststoff-Brettchen (ca DIN A4) mit Bleistift notiert. Die Bleistifte waren mit weichen Silikonschläuchen an den Brettchen befestigt.



Abbildung 2.2: Tanganyika-See, - - - > Beobachtungsgebiet.

2.3 Statistik

Alle Daten wurden, wenn nicht anders erwähnt zweiseitig und nichtparametrisch getestet. Die statistischen Auswertungen erfolgten mit Hilfe von MS-Excel, Statistica und Statgraphics und nach Siegel 1976 [65] und Ehrenberg 1990 [17]. Die genetischen Daten wurden auf Populationsebene mit dem Computerprogramm *CERVUS* ausgewertet (Marshall *et al.* 1998 [41]) .

Tests

Zur leichteren Orientierung werden die Ergebnisse statistischer Tests nicht nur im Text, sondern z.T. auch in den Abbildungsunterschriften beschrieben.

Der Vergleich unabhängiger Daten (Intervall-, Nominal- oder Rangwerte) mit erwarteten oder ebenfalls beobachteten Daten, die nicht normalverteilt sind, geschieht mit Hilfe des Kolmogoroff-Smirnov-Tests, der als einer der schärfsten Homogenitätstests gilt (im Folgenden KS-Test). Der Test erfaßt besonders Unterschiede der Mittelwerte und Mediane, der Streuung und der Schiefe (Siegel 1976 [65]). Voraussetzung für den Test ist aber eine theoretische Klassenhäufigkeit von 5. Ist diese Voraussetzung nicht erfüllt, wird der U-Test von Wilcoxon, Mann und Whitney angewandt (im Folgenden MWU-Test). Der Test ist weniger empfindlich gegenüber unterschiedlichen Schiefen. Werden Individuen mit sich selbst verglichen, so wird der Wilcoxon-matched-pairs-Test verwendet. Korrelationen zwischen Datensätzen (nichtzyklisch) wurden, wenn nicht anders erwähnt, mit dem Spearman-Rangtest untersucht.

Box-Whisker-Plot

Zur graphischen Darstellung von zwei oder mehr Stichprobenverteilungen wird ein gekerbtes Box-Whisker-Diagramm verwendet (Abb. 2.3), das die Einzelheiten dieser Verteilungen sichtbar macht. Die Daten werden in vier Bereiche gleicher Häufigkeit (Quartile) eingeteilt. Die Boxen schließen die mittleren 50% der Daten ein (2. und 3. Quartil). Die vertikalen Linien (Whiskers) kennzeichnen das 1. und 4. Quartil. Sie sind maximal 1,5 mal so lang wie die zugehörige Box. Jenseits dieser Werte liegende Daten werden als Ausreißer definiert. Der Median wird durch die horizontale Linie zwischen den Boxen angegeben. Die um diesen gezeichnete Kerbe gibt den Bereich an, in dem der Median bei 95%-igem Konfidenzintervall liegt. Überlappen sich die Kerben zweier Verteilungen, so sind die Mediane nicht

signifikant unterschiedlich. Sind einzelne Boxen kleiner als das halbe Konfidenzintervall (dieses liegt symmetrisch um den Median), so falten sich die Enden der Box zum Median hin ein. Der Median der Grundgesamtheit kann in diesem Fall außerhalb der Box liegen. Die Breite der Boxen entspricht der Wurzel der Stichprobengröße (Frigge, Hoaglin, Iglewicz 1989 [24], McGill, Tukay, Larsen 1978 [27]).

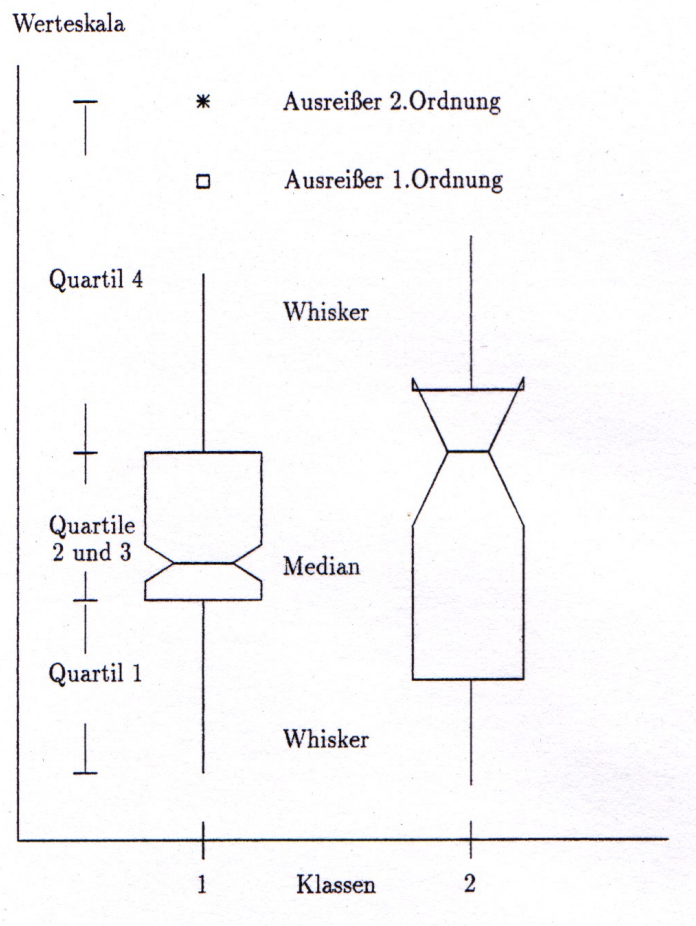


Abbildung 2.3: Gekerbtes Box-Whisker-Diagramm für zwei Verteilungen; Erläuterungen siehe Text.

Kapitel 3

Übersichtsdaten Freiland

3.1 Einleitung

Die untersuchte Art *Lamprologus ocellatus* ist im Tanganyika-See endemisch. Sie ist eine von mindestens 16 Arten, die Schneckenhäuser als Brutsubstrat nutzen. Zusammen mit *Lamprologus callipterus*, *L. ornatipinnis*, *Neolamprologus brevis* und *N. hecqui* (Synonym *N. meeli*) gehört sie zu den obligaten Schneckenhausbrütern. Grundlegende Daten zu Verteilung, Brutpflege und Verhalten sind der erste Zugang zum Verständnis der Selektionsdrücke, denen Paarungssysteme unterliegen.

Aus dem Freiland existieren für die untersuchte Art bereits Daten zur Individuendichte (0 bis 2 Individuen pro m^2 , vergl. Sato 1995 [63]) und zum Geschlechterverhältnis (0 bis 3 Weibchen pro Männchen). Die Territoriengrößen werden mit 1 bis 3 m^2 angegeben (Bills 1996 [6], U. Kohler pers. com.). Im Süden des Sees (Musende Bay) auf schlammigem Boden betragen die Abstände zwischen Weibchen 106,6 cm (SD 41,3 N=5)(Bills 1996 [6]).

Ein Größendimorphismus zwischen den Geschlechtern wird häufig mit den Vorteilen großer Männchen bei der Konkurrenz um Weibchen oder Ressourcen erklärt und kann auch gezeigt werden (*Tropheus moorii*, Sturmbauer und Dallinger 1995 [68]). Die Anzahl der Weibchen, die von Männchen auf einer gegebenen Fläche verteidigt werden können, hängt davon ab, welche Abstände die Tiere untereinander einhalten. Im Freiland wurde überprüft, ob größere Männchen Zugang zu einer höheren Anzahl Weibchen haben als kleinere.

Alle beschriebenen Cichliden-Arten zeigen ausgeprägte Formen der Brutpflege, die je nach Art entweder von nur einem oder aber von beiden Eltern gezeigt

werden kann. Aus dem Freiland war *L. ocellatus* als Art beschrieben, in der sich ausschließlich Weibchen um die Brutpflege kümmern (Kuwamura [37]). Im Labor konnten dagegen auch Männchen mit Jungfischen am Schneckenhaus beobachtet werden. Im Freiland wurde untersucht, ob Männchen ebenfalls Junge an ihrem Schneckenhaus dulden. Weiter wurde der Anteil brütender Tiere an den angesiedelten Adulten ermittelt. Der Anteil der Eltern mit Jungen einer bestimmten Größenklasse könnte von äußeren Bedingungen abhängig sein.

So kann sich eine Synchronisierung des Brutgeschehens mit der Mondphase positiv auf das Überleben der Jungfische auswirken, weil die Sterblichkeit besonders der kleinen Jungfische durch nächtliche Prädation sehr hoch sein könnte.

Helles Mondlicht macht es den Eltern einfacher, die Jungen zu verteidigen und die Aktivität negativ phototaktischer Räuber ist herabgesetzt (Rossiter 1991 [59]). Nakai et al. 1990 [44] nahmen an, dass Arten mit offenen Bruthöhlen eher eine Brutsynchronisation zeigen sollten als solche mit engen Bruthöhlen, die für die Jungtiere einen guten Schutz darstellen. Es wurde untersucht, ob *L. ocellatus* - Weibchen eine solche Synchronisation aufweisen. Die Jungtiere erscheinen in einem Alter von etwa 10 Tagen das erste Mal am Eingang des Schneckenhauses. Falls sie in dieser Zeit besonders gefährdet sind, sollte dieses erste Ausschwimmen in den Beginn der hellen Mondphase fallen.

Neben dem Anteil der Eltern mit Jungfischen wurden erstmals auch Daten zu Anzahl und Größe der Jungfische festgehalten. Zur Abwanderung der Jungen lagen aus dem Freiland keine Daten vor.

Aus dem Freiland lagen nach meinem Kenntnisstand keine Verhaltensbeobachtungen vor. Es war also zu überprüfen, ob die im Labor beobachteten Weibchen-Aggressionen einen aus zu geringen Entfernungen resultierenden Laborartefakt darstellten oder ob die Weibchen auch unter natürlichen Bedingungen gegeneinander aggressiv waren. Einen Hinweis darauf, dass Weibchen trotz größerer Abstände territorial sind, ergab sich schon aus den Laborversuchen zur *prior residence*, in denen Weibchen andere Weibchen von ihren Schneckenhäusern vertrieben (Brandtman et al. 1999 [9]). Auch die Interaktionen zwischen den Geschlechtern und die Beschäftigung der Weibchen und Männchen mit ihren Schneckenhäusern wurden im Freiland untersucht.

3.2 Methoden

Die Freiland-Untersuchungen wurden 1997 und 1999 im südlichen Teil des Tanganyika-Sees etwa 17 km nördlich von Mpulungu, Sambia durchgeführt. Die Untersuchungsflächen der beiden Jahre lagen ca 50 Meter voneinander entfernt.

Die Standardlänge der Individuen wurden unter Wasser mit einem Zollstock vermessen, der mit einem abgewinkelten Ende vorsichtig an die Tiere heran gebracht wurde. Hierbei entstand nicht so sehr das Problem, dass die Tiere flüchteten; häufiger wurde die Messung dadurch erschwert, dass die Tiere den Zollstock frontal angegriffen. Ein Teil der Tiere wurde abgefangen und an Land vermessen. Die Standardlängen konnten hier auf einen Millimeter genau bestimmt werden. Die Höhe der Gehäuse wurde unter Wasser mit einem Zollstock oder einer Schiebellehre bestimmt. Für die Dichtemessungen wurden vom Ufer ausgehend bis in 3,5 m Tiefe Transekte mit einer Breite von 4 m und 25 m Länge abgeschwommen und alle *L. ocellatus* gezählt. Weitere Dichte-Daten stammen aus 20 jeweils 9 m² großen Abschnitten in verschiedenen Tiefen. Auf der Basis der Dichtedaten wurde das Geschlechterverhältnis in der Population der residenten Tiere errechnet.

Der Zugang der Männchen zu Weibchen wurde über Verhaltensbeobachtungen definiert. Besuchte ein Männchen ein Weibchen an seinem Schneckenhaus, so wurde dieses Weibchen dem Männchen zugerechnet. Für die Abstände zwischen Individuen wurden mit dem Zollstock die Entfernungen von einem Tier jeweils zum nächsten gleich- und gegengeschlechtlichen Nachbarn vermessen.

Die Anzahl brütender Tiere wurde in der Feldsaison 1997 alle zwei Tage kontrolliert. Dazu wurden außerhalb der markierten Sektoren auf einem Transekt von circa drei Metern Breite zwischen 20 und 40 angesiedelte Weibchen vermessen und auf ihren Brutstatus hin untersucht. 1999 wurden nur zwei solcher Messungen durchgeführt. Die Größenklasse und die Anzahl der Jungen wurde ebenfalls aufgenommen. Die Jungen wurden unter Wasser gezählt und ihre Standardlängen geschätzt oder die Bruten wurden abgefangen, an Land gezählt und mit dem Lineal vermessen. 1999 wurden die Jungen abgefangen und an Land vermessen.

Die Verhaltensbeobachtungen wurden je nach Sichtbedingungen aus etwa 1,5 m Entfernung gemacht. Die Tiere konnten sich vor der Beobachtung jeweils fünf Minuten an die Situation gewöhnen und wurden anschließend für 15 Minuten beobachtet.

Die auftretenden Verhaltensweisen (Tab. 3.1) wurden als Ereignisse gezählt (Überblick über Verhalten von Cichliden: Baerends & Baerends-van Roon 1950

[3]). Folgende Verhaltensweisen wurden protokolliert:

Drohen: Die Rückenflosse ist steil aufgestellt, die Kiemendeckel werden abgepreizt, oft nähert sich das Tier, indem es dem Kontrahenten die Körperseite zuwendet. Die Körperlängsachse zeigt dabei nach oben oder unten. Drohen in Richtung eines anderen Tieres wird protokolliert, wenn das Focustier mindestens die Hälfte der Strecke eigenes_{SH}fremdesTier drohend zurückgelegt hat, wenn die Tiere Körperkontakt haben oder sich beißen.

Fächeln: Das Weibchen schwimmt in das Schneckenhaus ein und bewegt die Schwanzflosse in schnellen, zitternden Schlägen. Dies Verhalten ist Teil der Brutpflege und dient vermutlich der Zufuhr von Frischwasser in das Innere des Schneckenhauses. Ein Weibchen kann dies Verhalten auch dann zeigen, wenn es von einem Männchen besucht wird, auch dann, wenn sich keine Eier oder Larven im Schneckenhaus befinden. Oft erst nach dem Ausschwimmen ist das Fächeln vom Graben zu unterscheiden (hier transportiert das Tier Sand aus dem Inneren des Schneckenhauses und spuckt diesen in einiger Entfernung zum Haus wieder aus).

Balz: Die Weibchen zeigen eine charakteristische Körperfärbung, der hintere Teil des Körpers verfärbt sich von hell-sandfarben nach dunkelgrau bis schwarz, auch die Stirn wird dunkel. Die Weibchen biegen ihren Körper, während sie auf das Männchen zuschwimmen und wenden ihm den nun optisch stark vergrößerten Bauch zu. Anschließend schwimmen sie mit zitternden Flossenbewegungen in das Schneckenhaus ein.

Graben: Der Fisch nimmt mit dem Maul Sand aus der Umgebung oder aus dem Inneren des Schneckenhauses auf und spuckt diesen wieder aus. Der Sand kann auch durch pflügende Bewegungen des ganzen Körpers bewegt werden (siehe hierzu auch Haussknecht und Kuenzer 1991 [29]).

Als Interaktionspartner wurden Weibchen und Männchen der eigenen Art oder artfremde Tiere protokolliert. *Neolamprologus hecqui* (Abb. 3.1), *Ectodus descampsi*, *Lepidioloamprologus cunnigntoni* (Cichlidae) und Stachelaal (Mastacembelidae) wurden ebenfalls als Interaktionspartner beobachtet.

Tab. 3.1: Aufgenommene Verhaltensweisen und mögliche Interaktionspartner in Freilandbeobachtungen. Erläuterungen zu den einzelnen Verhaltensweisen siehe Text. In diesem Kapitel wird nur Verhalten gegenüber arteingenen Individuen dargestellt (Räuberinteraktionen s. Kap. 4.)

Verhalten	Interaktionspartner
Drohen	<i>Lamprologus ocellatus</i> --Weibchen
Jagen	<i>Lamprologus ocellatus</i> --Männchen
Beißen	<i>Neolamprologus hecqui</i>
Fliehen	<i>Ectodus deschampsii</i>
Graben	<i>Lepidiolamprologus cunningtoni</i>
Fächeln	Mastacembelidae
Balz	gemischte Schwärme
Fressen	



Abbildung 3.1: Adultes Weibchen von *Neolamprologus hecqui* (Cichlidae) im Labor, SL bis 70 mm. Diese Art tritt als Jungfischräuber und Schneckenhaus-Konkurrent für *L. ocellatus* in Erscheinung.

3.3 Habitat und Individuen-Dichte

In unserem Untersuchungsgebiet siedelte *L. ocellatus* auf Sand-Flächen. Diese waren frei von Pflanzen-Bewuchs, Steinen oder anderen Strukturen. Die einzigen Landmarken waren kleine Erhebungen (ca 10 cm) oder Trichter im Sand (Durchmesser ca 50 cm). Letztere wurden von *Neolamprologus hecqui* besiedelt. Das Gefälle auf der Probefläche 1997 betrug in Ost-West-Richtung 2,75 cm/m und 1999 in Ost-West-Richtung 3,5 cm/m (Seeufer-Seemitte).

Die von *L. ocellatus* bewohnten Schneckenhäuser von *Neothauma tanganyicense* sind komplett im Sand eingegraben. Ihre Öffnungen liegen auf einer Höhe mit dem Sandboden. Die besiedelten Flächen erscheinen deshalb für den menschlichen Beobachter sehr homogen.

Die angesiedelten Weibchen waren zwischen 26 und 38 mm groß (Median 1997 34 mm $N_{97}=20$; 1999 32 mm $N_{99}=43$). Die Männchen hatten Standardlängen zwischen 28 und 54 mm (Median 1997 51 mm, 1999 47,5 mm, $N_{97}=17$ und $N_{99}=28$). Es ist auffällig, dass zwischen den Untersuchungsjahren Unterschiede in der Standardlänge der angesiedelten Tiere bestehen (Abb. 3.2). 1999 waren die Tiere beider Geschlechter im Median jeweils signifikant kleiner als 1997 (MWU-Test $p = 0,05$). Die Größe der Schneckenhäuser ist positiv mit der Standardlänge der sie bewohnenden Individuen korreliert ($r_s=0,528$ $p=0,004$ $N=29$ Abb. 3.3).

Nichtangesiedelte Tiere haben wir auf den Flächen nur äußerst selten und nur einzeln gesehen. Wir konnten keine Schulen von Adulten beobachten. In zwei Metern Tiefe waren die ersten Individuen von *L. ocellatus* zu sehen. Die Dichte stieg dann mit der Tiefe an. Unsere Testflächen für die Versuche lagen zwischen 4,5 und 5,5 m tief. Die Dichte betrug hier zwischen 0,3 und 1 Tier pro m^2 (Abb. 3.4). In größere Tiefen waren die Tiere nur noch selten zu sehen (15 m: 0,2; 16 m: 0; 17 m: 0,02 Tiere pro m^2).

Das Geschlechterverhältnis auf den Flächen zur Dichtemessung variierte zwischen 1:1 und 7:1. Im Median kamen 1997 auf ein Männchen drei Weibchen (Abb. 3.5). In zwei Flächen gab es jeweils drei Weibchen, aber keine Männchen. 1997 besuchten 20 beobachtete Männchen im Median 3 Weibchen (0 bis 6). 1999 lag dieser Wert für 27 untersuchte Männchen im Median ebenfalls bei drei Weibchen (0 bis 5).

Für 12 untersuchte Männchen ergaben sich Territoriengrößen zwischen 2,1 und 15 m^2 . Im Median verteidigten die Männchen eine Fläche von 8,9 m^2 . Diese Daten stammen aus den Untersuchungen zur Mutter-, bzw. Vaterschaft 1997 (s.

Kap. 5). Die Größenauswahl der Männchen ist deshalb eingeschränkt. Die vorliegenden Daten zeigen tendenziell eine positive Korrelation zwischen Standardlänge und Territoriengröße (Spearman-Rank-Test $r = 0,56$ $p = 0,095$ $N = 10$ Abb. 3.6). Größere Männchen hatten 1997 auch Zugang zu mehr Weibchen als kleine Männchen ($r_s=0,6707$ $p=0,012$ $N=15$). Für 1999 konnte keine solche Korrelation gezeigt werden ($r_s=0,0413$ $p=0,83$ $N=28$). Insgesamt deuten die maximalen Weibchenzahlen für eine gegebene Standardlänge aber ebenfalls darauf hin, dass große Männchen beim Zugang zu Weibchen im Vorteil sind (Abb. 3.7).

Die Abstände zwischen Weibchen bestimmen, wieviele Weibchen in einem gegebenen Territorium von einem Männchen verteidigt werden können. Weibchen hielten im Median einen Abstand von 91, bzw. 99,5 cm zu ihrer nächsten Nachbarin ein ($SD_{1997}=34$, $SD_{1999}=46$). In den beiden Beobachtungszeiträumen siedelten die Weibchen minimal 17, bzw. 40 cm und maximal 200, bzw. 263 cm voneinander entfernt (Abb. 3.8 und 3.9).

Mit 80, bzw. 85 cm Abstand siedelten Weibchen und Männchen etwas näher zusammen ($SD_{1997}=50$, $SD_{1999}=41$). Die minimalen und maximalen Abstände zum nächsten Nachbarn lagen in beiden Jahren sehr dicht beieinander (22/25 cm und 219/214 cm).

Männchen hielten entsprechend ihrer großen Territorien recht große Distanzen zueinander ein (235/186 cm zum nächsten Männchen). Die minimalen Abstände zwischen Männchen betragen 80 und 61 cm. 1997 wurden maximal 356 cm und 1999 365 cm gemessen.

Mit Ausnahme der Abstände zwischen den Männchen (MWU-Test $p=0,03$ $N_{97}=25$ $N_{99}=33$) zeigten sich in den Abständen zwischen den angesiedelten Tieren keine Unterschiede zwischen den Untersuchungszeiträumen (Abb. 3.8 und 3.9).

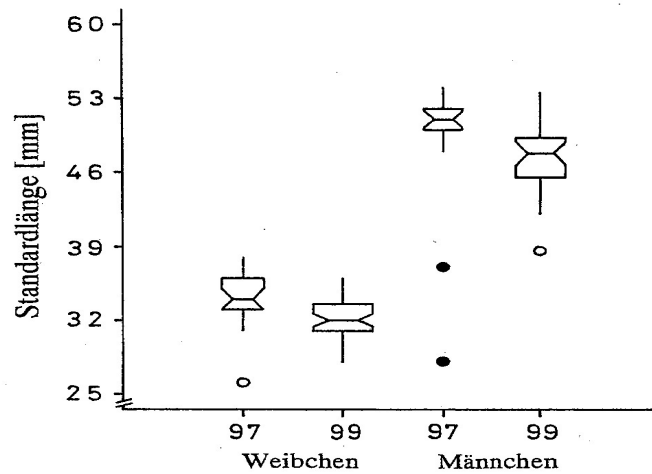


Abbildung 3.2: Größenverteilungen für Weibchen und Männchen 1997 und 1999 (Standardlängen in mm). 1999 waren die Tiere signifikant kleiner als 1997.

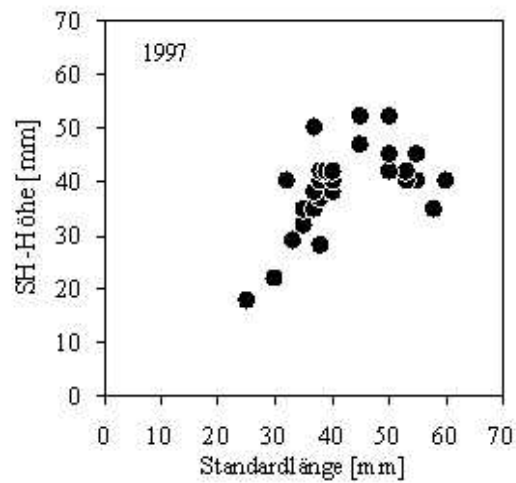


Abbildung 3.3: Beziehung zwischen Schneckenhaushöhe und Standardlänge von *L. ocellatus* in mm für 1997.

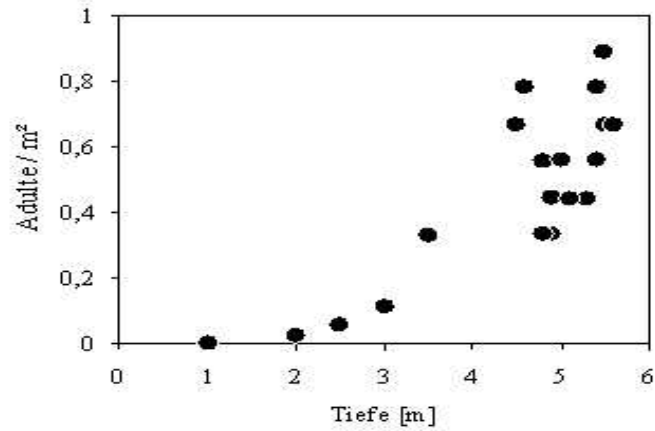


Abbildung 3.4: Anzahl von adulten *L. ocellatus* pro m^2 in verschiedenen Tiefen für 1997. Die Tiefe wurde mit dem Tauchcomputer gemessen oder aus den Karten errechnet (für 7 Werte zwischen 4,5 und 5,5 Metern Tiefe).

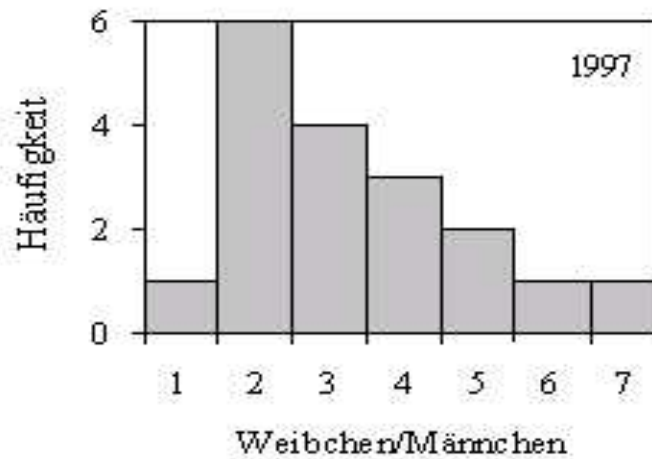


Abbildung 3.5: Anzahl Weibchen pro Männchen in 20 Sektoren (je $9 m^2$) für 1997. In zwei Sektoren gab es keine Männchen.

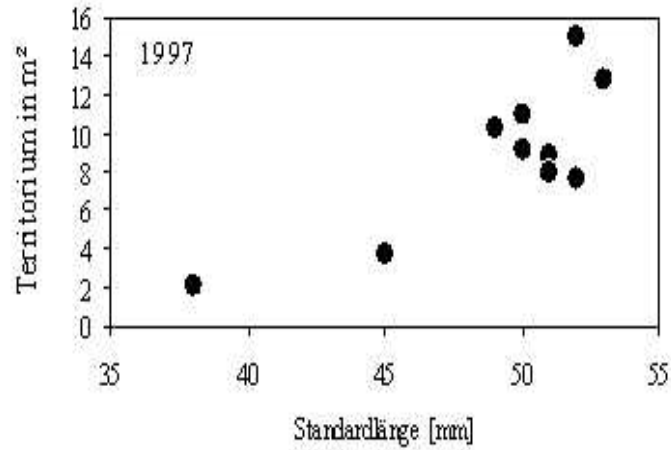


Abbildung 3.6: Standardlänge der Männchen [mm] und Territorien in m^2 für 1997.

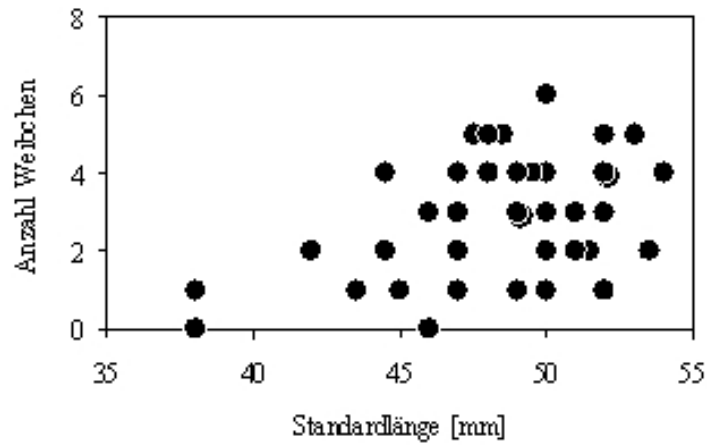


Abbildung 3.7: Standardlänge der Männchen [mm] und Anzahl der Weibchen, die die Männchen während der Beobachtungen besucht haben (1997 und 1999).

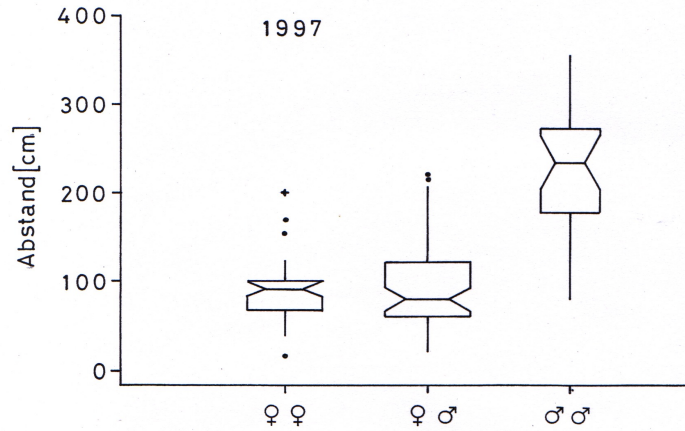


Abbildung 3.8: Abstände im Freiland innerhalb der Geschlechter und zwischen Männchen und Weibchen für 1997 (Mediane WW=91 WM=80 MM=235).

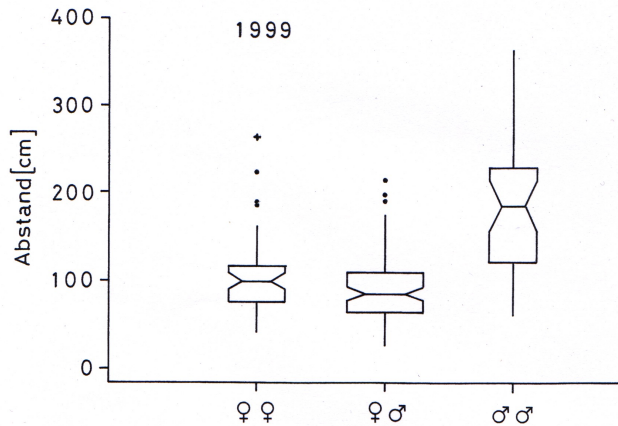


Abbildung 3.9: Abstände im Freiland innerhalb der Geschlechter und zwischen Männchen und Weibchen für 1999 (Median WW=99,5 WM=85 MM=186).

3.4 Fortpflanzung

3.4.1 Brütende Tiere

In beiden Untersuchungszeiträumen fanden sich brütende Weibchen. 1997 kontrollierten wir insgesamt 548 Weibchen auf ihren Brutstatus hin. Der Anteil der brütenden Weibchen betrug an verschiedenen Beobachtungstagen zwischen 7 und 45 % (Abb. 3.10). 1999 wurden nur an drei Tagen Weibchen protokolliert. Der Anteil brütender Weibchen betrug 21%, 26% und 41% (insgesamt 74 untersuchte Weibchen).

Eine Synchronisation des Brutgeschehens mit dem Mond wie für andere Arten gezeigt (Rossiter 1991 [59], Nakai et al. 1990 [44]), konnten wir hier für Weibchen mit kleinen Jungfischen nicht finden (Abb. 3.11). Eine ausgeprägte Abhängigkeit von der Mondphase hätte sich trotz des kurzen Stichprobenzeitraumes erkennen lassen müssen.

Die Anzahl der Männchen mit Jungfischen war in beiden Versuchzeiträumen sehr gering. 1997 konnten wir drei Männchen mit Jungfischen am Haus beobachten. In einem Fall konnten wir beobachten, dass ein Männchen Jungfische am mütterlichen Haus bewachte, nachdem das Weibchen von dort verschwunden war. 1999 konnten neun Männchen mit Jungfischen gezählt werden, die auch genetisch untersucht wurden. In Kap. 5.6 werden die Vaterschaften näher behandelt.

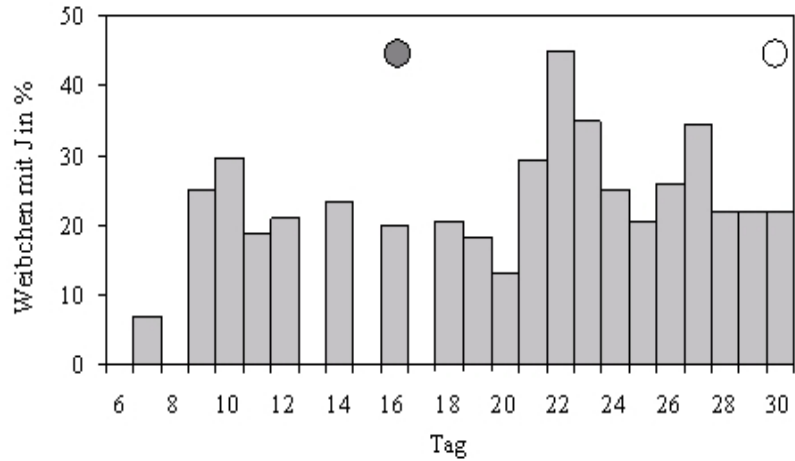


Abbildung 3.10: Anteil der Weibchen mit Jungfischen aller Größenklassen über den Untersuchungszeitraum 1997 (gefüllter Kreis: Neumond, offener Kreis: Vollmond). An fünf Tagen wurden keine Daten aufgenommen.

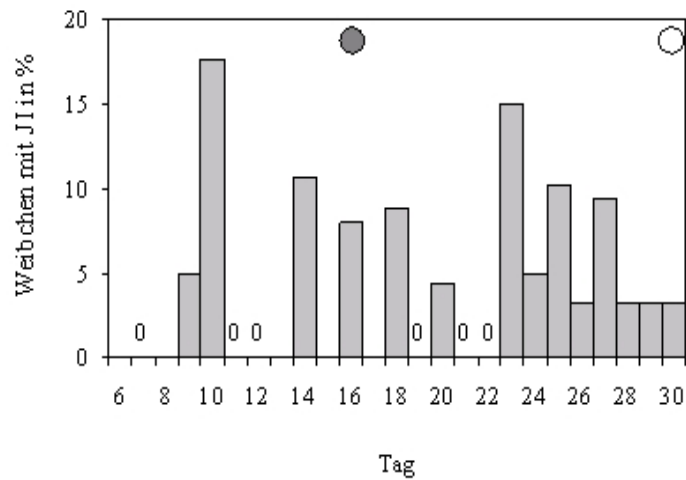


Abbildung 3.11: Anteil der Weibchen mit Jungfischen der kleinsten Größenklasse über den Untersuchungszeitraum 1997 (gefüllter Kreis: Neumond, offener Kreis: Vollmond). An fünf Tagen wurden keine Daten aufgenommen.

3.4.2 Jungfische

Junge am Schneckenhaus

1997 waren unter den brütenden Weibchen solche mit Jungen der Größenklasse II (7-11 mm) am häufigsten vertreten (72). Es fanden sich weniger Weibchen mit kleineren Jungen bis 6 mm (31). Junge ab 11 mm Standardlänge konnten nur noch vergleichsweise selten an den Schneckenhäusern beobachtet werden (15 Weibchen). Die meisten Jungfische verließen demnach die Schneckenhäuser, wenn sie zwischen 7 und 11 mm Länge erreicht hatten.

Auch 1999 fanden sich keine Weibchen mit Jungfischen über 13 mm (an Land vermessen und gezählt). Sehr kleine Jungfische wurden nur bei Weibchen beobachtet, wohingegen größere Junge auch an Schneckenhäusern von Männchen gefangen werden konnten (Abb. 3.12).

Die maximale Anzahl der Jungen pro Brut nahm mit der Brutgröße ab (Abb. 3.13). Während in der Klasse bis 6 mm zwischen 3 und 30 Junge am Nest gezählt werden konnten, waren es für die nächste Klasse nur noch maximal 20 ($N_{JI}=29$, $N_{JII}=50$, $N_{JIII}=11$). Bruten über 11 mm Länge bestanden nur noch aus wenigen Jungfischen (Median 1).

Es zeigte sich nur ein leichter Unterschied zwischen den unter Wasser gezählten und abgefangenen und an Land ausgezählten Bruten. Die Jungfischzahlen für kleine Junge (bis 6 mm) wurden durch das Zählen unter Wasser wahrscheinlich unterschätzt (Abb. 3.13). Unter Wasser ausgezählt, ergab sich ein Median von 8 Jungen der Größenklasse I am Schneckenhaus. Die an Land gezählten Bruten hatten im Median 22 Jungfische. In den an Land ausgezählten Bruten zeigte sich eine negative Korrelation zwischen Standardlänge und Anzahl der Jungen einer Brut ($r_s=-0,52$ $p<0,05$ $n=20$). Je größer der jeweils größte Jungfisch einer Brut war, umso weniger Jungtiere fanden sich am Schneckenhaus.

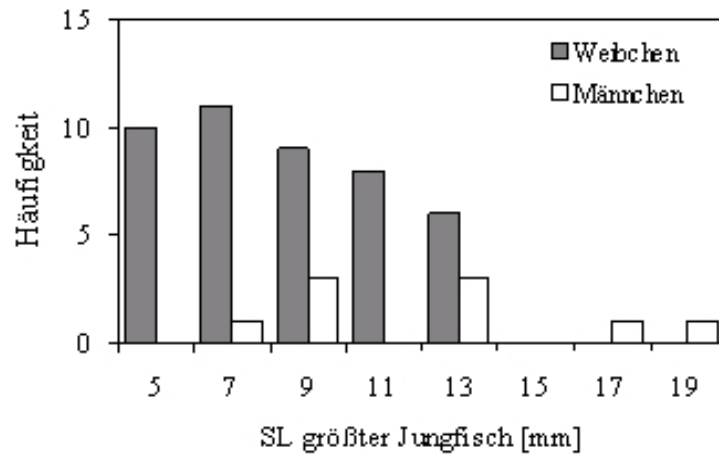


Abbildung 3.12: Standardlänge [mm] des größten Jungfisches in einer Brut. Häufigkeiten für Weibchen und Männchen im Untersuchungszeitraum 1999.

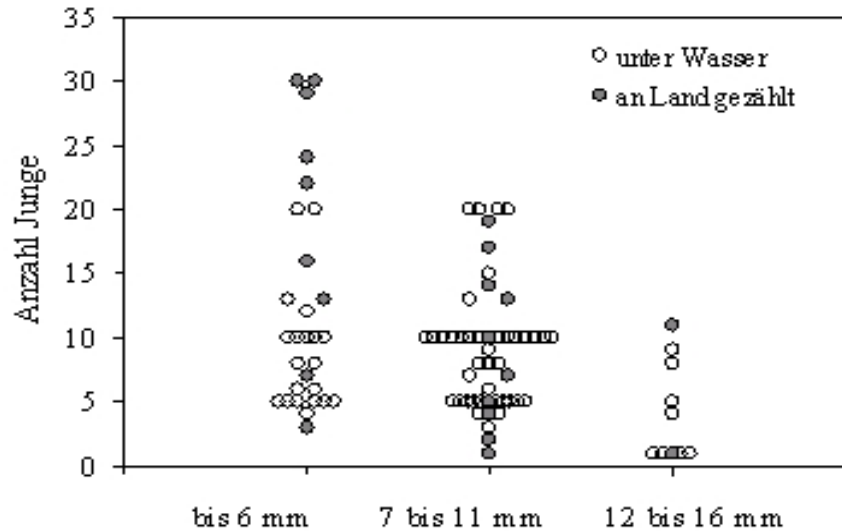


Abbildung 3.13: Anzahl der Jungfische einer Brut für drei Größenklassen für 1997. Die Brutgrößen nehmen mit dem Alter der Jungfische ab. JI: bis 6 mm SL, JII: 7-11 mm SL, JIII: ab 12 mm SL. Offene Kreise: unter Wasser gezählt, gefüllte Kreise: an Land gezählt.

Jungfische auf den Flächen

Ältere Jungfische, die die elterlichen Schneckenhäuser verlassen hatten oder von dort vertrieben worden waren, versteckten sich einzeln in kleinen Vertiefungen im Sand (Abb. 3.14), in Schalen von *Lavigeria grandis* oder unter Schalenbruchstücken. Ein Jungtier konnte beobachtet werden, wie es im Siphon einer großen Muschel verschwand und nach kurzer Zeit wieder daraus hervor kam. Jungtiere bildeten, wie schon im Labor beobachtet, keine Schulen. Insgesamt war die Dichte der Jungfische, die frei auf den Flächen beobachtet werden konnten, mit maximal 0,67 Tieren pro m^2 eher niedrig (Abb. 3.15). Sie wurde vermutlich etwas unterschätzt, weil die Tiere sehr gut getarnt sind und weil sie bei Gefahr oft blitzschnell im Sand verschwinden.



Abbildung 3.14: Von den Eltern vertriebene Jungfische im Labor.

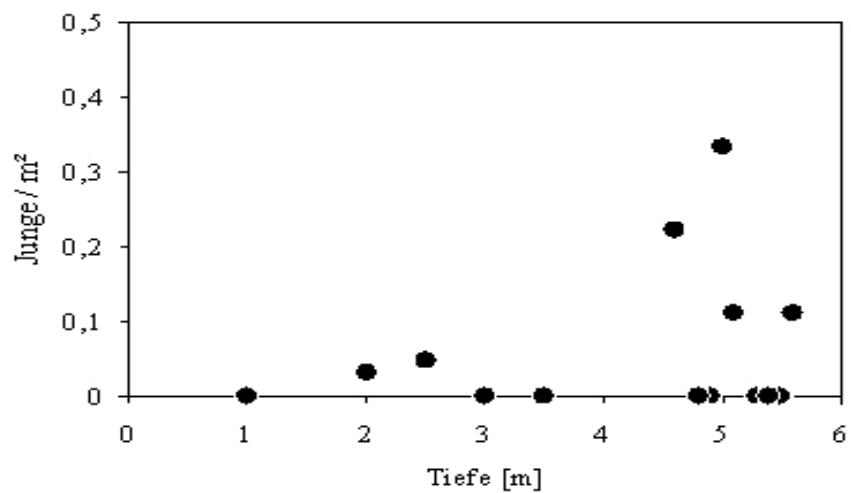


Abbildung 3.15: Dichte von Jungfischen pro m^2 über die Tiefe [m]. Die Tiefe wurde mit dem Tauchcomputer gemessen oder aus den Karten errechnet (7 Werte).

3.5 Soziale Interaktionen

Im Freiland sollte untersucht werden, wie häufig die Tiere mit gleich- und gegengeschlechtlichen Tieren der gleichen Art interagieren und ob die im Labor auftretende Aggression zwischen Weibchen auch unter natürlichen Bedingungen auftritt.

Die Häufigkeit von Aggression gegen arteigene Individuen wurde an 25 Weibchen und 23 Männchen beobachtet. 14 dieser Weibchen hatten Jungtiere an ihren Schneckenhäusern. Weibchen interagierten im Median 2 mal in 15 Minuten mit arteigenen Tieren (8 Weibchen ohne Interaktion während der Beobachtung). Männchen zeigten im Median 6 mal in 15 Minuten aggressives Verhalten und interagierten damit signifikant häufiger aggressiv mit Tieren der eigenen Art als Weibchen (MWU-Test $p=0,0007$). Zwei Männchen zeigten keine aggressive Interaktion mit arteigenen Tieren. Weibchen wurden von Männchen ähnlich häufig angedroht wie andere Männchen (Median jeweils 3 mal/15 min, Abb. 3.16). Auch Weibchen interagierten ähnlich häufig mit Männchen wie mit Weibchen (Median jeweils 1 mal/15 min). Die Aggression trat sowohl zwischen angesiedelten als auch zwischen angesiedelten und balzenden Weibchen auf, die neu in das Gebiet kamen. Ein Weibchen konnte beobachtet werden, wie es 120 cm vom eigenen Schneckenhaus entfernt versuchte, ein neues Weibchen von der Ansiedlung an einem Schneckenhaus abzuhalten. Das residente Weibchen wurde seinerseits von einem Männchen angedroht.

Im Gegensatz zu aggressiven Auseinandersetzungen konnte Balzverhalten eher selten beobachtet werden. Es trat bei vier von 25 beobachteten Weibchen auf. Beide Geschlechter befassten sich gleich häufig mit ihren Schneckenhäusern (MWU-Test $p=0,533$). Das Eingraben und Säubern der Häuser konnte bei Weibchen im Median zweimal und bei Männchen im Median 1,5 mal in 15 Minuten beobachtet werden (Abb 3.17). 73% der Weibchen und 81 % der Männchen zeigten dieses Verhalten während der Beobachtungszeit.

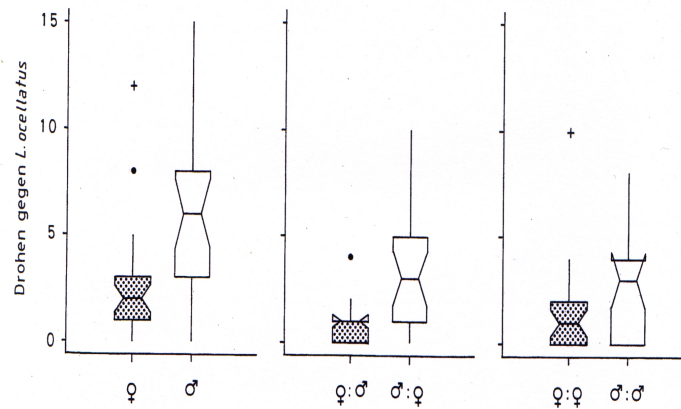


Abbildung 3.16: Drohverhalten adulter *L. ocellatus* gegen Tiere der eigenen Art in 15 Minuten. Drohverhalten gegen Tiere des eigenen und des jeweils anderen Geschlechts. $N_{\text{Weibchen}}=25$, $N_{\text{Männchen}}=23$. Erläuterungen zum gekerbten Boxplot siehe Kap. 2.3.

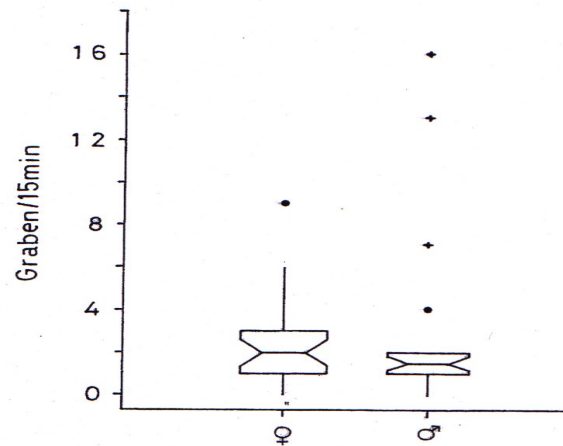


Abbildung 3.17: Graben am Schneckenhaus für Weibchen und Männchen, Häufigkeit in 15 Minuten.

3.6 Diskussion

Freiland-Untersuchungen zu Habitat und Verhalten sollten zeigen, inwiefern sich die Labordaten übertragen lassen und welche Relevanz ihnen in der Interpretation natürlichen Verhaltens zukommt.

Die im Freiland gefundenen Standardlängen angesiedelter Tiere entsprachen denen der im Labor verwendeten Tiere. Im Labor züchten aber auch kleinere und damit jüngere Tiere, die im Freiland nicht an Schneckenhäusern beobachtet werden konnten, weil sie in Auseinandersetzungen um Ressourcen unterliegen.

Die Schneckenhausgröße war mit der Standardlänge der sie bewohnenden Fische korreliert. Die Korrelation ist vermutlich deshalb nicht ganz strikt, weil die Tiere die Häuser nicht bewegen können und so nicht wirklich wählen können, welches Haus sie beziehen. Kleinere Tiere können Häuser halten, weil sie ihnen auf Grund der zu geringen Öffnungsweiten von großen Individuen nicht streitig gemacht werden.

Habitat und Dichte

L. ocellatus siedelt auf reinen Sandflächen ab einer Tiefe von 2,5 m. In Übereinstimmung mit anderen Datensätzen aus ähnlichen Tiefenbereichen (Sato 1997 [63]) lagen die Siedlungsdichten zwischen 0,3 und 1 Tier pro m^2 . In den folgenden Kapiteln werden mögliche Gründe für diese im Vergleich zur Körpergröße der Fische geringe Dichte untersucht. Abstände von im Median 95 cm zwischen Weibchen im Freiland sollten in zukünftigen Laborversuchen berücksichtigt werden. Schwierigkeiten bei der Ansiedlung von Harems im Labor deuten darauf hin, dass der Platz im Aquarium vielleicht zu gering ist.

Die Abstände zwischen Männchen und Weibchen lagen im Median bei 80 cm. Wenn Weibchen die Abstände zu Männchen ohne dessen Interaktionsmöglichkeit wählen können, so siedeln sie im Labor im Median 50 cm vom Männchen entfernt.

Das Geschlechterverhältnis der angesiedelten Tiere war zu den Weibchen hin verschoben. In beiden Untersuchungsperioden war im Median ein Männchen mit drei Weibchen verpaart. Das operationale Geschlechterverhältnis kann aber von diesem Verhältnis abweichen, je nachdem ob der beobachtete Zugang zu Weibchen mit Vaterschaft gleichzusetzen ist.

Die Territoriengrößen waren für die Männchen in unserem Untersuchungsgebiet mit 8 bis 9 m^2 viel größer als in der Literatur beschrieben (Bills 1996 [6] 1-3

m^2 , ohne Angabe von Methode und Häufigkeiten), obwohl die Individuen-Dichten zwischen den Gebieten vergleichbar waren.

Anders als bei *Tropheus moorii* (Sturmbauer & Dallinger 1995 [68]) waren Territoriengröße und Standardlänge bei *L. ocellatus* -Männchen nur tendenziell korreliert. Im Vergleich erscheinen die Territorien für einen kleinen Buntbarsch (Männchen: 5 cm SL) sehr groß. So hielt *Tropheus moorii* mit einer Standardlänge von 13 cm maximal ein Territorium von $5,18 m^2$. Dieser Vergleich verdeutlicht, dass Territoriengrößen relativ zur Standardlänge sehr unterschiedlich sein können. Freiland-Untersuchungen kommt deshalb eine große Bedeutung für das Design von Laborversuchen (z.B. Beckengrößen) und die Interpretation daraus gewonnener Ergebnisse zu.

Größere Männchen hielten tendenziell nicht nur größere Territorien. Die maximalen Weibchenzahlen bei einer gegebenen Standardlänge der Männchen zeigen auch, dass große Männchen beim Zugang zu Weibchen Vorteile haben.

Sowohl ökologische als auch soziale Faktoren können auf die Abstandsverteilungen zwischen Individuen und damit auf das Paarungssystem einwirken. Die Kapitel 4 und 5 widmen sich der Untersuchung dieser Faktoren.

Fortpflanzung

Brütende Tiere

Sowohl in der Trockenzeit (1997) als auch in der Regenzeit (1999) fanden sich brütende Tiere. Die Brutpflege wird überwiegend von Weibchen gezeigt, aber auch Männchen leisteten vereinzelt Brutpflege. Sie bewachten junge Bruten an Schneckenhäusern, nachdem das Weibchen an diesem Haus verschwunden war. Wie im Labor zu beobachten, duldeten auch im Freiland einige Männchen Jungtiere an ihren eigenen Häusern.

Der Anteil der Weibchen mit kleinen Jungtieren schwankte zwar von Beobachtung zu Beobachtung, es konnte aber keine Korrelation mit dem Mondzyklus festgestellt werden. Um diese Frage abschließend zu klären, müsste das Ablachen über einen längeren Zeitraum beobachtet werden können. Wir konnten im Freiland tagsüber aber kein Ablachen beobachten. Auch im Labor sieht man dieses Verhalten (es besteht aus mehreren Laichakten und kann 20 Minuten dauern) äußerst selten. Die Fische sind entweder sehr störungsempfindlich oder sie zeigen das Verhalten in der Dämmerung, bzw. in der Nacht. Eine Synchronisation der Fortpflanzung ist für Arten mit offenen Brutplätzen wichtiger als für Tiere mit

engen und daher relativ sicheren Bruthöhlen (Nakai et al. 1990 [44]). Daher ist eine solche Synchronisation für *L. ocellatus* nicht unbedingt zu erwarten.

Eine starke Synchronisation des Laichgeschehens könnte für Männchen mit mehreren Weibchen sowohl zeitlich als auch physiologisch ein Problem darstellen und das operative Geschlechterverhältnis in Richtung 1:1 drängen.

Jungfische

Die Anzahl der Jungen in einer Brut nahm mit der Standardlänge der Jungen langsam ab. Über und unter Wasser wurden vergleichbare Jungenzahlen gezählt, wobei die unter Wasser aufgenommenen Anzahlen deutlich die Vorliebe zählender Menschen für die Zahl Fünf oder Vielfache davon zeigen.

Kein Jungtier an einem Weibchen-Schneckenhaus war größer als 13 mm. Die Jungtiere überleben vermutlich besser, je länger sie am Schneckenhaus eines adulten Tieres bleiben können. Vielleicht vertreiben die Weibchen die großen Jungtiere, damit sie erneut ablaichen können. Laborbeobachtungen haben gezeigt, dass Weibchen keine neue Brut aufziehen, wenn die großen Jungen der letzten Brut im Becken verbleiben. Das Dispersal hat also Auswirkungen auf die Laichabstände.

Wahrscheinlich erreichen die Jungen mit ca 13 mm eine Schwelle, über die hinaus es für Weibchen zugunsten ihres zukünftigen Fortpflanzungserfolges sinnvoll ist, die Jungen zu vertreiben. Im Labor konnte beobachtet werden, wie Weibchen ihre Jungen vom Schneckenhaus vertrieben. Jungfische sind aber auch untereinander aggressiv (s. Kap. 5) und könnten somit dazu beitragen, dass ihre Geschwister das Haus verlassen.

Ein Teil der vertriebenen Jungen kann zu einem Männchen wechseln. Die größten Jungen fanden sich an Schneckenhäusern territorialer Männchen. Es ist zu prüfen, ob die Überlebenschance für Jungtiere an Männchenhäusern höher ist, als für solche ohne Schutz durch ein Schneckenhaus. Da dieser Platz für große Junge begrenzt ist, könnten Weibchen mit wenigen, weiter entfernten Nachbarinnen indirekt im Vorteil sein, weil ihre Jungen nicht mit fremden Jungen um diesen sicheren Platz konkurrieren müssen. Wenn das Schneckenhaus die Überlebenschancen der Jungen verbessert, erhöhen solche Männchen ihren Fortpflanzungserfolg, die diesen Vorteil ihren eigenen Jungen zugute kommen lassen. Ob Männchen gegen Junge anderer Väter diskriminieren, wird in Kapitel 5 behandelt.

Die Dichten der Jungfische, die frei auf den Flächen lebten, war sehr gering.

Wie im Labor konnten auch im Freiland keine Schulen von Jungfischen beobachtet werden. Mehrere Erklärungen sind für dieses Verhalten vorstellbar. Wenn die Jungen sich hauptsächlich benthisch ernähren, vermeiden sie vielleicht durch ihr vereinzelt Auftreten Futterkonkurrenz. Zudem sind einzelne Jungfische auf dem Sand weniger auffällig als eine ganze Brut zusammen. Da das Wachstum innerhalb einer Brut ungleichmäßig ist und die Dispersal graduell verläuft, könnte das Auffinden anderer Jungtiere ähnlicher Größenklassen ein Problem darstellen. Junge sollten es vermeiden, die Nähe größerer Jungtiere zu suchen, weil diese sich aggressiv oder sogar kannibalistisch verhalten können (siehe Kapitel 5).

Soziale Interaktionen

Die Mehrzahl der untersuchten Tiere interagierte mit Tieren der eigenen Art, wobei Männchen sich häufiger als Weibchen mit Tieren der eigenen Art beschäftigten. Weibchen waren sowohl gegenüber Männchen als auch gegenüber Weibchen aggressiv. Die Häufigkeiten des Drohverhaltens waren denen im Labor vergleichbar (Walter und Trillmich 1994 [77]). Aggressives Verhalten trat zwischen Weibchen -trotz der im Vergleich zum Labor größeren Abstände- im Freiland ebenfalls auf.

Die bisherigen Aquariumsbeobachtungen sind demnach kein Labor-Artefakt, sondern spiegeln das natürliche Verhaltensrepertoire von *Lamprologus ocellatus* wieder.

Kapitel 4

Ökologische Faktoren

4.1 Einleitung

Ökologische Faktoren -biotische wie abiotische- setzen die Grenzen, innerhalb derer Individuen ihren Fortpflanzungserfolg maximieren können. Im folgenden Kapitel wird der Einfluss von Ressourcenverfügbarkeit und Räuberdruck auf die Dichte von *L. ocellatus* untersucht.

Die leeren Schneckenhäuser von *Neothauma tanganyicense* stellen einen solchen von den Tieren selbst nicht veränderbaren Faktor dar. In Kapitel 4.2 stelle ich die Frage, ob die Schneckenhausdichte ein limitierender Faktor für die Siedlungsdichte von *L. ocellatus* ist. Wenn dem so wäre, sollten alle verfügbaren Schneckenhäuser besiedelt sein und eine experimentelle Erhöhung der Schneckenhausdichte sollte mehr Tieren die Möglichkeit zur Ansiedlung geben. Die Dichte der Tiere sollte mit der Dichte der Schneckenhäuser erhöht werden können. Wenn die Männchen in den Flächen limitiert sind, die sie verteidigen können, dann sollte eine Erhöhung der Schneckenhaus-Dichte eine Verschiebung des operativen Geschlechterverhältnisses nach sich ziehen. Der Polygynie-Grad sollte dann ansteigen. Wenn allein die Dichte der Schneckenhäuser für die Dichte der Tiere verantwortlich ist, dann sollten sich Tiere unabhängig von der Entfernung zu residenten Individuen gleich gut ansiedeln können.

Sollten sich die beobachteten Abstände zwischen Weibchen (s. Kap. 3) nicht allein aus der Dichte der Schneckenhäuser ableiten lassen, könnten die Tiere bestimmte Abstände einhalten, weil sie die Fläche für die Futtersuche benötigen (Bills 1996 [6], Genner et al. 1999 [26]). Futterressourcen im Boden erneuern sich nur langsam und es lohnt sich die Flächen zu verteidigen. Planktonisches Futter

ist dagegen nicht zu monopolisieren. Im Freiland wurde untersucht, wie häufig die Tiere benthisch oder planktonisch fressen und wie weit sie sich dabei von ihrem Schneckenhaus entfernen. Da Jungfische in nächster Nähe des Schneckenhauses fressen, wurde weiter beobachtet, ob Weibchen mit Jungfischen andere Freßgewohnheiten haben als solche ohne Junge.

Die Interaktion mit Raubfeinden stellt in der Evolution des Verhaltens einen wichtigen Selektionsdruck dar. Kann die Beute den Räubern nicht ausweichen, indem sie ihre Aktivitätsphasen gegen die der Räuber verschiebt, so ist es von Vorteil, die Nähe zu anderen Individuen zu suchen und vom Verdünnungseffekt des Predationsrisikos und der erhöhten Aufmerksamkeit der Herde oder Kolonie zu profitieren (Hamilton 1971 [28]). Die Anwesenheit von Räubern führt in Herden oder Schwärmen häufig zu niedrigeren Abständen zwischen Tieren (Krause 1993 [36]) und zu verringerter Aggression wie für Jungfische des dreistacheligen Stichlings gezeigt werden konnte (Wright und Huntingford 1993 [81]).

Aber wie groß ist der Räuberdruck auf *L. ocellatus* im Freiland? Diese Arbeit stellt erstmals Beobachtungen zum Verhalten (Frequenz und Qualität) gegenüber Raubfeinden vor. In Kapitel 4.4 werden die Ergebnisse der Verhaltensbeobachtungen aus dem Freiland zur Häufigkeit von Interaktionen mit artfremden Individuen und hier besonders mit Raubfischen dargestellt. Durch Wegfangen der Elterntiere im Freiland wurde der Raubdruck auf die Jungtiere und die Bedeutung der Brutpflege durch die Weibchen verdeutlicht. Anschließend wird der Einfluss von Räuberwahrnehmung auf Verhalten und Raumnutzung von Weibchen im Laborversuch erläutert. Es wurde getestet, ob die Anwesenheit eines Raubfisches die Abstände zwischen Weibchen, wie theoretisch zu erwarten, verringert.

4.2 Schneckenhäuser - eine knappe Ressource?

4.2.1 Methoden

Pilotversuch

Der Einfluss der Schneckenhausdichte wurde 1997 im Freiland untersucht. Dazu wurden acht Flächen von jeweils drei mal drei Metern morgens und nachmittags kartiert, wobei jeweils zwei Flächen aneinander grenzten. Eine der Flächen diente dabei als Kontrolle, die andere wurde manipuliert (N=4). In den Versuchsflächen waren jeweils drei Weibchen bereits angesiedelt. Auf anderen Flächen gesammelte Schneckenhäuser wurden mit Tipex und wasserfestem Faserschreiber individuell

markiert. Am Tag nach der ersten Kartierung wurden vier Schneckenhäuser in die jeweils westliche Hälfte der Flächen so ausgelegt, dass sich eine möglichst gleichmäßige Verteilung der gesamten Schneckenhäuser ergab. Nach einer Stunde und nach 5 bis 6 Stunden wurden die Flächen für 10 Minuten kontrolliert. Insgesamt wurde zu vier Zeitpunkten protokolliert, welche Tiere zu sehen waren und ob sich neue Tiere ansiedeln konnten. Nach dem Ende der Beobachtungen wurden die nicht besiedelten Schneckenhäuser wieder entfernt.

Zugabe von zwei Schneckenhäusern

Nach der Kartierung von bestehenden Sozialsystemen wurden 1999 je zwei Schneckenhäuser im Abstand von 30 und 60 cm, 60 und 90 cm oder 90 und 120 cm zu einem angesiedelten Weibchen zugelegt (jeweils sechs Versuche). Jeder Versuch wurde in einer anderen Fläche durchgeführt. Der Abstand der Häuser zum Weibchen, das dem Focustier am nächsten angesiedelt war, betrug dabei mindestens 30 cm mehr als der Abstand zum Focustier. Zum nächsten Männchen wurde ein Mindestabstand von 50 cm eingehalten. Es wurden insgesamt 12 je 9 m² große Flächen kartiert. Drei der Flächen wurden erst als Kontrollen behandelt, im Verlauf der Untersuchung haben wir aber auch hier Schneckenhäuser ausgelegt. Nach dem Auslegen der Häuser wurden die Versuchsflächen für 30 Minuten beobachtet und anschließend an Tag zwei, vier und sechs kontrolliert.

Gemessen wurden die Latenz der Focusweibchen und der territorialen Männchen bis zum ersten Aufsuchen der neuen Schneckenhäuser und die Dauer der Anwesenheit an den jeweiligen Häusern. Hierfür wurde minutlich bestimmt, welches Tier sich an welchem Haus aufhielt. Auch für neu auf den Flächen auftauchende Tiere wurden die Latenzen bestimmt. Weiter wurde festgehalten, ob die Tiere sich an einem Haus ansiedeln konnten oder ob sie von einem residenten Tier vertrieben wurden. In den Kontrollflächen wurden keine Verhaltensbeobachtungen durchgeführt; es wurde nur kontrolliert, welche Tiere anwesend waren.

Es wurden pro Versuchsdurchgang zwei Schneckenhäuser ausgelegt, um bei hohem Besiedlungsdruck noch eine Aussage darüber zu bekommen, ob Weibchen sich leichter ansiedeln können, wenn die Häuser in größerem Abstand zu residenten Tieren liegen. Wenn bei Zugabe nur eines Hauses alle Schneckenhäuser besiedelt würden, wäre eine Aussage über die Relevanz der Abstände nicht mehr möglich.

Zugabe von 20 Schneckenhäusern

Auf zwei 9 m^2 großen Flächen wurden nach der Kartierung der residenten Tiere 20 Schneckenhäuser möglichst gleichmäßig ausgelegt. Die Flächen wurden dann an den drei folgenden Tagen auf neu angesiedelte Tiere kontrolliert.

4.2.2 Ergebnisse

Schneckenhaus-Dichte im Freiland

Auf einer Fläche von 36 m^2 wurden alle Schneckenhäuser kartiert und vermessen. Es wurden 24 intakte und 3 unvollständige Gehäuse von *Neothauma tanganyicense* gezählt. Die Gehäusehöhe variierte von 16 bis 49 mm. Da in anderen Flächen Gehäuse erst ab einer Höhe von 18 mm besiedelt waren, beträgt die Anzahl der besiedelbaren Schneckenhäuser auf der Testfläche 23. Das entspricht einer Dichte von $0,64\text{ SH/m}^2$. Von diesen Schneckenhäusern waren 12 tatsächlich besiedelt ($0,33\text{ Tiere/m}^2$). Es wurden also nicht alle nutzbaren Schneckenhäuser auch von Tieren bewohnt. Andere Schneckenarten (*Lavigeria grandis* und *Spekia zonata*) waren in niedrigerer Dichte vorhanden ($0,22/\text{m}^2$) und wurden wegen ihrer geringeren Größe nur von Jungfischen genutzt.

Ergebnis Pilotversuch

Eine Stunde nach dem Zufügen waren 13 von 16 Schneckenhäusern zumindest teilweise vergraben oder wurden bereits vom territorialen Männchen oder neuen Weibchen benutzt (vier Versuche). Von fünf neu in der Fläche auftauchenden Weibchen konnte sich allerdings nur eins für mehr als 5 Stunden an den neuen Schneckenhäusern ansiedeln (Tab. 4.1). Die anderen Weibchen wurden von residenten Weibchen vertrieben. Von 16 zusätzlichen Schneckenhäusern wurden also nur zwei neu besiedelt, obwohl mehr neue Tiere gesehen wurden. In zwei Versuchsfächen gab es fünf Stunden nach der Auslegung der SH keine Veränderungen des Geschlechterverhältnisses und der Dichte. In je einer Fläche erhöhte, bzw. erniedrigte sich das Geschlechterverhältnis (hier Weibchen geteilt durch Männchen) und die Dichte.

In einer Kontrollfläche verschwanden zwei Tiere, ein vorher angesiedeltes Weibchen und ein Männchen. Die anderen Kontrollflächen zeigten keine Änderungen in der Summe der angesiedelten Tiere. Das Geschlechterverhältnis änderte

sich aber (Austausch ein Männchen gegen ein Weibchen). Die Flächen beeinflussten sich dabei nicht gegenseitig (Tab. 4.1).

Mehr Schneckenhäuser bedeuten also nicht im gleichen Maße mehr Individuen auf einer gegebenen Fläche.

Tab. 4.1: Ansiedlungen und Veränderungen der Besiedlung in 4 Flächen mit jeweils vier zugefügten SH nach sechs Stunden, W: Weibchen, 0: keine Änderung, Geschlechterverhältnis: Weibchen/Männchen)

Fläche Nr.	neue W.	Ansiedlung	Interaktion
1	1	nein	von W vertrieben
2	1	nein	von W vertrieben
3	2	ja, 1	-
4	1	nein	-
Änderung nach Zulegen der SH			
Summe Tiere		Geschlechterverhältnis	
Versuch	Kontrolle	Versuch	Kontrolle
-1	0	-1	0
+1	-2	+1	+1,5
0	0	0	+1
0	0	0	0

Ergebnis Zugabe von zwei Schneckenhäusern

Nach der Zugabe hatten alle residenten Weibchen die neuen Häuser in 30 cm Abstand innerhalb von drei Minuten besucht (Abb. 4.1) und hielten sich dort innerhalb der 30-minütigen Beobachtungszeit zwischen 3 und 30 Minuten auf (Abb. 4.2). In fünf von sechs der 30/60 cm-Versuche drohten sich innerhalb der ersten halben Stunde territoriale Weibchen und Männchen an den 30 cm entfernten Schneckenhäusern an (im Median 2,5 mal in 30 Minuten). Während der 30-minütigen Beobachtungszeit wurden die Weibchen im Median in 29 der 30 möglichen Minuten-Intervalle am 30 cm entfernten Schneckenhaus beobachtet, die Männchen dagegen nur 11 mal. An den 60 cm-Schneckenhäusern zeigt sich

ein umgekehrtes Bild. Hier waren die Männchen häufiger zu beobachten als die Weibchen (22 versus 1 mal).

Insgesamt wurden von den Weibchen die Häuser um so später (Rangkorrelation $r = 0,665$ $p = 0,005$) und kürzer besucht, je weiter sie vom eigenen Haus entfernt lagen ($r_{30/60/90} = -0,676$ $p = 0,005$, $r_{60/90/120} = -0,417$ $p = 0,05$) (Abb. 4.2). Hierfür wurden die Daten der jeweils nahen (30, 60, 90 cm) bzw. fernen (60, 90, 120 cm) Schneckenhäuser zusammengefasst. Das bedeutet, dass im Versuch '30-60 cm' das 30 cm-Abstand-Schneckenhaus das nahe Schneckenhaus ist; im Versuch '60-90 cm' ist das 60 cm-Schneckenhaus das nahe Schneckenhaus usw. Für das jeweils entferntere Schneckenhaus gilt die Zusammenfassung entsprechend. Das 120 cm entfernte Schneckenhaus wurde in keinem Versuch innerhalb der ersten 30 Minuten von residenten Weibchen aufgesucht.

Da die Abstände der Männchen zu den Schneckenhäusern unterschiedlich waren, wird im folgenden zwischen jeweils Weibchen-nahen (das der zwei zugelegten Häuser, das jeweils näher zum Weibchen liegt) und Weibchen-fernen Häusern unterschieden. Die Männchen besuchten die Weibchen-nahen Schneckenhäuser im Median nach einer Minute; die Weibchen-fernen 3 Minuten nach dem Auslegen. In vier Versuchen wurde das Weibchen-ferne Schneckenhaus innerhalb der 30-minütigen Beobachtungszeit nicht besucht.

Anders als die Weibchen zeigten die Männchen in ihrer Latenz keine Abhängigkeit von der Entfernung, in der das Schneckenhaus zu ihrem eigenen Haus lag. Häuser in geringer Entfernung wurden etwa so schnell aufgesucht wie entferntere (Pearson-Rangkorrelation für Weibchen-nahe Häuser: $r = 0,173$ n.s.; Weibchen-ferne Häuser: $r = 0,278$ n.s. Abb. 4.3). Das gleiche gilt auch für die Zeit, die an den Häusern verbracht wurde (Abb. 4.4). Entferntere Häuser wurden etwa solange besucht, wie nahe gelegene. Die schwach negative Korrelation zwischen dem Abstand zum SH und der Aufenthaltsdauer ist nicht signifikant ($r_{nah} = -0,253$ $r_{fern} = -0,381$). Nach sechs Tagen waren die meisten der neuen Häuser ganz eingegraben, nur wenige wurden von den residenten Tieren benutzt (Tab. 4.4).

Weibchen und Männchen kümmerten sich also etwa gleich schnell um die neuen Schneckenhäuser, wobei die angesiedelten Weibchen aggressiv zu Männchen und Weibchen waren. Die Aktivität an den neuen Häusern nahm bei den Weibchen aber mit zunehmender Entfernung zu ihrem eigenen Schneckenhaus ab.

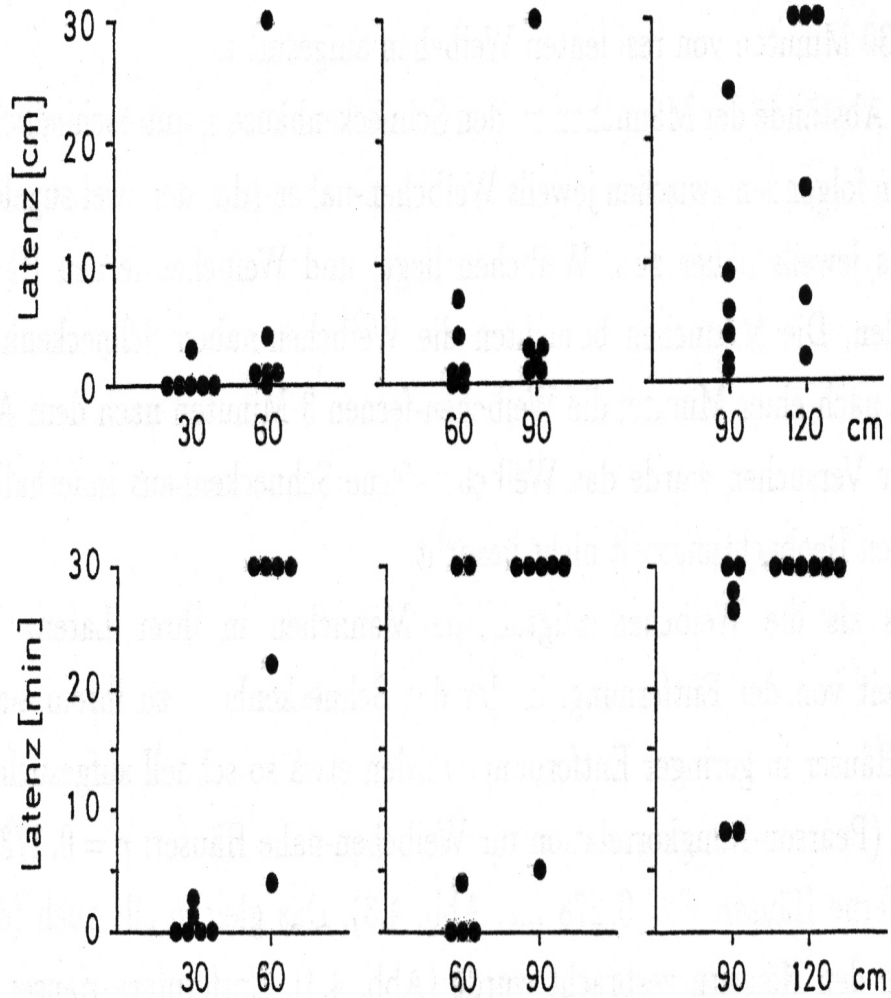


Abbildung 4.1: Latenz der residenten Männchen und Weibchen bis zum ersten Besuch der neuen Häuser für die drei Versuchstypen, N=6 pro Versuchstyp (30 min: nicht besucht.) Die gezeigten Entfernungen (30/60/90/120 cm) Abstand zum neuen Schneckenhaus gelten nur für die Weibchen.

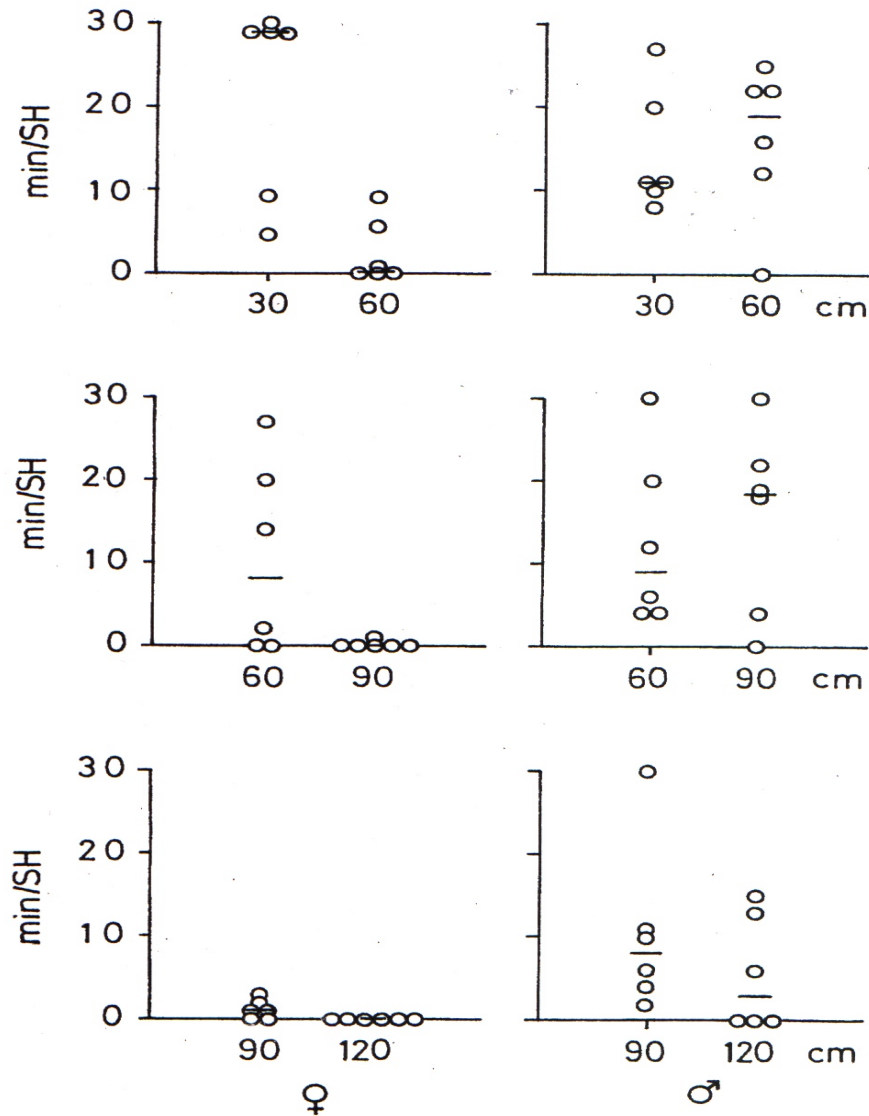


Abbildung 4.2: Aufenthaltshäufigkeiten an den zugelegten Schneckenhäusern für Weibchen und Männchen für die drei Versuchstypen. Jedes Tier kann pro Minute an einem oder beiden Häusern gesichtet werden. Die theoretische maximale Häufigkeit ist also 30 pro Individuum und Entfernung.

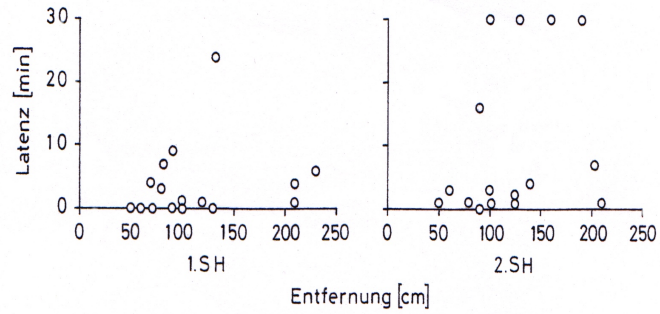


Abbildung 4.3: Latenz der Männchen bis zum ersten Besuch der neuen Häuser in Abhängigkeit von der Entfernung zu diesen Häusern. Damit die Männchen nicht doppelt in der Graphik auftauchen, wird nach Weibchen-nah (1.) und Weibchen-fern (2.) Schneckenhäusern unterschieden (N=16), SH: Schneckenhaus.

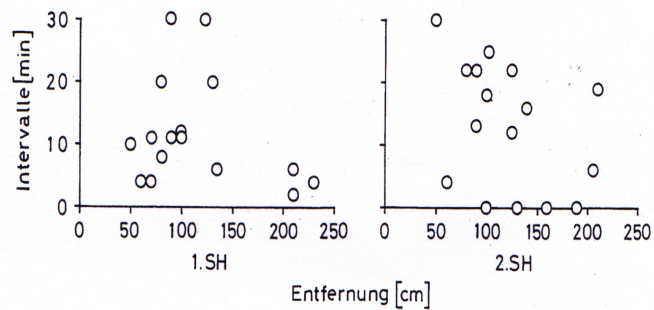


Abbildung 4.4: Verweilzeiten der Männchen in Abhängigkeit von der Entfernung zu diesen Häusern. Damit die Männchen nicht doppelt in der Graphik auftauchen, wird nach Weibchen-nah (1.) und Weibchen-fern (2.) Schneckenhäusern unterschieden (N=16), SH: Schneckenhaus.

Neue Weibchen erschienen im Median nach fünf Minuten auf den Flächen (Abb. 4.5). Verschwand ein Weibchen und tauchte später eines auf, so wurde dieses nicht als neues Tier gezählt, da es sich um das gleiche Tier gehandelt haben könnte. Die Anzahl neuer Tiere wird durch dieses Verfahren etwas unterschätzt.

In 18 Durchgängen konnten mindestens neun neue Weibchen beobachtet werden (13 Sichtungen), von denen sich aber nur eines erfolgreich ansiedeln konnte (Tab. 4.2). Sowohl residente Weibchen als auch Männchen vertrieben die Tiere von den neuen Schneckenhäusern. Acht neue Männchen wurden ebenfalls im Median nach sechs Minuten auf den Beobachtungsflächen gesichtet (Abb. 4.5). Es konnte sich jedoch keines ansiedeln. Die Männchen wurden von residenten Weibchen und Männchen vertrieben (Tab. 4.3) und die Mehrzahl der neuen Häuser wurde vergraben (Tab. 4.4). In zwei der Kontrollflächen verschwand je ein Tier nach sechs, bzw. zehn Tagen Beobachtung. In eine der Flächen wanderte ein Individuum von *N. hecqui*, ebenfalls ein Schneckenichlide, ein. Eine extreme Abnahme der Dichte zeigte sich in der dritten Fläche. Dort verschwanden innerhalb von 13 Tagen vier Weibchen und ein Männchen (Abwanderung oder Prädation).

Insgesamt gab es auf den Flächen viele neue Tiere, die sich nicht ansiedeln konnten, obwohl genug leere Schneckenhäuser vorhanden waren. Die Schneckenhausdichte war nicht allein für die beobachteten Abstände verantwortlich.

Tab. 4.2: Anzahl neuer Weibchen auf den Versuchsflächen, tatsächliche Ansiedlungen und Interaktionen mit residenten Individuen (sechs Flächen pro Versuchsansatz N=18).

Versuch	Weibchen	Ansiedlung	vertrieben von	
			Weibchen	Männchen
30/60 cm	5	1	3	2
60/90 cm	2	0	1	0
90/120 cm	2	0	0	0
gesamt	9	1		

Tab. 4.3: Anzahl neuer Männchen auf den Versuchsflächen, tatsächliche Ansiedlungen und Interaktionen mit residenten Individuen (sechs Flächen pro Versuchsansatz N=18).

Versuch	Männchen	Ansiedlung	vertrieben von	
			Weibchen	Männchen
30/60 cm	2	0	1	1
60/90 cm	3	0	0	3
90/120 cm	3	0	1	2
gesamt	8	0		

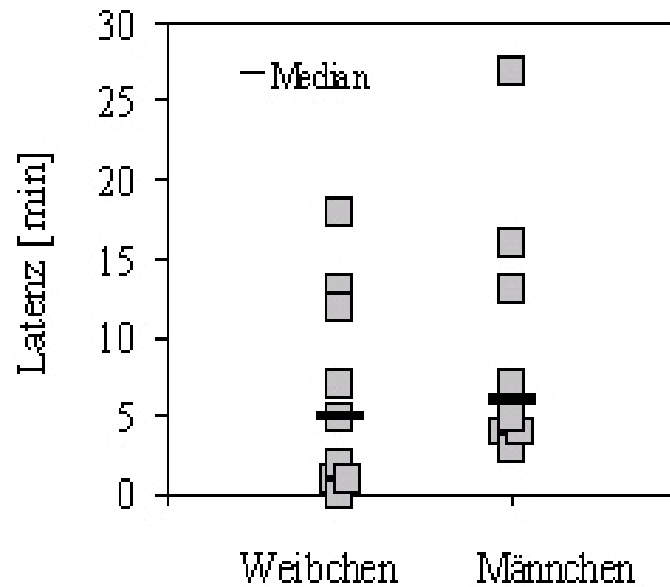


Abbildung 4.5: Latenz bis zum Auftauchen neuer Weibchen und Männchen auf den Probeflächen mit zusätzlichen Schneckenhäusern. In 11 Versuchsdurchgängen tauchten neue Tiere auf. Es wurde immer nur das erste Weibchen, bzw. Männchen pro Beobachtung aufgeführt.

Tab. 4.4: Zustand der zugefügten Schneckenhäuser nach 6 Tagen, ben.: benutzt, das Schneckenhaus ist im Sand eingegraben, die Öffnung liegt frei; vergr.: vergraben, das ganze Schneckenhaus liegt unter dem Sand; * nur 30 Min. beobachtet.

Versuch	Neuansiedlung	Schneckenhäuser		
		beide		je eins
		benutzt	vergraben	ben./vergr.
30/60 cm	1	1	3	2
60/90 cm	0	0	4	2
90/120 cm*	0	-	-	-

Ergebnis Zugabe von 20 Schneckenhäusern

Die massive Schneckenhauszugabe wurde nur auf zwei Flächen durchgeführt. In Fläche 1 waren ein Männchen und drei Weibchen angesiedelt. Einen Tag nach der Zugabe hatte das Männchen zwei zusätzliche Häuser. Ein residentes Weibchen hatte das Haus gewechselt. Es siedelte sich ein neues Weibchen an, zwei der residenten Weibchen verschwanden. Es erschien ein neues Männchen, das sich auch ansiedelte. Das Geschlechterverhältnis verschob sich von eins zu drei auf zwei zu zwei (Männchen zu Weibchen).

Auf der zweiten Fläche waren zwei Männchen und ein Weibchen angesiedelt. Eines der Männchen nutzte drei der zusätzlichen Häuser, das Weibchen besiedelte ebenfalls ein zweites Haus. Ein Exemplar von *N. hecqui* siedelte sich an und nutzte zwei Häuser. Nach der Ansiedlung eines neuen Weibchens befanden sich also zwei Weibchen und zwei Männchen auf der Fläche.

Insgesamt haben vierzig neue Schneckenhäuser zur Ansiedlung von einem neuen Weibchen und einem neuen Männchen geführt. Außerdem siedelte sich ein Jungfischräuber an (*N. hecqui*). Die residenten Tiere benutzten mehr Häuser als vorher, die anderen Häuser wurden vergraben. Schneckenhäuser sind unter den gegebenen Bedingungen kein limitierender Faktor für die Ansiedlung von *L. ocellatus*.

4.3 Territorien: Ein Futter-Monopol ?

Methoden

Im Freiland wurde 1999 untersucht, ob Weibchen von *L. ocellatus* planktonisch oder benthisch fressen und welche Abstände sie dabei zum Haus einnehmen. Für die Datenaufnahme unter Wasser wurden vor dem Tauchgang mit einem Zirkel jeweils drei konzentrische Kreise auf weiße Kunststoff-Brettchen (DIN A4) gezogen. Die Brettchen sind mit Bleistift beschriftbar. Jeder Kreis symbolisierte dabei die Abstände von 30, 60 und 90 cm zum Schneckenhaus im Zentrum.

Vor der Beobachtung wurde ein Plexiglas-Stab in 30 cm Abstand zum Schneckenhaus in den Sand gesteckt (vom Beobachtenden aus schräg hinter dem Schneckenhaus), weil Entfernungen in die Tiefe des Raumes unter Wasser am schwersten zu schätzen sind (Entfernungen wirken etwa ein Drittel kleiner). Die Abstände zu den jeweils nächsten Tieren wurden vermessen. Die Körpergröße des Focus-Tieres, die Anwesenheit von Jungfischen und deren Standardlänge wurden erst am Ende des Versuches aufgenommen. Die Focustiere sollten nicht vor Beginn der Beobachtung zu stark gestört werden. Die Tiere konnten sich vor Beginn der Messungen jeweils fünf Minuten an die Situation gewöhnen.

Die Verhaltensbeobachtungen wurden je nach Sichtbedingungen aus etwa 1,5 m Entfernung gemacht und dauerten 15 Minuten. Die Aufenthaltsorte der Weibchen wurden auf den Brettchen eingetragen. Protokolliert wurden Pickbewegungen auf dem Sand oder in der Wassersäule. Die Tiere stoßen dabei kurz nach vorn und das Maul öffnet und schließt sich sehr schnell. Die Futterpartikel waren nicht immer zu sehen. Weiter wurde aufgenommen, wo die Tiere gegen andere Individuen Drohverhalten zeigten.

Ergebnisse Futterterritorien

Die Beobachtungen sollten zeigen, ob die Weibchen gegen andere Weibchen aggressiv sind, weil sie rund um ihre Häuser Futterterritorien besitzen. Von 27 beobachteten Tieren zeigten 23 während der 15-minütigen Beobachtungszeit Drohverhalten und 25 Fressverhalten. Die Tiere fraßen Plankton (18 Weibchen) oder pickten Partikel vom Boden auf (21 Weibchen). Die Mageninhalte zweier adulter Männchen zeigten verdaute Reste von Zuckmückenlarven (Chironomidae) und Muschelkrebse (Ostracoda), also deutlich benthische Organismen.

Das Fressen vom Boden trat bei den beobachteten Weibchen tendenziell

häufiger auf als das Fressen aus der Wassersäule (Median 3,98 versus 2,53 in 15 Minuten, Wilcoxon-Test $p = 0,055$ Abb. 4.6). Beim Fressen aus der Wassersäule sind nur 23 Tiere berücksichtigt. Zwei Individuen zeigten das Verhalten 38 bzw. 40 mal. Da diese Werte vom Mittelwert aus gesehen jenseits der dreifachen Standardabweichung lagen, wurden sie als Ausreißer betrachtet und nicht in die Darstellung miteinbezogen. Drohverhalten wurde ähnlich häufig wie das Fressen aus dem Boden gezeigt (Median 3,19 in 15 Minuten).

Die Weibchen entfernten sich im Median 67,5 cm von ihren Schneckenhäusern (Bereich 0 bis 130 cm). Am häufigsten waren Entfernungen zwischen 61 und 90 cm zu beobachten (Abb. 4.7). Zum Fressen entfernten sich die Tiere maximal 85 cm von ihrem Schneckenhaus. Aus dem Boden wurde dabei in weiteren Entfernungen gefressen als aus der Wassersäule (Median 55 cm versus 37,5 cm Abb. 4.8). Weibchen, die beide Verhaltensweisen zeigten ($N=14$), entfernten sich zum Fressen aus dem Boden signifikant weiter vom Schneckenhaus als zum Fressen aus der Wassersäule (Wilcoxon-Test $p=0,043$ $T=16,5$ $Z=2,03$). Trägt man den weitesten Abstand beim Fressen gegen den überhaupt beobachteten maximalen Abstand der Weibchen zum SH auf, so zeigt sich ein signifikanter Zusammenhang zwischen beiden Variablen. Je weiter sich die Tiere vom Haus entfernten, desto weiter entfernt fraßen sie auch ($r_s=0,724$ $p=0,0004$ Abb. 4.9). Es fällt aber auf, dass viele Individuen weitere Distanzen schwammen als sie zum Fressen nutzten, selbst wenn die Unterschiede bis 10 cm der Messungenauigkeit zuzuschreiben sind (Abb. 4.10).

In 13 Fällen entfernten sich die Weibchen weiter vom Schneckenhaus, um Artgenossen oder vorbeischwimmenden Räufern zu drohen. Die anderen Tiere patrouillierten um ihre Schneckenhäuser. Nur zwei der 25 Weibchen, die Fressverhalten zeigten, entfernten sich am weitesten zum Fressen von ihrem Schneckenhaus.

Es zeigte sich keine Beziehung zwischen der Entfernung bis zum nächsten Schneckenhaus und dem weitesten Abstand, den die Weibchen während der Beobachtungszeit zu ihrem eigenen Haus eingenommen hatten ($r=0,156$ $N=19$ n.s.). Die Richtungen, in denen die Häuser lagen und in die der weiteste Abstand eingenommen wurde, gehen in diese Betrachtung allerdings nicht mit ein. Größere Tiere entfernten sich nicht weiter von ihren Häusern als kleinere ($r_s=-0,0833$ $p=0,68$).

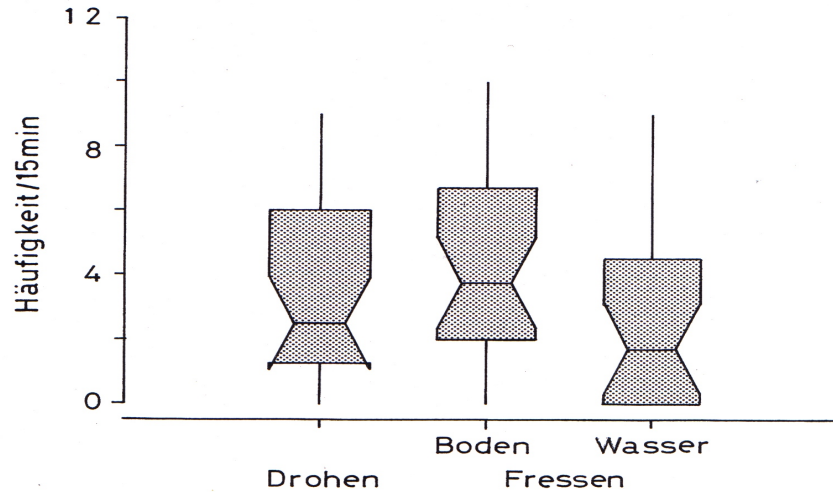


Abbildung 4.6: Häufigkeiten von Drohverhalten, Fressen vom Boden und Fressen aus der Wassersäule, $\bar{x}_{Drohen}=2,5$ (N=27); $\bar{x}_{Boden}=3,75$ (N=27); $\bar{x}_{Wasser}=2$ (N=25). Erläuterungen zum gekerbten Boxplot s. Kap. 2.3.

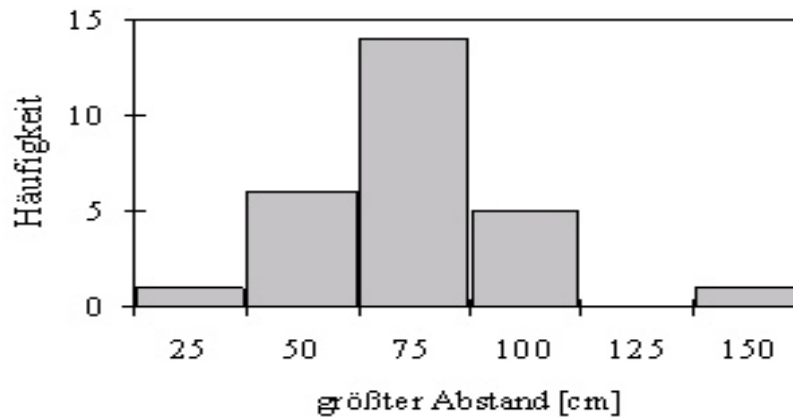


Abbildung 4.7: Verteilungen der maximalen Entfernungen [cm] von Weibchen zum SH (N=27) in 25 cm-Klassen. Im Median entfernen sich die Tiere 67,5 cm vom SH (Bereich 0-130 cm).. Erläuterungen zum gekerbten Boxplot s. Kap. 2.3.

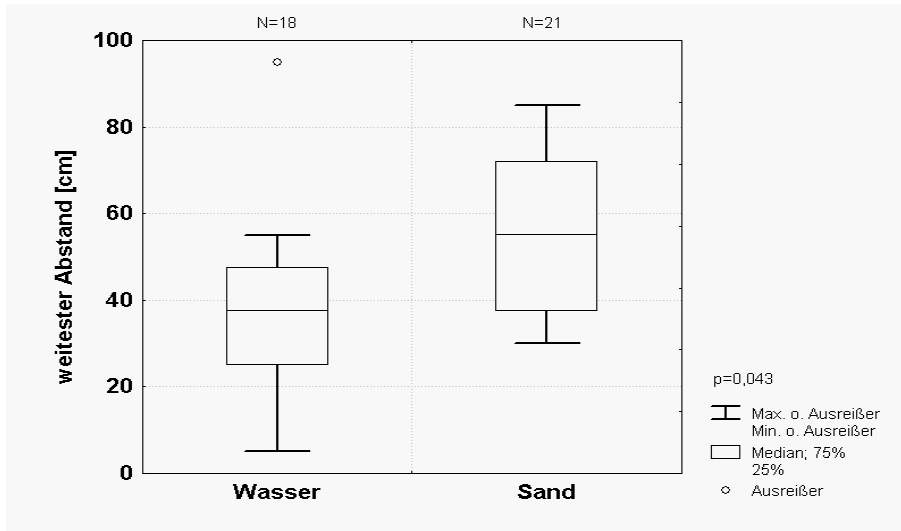


Abbildung 4.8: GröÙte eingenommene Abstände [cm] beim Fressen aus dem Boden und aus der Wassersäule, $N_{Sand}=21$ und $N_{Wasser}=18$.

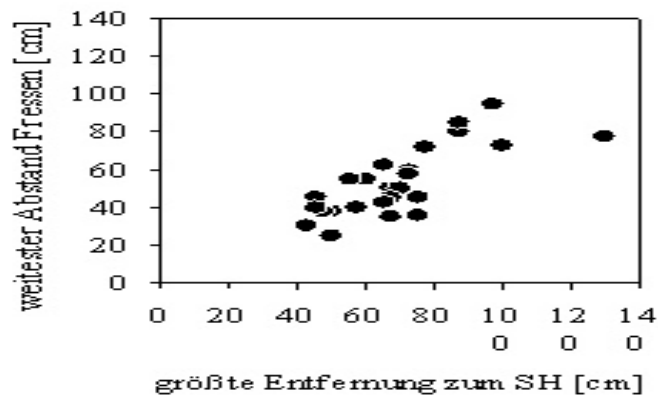


Abbildung 4.9: GröÙte Entfernung [cm] beim Fressen aufgetragen gegen die maximale Entfernung zum SH, die das Weibchen eingenommen hat ($N=27$).

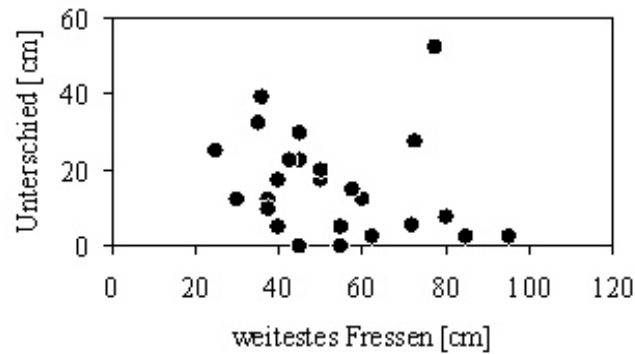


Abbildung 4.10: Unterschied zwischen dem maximal eingenommenen Abstand und dem weitesten Fressen aufgetragen gegen weitestes Fressen [cm].

Im Folgenden wird untersucht, ob die Anwesenheit von Jungfischen Einfluß auf das Fressverhalten hat. Die minimalen Abstände für das Fressen aus dem Boden waren für Weibchen mit Jungfischen tendenziell größer als für Weibchen ohne Jungfische (MWU-Test $p=0,0558$, $N_{mitJ}=10$ und $N_{ohneJ}=11$). In den maximalen Abständen zeigten sich dagegen keine Unterschiede ($p=1$; Abb. 4.11).

Mit zunehmendem Alter der Jungfische begannen die Weibchen in weiteren Abständen vom Haus aus dem Boden zu fressen ($r_s=0,61$ $p=0,006$; Abb. 4.12). Ein solcher Zusammenhang zeigte sich für das Fressen aus der Wassersäule nicht ($r_s=-0,038$ $p=0,874$; Abb. 4.13).

L. ocellatus -Weibchen fraßen im Freiland sowohl benthisch als auch planktonisch. Sie verteidigten aber Flächen, die etwas größer waren als zum Fressen genutzt wurden. Weibchen mit Jungfischen begannen in größerem Abstand aus dem Boden zu fressen, ihre maximalen Fressabstände blieben aber gleich.

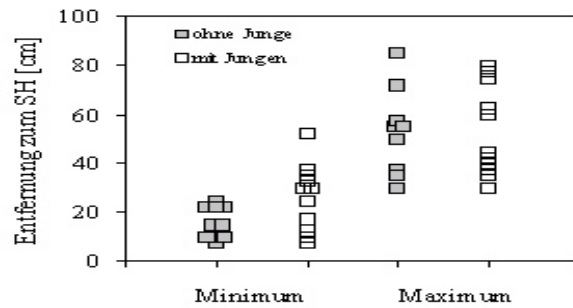


Abbildung 4.11: Minimale und maximale Entfernungen vom SH beim Fressen aus dem Boden für Weibchen mit und ohne Jungtiere. Weibchen mit Jungtieren fraßen tendenziell in weiterer Entfernung zu ihrem SH (MWU-Test $N_{mitJ}=10$ und $N_{ohneJ}=11$ $p=0,0558$). Es existieren keine nachweisbaren Unterschiede in den maximalen Entfernungen ($p=1$).

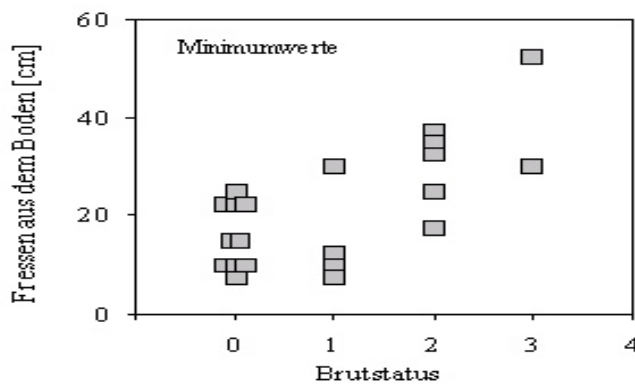


Abbildung 4.12: Minimale Abstände [cm] für das Fressen aus dem Boden von *L. ocellatus*-Weibchen. 0: ohne Jungfische, 1: Junge bis 6 mm SL, 2: 7-11 mm, 3: größer als 12 mm ($N=21$).

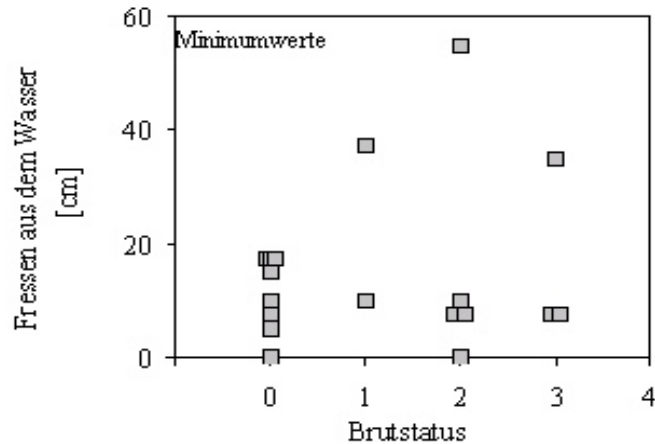


Abbildung 4.13: Minimale Abstände [cm] für das Fressen aus der Wassersäule von *L. ocellatus*-Weibchen. 0: ohne Jungfische, 1: Junge bis 6 mm SL, 2: 7-11 mm, 3: größer als 12 mm. Neun Weibchen zeigten während der Beobachtung kein Fressen aus dem Wasser; drei davon hatten Jungtiere.

4.4 Räubereinfluss

4.4.1 Methoden

Interaktionen mit Räubern

Im Freiland sollte untersucht werden, wie groß der Räuberdruck auf *L. ocellatus* ist. Die Interaktionshäufigkeiten mit artfremden Tieren wurden an 25 Weibchen und an 23 Männchen im Freiland beobachtet. 14 dieser Weibchen und zwei der Männchen hatten Jungfische an ihren Schneckenhäusern.

Die Tiere konnten sich fünf Minuten an die Beobachtung gewöhnen. Anschließend wurden die Häufigkeiten der Verhaltensweisen für 15 Minuten protokolliert. Dabei wurden sieben Verhaltensweisen und sechs mögliche Interaktionspartner unterschieden (siehe Übersichtsdaten Freiland Tab. 3.1 und Text). Die Standardlängen der Adulten und gegebenenfalls der Jungtiere wurden nach der Beobachtung mit Hilfe eines Zollstockes ermittelt (s. auch Kap. 3.1).

Räuberdruck/Bedeutung der Brutpflege

Der Räuberdruck und die Bedeutung der Brutpflege für das Überleben der Jungfische wurde durch Wegfangen von Weibchen im Freiland untersucht. Fünf Weibchen wurden mit Handnetzen von ihren Schneckenhäusern entfernt und in Netzbeuteln festgehalten. Dann wurde beobachtet, wann die ersten Raubfische oder Individuen von *L. ocellatus* in der Nähe ($< 1m$) erschienen. Sobald der erste Jungfisch gefressen worden war, wurde das Weibchen wieder freigelassen.

Räubereinfluss im Labor

Der Einfluss von Jungfischräubern auf das Verhalten von Weibchen wurde im Labor untersucht. In einem 2-m^2 -Becken wurde ein Halbkreis aus neun Schneckenhäusern ausgelegt (Radius 80 cm). Der Abstand zwischen den Häusern betrug jeweils 33 cm. Im Zentrum des Halbkreises stand ein 30 cm hoher Plexiglaszylinder (Durchmesser 15 cm), der an der Basis und im Deckel Löcher hat (s. Abb. 4.14). Der Zylinder war in der Kontrolle leer, im Versuch enthielt er einen Raubfisch (Abb. 4.15).

Die Versuche wurden mit je drei Exemplaren von *Neolamprologus hecqui* (SL 55-60 mm) und *Julidochromis regani* (SL 60-65 mm) durchgeführt. Jeder Raubfisch wurde mit drei bis vier Weibchen-Paaren getestet. Zwei Versuche, ein Weibchen von *Poecilia latipinna* im Becken anzusiedeln, schlugen fehl. Auch nach mehreren Wochen waren die Tiere noch verängstigt und verließen die hinteren Ecken des Aquariums nicht.

Die Raubfische mussten jeweils mehrere Wochen an das Becken und an die Beobachtungen gewöhnt werden. *N. hecqui* hatte als Unterschlupf ein Schneckenhaus, *J. regani* als Höhlenbrüter konnte sich in einem umgedrehten Blumentopf verstecken (Abb. 4.15).

Zwei gleich große Weibchen (± 1 mm, zwischen 31 und 37 mm SL) wurden gleichzeitig von der Hinterwand aus in das Becken entlassen. Für 10 Minuten wurden die Aufenthalte der Weibchen und das Auftreten aggressiven Verhaltens minütlich aufgenommen. Schneckenhaus-Besuche von unter 30 Sekunden Dauer wurden nicht in die Auswertung eingeschlossen. Hielten sich Weibchen gleich häufig an zwei Schneckenhäusern auf, so wurde der Mittelwert (cm) gebildet. 60 Minuten später wurde erneut beobachtet. Nach 20 Stunden wurden nochmals, wie oben beschrieben, Daten aufgenommen. Dann wurde der Raubfisch aus dem Zylinder entlassen. Weitere vier Stunden später erfolgte nochmals eine

Beobachtung (24 h-Wert). Alle Beobachtungsperioden waren jeweils 10 Minuten lang. Die Weibchen wurden dann wieder aus dem Becken entfernt. Es wurden zehn Kontrollversuche mit leerem Zylinder und je elf Versuche mit Raubfischen durchgeführt. Trat in mindestens einer der vier Beobachtungsperioden Aggression zwischen den Weibchen auf, so wurde dieses Weibchenpaar als aggressiv gezählt.

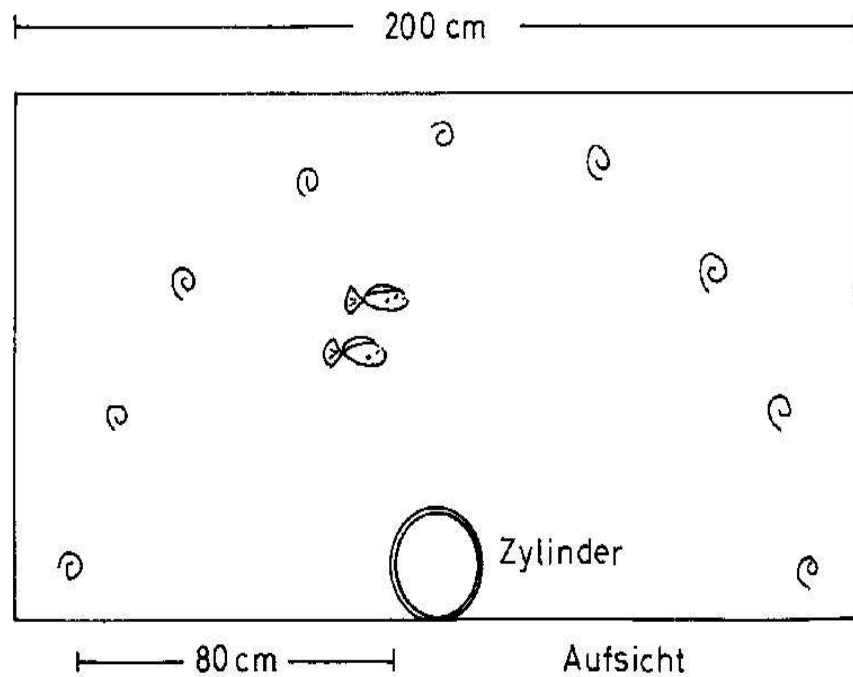


Abbildung 4.14: Schematische Aufsicht auf den Versuchsaufbau. Der Zylinder enthielt im Versuch den Raubfisch. e: Schneckenhaus.



Abbildung 4.15: *Julidochromis regani* (Chichlidae) unter einem Plexiglaszylinder. Im Hintergrund liegen neun Schneckenhäuser in einem Halbkreis um den Zylinder (80 cm Durchmesser).

4.4.2 Ergebnisse

Interaktionen mit Räubern im Freiland

Als Predatoren für adulte *L. ocellatus* konnten verschiedene Arten von Stachelaalen (Mastacembelidae) beobachtet werden. Diese Räuber leben versteckt zwischen Steinen oder unter der Sandoberfläche und sind tagsüber sehr selten zu sehen (vier Sichtungen während der Feldsaison 1999). Während eines nächtlichen Tauchganges konnten aber sehr viele dieser Tiere auf den markierten Flächen beobachtet werden.

Jungfische sind durch *Lepidiolamprologus cunningtoni* und ältere Artgenossen bedroht. *Neolamprologus hecqui* frisst ebenfalls Jungfische und tritt auch als Konkurrent um Schneckenhäuser in Erscheinung (Kap. 3; Abb. 1).

Adulte *L. ocellatus* interagierten im Median alle 2,5 Minuten aggressiv mit artfremden Fischen (Abb. 4.16). Die Weibchen interagierten etwa gleich häufig

wie die Männchen mit artfremden Tieren (Median 8,5 versus 5, $p=0,63$). Die fremden Fische wurden angedroht, gebissen oder auch über weitere Strecken gejagt.

Männchen drohten anteilig häufiger (85,2% des Drohens gegen artfremde Tiere) gegen *Neolamprologus hecqui* als die Weibchen (23,8% $p<0,001$). Die Weibchen beschäftigten sich etwa gleich häufig mit *N. hecqui* und *Ectodus descampsi* (Abb. 4.17). Es wurde aber auch vereinzelt gegen Individuen von *Lamprologus ornatipinnis*, *Lepidiolamprologus cunningtoni* und gemischte Schwärme (*Ectodus descampsi* und andere Arten) aggressives Verhalten gezeigt. Mit Ausnahme von *E. descampsi* wurden alle diese Arten als Jungfischpredatoren beobachtet.

Welchen Arten in gemischten Schwärmen das Drohverhalten galt, war nur auszumachen, wenn das Drohen in die Verfolgung einzelner Individuen überging. Es kam auch vor, dass wir nicht unterscheiden konnten, ob das Drohereignis artfremden oder -eigenen Tieren galt. Diese unklaren Drohakte (bei 18 Tieren protokolliert) fehlen in den gezeigten Daten. Sie traten im Median drei mal auf (Bereich 1 bis 7). Die absolute Droh-Häufigkeit wird in der Abbildung 4.16 deshalb etwas unterschätzt. Je ein Männchen und ein Weibchen wurden wegen ihrer hohen Interaktionshäufigkeit (größer als Mittelwert plus dreifache Standardabweichung) von der Analyse dieses Teilaspektes ausgeschlossen.

Weibchen drohten unabhängig von ihrem Brutstatus artfremde Tiere etwa gleich häufig an (Abb. 4.18). Der Median für Tiere mit Jungfischen liegt zwar doppelt so hoch wie der für nicht brütende Tiere, dieser Unterschied zeigt sich aber nicht in der ganzen Verteilung (10 versus 5, $p=0,54$).

Von fünf Weibchen, die Beißattacken gegen andere Tiere ausführten, hatten vier Weibchen Jungtiere an ihrem Schneckenhaus. Im Drohen gegen andere Arten zeigten sich, anders als bei den Männchen, keine Unterschiede. *Ectodus descampsi* wurde nie als Jungfischpredator beobachtet, wurde aber von Weibchen etwa so häufig angedroht wie *Neolamprologus hecqui* ($p=0,664$; Abb. 4.19).

Zwischen Weibchen mit Jungen und ohne Junge zeigte sich ebenfalls kein Unterschied im Drohverhalten gegenüber diesen zwei Arten. Weibchen mit Jungfischen drohten *N. hecqui* im Median 3,5 mal in 15 Minuten an. Weibchen ohne Junge drohten gegen diese Art im Median nur 1 mal in 15 Minuten ($p=0,38$). Wie für *N. hecqui* zeigte sich für *E. descampsi* kein Unterschied zwischen brütenden und nicht brütenden Weibchen ($p=0,62$).

Die Anzahl der Jungen am Schneckenhaus hat in der vorliegenden Stichprobe

keinen Einfluss auf die Häufigkeit des Drohens von Weibchen gegen artfremde Individuen. Der schwach negative Zusammenhang ist nicht signifikant ($r_s = -0,193$ $p = 0,59$). Weibchen drohten allerdings häufiger gegen andere Weibchen, wenn sie mehr Jungfische am Schneckenhaus hatten ($r_s = 0,697$ $p = 0,036$). Männchen dagegen wurden nicht häufiger angedroht, wenn mehr Jungfische am Haus waren ($r_s = 0,163$ $p = 0,62$).

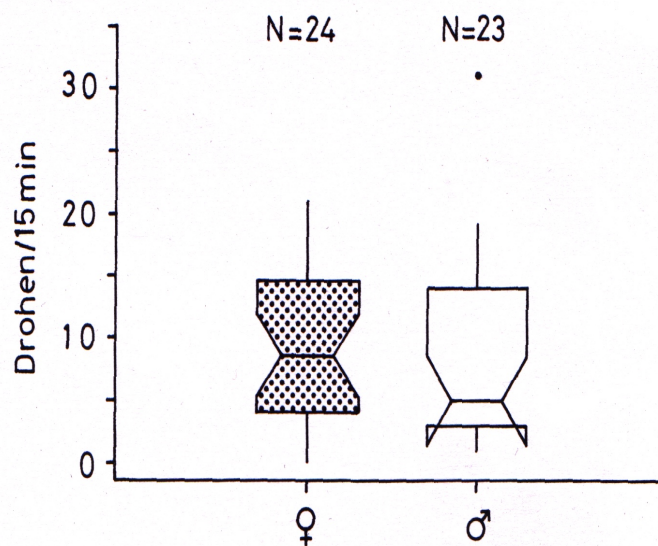


Abbildung 4.16: Häufigkeit des Drohverhaltens gegen artfremde Fische für Weibchen und Männchen in 15-minütigen Freilandbeobachtungen. Zwischen den Geschlechtern besteht kein nachweisbarer Unterschied in diesem Verhalten (MWU-Test $p = 0,64$).

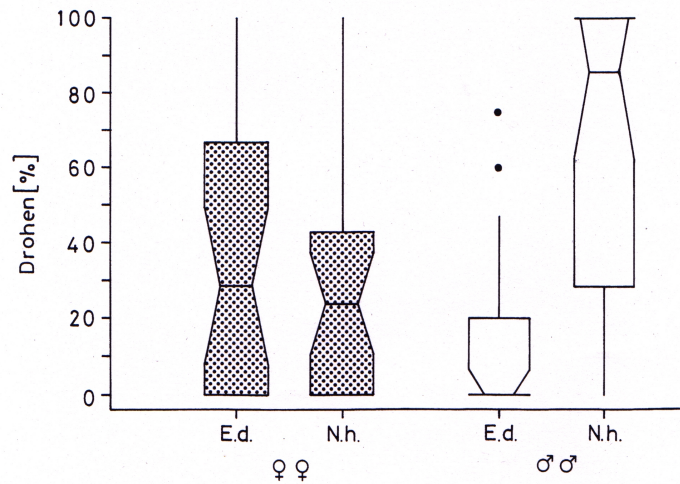


Abbildung 4.17: Anteil der aggressiven Auseinandersetzungen von Weibchen und Männchen gegen die beiden häufigsten Interaktionspartner in Prozent, E.d.: *Ectodus descampsi*, N.h.: *Neolamprologus hecqui*.

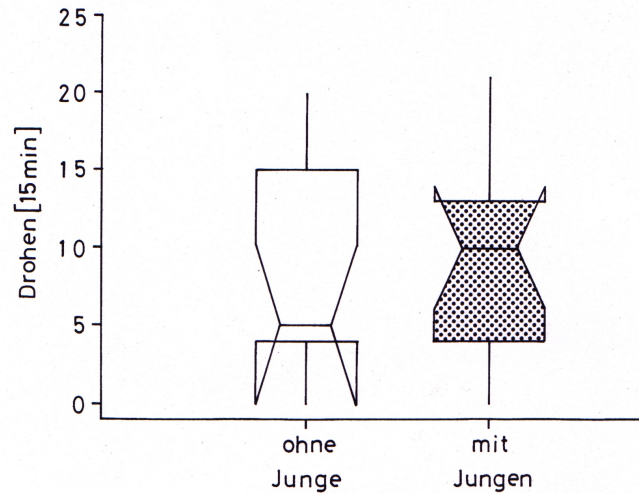


Abbildung 4.18: Häufigkeit des Drohverhaltens gegen artfremde Tiere von Weibchen mit und ohne Jungfische am Schneckenhaus in 15-minütigen Freilandbeobachtungen.

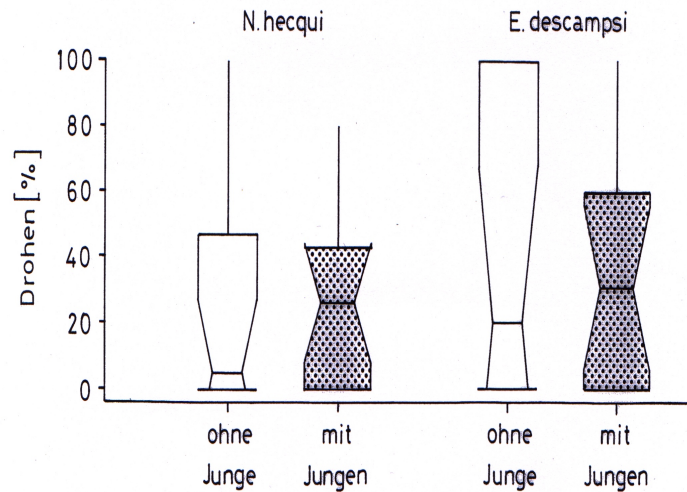


Abbildung 4.19: Drohverhalten (15 Min.) gegen *N. hecqui* und *E. descampsi* von Weibchen ohne Brut und mit Jungfischen.

Räuberdruck/Bedeutung der Brutpflege

Die Anwesenheit eines Weibchens am Schneckenhaus war essentiell für das Überleben der Jungfische (Tab. 4.5). Die kurzen Latenzen (1 bis 6 Minuten) bis zum Eintreffen eines Raubfisches zeigen einen hohen Räuberdruck an. In drei von fünf Fällen wurden die Jungen von diesen Raubfischen auch gefressen. In zwei Versuchen fraßen *L. ocellatus*-Männchen die Jungen am Schneckenhaus-Eingang und zwei Männchen vergruben die Schneckenhäuser, sobald das Weibchen weggefangen war. Die Jungfische dürften ohne Anwesenheit eines Weibchen nur geringe Überlebenschancen haben.

Tab. 4.5: Latenzen bis zum Auftauchen von Raubfischen, nachdem Weibchen im Freiland von ihren Häusern entfernt worden waren (Latenz in Minuten); *N.h.*:*Neolamprologus hecqui*, *L.c.*:*Lepidiolamprologus cunningtoni*, *L.o.*:em *Lamprologus ocellatus*, SH:Schneckenhaus, M:*L. ocellatus*-Männchen, W:*L. ocellatus*-Weibchen.

Versuch Nr.	Latenzen [min]				andere Interaktionen
	Auftauchen Raubfisch	Junge gefressen von <i>N.h.</i>	<i>L.c.</i>	<i>L.o.</i>	
1	1	-	-	-	5 M vergräbt SH
2	2	2	2	-	-
3	2	3	-	-	2 balzendes W
4	3	3	-	1	5 M vergräbt SH
5	6	-	-	9	

Räubereinfluss im Labor

Verhalten und Raumnutzung unter Räubereinfluss von zwei Weibchen wurden in einem Schneckenhaus-Halbkreis getestet (Abb. 4.14). Die Abstände zwischen den Weibchen stiegen in der Kontrolle von 62 cm nach 10 Minuten auf 115 cm nach 24 Stunden an (Abb. 4.20). Waren Raubfische mit im Becken, so blieb das in der Kontrolle zu beobachtende Auseinanderweichen aus. Sowohl mit *J. regani* als auch mit *N. hecqui* hielten die Weibchen nach 24 Stunden einen signifikant geringeren Abstand voneinander ein als in der Kontrolle, im Median 73,5 und 62 cm (24 h-Werte mit Raubfischen zusammengefaßt, MWU-Test, $p=0,009$) (Abb. 4.21 und 4.22).

Fasst man die Werte für die einzelnen Weibchen pro Räuberindividuum zusammen (Mediane, $N=6$) und testet gegen die Daten aus der Kontrolle ($N=10$), so zeigt sich das gleiche Bild (MWU-Test $p=0,014$; Abb. 4.23). Die Weibchen siedelten in Anwesenheit eines Räubers näher zusammen. Auffällig ist, dass nach 20 Stunden noch kein nachweisbarer Unterschied zwischen den verschiedenen Versuchsbedingungen vorlag (Abb. 4.21 und 4.22). Die Weibchen hielten im Median einen Abstand von 85 cm zueinander ein. Die einzelnen Schneckenhäuser wur-

den im Laufe der Versuche alle besucht. Es zeigt sich keine Seitenpräferenz der Weibchen (Abb. 4.24).

Die Anzahl der besuchten Schneckenhäuser war im Kontrollversuch höher als in den Versuchen mit Raubfischen (Abb. 4.25). Pro Versuch wurde nur ein Weibchen und nur die Beobachtung mit der höchsten Schneckenhaus-Anzahl gewertet. Es wurde nur ein Tier gewertet, weil dominante Tiere die Raumnutzung der subdominanten beeinflussen können.

Neben der unterschiedlichen Raumnutzung zeigten die Weibchen im Räuber-versuch auch ein verändertes Verhalten im Vergleich zu Tieren in den Kontrollversuchen. Ohne Anwesenheit eines Räubers trat aggressives Verhalten zwischen Weibchen häufiger auf ($Chi^2 = 5,17$ $p < 0,05$ Abb. 4.26).

Die Anwesenheit von Raubfeinden führte im Vergleich zur Kontrolle zu herabgesetzter Aggressivität und zu geringeren Abständen zwischen Weibchen.

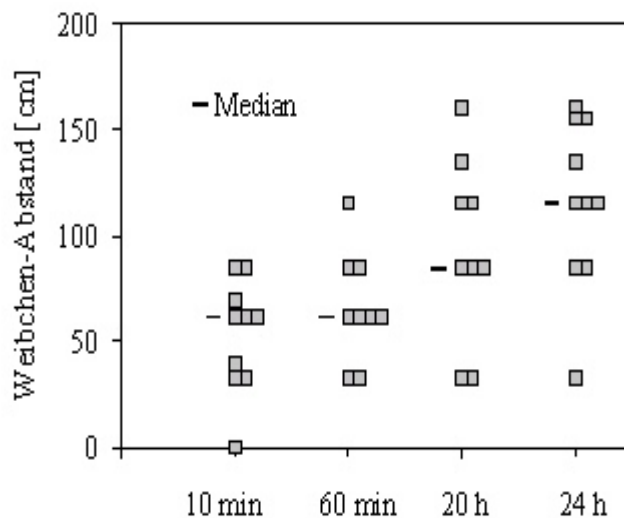


Abbildung 4.20: Abstände [cm] zwischen Weibchen im Kontrollversuch nach 10 und 60 Minuten und nach 20 und 24 Stunden.

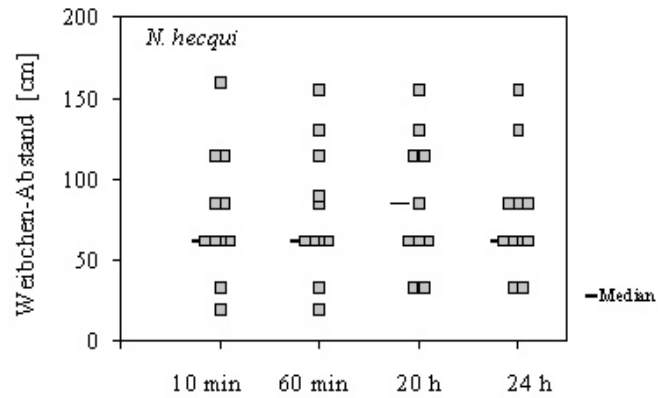


Abbildung 4.21: Abstände [cm] zwischen Weibchen im Versuch mit *Neolamprologus hecqui* nach 10 und 60 Minuten und nach 20 und 24 Stunden (N=11).

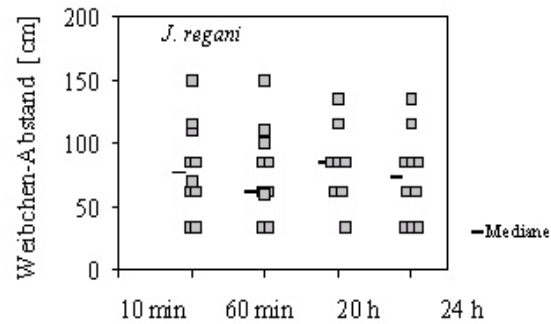


Abbildung 4.22: Abstände [cm] zwischen Weibchen im Versuch mit *Neolamprologus hecqui* nach 10 und 60 Minuten und nach 20 und 24 Stunden (N=11).

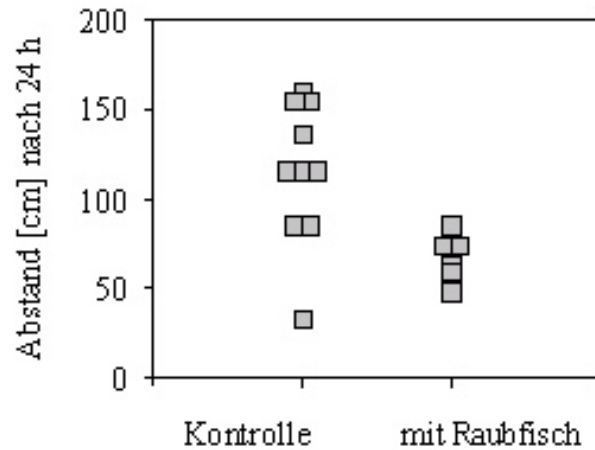


Abbildung 4.23: Abstände [cm] zwischen Weibchen nach 24 h. Die Einzel-Werte mehrerer Weibchen wurden pro Räuberindividuum gemittelt.

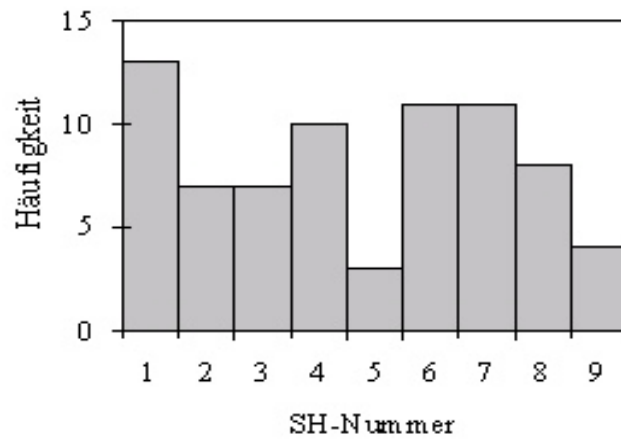


Abbildung 4.24: Häufigkeit der Besuche für die einzelnen Schneckenhäuser im Kontrollversuch. Schneckenhaus Nr. 1 ist das rechte vordere des Halbkreises (s. auch Abb. 4.14). Es wurde für die vier Beobachtungszeiträume (10 und 60 min, 20 und 24h) aufsummiert.

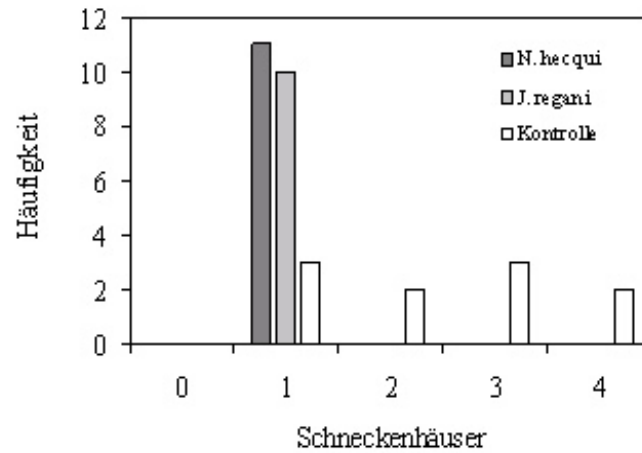


Abbildung 4.25: Maximale Anzahl besuchter Schneckenhäuser pro Weibchenpaar; ($N_{J.regani}=11$ $N_{N.hecqui}=11$ $N_{Kontrolle}=10$.) aufsummiert.

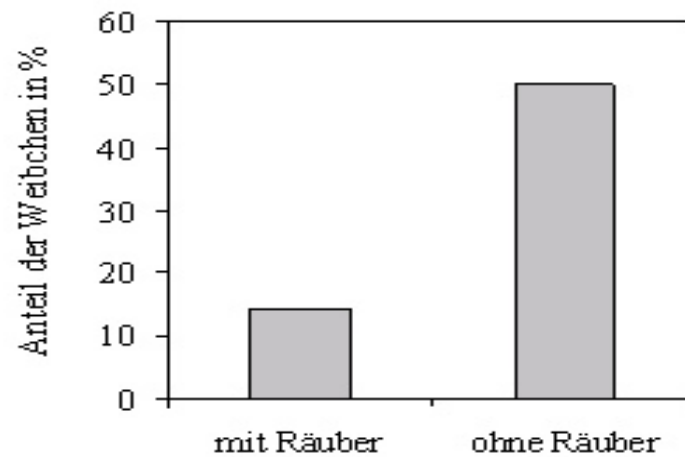


Abbildung 4.26: Anteil der Weibchenpaare in %, innerhalb derer Aggression beobachtet wurde.

4.5 Diskussion

In Kapitel vier wurde der Einfluss ökologischer Faktoren auf das Paarungsmuster von *L. ocellatus* untersucht. Es wurde getestet, ob die Schneckenhausdichte ein limitierender Faktor für die Siedlungsdichte ist und ob die Weibchen untereinander unverträglich sind, weil sie Futterressourcen rund um ihre Schneckenhäuser verteidigen. Im dritten Teil des Kapitels wurde der Räuberdruck im Freiland und der Einfluss von Raubfeindwahrnehmung im Laborversuch gezeigt.

Schneckenhäuser - keine knappe Ressource

Schneckenhäuser stellen eine (überlebens-) wichtige Ressource dar und geben den Rahmen vor, innerhalb dessen *L. ocellatus* sein Paarungsmuster variieren kann. Sato und Gashagaza fanden 1997 eine positive Korrelation zwischen der Schneckenhausabundanz und der Siedlungsdichte für *L. ocellatus* [63].

Für die Dichte der Individuen in unserem Untersuchungsgebiet sind Schneckenhäuser aber nicht limitierend. Das zeigt sich schon im Anteil der genutzten Häuser. Nicht alle vorhandenen, intakten Schneckenhäuser waren auch bewohnt. Die Ergebnisse der Freiland-Experimente deuten in die gleiche Richtung. Selbst eine massive Erhöhung der Schneckenhausdichte hatte nur einen geringen Effekt auf die Ansiedlung neuer Individuen. Das lag nicht etwa an einem Mangel siedlungsbereiter Tiere, wenn auch auf manchen Flächen durch Raubdruck oder Abwanderung die Dichten zwischenzeitlich sehr niedrig wurden. Die kurzen Latenzen bis zum Auftauchen neuer Tiere zeigen das Vorhandensein einer solchen 'stillen Reserve' in der Population an. Vielmehr wurden die neuen Tiere durch die bereits residenten Individuen an einer Ansiedlung gehindert. Diese schwammen sofort zu den neuen Häusern, begannen an ihnen zu graben und vertrieben die Artgenossen. Nach kurzer Zeit waren die meisten Häuser eingegraben und konnten nicht mehr genutzt werden.

Weibchen zeigten umso weniger Aktivität am neuen Schneckenhaus je weiter dieses von ihrem eigenen Haus entfernt war. Am 120 cm entfernten Schneckenhaus waren die Weibchen nicht zu beobachten. Diese Häuser lagen außerhalb ihres Streifgebietes. Männchen haben im Durchschnitt größere Territorien und zeigten in diesen Versuchen deshalb eine solche Entfernungsabhängigkeit im Mittel nicht. An 30 cm entfernten, neuen Schneckenhäusern gab es aggressive Auseinandersetzungen zwischen Weibchen und Männchen, wobei die Weibchen häufi-

ger an diesen Häusern grabend beobachtet werden konnten. Auch diese Auseinandersetzungen lassen widerstreitende Interessen vermuten. Männchen könnten die Schneckenhäuser selbst als zweiten Unterschlupf benutzen. Außerdem bieten mehr Schneckenhäuser potentiell mehr Weibchen Unterschlupf in den Männchen-Territorien. Andererseits könnten sich andere Männchen ansiedeln, die mit den residenten Männchen um Paarungen mit angesiedelten Weibchen konkurrieren. Für Männchen stellen die Häuser also eine wichtige Ressource in ihren Paarungsterritorien dar.

Bereits angesiedelte Weibchen haben wahrscheinlich Vorteile, wenn sie für ihre Jungen ein zweites Gehäuse verteidigen können. Die Ansiedlung eines weiteren Weibchens wird aber aggressiv verhindert. Die Nachteile für Weibchen werden im folgenden Kapitel erörtert.

Offen liegende Schneckenhäuser können sich für beide Geschlechter nachteilig auswirken, weil die Flächen durch die Häuser auffälliger werden oder sich dort Individuen anderer Schneckencichliden-Arten ansiedeln könnten. Diese besetzen nicht nur das Schneckenhaus, sondern treten sowohl als Futterkonkurrenten als auch als Jungfischräuber in Erscheinung. Für beide Geschlechter von *L. ocellatus* ist es also von Vorteil, diese Häuser möglichst schnell zu vergraben. Das Paarungssystem von *L. ocellatus* läßt sich zwar als Ressourcen-Verteidigungspolygynie beschreiben, wird aber nicht von der Resource limitiert.

Territorien zum Fressen

Aggressiv aufrechterhaltene Abstände zwischen Weibchen könnten nötig sein, weil die Flächen für die Futtersuche benötigt werden. Diese Monopolisierung ist dann sinnvoll, wenn die Tiere aus dem Boden fressen. Plankton schwebt mit der Strömung vorbei und ist deshalb nicht zu verteidigen. Es sollte überprüft werden, ob und wie weit die verteidigten Flächen zur Nahrungsaufnahme genutzt werden.

Die Weibchen von *L. ocellatus* fraßen sowohl planktonisch als auch benthisch, wobei sich die Häufigkeiten der Fressakte nicht unterschieden. Die Annahme von Roger Bills (1996 [6]), *L. ocellatus* würde hauptsächlich Benthos fressen, ließ sich in unserem Untersuchungsgebiet nicht bestätigen. Er hatte fünf Individuen für fünf bis zehn Minuten in der Musende Bay beobachtet. Diese Bucht liegt 16 km südlich unseres Untersuchungsgebietes vor Mpulungu. Die Fische leben dort auf eher schlammigen Böden.

Die weitesten Abstände zum Schneckenhaus waren positiv mit den weitesten

eingenommenen Abständen beim Fressen korreliert. Es handelt sich bei den verteidigten Flächen wie von Bills (1996 [6]) vermutet um Futterterritorien. Weibchen könnten Nachteile in der Futtersversorgung haben, wenn sich andere Weibchen zu dicht ansiedeln. Zufütterungsversuche müssen zeigen, ob die Aggressivität der Weibchen verringert werden kann. Damit könnte sich das Paarungssystem hin zu stärkerer Polygynie verschieben.

Große Tiere könnten einen höheren Futterbedarf haben. Es ist zu erwarten, dass sie dafür größere Territorien verteidigen. Größere Tiere entfernten sich aber nicht weiter von ihren Häusern als kleinere, was darauf hinweisen kann, dass der Futterbedarf verschieden großer Tiere innerhalb ähnlich großer Flächen gedeckt wird. Die weitesten Abstände, hier 130 cm zum Schneckenhaus, werden aber sicher auch durch den Räuberdruck beschränkt. Bei Gefahr sollten die Tiere in angemessener Zeit ihr Schneckenhaus erreichen können, um sich darin zu verstecken oder ihre Jungen verteidigen zu können.

Aber nicht nur die Weibchen brauchen die Fläche zur Futtersuche. Die minimalen Abstände für das Fressen aus dem Boden waren für Weibchen mit Jungfischen tendenziell größer als für Weibchen ohne Jungfische. Die Weibchen könnten die unmittelbare Nähe ihres Schneckenhauses meiden, um nicht versehentlich Jungfische zu fressen oder um nicht mit den eigenen Jungen um Futter zu konkurrieren. Der Befund, dass Weibchen umso weiter vom Haus entfernt fraßen, je größer die Jungen waren, macht die zweite Hypothese plausibler. Die Jungen entfernen sich ja ihrerseits mit zunehmendem Alter weiter vom Schneckenhaus. Beim Fressen aus der Wassersäule zeigte sich keine solche Abhängigkeit von der Größe der Jungfische. Plankton dünnt sich durch das Fressen nicht so stark aus und die Möglichkeit, versehentlich eigene Junge zu fressen, ist sehr gering, da diese sich hauptsächlich auf dem Sand aufhalten und nur sehr selten frei schwimmen.

Da die meisten Tiere aber größere Abstände einnahmen, als sie zum Fressen nutzten, kommen den Territorien weitere Funktionen zu. Wie schon für Korallenfische bekannt, konnte Kohda 1995 [32] für maulbrütende Cichlidenarten zeigen, dass die Männchen bis zu drei verschiedene Territorientypen verteidigten. Sie drohten anderen Tieren an verschiedenen Grenzen, abhängig davon, ob es sich um Futterkonkurrenten, Jungfischräuber oder Paarungskonkurrenten handelte.

L. ocellatus - Weibchen verteidigen in ihren Territorien Brutplätze und Futterressourcen. Wo sich für Futter- oder Paarungsterritorien ein 'je größer desto besser' etablieren sollte, kann der Räuberdruck der Expansion aber Grenzen set-

zen.

Räubereinfluss

Mittels Verhaltensbeobachtungen und durch Wegfang der Weibchen wurde der Räuberdruck im Freiland bestimmt. Da im Median alle 2,5 Minuten ein artfremder Fisch angedroht wurde und etwa die Hälfte dieser Tiere potentielle Jungfischpredatoren waren, sehen wir den Räuberdruck als sehr hoch an.

Da Räuber sehr häufig sind, könnten sie einen erheblichen Einfluss auf das Verhalten und damit das Paarungssystem von *L. ocellatus* haben. Ein Einfluss auf das Verhalten der Weibchen konnte im Labor gezeigt werden.

Interaktionen mit Räubern im Freiland

Weibchen und Männchen interagierten etwa gleich häufig mit artfremden Individuen, die Weibchen drohten aber häufiger gegen *E. descampsi*; die Männchen dagegen waren öfter aggressiv gegenüber *N. hecqui*. Die Männchen hätten Gründe, gegen diese Art besonders aggressiv zu sein. Zum einen stellt *N. hecqui* einen Futter- und Schneckenhauskonkurrenten für das Männchen und die Jungen dar. Die Aggression gegen diese Art würde so indirekt den Jungen zugute kommen. Zum anderen ist *N. hecqui* ein Jungfischräuber. Die Aggression gegen diese Tiere könnte somit eine Form der Brutpflege darstellen. Mit zunehmender Territoriengröße der Männchen verdünnt sich diese Brutpflege für die einzelnen Weibchen mit ihren Jungen eventuell.

Die Weibchen hätten Vorteile von weiteren Abständen zwischen Weibchen oder von Männchen, die bei gegebenen Abständen nur wenige Weibchenterritorien verteidigen. Bewacht ein Männchen ein Nest, ist dieses besser gegen Räuber geschützt, als wenn dasselbe Männchen sich mehr um die Verteidigung seines Territoriums gegen andere Männchen kümmert. Weibchen polygam verpaarter Männchen könnten dann selbst weniger Zeit zum Fressen haben, wie für filefish gezeigt werden konnte. Polygam verpaarte Männchen kümmern sich weniger um die Territorialverteidigung und Weibchen übernehmen diese Aufgabe (*Oxymonacanthus longirostris* Tomoyuki und Akinobu 2001 [72]) Auch Starenweibchen vertreiben andere Weibchen, da sie die Brutpflege der Männchen sonst teilen müssten (Smith & Sandell 1998 [62]).

In Laborversuchen (1x2 m-Becken) interagierten *L. ocellatus* -Männchen mit zwei Weibchen häufiger mit Weibchen als monogam verpaarte. In den Verteidi-

gungsleistungen gegen Jungfisch-Räuber konnte aber kein Unterschied nachgewiesen werden (Brandtmann 1996 [8]). Wegen der großen Territorien im Freiland ist eine solche Verminderung der Verteidigungsleistung aber zu erwarten.

Die Verteidigungsleistung der Weibchen sollte dem erwarteten Fortpflanzungserfolg angepaßt sein und steigt im Labor mit dem Alter der Jungfische an (Walter und Trillmich 1994 [77]). Weibchen mit Jungtieren drohten gegen artfremde Tiere im allgemeinen und gegen *N. hecqui* im besonderen aber nicht unterscheidbar häufiger als Weibchen ohne Junge, obwohl die Mediane bei brütenden Weibchen jeweils höher lagen. Die Stichprobe ist aber so klein, dass ein kleiner, bestehender Unterschied mit der vorhandenen Datenmenge eventuell nicht gezeigt werden kann.

Besonders die hohe Anzahl von Drohakten gegen *E. descampsi* ist nicht einfach zu erklären. *E. descampsi* ist in der Literatur als genereller Insektenfresser beschrieben (Konings 1988 [33]) und wurde von uns nie als Jungfischräuber beobachtet.

Diese Aggression, die nicht der Jungenverteidigung dient, könnte aber Schneckenhaus- oder Nahrungskonkurrenten fernhalten. *E. descampsi* frisst benthische Organismen. Bei einer Standardlänge von maximal 10 cm könnte es Überschneidungen im Beutespektrum geben. Durch die Wühlarbeit dieser Tiere können die Eingänge der Schneckenhäuser versanden. Weibchen und Männchen von *L. ocellatus* säubern die Eingänge häufig (s. Kap. 3).

Man sollte erwarten, dass Tiere, die nicht als Bedrohung oder Konkurrenz auftreten, auch nicht angedroht werden. Ein solches selektives Drohverhalten ist zum Beispiel für *Cichlasoma maculicauda*, eine südamerikanische Cichlidenart, beschrieben worden (Perrone 1978 [49]). Potentielle Ei- oder Jungfischräuber wurden angedroht, andere Arten durften sich dem Nest nähern.

Aber nicht nur artfremde Tiere stellen eine Bedrohung dar. Auch Männchen von *L. ocellatus* verhalten sich kannibalistisch. Mütter mit Jungfischen drohten andere Weibchen häufiger an, je mehr -und damit meist je jüngere- Jungfische sich am Schneckenhaus aufhielten. Obwohl es von uns nie beobachtet wurde, stellen fremde Weibchen möglicherweise eine Gefahr besonders für kleine Jungfische dar. Eine Korrelationen der Brutgröße mit dem Drohen gegen Männchen oder potentielle Raubfeinde zeigte sich nicht. Das könnte daran liegen, dass der Fortpflanzungswert der Jungfische sich mit dem Alter ändert; drei Larven dürften z. B. einen geringeren Wert haben als drei Jungfische kurz vor dem Verlassen des

Schneckenhauses. Verhaltens-Unterschiede in Abhängigkeit vom Wert der Brut wie zum Beispiel für *Aequidens coeruleopunctatus* (Cichlidae) gezeigt, werden damit vielleicht verwischt (Carlisle 1985 [12]). Da relativ alte Bruten meist auch solche mit geringen Jungenzahlen sind, dürften Korrelationen von Verhaltensdaten über die Anzahl der Jungen etwas kritisch sein. Für *L. ocellatus* wäre auch noch zu testen, ob bei gleicher Jungenzahl verschieden große Weibchen verschieden starkes Verteidigungsverhalten zeigen, weil der Fortpflanzungswert einer gegebenen Brut für verschieden große Mütter unterschiedlich sein kann (Galvani & Coleman 1998 [25]).

Bedeutung der Brutpflege

Das Wegfangen der Weibchen verdeutlichte, dass die Anwesenheit eines Weibchens am Nest essentiell für das Überleben der Jungfische ist. Wurden die Weibchen vom Haus fern gehalten, so wurde der erste Jungfisch spätestens nach 6 Minuten gefressen. Männchen traten hier ebenfalls als Jungfischpredatoren in Erscheinung. Sind die Häuser anderer Weibchen nicht zu weit weg, könnten die Jungen ein anderes Haus erreichen, wenn die eigene Mutter einem Raubfisch zum Opfer fällt. Bei hohem Räuberdruck auf adulte Tiere könnten geringe Abstände zwischen Individuen deshalb von Vorteil sein.

Kleinere Abstände könnten zusätzlich zu Verdünnungseffekten und damit zu einer höheren Überlebenschance für die eigenen Jungfische führen. Außerdem erfährt ein Räuber in dicht besiedelten Gebieten mehr Angriffe pro geschwommenem Meter (Altmann et al. 1977 [2]), was die Jagd in solchen Gebieten vielleicht aufwendiger macht. Zusätzlich kann die Aufmerksamkeit mehrerer Tiere dazu führen, dass ein Räuber früher bemerkt wird, wie Kenward 1978 für taubenjagende Habichte zeigen konnte [31]. Wenn ein Räuber relativ früh bemerkt wird, haben die *L. ocellatus* - Weibchen mehr Zeit, Jungfische, die sich vom Schneckenhaus entfernt haben, mit einem *calling movement* (v. Drachenfels 1986 [73]) wieder im Schneckenhaus zu versammeln.

Räubereinfluss im Labor

Aus Gründen der Futterverfügbarkeit sollten Weibchen große Abstände einhalten; aus Gründen der Raubfeindvermeidung sollten sie aber näher zusammenrücken. Im Labor wurde getestet, ob die Anwesenheit eines Räubers zu einer Verringerung der Abstände zwischen Weibchen führt. In Versuchen mit *N. hecqui* und *J. regani*

als Räuber konnte gezeigt werden, dass Weibchen dichter beieinander siedeln, wenn sie Kontakt zu einem Raubfisch haben. Weibchen in den Kontrollversuchen siedelten doppelt soweit auseinander wie Weibchen im Räuberversuch.

Anders als bei *Poecilia reticulata* (Brown & Godin 1999 [10]) reichte der optische und chemische Kontakt zum Räuber allein aber nicht aus, um diese Änderung hervorzurufen. Nach 20 Stunden Sichtkontakt zeigte sich kein signifikanter Unterschied zwischen den Weibchen-Abständen im Kontroll- und Räuber-Versuch. Vermutlich lernen die Weibchen, dass der Räuber unter dem Plexiglaszylinder nicht näher kommen kann. Vier Stunden direkter Kontakt zwischen den Weibchen und den Räubern führten dann aber zum gezeigten Unterschied. Die Weibchen nutzten weniger Schneckenhäuser und waren seltener aggressiv gegen das andere Weibchen, wenn ein Räuber im Becken anwesend war.

Die herabgesetzte Aggression kann dabei die Folge oder aber die Ursache der geringeren Abstände sein. Wenn die Weibchen bei Räuberanwesenheit die Nähe zum schützenden Schneckenhaus suchen, kommen sie nicht mehr in Kontakt mit dem anderen Weibchen, was wiederum zu weniger Aggression führt. Andererseits führt das Drohen gegen den Raubfisch und das Flüchten in das Schneckenhaus dazu, dass den Weibchen weniger Zeit für die innerartliche Aggression bleibt. Dann wäre die herabgesetzte Aggression der Mechanismus, der zu geringeren Abständen zwischen Weibchen führt. Weitere Versuche müssen zeigen, ob sich Männchen in einem gegeben Territorium unter dem Einfluß von Raubfischen mit mehr Weibchen verpaaren können, weil diese nicht so aggressiv gegeneinander sind. Umgekehrt wäre eine Verschiebung von polygyner Verpaarung hin zur Monogamie zu erwarten, wenn keine Räuber anwesend sind. Limberger konnte für den Substratbrüter *Lamprologus brichardi* (Cichlidae) keine Änderung des Paarungsmusters (Anteil Paare und Harems) bei Räuberanwesenheit feststellen (1983[39]). Die Konkurrenz zwischen Männchen war hier der entscheidende Faktor.

Insgesamt konnte ich für adulte *L. ocellatus* zeigen, dass die beobachteten Abstände und das Geschlechterverhältnis nicht wesentlich von der Dichte der Schneckenhäuser bestimmt werden. Vielmehr brauchen die Tiere die Flächen zur Futtersuche. Die Laborversuche weisen darauf hin, dass der Räuberdruck die Abstände nach oben begrenzt.

Kapitel 5

Soziale Faktoren

5.1 Einleitung

Neben den bisher behandelten ökologischen Faktoren beeinflussen auch widerstreitenden Interessen artgleicher Individuen die Verteilung im Raum und das Paarungssystem: Interaktionen zwischen Jungen, die Möglichkeit gemischter Bruten durch Adoption und Mutter- sowie Vaterschaftssicherheit werden im Folgenden untersucht.

Interaktionen zwischen Jungtieren

Geringe Abstände zwischen Weibchen von *Lamprologus ocellatus* könnten zur Vermischung von Jungtieren führen. Ergeben sich aus der Mischung Nachteile für die eigenen Jungen, so können Weibchen in geringer Distanz zu anderen Weibchen Fitness einbüßen.

Sind Jungtiere untereinander aggressiv oder sogar kannibalistisch, dann wäre es günstiger, einen weiten Abstand zu anderen Weibchen einzuhalten. Kannibalismus tritt in vielen Tierarten auf und kann in der Fischzucht zu starken wirtschaftlichen Verlusten führen (Smith & Reay 1991 [67], Sakakura & Tsukamoto 1996 [60]). In zwei Versuchsreihen (Labor) wurde überprüft, ob aggressive Jungtierinteraktionen oder Kannibalismus auftreten und welchen Einfluss die Größenunterschiede der Jungen auf diese Interaktionen haben.

In Interaktionsversuchen wurde das Verhalten residenter Jungtiere auf neu eingesetzte Junge (nur visueller Kontakt) verschiedener Größen beobachtet. Eine zweite Versuchsreihe sollte die Frage klären, ob Kannibalismus zwischen Jungtieren auftritt. Dazu wurden Junge verschiedener Größenklassen frei im Becken

miteinander konfrontiert.

Die Mischbarkeit der Bruten ist eine Voraussetzung für eventuell fitnessrelevante Interaktionen zwischen Jungen. Es musste also die Frage geklärt werden, ob Weibchen fremde Junge an ihren Schneckenhäusern zulassen. Solche Adoptionen können sowohl Vor- als auch Nachteile für die eigene Brut haben (Fraser 1996 [20], Nutzen durch predator dilution effect McKaye & McKaye 1977 [43]). Hier spielen die Größenunterschiede zwischen Jungen und die Anzahl der Jungfische eine wichtige Rolle. Im Labor haben wir getestet, ob Weibchen gegen fremde Jungfische diskriminieren (offspring recognition, Nelson & Elwood 1997 [46]) und ob es eine Größenabhängigkeit im Bezug auf die Adoption gibt.

Aus den Ergebnissen dieser Versuche (Adoption, wenn ja welcher Größen) und den Befunden zu Jungtierinteraktion sollen Voraussagen für die Freilandbefunde abgeleitet werden.

Mutterschaften

Die Haremsversuche sollten zeigen, ob im Labor gemischte Bruten auftreten. Beobachtungen der Jungfischgrößen und -zahlen hatten bereits darauf hingedeutet, dass Jungfische zwischen den Schneckenhäusern der adulten Tiere wechseln. Fütterungsversuche mit gefärbten Artemien zum späteren Wiedererkennen der Jungen konnten keine sicheren Ergebnisse zu dieser Frage liefern (Diekmann 1994 [16]). Genetische Analysen waren also unerlässlich.

Wenn gemischte Bruten bestimmter Jungtier-Größen sich negativ auf die Fitness auswirken, sind es dann die großen und damit dominanten Weibchen, die davon profitieren? Halten Weibchen große Abstände ein, weil sich geringe Abstände negativ auf das Überleben der Jungen auswirken?

Für die Bewertung der Laborbefunde zur Adoption und den Jungtierinteraktionen waren Freilanddaten über Brutgrößen und Jungtiergrößen unerlässlich. Mit den im Labor etablierten genetischen Methoden sollte untersucht werden, ob im Freiland gemischte Bruten auftreten und ob diese den Voraussagen aus den Laborbefunden entsprechende Größenverteilungen zwischen fremden und eigenen Jungen aufweisen.

Weiter wurde untersucht, ob die Abstände zwischen Weibchen einen Einfluss auf die Brutmischung haben. Jungtiere könnten geringere Distanzen zwischen Schneckenhäusern leichter überwinden als große Entfernungen.

Vaterschaften

Für die Männchen wurde getestet, ob sie die Väter der Jungfische in ihren Territorien waren und ob sie einen Beitrag zur Brutpflege leisten.

Weiter wurde untersucht, ob geringe Abstände zum Weibchen zu höherer Vaterschaftssicherheit führen. Weibchen an den Rändern der Territorien könnten während der Eiablage von anderen als dem Territoriumsmännchen besucht werden.

5.2 Interaktionen zwischen Jungtieren

Methode

In einem Aquarium (10 Liter) mit Heizer und Innenfilter wurde seitlich ein Schneckenhaus plaziert. Der Boden des Beckens war mit Sand bedeckt. Zwei Jungfische einer Brut wurden in das Schneckenhaus eingesetzt. In definiertem Abstand zum Schneckenhaus (5 mal SL der Focustiere) wurde den residenten (Focus)-Tieren ein Jungfisch einer anderen Brut in einer Plastikpetrischale mit Deckel (Durchmesser 3 cm) präsentiert. Die Petrischale befand sich von Beginn an im Becken.

Sobald das Focustier das Schneckenhaus nach dem Einsetzen der Petrischale wieder verlassen hatte, wurde gewartet bis es sich direkt auf die Schale ausgerichtet hatte oder höchstens einen Winkel von 90 Grad zu dieser innehatte. Innerhalb dieser Winkel konnte es die Petrischale auf jeden Fall gesehen haben. Erst wenn dieses Kriterium erfüllt war, wurde kontinuierlich für 10 Minuten beobachtet. Das Verhalten galt als auf das eingesetzte Tier bezogen, wenn das Focus-Tier genau eine oder weniger als eine Standardlänge von der Schale entfernt war. Protokolliert wurden die Verhaltensweisen *Drohen* und *Zuwendung*. Anderes Verhalten galt als neutral. Drohen wurde protokolliert, wenn mindestens die Rückenflosse aufgestellt war. Drohen kann im Seitendisplay erfolgen (der Fisch wendet dem Gegenüber eine Körperseite zu) oder direkt auf den Interaktionspartner gerichtet sein. Dabei kann der Körper auch nach unten aus der normalen Schwimmhaltung ausgelenkt sein (head down-display).

Zuwendung zeigt das Focustier dagegen, wenn es sich mit angelegten Flossen auf den eingesetzten Fisch ausrichtet. Auf dieses Verhalten folgt oft ein Biss in die Petrischale, der aber sehr schnell ausgeführt wird und zum Teil schlecht zu

sehen war. Bisse wurden deshalb nicht getrennt protokolliert. Ein entsprechendes Verhalten kann auch beobachtet werden, wenn die Tiere Mückenlarven vom Sandboden aufnehmen.

Die Jungfische wurden in vier Größenklassen eingeteilt und gegeneinander getestet (s. Tab. 5.1), wobei das Focustier der jeweils größeren Klasse angehörte. Jede Größen-Kombination wurde mehrfach getestet. Die gegenübergestellten Jungfische stammten immer aus Bruten verschiedener Eltern und konnten vor dem Versuch nicht interagieren.

Tab. 5.1: Größenklassen für Jungtierinteraktionen und Unterschiede in mm für die verschiedenen Kombinationen; SL: Standardlänge. Für Klasse 1: ≤ 6 mm Standardlänge.

		Unterschied SL in mm		
SL in mm	Klasse	1	2	3
7-11	2	1-5	-	-
12-16	3	6-10	1-9	-
17-21	4	11-15	6-14	1-9

Mögliche Fitnesskosten gemischter Bruten wurden ebenfalls mit Jungtieren an einem Schneckenhaus untersucht. Wieder wurde für 10 Minuten ein kleinerer Jungfisch in einer Petrischale präsentiert. Nach Ablauf dieser Zeit wurde der Deckel der Petrischale entfernt und nach weiteren 10 Minuten und nach 24 h protokolliert, ob die Tiere sich vertrieben, töteten oder fraßen. Die kleinen Jungtiere konnten hinter dem Heizer und dem Innenfilter außer Sicht des größeren Jungfisches gelangen. Aus verschiedenen Größenkombinationen ergaben sich z. T. gleiche Unterschiede in den Standardlängen, so dass manche Unterschiede mehrfach auftauchen.

Ergebnisse

Interessanterweise waren mit einer Ausnahme alle Jungfische gegenüber dem Geschwister aggressiv. In 31 von 32 Fällen wurde jeweils ein Geschwister vom anderen aus dem Schneckenhaus vertrieben. Das residente Tier war dann das Focustier. Jungfische sind also schon sehr früh territorial (SL 10 mm), obwohl ein Schneckenhaus vielen Jungfischen Platz böte.

Nur drei der 32 Focustiere reagierten überhaupt nicht auf den Jungfisch in der Petrischale. Die Mediane für Zuwendung und Drohen (Summe) für alle Kombinationen lagen zwischen 8 und 19 % der Zeit (Abb. 5.1). Die Zeit bis zur ersten Annäherung betrug im Median 46 Sekunden. Betrachtet man den Quotienten zwischen Zuwendung und der Summe aus Drohen und Zuwendung, so fällt auf, dass die Zuwendung relativ häufiger gezeigt wurde, wenn die Längen-Unterschiede zwischen den Fischen sehr groß waren ($r_s=0,724$ $p=0,001$ $N=26$; Abb. 5.2).

Jungtiere verschiedener Standardlängen reagieren aggressiv auf fremde und verwandte Junge und versuchen, diese zu vertreiben.

Als kritische Grenze für das Auftreten von Kannibalismus stellte sich ein Größenunterschied von 5 mm heraus (Abb. 5.3). Im folgenden wurde getestet, ob Weibchen sich gegenüber fremden Jungen entsprechend dieser Befunde verhalten und größere Junge vertreiben (Adoptionsversuch).

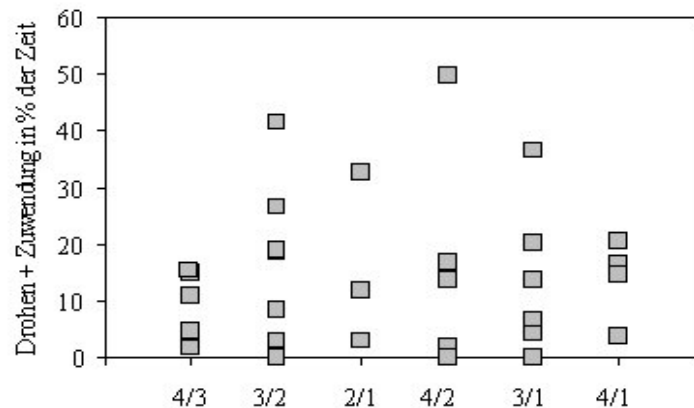


Abbildung 5.1: Summe aus Drohen und Zuwendung in % der Zeit für die verschiedenen Jungtier-Kombinationen angeordnet nach zunehmendem Größenunterschied.

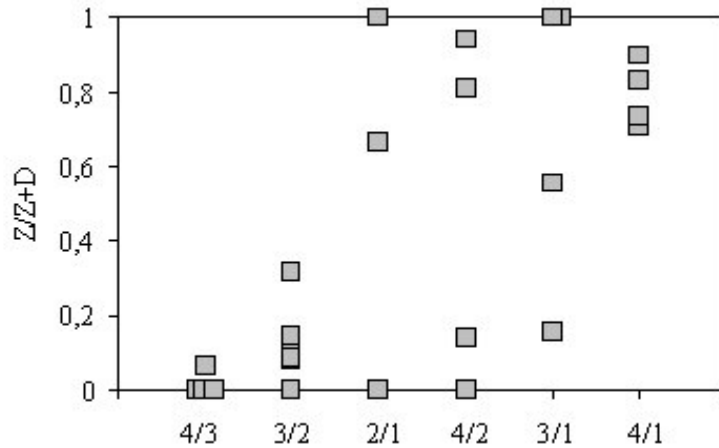


Abbildung 5.2: Zuwendung zu Jungfischen relativ zur Summe von Zuwendung und Drohen (zeigen die Tiere ausschließlich Drohen, so ist der Wert 0; wird nur Zuwendung gezeigt, so ergibt sich der Wert 1).

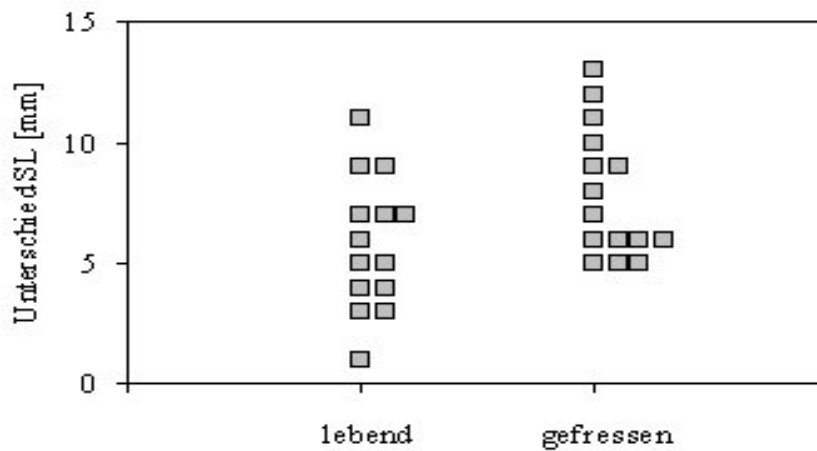


Abbildung 5.3: Unterschied in der Standardlänge [mm] zwischen konfrontierten Jungtieren.

5.3 Adoptionsversuche

Es sollte festgestellt werden, inwieweit Weibchen fremde Jungfische an ihren Schneckenhäusern aufnehmen. Von der Akzeptanz fremder Jungfische hängt es ab, ob überhaupt eine Durchmischung der Jungfische zweier Weibchen stattfinden kann. Die vorangegangenen Versuche haben gezeigt, dass die Aufnahme größerer fremder Jungfische für ein Weibchen erhebliche Kosten verursachen kann. Der Faktor Größe relativ zur Größe der eigenen Jungfische wurde getestet.

Methoden Adoptionsversuche

Zu brütenden Paaren mit Jungfischen werden fremde Junge unterschiedlicher Größen zugesetzt. Dies geschah mittels einer 10-ml-Glaspipette an deren unterem Ende ein gebogenes Stück Silikonschlauch befestigt war. Das Schlauchstück lag damit parallel zum Boden. Um die Jungen trotz Anwesenheit der Pipette aus dem Schneckenhaus zu locken, wurde mit frisch geschlüpften Artemien-Larven angefütert. Näherte man sich sehr langsam den Jungfischen, so war es möglich diese mit Hilfe eines Peleus-Balls vorsichtig in das Schlauchende einzusaugen. Die Jungen wurden anschließend direkt aus der Pipette 20 cm entfernt von brütenden Weibchen entlassen. Für 10 Minuten wurden die Interaktionen beobachtet. Ein Versuch wurde mit einem Jungfisch von *Neolamprologus hecqui* durchgeführt. Adulte dieser Art stellen einen der häufigsten Räuber für *L. ocellatus*-Junge im Freiland dar.

Ergebnisse

In Versuchen mit 17 brütenden Weibchen wurden Jungfische, die kleiner waren als die eigenen Jungen, zugelassen. Das galt ebenso für Junge gleicher Größe und solche, die bis zu 2 mm größer waren als die eigenen (Tab. 5.2). Waren die Unterschiede in den Standardlängen größer als 2 mm, so wurden die fremden Jungen vertrieben (Abb. 5.4). Der Jungfisch von *N. hecqui* (Größe gleich der eigener Jungfische) wurde ebenfalls am Schneckenhaus geduldet.

Weibchen diskriminierten nicht gegen fremde Junge am Schneckenhaus, wenn diese nicht um mehr als zwei Millimeter größer waren als die eigenen.

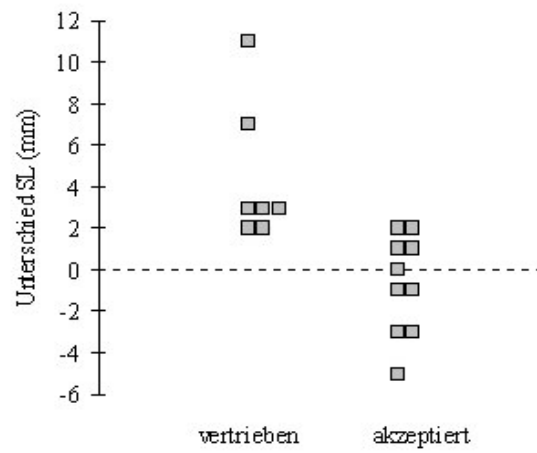


Abbildung 5.4: Größenunterschiede zu eigenen Jungen [mm]. Jungtiere, die 2 mm größer sind, werden noch zugelassen, größere werden vertrieben.

Tab. 5.2: Akzeptanz der Weibchen gegenüber fremden Jungfischen, SL: Standardlänge [mm], Δ SL: SL fremder Jungfisch-SL eigener Jungfisch.

SL eigene Junge	SL fremde Junge	Δ SL	Ergebnis
			vertrieben
5	16	+11	
5	8	+3	
6	8	+2	
6	9	+3	
7	9	+2	
7	9	+2	
9	16	+7	
			akzeptiert
4	5	+1	
5	7	+2	
6	5	-1	
6	5	-1	
6	6	0	
6	8	+2	
7	8	+1	
9	6	-3	
9	6	-3	
12	7	-5	

5.4 Genetische Analyse-Methoden

Zur Identifizierung von Verwandtschaftsverhältnissen haben wir Mikrosatelliten herangezogen. Etwa 5 % der genomischen Eukaryonten-DNA bestehen aus Wiederholungen kurzer Sequenzen (short tandem repeats, 2-9 Basenpaare (Bp)) (Queller 1993 [54]). Diese repetitiven Bereiche können interindividuell in der Anzahl der Motiv-Wiederholungen (z.B. gt) und damit ihrer Länge variieren (Abb.

5.5). Über diese Methode ist nur ein Verwandtschaftsausschluss möglich. Findet man in Jungtieren in einem gegebenen Locus Allellängen, die die prospektive Mutter nicht zeigt, so ist dieses Weibchen von der Mutterschaft auszuschließen. Genetische Marker, die hohe Mutationsraten aufweisen, sind hier nicht brauchbar, weil die Daten ein falsch-negatives Ergebnis liefern würden. Hat die angenommene Mutter Allele mit den analysierten Jungtieren gemeinsam, so kommt sie als genetische Mutter in Frage. Dieser Mutterschaftseinschluss kann allerdings nur mit einer bestimmten Wahrscheinlichkeit gemacht werden. Die genetische Ähnlichkeit kann auch durch Verwandtschaft zustande kommen (z.B. Geschwister). In Vorversuchen wurde getestet, ob Jungtiere mit bekannter Elternchaft genetisch eindeutig zuzuordnen waren.

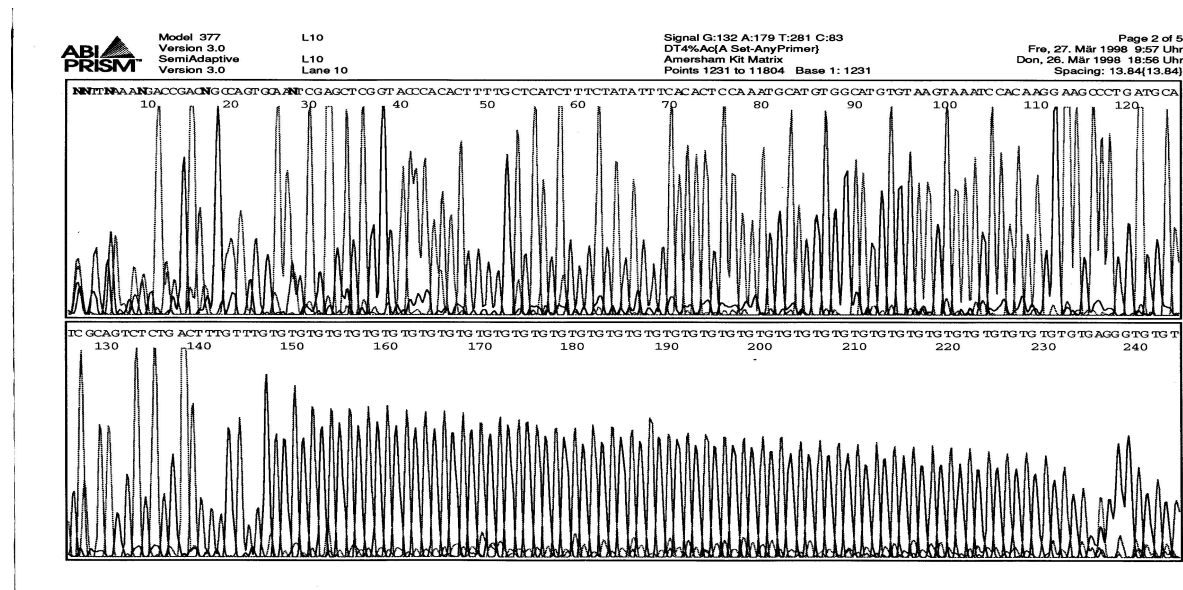


Abbildung 5.5: Anfang der Sequenz des Locus Loc1010. Der Mikrosatellit besteht aus einem gt-repeat (Brandtmann et al 1999 [9]).

Für die DNA-Proben wurde adulten Tieren ein ca 1 mm breiter Streifen von der Schwanzflosse abgeschnitten; kleine Jungtiere aus dem Freiland wurden ganz in Alkohol eingelegt. Im Labor wurden die Jungfische gehalten, bis sie eine Standardlänge von mindestens 3 cm erreicht hatten, dann wurden ebenfalls von der Schwanzflosse Proben genommen. Die Flossenschnitte wurden in absolutem Ethanol aufgenommen und im Kühlschrank aufbewahrt.

Extraktion der DNA

Die Proben wurden nach kurzer Trocknung in 500 μl Extraktionspuffer (10 mM Tris, pH8, 2 mM EDTA, 10 mM NaCl, 1% SDS und 0,1 mg ml⁻¹ Proteinase K) aufgenommen und für ca vier Stunden bei 56°C inkubiert. Beim Schütteln der Proben müssen sich die Gewebe vollständig auflösen. Anschließend versetzt man den Ansatz mit einem halben Volumen 4,5M NaCl und schüttelt kurz. Die ausgefällten Proteine und die Fette extrahiert man mit Chloroform-Isoamyl-Alkohol (24:1). Nach der Zentrifugation (10 000 rpm, 10 Minuten) pipettiert man die wässrige, obere Phase in neue Gefäße, in die man 500 μl kaltes Ethanol vorgelegt hat. Dann kühlt man die Proben für mindestens eine Stunde bei -20°C, bevor sie erneut zentrifugiert werden. Der Überstand wird vorsichtig abgenommen. Man lässt das Pellet trocknen und löst es in bidestilliertem Wasser auf (3h, 38°C). Die Proben werden bei -20°C aufbewahrt.

PCR-Methoden

1 Mikroliter DNA wurde in einem 20 μl PCR-Ansatz (polymerase chain reaction) eingesetzt. Dieser enthielt 1.6 μl MgCl (25mM), 2 μl 10X Thermopuffer, 0.4 μl dNTP-Lösung (10mM pro Nucleotid) 0.4 μl Primerlösung (Fluoresceinmarkiert, Pharmacia, MWG oder Biozym) und 0.5 Units Taq-Polymerase (Quia-gen, Pharmacia, Biometra, Promega). Die Sequenzen der Primer sind in Tabelle 5.3 aufgeführt. Der Ansatz wurde mit sterilem bidestilliertem Wasser bis 20 μl aufgefüllt.

Die PCR wurde im einem Cyclyer der Firma Techne (Progene Thermodux) oder Biometra (*PersonalCyclerTM*) durchgeführt. Die DNA wurde für 4 Minuten bei 92 Grad denaturiert. Anschließend folgten 30 PCR-Zyklen (92 Grad 30 sec, Annealing-Temperatur abhängig von gewähltem Primer 45 sec, 72 Grad 60 sec). Um alle Stränge zu ergänzen, wird eine Extension von 4 Minuten (72 Grad) angehängt.

Der Erfolg der PCR wurde auf einem 2%-igen Agarose-Gel überprüft. Dazu wurden 4 μl PCR-Produkt mit einem μl Bromphenolblau versetzt und aufgetragen. Bei 70 Volt wurden die Proben aufgetrennt (30-60 Minuten, je nach Länge der Produkte), unter UV-Licht mit Ethidiumbromid sichtbar gemacht und fotografiert. Je nach Stärke der Bande wurden dann 0.1 – 3 μl PCR-Produkt für die weitere Analyse benutzt.

Sequenzierung

Die Längenunterschiede der Mikrosatelliten wurden in einem Sequenzierer (ALF, Pharmacia Biotech) detektiert. Dazu wurden die Proben mit 2 μ l Formamid-Färbelösung vermischt, kurz denaturiert (2 min, 92 Grad Celsius) und auf Eis gekühlt. Die Proben wurden dann auf ein 6%-iges Polyacrylamid-Gel (16,8 g Urea, 6 ml Rotiphorese Autoseq 29:1 40%, 2,4 ml 10X TBE-Puffer, bis 40 ml mit bidestilliertem Wasser auffüllen, Vakuumfiltration, 35 μ l Temed, 140 μ l APS 10%) aufgetragen und für ca drei Stunden aufgetrennt (800 Volt, 60 mA, 50 W). Je nach Zustand konnten die Gele ein zweites Mal verwendet werden.

Mit der Software *Fragment Manager* wurden die Allel-Längen mittels gegebener Standards errechnet (50-500 Basenpaare in Fragmenten von 50 Bp und Einzelstandards von 200 Bp, 250 Bp, 300 Bp). Zwei Allele wurden erst dann als verschieden angesprochen, wenn der Unterschied vier Basenpaare betrug, da sich in Wiederholungsläufen Verschiebungen in der Allellänge ergaben. Wird die Allellänge nur einmal gemessen, so werden mehr Elternschaftsausschlüsse produziert als tatsächlich vorliegen.

Klonierung

In den Laborversuchen konnten mit den zur Verfügung stehenden Loci nicht alle Jungtiere zugeordnet werden. Deshalb wurden aus der DNA von *L. ocellatus* Mikrosatelliten kloniert (Sambrook et al. 1988 [61], Rassmann et al. 1991 [55]). Dazu wird die DNA mit Restriktionsenzymen verdaut, die auf Grund ihrer Schnitteigenschaften nicht in den Sequenzen von Mikrosatelliten (z.B. gtgtgtgt) schneiden. Die entstandenen Fragmente werden von einem Phagen (hier M13) aufgenommen, der wiederum Bakterien infiziert. Der Bakterienstoffwechsel vermehrt nun den Phagen samt der Fragmente. Die Bakterien (vorher in wässriger Lösung) werden nun auf Agar-Platten ausgestrichen und angezüchtet. Mittels radioaktiv markierter Oligonucleotide (z.B. cacacaca) werden auf einem Röntgen-Film die Kolonien sichtbar gemacht, die die entsprechenden Sequenzen (hier gtgtgtgt) aufweisen. Die Bakterien der entsprechenden Kolonie werden noch einmal vermehrt. Anschließend extrahiert und sequenziert man die DNA. Sind an beiden Enden der Mikrosatelliten noch nichtrepetitive Sequenzen vorhanden, so lassen sich Primer für die PCR entwerfen.

Von 4 sequenzierten Mikrosatelliten waren zwei auf Grund ihres Polymorphiegrades (Anzahl der Allele) für weitere Analysen brauchbar (Tab. 5.4).

5.4.1 Primersequenzen

Tab. 5.3: Sequenzen der benutzten Primer und mittlere Fragmentlängen; L.m.: *Lamprologus multifasciatus* (zur Verfügung gestellt von U. Kohler) L.o.: *Lamprologus ocellatus* .

Locus	Sequenz 5'-3'	repeat	Länge bp	Spezies
ML007	-tca gag tgc aat gag aca tga at - -aat tta gaa gca gaa aat tag acg -	(gata) _n (ca) _n	350	L. m.
ML032	-gcc aca tgt aat cat cta act gc - -gag att ttt ttt ggt tcc gtt g -	(caaa) _n (ca) _n	240	L. m.
ML773	-gca aag caa agc tga gaa aca a - -atc agc acg tca tct gca tga g -	(ca) _n	160	L. m.
Loc010	-cta caa act gtc cat gca tga c- -agg gtt tgc cac aag agt c-	(gt) _n	120	L. o.
Loc101	-ttc aca ctc caa atg cat g- -tct ggc act ctt aca cac cc-	(gt) _n	110	L. o.

5.4.2 Allelfrequenzen

Für die Allelfrequenzen wurden 1997 außerhalb der Versuchsflächen 90 adulte Individuen gesammelt (Flossenschnitt s.o.). Die Heterozygotenanteile von ML007, ML032 und ML773 waren mit -im Mittel- 0,96 sehr hoch. Das bedeutet, dass nur 4% der Tiere homozygot am untersuchten Locus sind. Die Allelzahlen liegen zwischen 27 und 49 pro Locus (s. Tab 5.4 und Abb. 5.6). Nullallelschätzungen (Software CERVUS) geben einen Wert für die Wahrscheinlichkeit, dass Allele trotz ihres Vorhandenseins nicht amplifiziert worden sind. Das untersuchte Tier wird dann fälschlich als homozygot angesehen. Da ein in Wirklichkeit vorhandenes Allel nicht sichtbar wird, wird ein potentieller Elter von der Elternschaft ausgeschlossen, obwohl er als Elter in Frage kommt.

Die Populationshäufigkeit des Jungtier-Allels bestimmt die Wahrscheinlichkeit, mit der ein zufällig aus der Population ausgewähltes Individuum als Elter nicht ausgeschlossen werden kann. Kombiniert man die Wahrscheinlichkeiten verschiedener genetischer Marker (Loci) ergibt sich daraus die *exclusionary power*:

die Wahrscheinlichkeit mit der ein zufällig aus der Population gewähltes Tier als Elter in Frage kommt. Die vorliegenden Daten wurden mit CERVUS errechnet (Marshall et al. 1998 [41]). Für die Loci Loco010 und Loco101 sind nur wenige Tiere getestet worden. Deshalb liegen hier auf Populationsebene keine Daten vor.

Tab. 5.4: Populationsdaten und Individuenzahlen (N) für drei Loci, * erwartet.

Locus	Heterozygotität	Nullallel-Anteil	Allele	N
007	0,952	0,0073	41	83
773	0,8	0,084	27	70
032	0,882	0,0355	27	85
kombiniert	0,96 *		31,7	90
	exclusionary power	erster Elter	zweiter Elter	
		0,995	0,999	

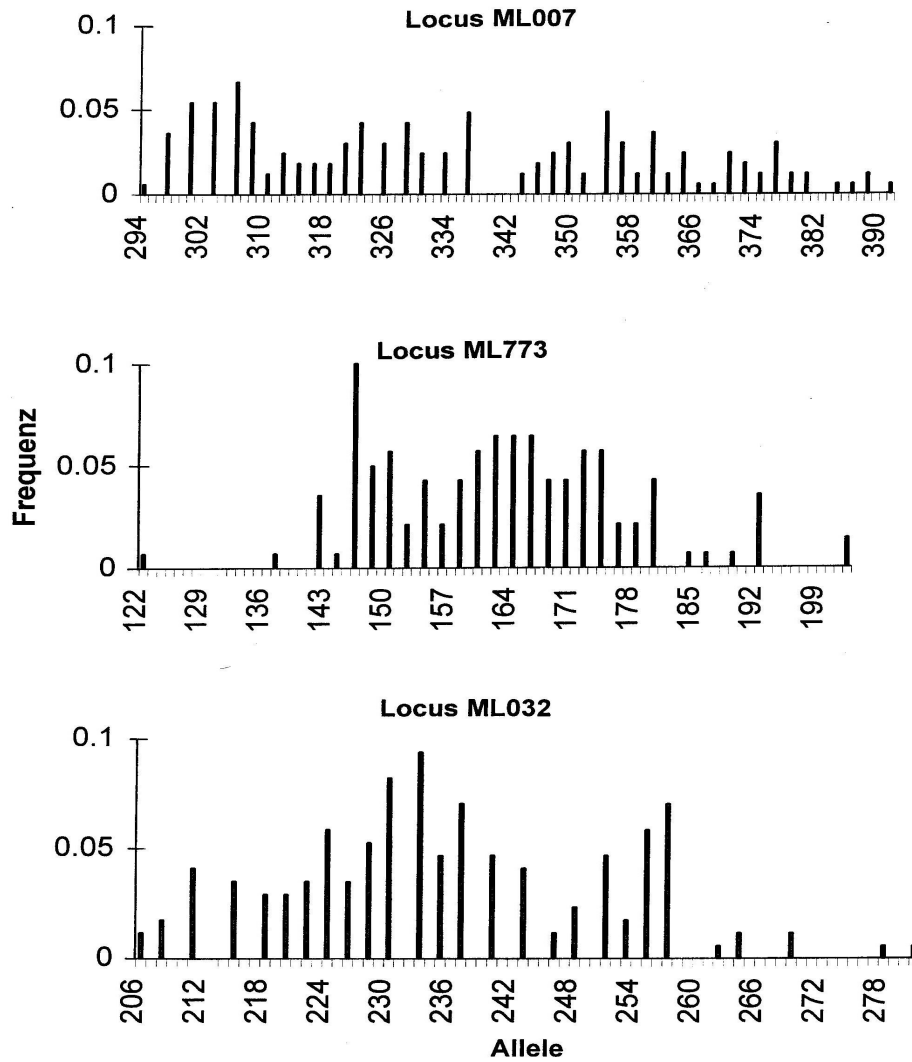


Abbildung 5.6: Verteilungen der Allele für drei Mikrosatelliten-Loci. Anzahl der getesteten Individuen siehe Tab. 5.4.

5.5 Harems im Labor

Methode

Die Haremsversuche sollten zeigen, ob im Labor gemischte Bruten auftreten. Die Versuche wurden in Becken von 50x150 cm Grundfläche durchgeführt. Drei Schneckenhäuser wurden in definierten Abständen im Sand versenkt. Die später eingesetzten Tiere (zwei Weibchen, ein Männchen) verrücken diese Häuser nur noch in geringem Maße. Gab es nach sechs Wochen keine oder jeweils nur eine Ansiedlung, so wurde der Versuch abgebrochen.

Waren beide Weibchen angesiedelt, so wurde zweitägig kontrolliert, ob Jungfische am Schneckenhaus zu sehen waren.

Alle Jungfische wurden gezählt, wenn sie das Schneckenhaus zum ersten Mal verließen, bzw. am Eingang zu sehen waren. Die Jungen der folgenden Bruten werden für die Weibchen jeweils aufaddiert. Wurden am Versuchsende weniger Jungfische abgefangen als zuvor gezählt wurden, so wurde angenommen, dass sich diese Sterblichkeit auf die Jungen beider Weibchen gleichmäßig verteilte. Multipliziert man die Überlebenswahrscheinlichkeit mit der Anzahl der vorher gezählten Jungen, so erhält man einen Erwartungswert für überlebende Junge für jedes Weibchen. Anschließend wurde diesem Erwartungswert die tatsächliche Anzahl der Jungen dieses Weibchens gegenübergestellt (Tab. 5.5; genetische Methoden siehe Kap. 5.4).

Laborharems Ergebnis

Vorversuche mit nur je einem Weibchen und einem Männchen (zwei Paare) ergaben eine vollständige genetische Zuordnung der Jungtiere zu ihren Eltern. Die Methode war also geeignet, sichere Zuordnungen zu erbringen.

Für Harems, deren Junge zum Zeitpunkt des Flossenschnittes groß genug waren, wurde das Geschlechterverhältnis bestimmt (Tab. 5.5).

Tab. 5.5: Geschlechterverhältnisse für Laborbruten (einige Tiere konnten nicht sicher einem Geschlecht zugeordnet werden).

N	% Weibchen	unsicher
19	79	0
51	49	0
14	42	1
43	58	4
35	65	5
Median	58	1

Insgesamt wurden 10 Versuche durchgeführt, wobei ein Harem nicht sicher analysiert werden konnte. Anscheinend wurde nach dem Flossenschnitt die Probe eines Elters mit der eines Jungtieres verwechselt. Dieser Harem geht nur in die Berechnungen zum Überleben der Jungen für den gesamten Harem ein.

In drei Harems konnte direkt nachgewiesen werden, dass Weibchen fremde Junge an ihren Schneckenhäusern hatten. In anderen Harems zeigten sich Abweichungen zwischen erwartetem und tatsächlichem Fortpflanzungserfolg (Tab. 5.6). Der Abstand zwischen Weibchen erlaubte keine Voraussage über das Überleben der Jungfische im jeweiligen Becken ($r_s=0,106$ $N=10$ $p=0,771$; Abb. 5.7). Der Unterschied in der Standardlänge zwischen zwei Haremsweibchen zeigte keine signifikante Korrelation mit dem Anteil überlebender Junge des großen Weibchens ($r=0,492$; Anteil großes Weibchen = $48,18 + 8,14 \times (\text{Unterschied}SL)$; $p=0,22$ $N=8$; Abb. 5.8). Bei gleich großen Weibchen würde aus dieser Regression ein Anteil von 48,8% für ein Weibchen erwartet. Ein Effekt der Körpergrößen zeigte sich erst ab einem Unterschied von 2 Millimetern. Der Jungen-Anteil der großen Weibchen betrug 84% oder darüber (Abb. 5.8).

Der erwartete Fortpflanzungserfolg läßt sich aus den Körpergewichten und den daraus resultierenden möglichen Eizahlen errechnen. Danach sollten die jeweils größeren Weibchen des Harems im Median einen Jungen-Anteil von 56% haben. Tatsächlich betrug ihr Jungen-Anteil im Harem im Median aber 89%. Dieser Unterschied war jedoch nicht signifikant (Wilcoxon-Test $Z=1,54$ $N=8$ $p=0,123$).

Auch aus Zählungen der Jungfische am Schneckenhaus lässt sich der Fortpflanzungserfolg der einzelnen Weibchen nur abschätzen. Der erwartete Anteil

aus Jungenzählungen war nur tendenziell mit dem tatsächlichen Anteil am Fortpflanzungserfolg korreliert ($r_s=0,66$ $p=0,07$; Abb. 5.9). Große Weibchen hatten einen signifikant höheren Fortpflanzungserfolg als die jeweils kleineren Weibchen im Becken (MWU-Test $U=6$ $N=8$ $p=0,006$). Da in einem Versuch beide Weibchen gleich groß waren, gehen hier nur acht Weibchen-Paare in die Berechnung ein.

Tab. 5.6: Mutterschaften aus den Laboruntersuchungen für Harems, JI: Junge bis 6 mm, erwartete Verteilung= Anzahl JI multipliziert mit dem Überleben in %, V.: Verteilung, SL: Standardlänge.

Tier	Σ JI am SH	Überl. in %	erw. V.	beob. V.	SL [mm]
B2	28	51,3	14	20	34
W2	11		6	0	31
B3	67	100	67	82	31
W3	32		32	10	25
B6	31	100	31	44	34
W6	0		0	0	27
B7	33	51,5	17	17	31
W7	1		0	0	28
105.1	18	47,5	9	16	33
105.2	22		10	3	29
19re	46	87,93	40	23	36
19li	12		11	28	34
103.1*	105	53,25	55	33	33
103.2	49		26	39	33
2-164**	17	48,48	8	2	37
21-164	16		7	12	35
3-164	13	100	13	19	33
31-164***	6		6	2	31

* von 40 J bei W1 gefangen sind 14 von W2, 10 Proben lieferten keine auswertbaren PCR-Ergebnisse

** alle Jungen bei Weibchen 2-164 gefangen

*** von 7 J bei W31-164 gef. nur ein eigenes dieses Weibchens

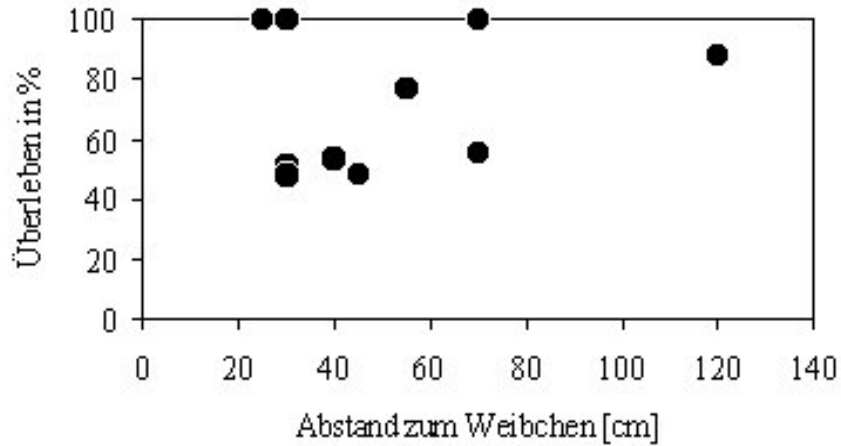


Abbildung 5.7: Anteil überlebender Jungfische des Harems aufgetragen über den Abstand zwischen zwei Haremsweibchen in cm.

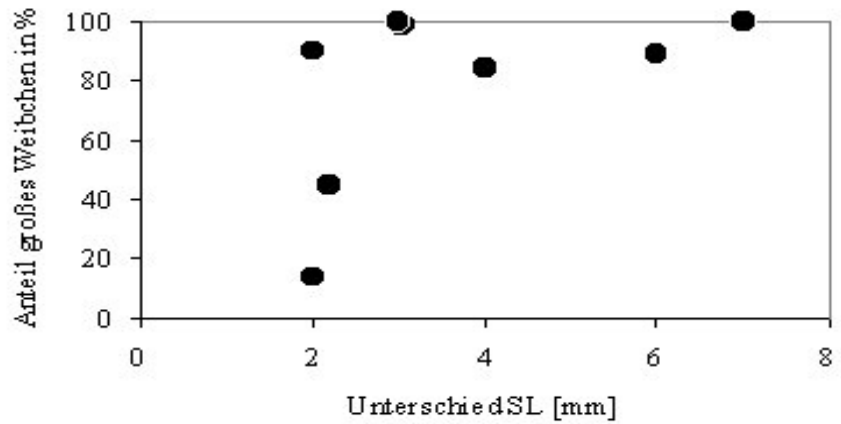


Abbildung 5.8: Anteil der Jungen des Harems für das jeweils größere Weibchen in % aufgetragen über den Unterschied in der Standardlänge (SL) zwischen den Haremsweibchen in mm.

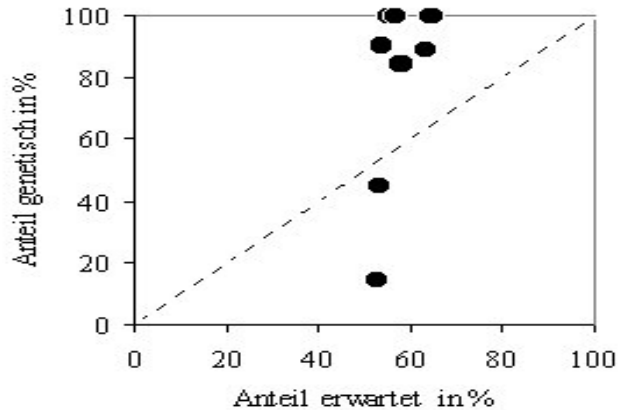


Abbildung 5.9: Beziehung zwischen erwartetem (aus Jungfischzählungen) und genetisch analysiertem Anteil am Fortpflanzungserfolg für das jeweils größere Weibchen; gestrichelte Linie: Winkelhalbierende.

Männchen im Labor

Alle Männchen ($N=11$) hatten im Laufe der Zeit Jungfische an ihren Schneckenhäusern. Dabei schwankten die maximalen Jungfischzahlen zwischen 2 und 45. Im Median konnten 14 Jungtiere am Männchen-Schneckenhaus beobachtet werden. Wenn viele Jungfische in einem Becken schlüpften, so nahmen die Männchen auch viele Junge an ihrem Schneckenhaus auf ($r_s=0,7343$ $p=0,007$). Zudem war das Überleben der Jungfische eines Harems positiv mit der Anzahl der Jungen beim Männchen korreliert ($r_s=0,6327$ $N=11$ $p=0,037$; Abb. 5.10). Je mehr Junge sich am Schneckenhaus einfanden, umso größer war der Anteil der Überlebenden an den geschlüpften Jungen. Männchen zeigten Brutpflege im Labor.

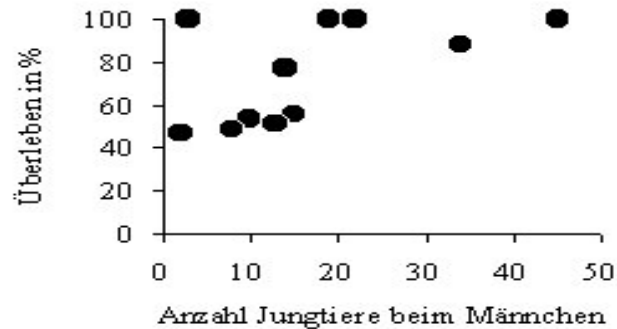


Abbildung 5.10: Anteil der überlebenden Jungen über die Anzahl der Jungen (am Schneckenhaus des Männchens).

5.6 Sozialsysteme Freiland

Mutter- und Vaterschaften im Freiland wurden untersucht. Es sollte geklärt werden, ob es gemischte Bruten im Freiland gibt und ob Männchen die Väter der Jungen in ihrem Territorium sind. Weiter wurde ermittelt, ob geringe Abstände zwischen Weibchen die Mischung der Bruten begünstigen.

Methode Mutterschaftssicherheit Freiland

Die Daten wurden in der Trockenzeit 1997 und in der Regenzeit 1999 gesammelt. Im Freiland wurden die Abstände zwischen residenten Weibchen und Männchen vermessen. Anschließend wurde beobachtet, welche Weibchen mit welchen Männchen interagierten. Sozialsysteme, in denen Jungfische an den Schneckenhäusern gesehen wurden, wurden anschließend komplett abgefangen. Dazu wurden die Tiere mitsamt ihrer Schneckenhäuser gekeschert und in Plastik-Dosen verpackt.

An Land wurden die Adulten mit einem Plastik-Lineal vermessen. Mit einer scharfen Schere wurde ein etwa 1 mm breiter Streifen der Schwanzflosse abgeschnitten. Die Tiere wurden bis zum Ende der Untersuchungen in Becken gehältert und am Ende der Feldsaison an der Fangstelle wieder freigelassen. Die

Jungtiere wurden nach dem Messen der Standardlänge komplett in Alkohol getaucht. Die so gewonnenen Proben wurden im Kühlschrank aufbewahrt. Während der etwa einwöchigen Rückreise konnten die Flossenschnitte nicht kühl gehalten werden (genetische Analysemethoden s. Kap. 5.4).

Es wurde getestet, ob die Weibchen und Männchen des Sozialsystems als Eltern der dort gefangenen Jungfische in Frage kommen.

Die Jungenverteilungen im Freiland wurden mit den Voraussagen aus den Laborversuchen verglichen. Es sollten keine fremden Jungen, die mehr als 2 mm größer sind als die eigenen Jungen an den Häusern sein (siehe Adoptionsversuche Kap. 5.3). Junge mit mehr als 5 mm Größenunterschied sollten wegen der Kannibalisierungsfahr für die kleineren Jungfische nicht auftreten (siehe Kannibalismusversuche Kap. 5.2).

5.6.1 Ergebnisse Mutterschaftssicherheit Freiland

Im Freiland wurden insgesamt 70 residente Weibchen mit 37 territorialen Männchen beobachtet und abgefangen. Es wurde getestet, ob Weibchen nur eigene oder auch fremde Junge am Schneckenhaus bewachten. Territoriale Männchen wurden auf ihre Vaterschaft hin überprüft.

Die Bruten mit kleinen Jungfischen waren in ihren Standardlängen sehr homogen und bestanden aus bis zu 35 Jungfischen. Der Anteil homogener Bruten nahm mit zunehmender Standardlänge der Jungfische ab. Gleichzeitig verringerte sich auch die Anzahl der Jungtiere in jeder Brut (Abb. 5.11).

47,1 % der untersuchten Weibchen hatten fremde Junge an ihrem Schneckenhaus (Tab. 5.7). Damit sind gemischte Bruten im Freiland sehr häufig. Es handelt sich bei diesem Phänomen also nicht um einen Laborartefakt.

Weibchen mit größeren Jungen hatten anteilig mehr fremde Junge in ihren Bruten als Weibchen mit kleineren Jungfischen. Je größer der jeweils größte Jungfisch einer Brut war, umso mehr fremde Junge konnten am Schneckenhaus gefunden werden ($r_s=0,7149$ $N=68$ $p < 0,001$ Abb. 5.12). Auch der Anteil der Weibchen, die fremde Junge am Haus hatten, nahm mit der Größe der Jungen zu. Über 10 mm Standardlänge hatten alle untersuchten Weibchen fremde Junge am Schneckenhaus (Abb. 5.13).

Die Abstände zum nächsten Weibchen zeigten insgesamt keine Korrelation mit der Anzahl fremder Jungfische an einem Schneckenhaus (1997 $r_s=0,329$ $N=23$; 1999 $r_s=0,184$ $N=48$). Betrachtet man die Anzahlen fremder Jungfische

über- und unterhalb des Medians von 100 cm, so waren tendenziell mehr fremde Junge mit geringen Abständen zwischen Weibchen assoziiert (MWU-Test $p=0,055$ Abb. 5.14). Mit Ausnahme sehr hoher Abstände (über 200 cm) waren in allen Abstandsklassen Weibchen mit fremden Jungfischen etwa gleich häufig vertreten (Abb. 5.15).

Vergleich mit den Voraussagen

Sieben der Freiland-Weibchen hatten fremde Junge am Schneckenhaus, die mehr als 2 mm größer waren als die eigenen Jungen. Nur zwei dieser Weibchen hatten Junge an ihren Häusern, die durch ihre Größe eine direkte Bedrohung der eigenen Jungen darstellen konnten. Es entsprachen also nur zwei von 70 Weibchen nicht den Voraussagen, die sich aus den Laborversuchen ergeben hatten (s. Tab. 5.8).

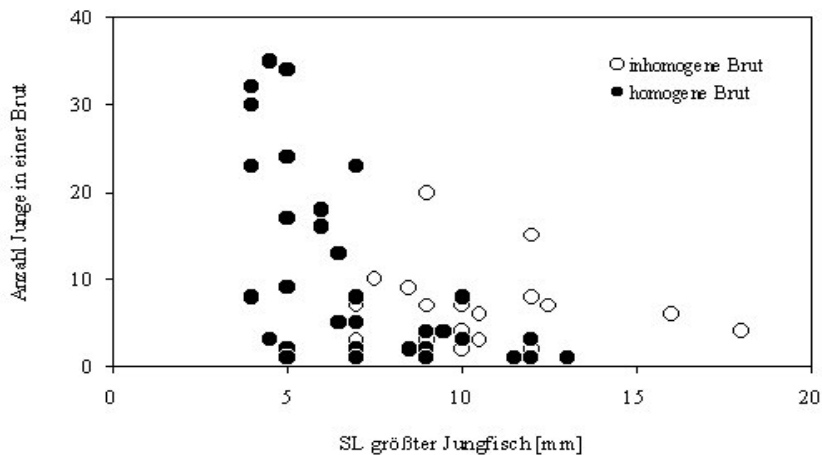


Abbildung 5.11: Anzahl Junge einer Brut aufgetragen über die Standardlänge des jeweils größten Jungfisches für beide Untersuchungszeiträume. Inhomogene Bruten sind solche mit einem Unterschied von $> 20\%$ (Standardlängen).

Tab. 5.7: Tiere mit Jungfischen am Schneckenhaus für beide Untersuchungszeiträume mit ausschließen eigenen bzw. fremden Jungen und die Anzahl analysierter Individuen (Freiland).

	Weibchen	Männchen
nur eigene Junge	52,9%	44,4%
auch fremde Junge	47,1%	55,5%
Anzahl Adulte	70	9
Anzahl Jungtiere	469	26

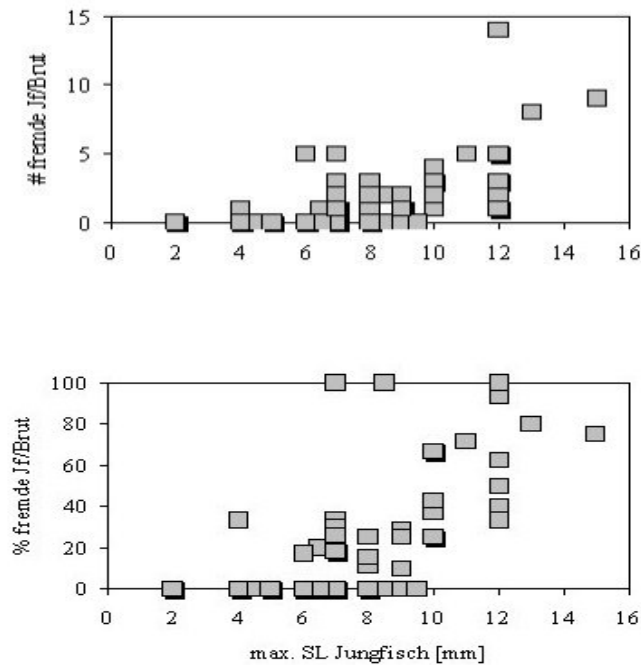


Abbildung 5.12: Anteile und absolute Zahlen fremder Jungfische (Jf) pro Brut in Abhängigkeit von der Größenklasse des jeweils größten Jungfisches für 1997 und 1999. Schattierte Quadrate zeigen mindestens zwei gleiche x/y-Werte an.

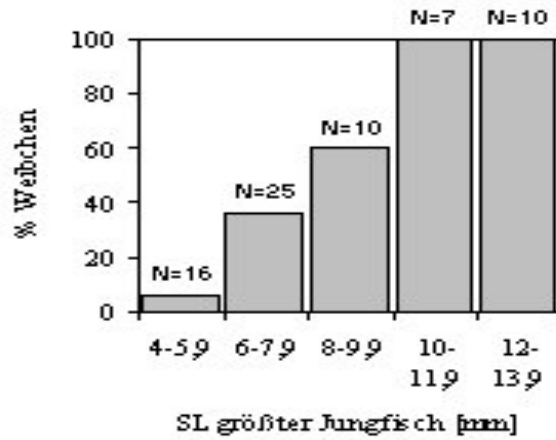


Abbildung 5.13: Anteil der Weibchen, an deren Schneckenhaus fremde Junge gefunden wurden, aufgetragen über die Standardlänge des jeweils größten Jungfisches einer Brut für 1997 und 1999.

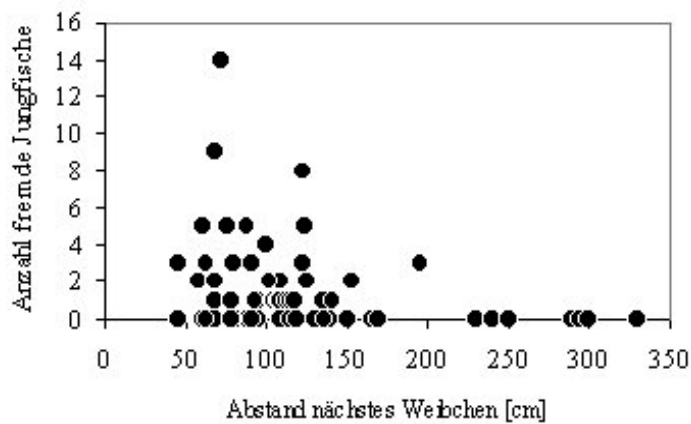


Abbildung 5.14: Anzahl fremder Jungfische am Schneckenhaus der Weibchen über den Abstand zum jeweils nächsten Weibchen für beide Freiland-Untersuchungen.

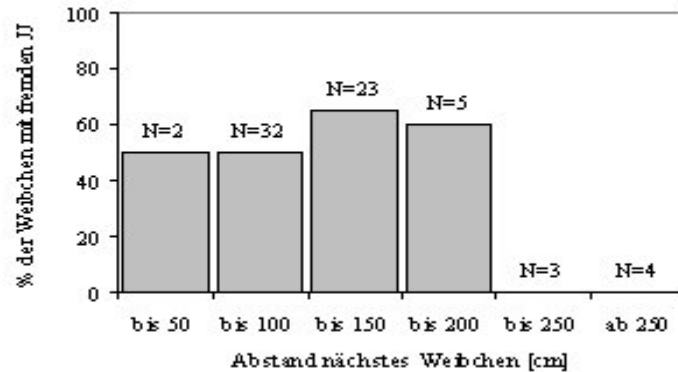


Abbildung 5.15: Anteil Weibchen in % mit fremden Jungfische am Schneckenhaus in verschiedenen Abständen zum jeweils nächsten Weibchen für beide Freiland-Untersuchungen.

Tab. 5.8: Größenunterschiede zwischen fremden und eigenen Jungfischen (Jf) der Weibchen aus dem Freiland 1997 und 1999.

Größe fremder relativ zu eigenen Jf	Häufigkeit	delta SL [mm] Mittelwert (SD)
kleiner	15	2,3 (0,9)
gleich	17	-
größer	5	2,4 (0,7)
davon > 5mm größer	2	6 (0)

5.6.2 Vaterschaften Freiland

Je größer die Jungfische eines Weibchens waren, umso häufiger kam keines der residenten Männchen als Vater in Frage ($r_s=0,499$ N=64 Bruten $p<0,01$; Abb. 5.16). Für die Mutterschaften gilt der gleiche Zusammenhang. Je größer und damit älter die Jungen waren, umso häufiger waren sie nicht direkt mit den Brutpflegenden Tieren verwandt. Für Jungtiere bis 6 mm fanden sich unter 19 Bruten nur vier

mit Jungen fremder Väter (drei Männchen). Die Abstände vom Männchen zu diesen Weibchen lagen bei 91,5 (Median). Für die anderen 15 Bruten kamen die jeweiligen Territoriumshalter als Väter in Frage. Es konnte kein Zusammenhang zwischen dem Abstand vom Männchen zum Weibchen und der Vaterschaftssicherheit -hier der Anzahl fremder Jungfische- gezeigt werden (1997 $r_s = -0,3931$ $N=21$ $p=0,078$; 1999 $r_s = -0,08$ $N=44$ $p=0,61$; Abb. 5.17).

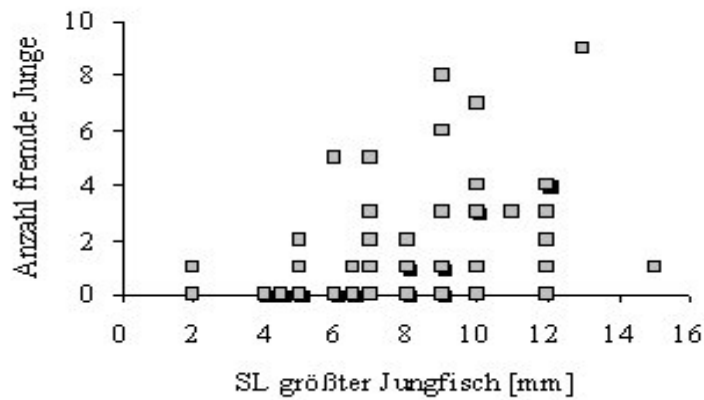


Abbildung 5.16: Anzahl fremder Jungfische (paternal) in Abhängigkeit von der Standardlänge des jeweils längsten Jungfisches für 1997 und 1999 (64 Bruten). Schattierte Quadrate zeigen mindestens zwei gleiche x/y-Werte an.

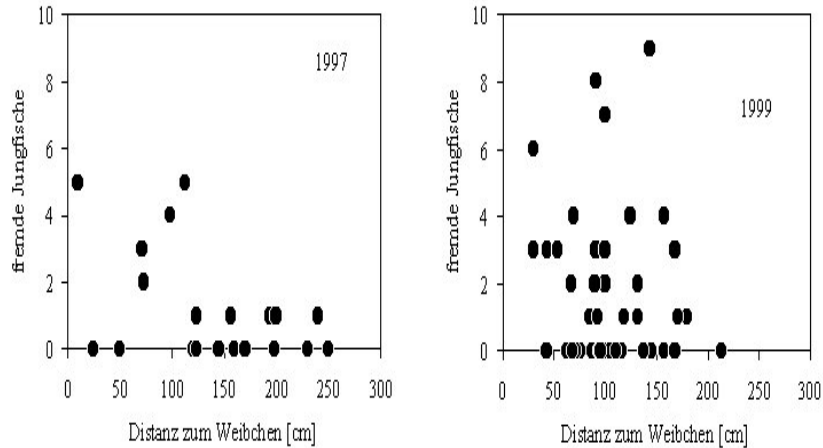


Abbildung 5.17: Anzahl fremder Jungfische (paternal) in Abhängigkeit vom Abstand zum jeweiligen Weibchen aus dem Freiland für 1997 und 1999.

Junge beim Männchen

Im Labor lassen Männchen regelmäßig Jungfische an ihren Schneckenhäusern zu (s.o.). Im Freiland war dies Verhalten seltener zu beobachten (neun Männchen mit insgesamt 26 Jungen) und die Jungfischzahlen waren geringer (Tab. 5.9) als im Labor (Abb. 5.10).

Von neun Männchen hatte nur eins ausschließlich fremde Junge am Schneckenhaus. Von 26 Jungfischen an Männchen-Schneckenhäusern waren 11 nicht dem jeweiligen Männchen zuzuordnen. Der Raum im Schneckenhaus des Männchens kommt also meistens auch eigenen Jungen zugute.

Die Abstände zum nächsten Schneckenhaus zeigten keinen nachweisbaren Zusammenhang zur Anzahl der Jungfische, die sich an einem Männchen-Schneckenhaus einfanden ($r_s=0,435$ $N=9$ $p=0,24$; Abb. 5.18). Die Jungtiere konnten teilweise Weibchen des Territoriums zugeordnet werden. Die Abstände zu diesen Häusern und damit die Wanderstrecken für die Jungen lagen zwischen 65 und 200 cm (Tab. 5.9).

Tab. 5.9: Männchen mit Jungfischen an ihren Schneckenhäusern im Freiland 1999, *eigen*: die Vaterschaft konnte mittels dreier Loci nicht ausgeschlossen werden. SL: Standardlänge der Jungfische. Ein Teil der Jungen konnte Weibchen des Territoriums zugeordnet werden. Die Abstände zu deren Häusern entsprechen den Wanderstrecken.

Männchen	Anzahl Jungfische	Herkunft	SL[mm]	Wanderstrecke [cm]
A	1	eigen	11.5	130
B	1	eigen	-	
C	2	eigen	11+12	
D	5	eigen	7	65
E	2	1 fremder	-	108
F	3	1 fremder	6-9	137
G	4	3 fremde	10-18	200
H	6	4 fremde	8-16	132, 137
I	2	2 fremde	8	
Σ	26, davon 15 eigene und 11 fremde			

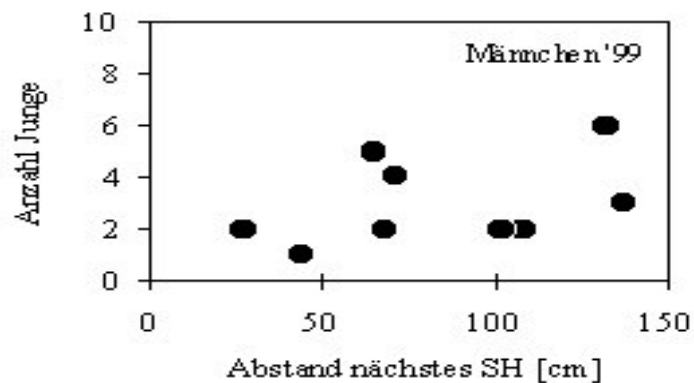


Abbildung 5.18: Anzahl der Jungfische am Schneckenhaus der Männchen 1999 aufgetragen über den Abstand zum nächstgelegenen Schneckenhaus [cm], N=9.

5.7 Diskussion

Aggressiv aufrechterhaltene Abstände deuten darauf hin, dass den Weibchen von *L. ocellatus* durch die Nähe zu anderen Weibchen Kosten entstehen. Neben der Konkurrenz um Ressourcen können auch intraspezifische Faktoren die Abstände zwischen Weibchen und damit das beobachtete Paarungsmuster- hier fakultative Polygynie- beeinflussen.

Als erster Faktor wurde die Interaktion zwischen Jungtieren untersucht.

Interaktionen zwischen Jungtieren

Geringe Abstände zwischen den Schneckenhäusern der Weibchen könnten zur Vermischung von Bruten führen. Ist diese Mischung nachteilig, so sollten Weibchen deshalb geringe Abstände meiden. Der Einfluss der Jungtiere auf andere Junge wurde im Labor überprüft. Jungtiere reagierten aggressiv auf fremde Junge und Geschwister und versuchten, diese vom Schneckenhaus zu vertreiben. Dies Verhalten zeigen sie spätestens ab der dritten Lebenswoche. Schon kleine Jungtiere sind territorial. Sie könnten Futterterritorien verteidigen (Bakker und Feuth-de Bruijn 1988 [5]).

Die Vertreibung vom Schneckenhaus ist für die unterlegenen Tiere wahrscheinlich mit hohen Kosten verbunden, da der Räuberdruck durch andere Arten und durch Tiere der gleichen Art hoch ist. Die Überlebenswahrscheinlichkeit eines Jungtieres ohne Schneckenhaus dürfte gering sein. Der einzelne, überlegene Jungfisch kann davon profitieren, sein Nestgeschwister zu vertreiben, wenn größere Bruten unter einer Verdünnung des Futters für den einzelnen Jungfisch zu leiden haben. Weitere Versuche müssen zeigen, ob große Bruten im Wachstum limitiert sind, wie für Guppys bereits belegt werden konnte (Taylor et al. 2001 [70]).

Interaktionen zwischen Jungen haben negative Auswirkungen und Weibchen tun gut daran, die Nähe zu anderen Weibchen und damit zu anderen Jungen zu meiden. Jungfische gleicher Standardlängen vertrieben sich gegenseitig vom Schneckenhaus. Ab einem Unterschied von 5 Millimeter Standardlänge trat zudem Kannibalismus auf. Weibchen sollten also Jungtiere, die größer sind als die eigenen, nicht am Schneckenhaus zulassen.

Adoptionsversuche

Adoptionsversuche sollten Aufschluß geben, ob Weibchen gegen fremde Junge diskriminieren oder ob Junge sich unter fremde Bruten mischen können.

Junge, die bis zu zwei Millimeter größer waren als die eigenen Jungfische, wurden am Schneckenhaus geduldet, größere aber vertrieben.

Die Weibchen diskriminieren nach Größenunterschieden und nicht nach Verwandtschaft. Eine mögliche Erklärung ist, dass Weibchen ihre eigenen nicht von fremden Jungen unterscheiden können. Obwohl eine solche Unterscheidung gleich großer, fremder Jungfische wegen der Gefahr der Futterverdünnung adaptiv wäre, ist noch kein Antiparasiten-Verhalten entstanden.

Die zweite Möglichkeit zieht die Kosten in Betracht, die ein Diskriminierungsverhalten mit sich bringen kann. Das Zulassen fremder Jungfische befände sich demnach in einem evolutionären Equilibrium (Rohwer und Spaw 1988 [57]), weil es auch Vorteile hätte, nicht zu diskriminieren. Die Jungen einer Brut wachsen unterschiedlich schnell. Deshalb ist eine Diskriminierung in zu engen Größengrenzen vermutlich nicht von Vorteil, weil Weibchen sonst Gefahr laufen, eigene Junge zu fressen oder zu vertreiben.

Fremde Junge ähnlicher Standardlängen (zu den eigenen Jungen) wurden von Weibchen zugelassen. Die Aufnahme fremder Jungfische sollte dann besonders günstig sein, wenn diese wegen ihrer Größe von Prädatoren häufiger gefressen werden als die eigenen Jungfische (differential dilution effect Fraser & Keenleyside 1995 [21]).

Nachteilig kann sich die Adoption kleinerer Jungtiere auswirken, weil sich die Aufzuchtzeit der aktuellen Brut verlängert und ein erneutes Ablaihen unterdrückt wird. In Labor konnten keine neuen Bruten beobachtet werden, wenn sich noch größere Jungfische im Schneckenhaus befanden. Weitere Kosten der Adoption können durch Futterverknappung für Jungfische entstehen. Kleine Junge entfernen sich nicht weit vom Schneckenhaus und müssen ihren Nahrungsbedarf in einem engen Radius decken. Im Labor befanden sich im Alter von 20 Tagen noch 50% der Jungen im Umkreis von 10 cm um das Schneckenhaus (Diekmann 1994 [16]).

Wenn die Vorteile aus der 'Risikoverdünnung' die Nachteile der 'Futterverdünnung' für die Jungen übertreffen, wäre das Zulassen oder eine aktive Aufnahme fremder Jungfische zu erwarten. Ein solches *kidnapping* ist für andere Arten beschrieben worden (McKaye & McKaye 1977 [43]). Die Voraussetzungen

im Verhaltensrepertoire für Weibchen von *L. ocellatus* sind dafür gegeben. Sie holen ihre eigenen Jungen zurück in das Schneckenhaus, wenn diese sich zu weit entfernt haben. Der Jungfisch wird ins Maul genommen und im Haus wieder ausgespuckt. Dies Verhalten zeigen Weibchen gegenüber Jungen, bis diese etwa 14 Tage alt sind (Diekmann 1994 [16]).

Für Weibchen gibt es noch einen weiteren Vorteil durch die Adoption fremder Jungfische. Weibchen mit Jungen am Schneckenhaus werden von Männchen nicht vom Haus vertrieben. Weibchen, die in Laborversuchen ihre Brut verloren, wurden innerhalb von 2 Tagen vom Schneckenhaus vertrieben (Walter und Trillmich (1994 [77])). Da ein Schneckenhaus auf den strukturarmen Sandflächen des Habitats einen guten Schutz vor Räubern darstellt, scheint es sinnvoll, eine Zeit lang fremde Junge am Haus zu dulden.

So kann man erklären, warum Weibchen -wie im Labor gezeigt- fremde Junge am Haus zulassen, obwohl sie selbst keine Jungen haben. In diesem Zusammenhang könnte auch das Verhalten der Weibchen stehen, zu fächeln, sobald sich ein Männchen dem Schneckenhaus nähert, ohne dass eine Brut vorhanden ist. Dies Verhalten wird sonst gezeigt, wenn sich Eier oder Larven im Schneckenhaus befinden. Weibchen setzen Verhalten aus dem Kontext der Brutpflege ein. Dies wirkt auf das Männchen beschwichtigend und macht es dem Weibchen möglich, am Schneckenhaus zu bleiben.

Laborharems

Die Adoptionsversuche haben gezeigt, dass Weibchen unter bestimmten Bedingungen fremde Junge am Haus zulassen, wenn diese in die Nähe der Häuser gesetzt werden. Aber tritt ein solcher Wechsel der Jungen zwischen Bruten spontan auf?

Im Labor konnte gezeigt werden, dass Jungfische zwischen den Häusern der Weibchen wechseln. Es traten gemischte Bruten auf. Die Jungfischzahlen am Schneckenhaus eines Weibchens gaben deshalb nur ungenau Auskunft über den Fortpflanzungserfolg dieses Weibchens. Zum Teil drastische Unterschiede zwischen erwartetem und tatsächlichem Erfolg lassen sowohl Extrapolationen aus der Körpergröße als auch aus Jungfischbeobachtungen als ungeeignetes Maß für den Fortpflanzungserfolg erscheinen.

Große Weibchen hatten einen signifikant höheren Fortpflanzungserfolg als die kleineren Weibchen. Waren sie mehr als zwei Millimeter größer als das zweite Haremsweibchen, so waren die Unterschiede im Erfolg überproportional zugunsten

der größeren Weibchen verschoben. Drei kleinere Weibchen konnten keine eigenen Jungen aufziehen, obwohl sie Weibchen vergleichbarer Standardlängen im Labor und im Freiland Junge aufziehen können.

Große Weibchen haben also nicht nur Vorteile durch ihre höhere Fekundität und ihre Dominanz in Ressourcen-Konflikten. Einen erhöhten Fortpflanzungserfolg könnten sie auch durch die Unterdrückung der Fortpflanzung des kleineren Weibchens und durch Brutparasitismus erreichen.

Unterschiede zwischen den erwarteten und den tatsächlichen Jungfischzahlen lassen sich zum Teil aus unterschiedlichen Sterblichkeiten für die Jungen erklären (wenn die tatsächlichen Zahlen niedriger waren als die erwarteten). Ein Einfluß der Abstände zwischen Weibchen auf die Überlebenswahrscheinlichkeit der Jungen konnte hier nicht gezeigt werden. Die niedrigsten Überlebensraten waren aber mit den niedrigsten Abständen assoziiert.

Waren die Jungfischzahlen (genetisch) eines Weibchens höher als aus Zählungen erwartet, so ist dies nur zum Teil aus Zähl-Fehlern zu erklären. Größere Abweichungen deuten auf gemischte Bruten hin. Die Jungfische haben dann zwischen den Schneckenhäusern der Weibchen gewechselt. Für drei der untersuchten Harms konnten fremde Junge direkt am Haus des anderen Weibchens nachgewiesen werden. Auch Weibchen ohne eigene Junge ließen Junge des anderen Weibchens am Schneckenhaus zu.

Sozialsysteme

Freiland-Untersuchungen sollten klären, ob auch hier gemischte Bruten auftreten. Die Laborbefunde zur Brutmischung könnten aus zu geringen Abständen zwischen Weibchen resultieren.

Sind geringe Abstände im Freiland mit gemischten Bruten korreliert und folgen die Mischungen den Voraussagen, die aus den Laborversuchen entwickelt wurden?

Gemischte Bruten sind im Freiland häufig zu finden. Die ersten fremden Jungfische tauchen schon in Bruten auf, die erst 6 mm lang sind. Entweder werden diese kleinen Jungen schon früh von ihrer Mutter (-farming out- Ochi et al. 1995[47]) oder den Geschwistern vertrieben oder die Weibchen sind Prädatoren zum Opfer gefallen, so dass die Jungen das Schneckenhaus verlassen mussten. Die Abwanderung setzt also sehr früh ein, und Junge dürften höhere Überlebensraten haben, wenn sie das nächste erreichbare Schneckenhaus aufsuchen. Ist der

Raubdruck auf die Weibchen hoch, sollten geringe Distanzen zwischen besiedelten Schneckenhäusern Vorteile haben.

War der größte Jungfisch einer Brut ≥ 10 mm lang, so fand sich kein Weibchen mehr, das ausschließlich eigene Junge am Haus hatte. Im Labor brauchen die Jungen etwa 25 Tage, bis sie diese Standardlänge erreicht haben. Da die Brutgrößen (hier Anzahl) mit dem Alter stark abnehmen, kann sich die Aufnahme besonders kleinerer Jungfische lohnen. Werden diese dann auch noch bevorzugt von Räubern gefressen (differential dilution effect McKaye & McKaye 1977 [43]), sollten Weibchen mit großen Jungen nicht gegen fremde Junge diskriminieren (Adoptionsversuche). Die Mutterschaftsbefunde aus dem Freiland weisen genau dieses Muster auf. Die Weibchen nahmen mit zunehmender Größe der eigenen Jungen fremde Junge auf. Diese waren in den meisten Fällen kleiner oder gleich groß. Vermutlich balancieren sich die Vor- und Nachteile der Aufnahme fremder Jungfische (Futterknappheit und Aggression versus Risikoverdünnung) und gleichen sich zwischen Weibchen aus (Mutualismus). Da Bruten mit großen Jungen immer auch solche mit wenigen Jungen sind, sollte sich der Nachteil aus der Futtermünnung in Grenzen halten.

Gemischte Bruten entstehen, wenn Jungtiere die Abstände zwischen Schneckenhäusern überwinden. Die Abstände zum nächsten Weibchen und die Anzahl fremder Jungfische war nicht signifikant miteinander korreliert. Abstände unter 100 cm führten aber tendenziell zu höheren Anzahlen fremder Jungfische als Abstände über 100 cm.

Ist die Nähe zu anderen Weibchen mit Kosten verbunden, so ist es vermutlich auch teuer (Energie- und Zeitlimitierung), große Territorien und damit große Abstände aufrecht zu erhalten (Praw und Grant 1999 [53]). Zusätzlich unterliegen die Weibchen und besonders ihre Jungtiere einem hohen Raubdruck, wenn sie sich zu weit vom Schneckenhaus entfernen (s. Wegfangexperiment Kap. 4). Die Männchen profitieren vermutlich von diesen Limitierungen, weil sie auf einer gegebenen Fläche mehr Weibchen verteidigen können, als wenn diese Weibchen weiter im Raum verteilt sind.

Männchen

Die Abstände zum Weibchen zeigten keinen nachweisbaren Einfluss auf die Vaterschaftssicherheit. Für sehr kleine Jungfische bestand eine hohe Vaterschaftssicherheit. Größere Junge eines Männchenterritoriums sind häufiger nicht mit

dem Territoriumshalter verwandt. Es gibt mindestens drei mögliche Erklärungen für diesen Befund. Diese Jungen könnten aus Nachbar-Territorien einwandern, während die Männchen schon im Territorium sind. Zweitens könnte die Persistenz eines Männchens niedriger sein, als die Aufzucht der Jungen benötigt. Die Jungen halten sich noch an den Häusern ihres Schlupfes auf, während ein neues Männchen territorial geworden ist. Markierungsversuche an Männchen im Freiland deuten auf eine Persistenz von mindestens 19 Tagen hin. Da 19 Tage alte Junge noch am Haus zu finden sind, wäre immer ein Teil der Vaterschaften damit zu erklären. Drittens könnten sich Weibchen mit anderen als den territorialen Männchen verpaaren. Da Bruten mit sehr kleinen Junge aber eine hohe Vaterschaftssicherheit aufweisen, ist die dritte Hypothese eher unwahrscheinlich.

Männchen traten im Freiland als Jungfischprädatoren in Erscheinung, wenn Jungfische ohne Bewachung durch die Mütter waren. Andererseits duldeten sie Junge an ihren eigenen Schneckenhäusern. Unter welchen Bedingungen die Männchen die Brutpflege übernehmen, wenn die Weibchen fehlen, und wann sie die Jungen fressen oder das Schneckenhaus eingraben, ist unklar. Größe und Alter der Brut, die Vaterschaftssicherheit und dem Männchen durch die Brutpflege entgehende Fortpflanzungsmöglichkeiten sollten hier eine Rolle spielen. So ist auch zu erklären, dass Männchen im Labor in allen Fällen Junge am Schneckenhaus hatten, im Freiland aber nicht.

Männchen gestatten Jungfischen sowohl im Labor als auch im Freiland den Zugang zu ihren Schneckenhäusern. Dabei diskriminierten sie nicht gegen die Jungen anderer Väter (s. Kap. 5) und erlaubten sogar Jungen anderer Cichliden-Arten den Zugang zum Schneckenhaus (Bills 1996 [6]). Entweder legen Jungfische die Strecken zwischen den Häusern ihres Schlupfes und den Häusern der Männchen selbst zurück (im Freiland zwischen 65 und 200 cm entfernt) oder die Elterntiere sind in der Zwischenzeit umgezogen und die Jungen verbleiben an den Häusern, in denen sie geschlüpft sind.

Warum nicht alle Männchen Jungfische in ihren eigenen Schneckenhäusern dulden, ist nicht einfach zu erklären. Die reine Duldung ist für die Männchen vermutlich nicht mit Kosten verbunden. Sie könnte sogar von Vorteil sein, wenn die Männchen gelegentlich Jungtiere fressen, wie für viele andere Fischarten gezeigt wurde (DeWoody et al. 2001 [15]). Solche Attacken gegen Junge im eigenen Schneckenhaus wurden aber für *L. ocellatus* nicht beobachtet. Die Jungfische können durch den Schutz im Männchen-Schneckenhaus erhebliche Überlebens-

vorteile genießen. Im Labor waren hohe Jungfischzahlen am Schneckenhaus des Männchens mit hohen Überlebensraten der Jungen korreliert, obwohl es hier keinen Räuberdruck gab.

Kapitel 6

Zusammenfassung

Paarungsmustern stellen den Ausgang eines Konfliktes dar (Weibchen am günstigsten polyandrisch verpaart, Männchen mit maximalem Fortpflanzungs-Erfolg durch Polygynie). Ressourcen-Verteilung, Räuberdruck und daraus resultierende Kosten und Nutzen des Gruppenlebens modulieren diese Systeme.

Die Cichlidenart *Lamprologus ocellatus* aus dem Tanganyika-See ist in ihrer Fortpflanzung strikt an leere Schneckenhäuser gebunden, die als Eiablageplätze dienen und sowohl die Jungfische als auch die Adulten vor Raubfeinden schützen. Diese Resource ist für die Fortpflanzung der Tiere unerlässlich und experimentell leicht zu beeinflussen. Dominante Männchen können mehrere Schneckenhäuser monopolisieren und damit Weibchen in ihrem Territorium verteidigen (fakultative Polygynie).

Weibchen versuchen ihrerseits, andere Weibchen von prospektiven Paarungssituationen fernzuhalten und sind auch gegeneinander aggressiv, wenn sie fest an Schneckenhäusern angesiedelt sind. Wie bei Männchen entscheidet auch bei Weibchen die Körpergröße über Dominanz und damit über den Ausgang von Konflikten.

Die auftretenden Aggressionen zwischen Weibchen und der Widerstand gegen die Ansiedlung eines weiteren Weibchens deuten darauf hin, dass die Nähe zu anderen Weibchen biologische Kosten verursacht. Die vorliegende Arbeit kombiniert Labor- und Freilandbefunde und untersucht, welche Faktoren die Abstände zwischen Weibchen und damit das Paarungsmuster bei *L. ocellatus* beeinflussen. Im Folgenden wird dabei zwischen ökologischen (Ressourcenverfügbarkeit, Räuberdruck) und sozialen Faktoren (innerartliche Konflikte) unterschieden.

Ökologische Faktoren

Im Freiland wurden relativ große Abstände zwischen Weibchen gefunden (Median 91 cm). Die Siedlungsdichte war nicht durch die Zahl leerer Schneckenhäuser limitiert und ließ sich durch zusätzliche Häuser nicht erhöhen. Es muß also andere Gründe für diese Abstandsverteilungen geben.

Die Tiere könnten bestimmte Abstände einhalten, weil sie die Fläche für die Futtersuche benötigen. Futterressourcen im Boden erneuern sich nur langsam und können verteidigt werden. Planktonisches Futter dagegen ist nicht zu monopolisieren. Im Freiland wurde beobachtet, ob die Tiere benthisch oder planktonisch fressen und wie weit sie sich dabei von ihrem Schneckenhaus entfernen. *L. ocellatus* nimmt sowohl Bodenorganismen als auch Plankton auf. Die verteidigten Territorien waren größer als die Flächen, die zum Fressen genutzt wurden. Futterterritorien begrenzen die Abstände zwischen Weibchen nach unten.

Ein weiterer Faktor, der die Raumnutzung beeinflussen kann, ist die Anwesenheit von Raubfeinden. Im Freiland interagierten Weibchen etwa zehn mal pro Minute mit potentiellen Jungfisch-Raubfeinden. Ein Wegfangen der Weibchen zeigte, dass *L. ocellatus* -Junge im Freiland unter großem Räuberdruck standen und die Verteidigungsleistung der Weibchen essentiell für das Überleben der Jungfische war. Im Labor wurde der Einfluss der Anwesenheit eines Räubers auf die Abstände und das Verhalten zwischen Weibchen getestet. Sie führte im Labor zu verringerten Abständen zwischen Weibchen. Zudem zeigten die Weibchen seltener aggressives Verhalten und besuchten weniger Schneckenhäuser als in Kontrollversuchen.

Soziale Faktoren

Die Nachteile großer Nähe zu anderen Weibchen bzw. ihren Jungfischen wurden in Laborversuchen deutlich. Junge unterschiedlicher Größe wurden ohne die Anwesenheit von Adulttieren miteinander konfrontiert. Jungtiere waren gegenüber anderen Jungen (Geschwister oder fremd) aggressiv. Bei einem Größenunterschied über 5 mm trat Kannibalismus auf.

Adoptionsversuche zeigten, dass Weibchen mit Jungfischen an ihren Schneckenhäusern fremden Jungen den Zugang zu diesen Häusern gestatten. Waren die fremden Jungen kleiner oder bis zu zwei mm größer als die eigenen Jungen, so reagierten die Weibchen nicht erkennbar auf diese Jungen. Alle Jungen, die

mehr als zwei mm größer waren als die eigenen Jungen, wurden vom Schneckenhaus mit der Brut vertrieben. Aus diesen Laborversuchen ergaben sich zwei Voraussagen für die Freilandbefunde. Falls sich im Freiland überhaupt gemischte Bruten finden lassen, sollten fremde Junge in Bruten nicht mehr als zwei mm größer sein als die jeweils eigenen Jungen.

Zuerst wurden Harems im Labor auf gemischte Bruten hin untersucht. In drei von neun Labor-Harems konnten gemischte Bruten direkt gezeigt werden. In weiteren vier Harems zeigten sich große Unterschiede zwischen erwartetem (Junge am Nest) und tatsächlichen Fortpflanzungserfolg (genetisch getestet). Dies ist ein starkes Indiz für gemischte Bruten. Größenunterschiede über 2 Millimeter führten zu einer überproportionalen Verschiebung des Fortpflanzungserfolges zugunsten des jeweils größeren Weibchens.

Männchen zeigten im Labor Brutpflege. Von 11 beobachteten Männchen hatten alle Tiere Jungfische an ihren Schneckenhäusern (zwischen 2 und 45). Das Überleben der Jungfische war mit der Anzahl der Jungen im Männchen-Schneckenhaus positiv korreliert. Im Freiland hatten Männchen ebenfalls Jungfische an ihren Schneckenhäusern. In acht von neun Fällen kam der Platz auch eigenen Jungen zugute (gemischte Vaterschaften). Je größer und damit älter die Jungen eines Weibchens waren, umso seltener war das residente Männchen der Vater. Der Abstand zu den jeweiligen Weibchen zeigte dagegen keine signifikante Korrelation mit der Vaterschaftssicherheit.

Im Freiland waren gemischte Bruten weit verbreitet. Von 70 Weibchen hatten 47,1 % fremde Jungtiere in ihren Bruten. Je größer der jeweils größte Jungfisch war, umso mehr fremde Junge fanden sich am Schneckenhaus. Waren die Jungen ≥ 10 mm groß, so hatten alle Weibchen fremde Junge an ihren Häusern. Zwischen dem Abstand eines Weibchens zum nächsten Weibchen und der Anzahl zugewanderter fremder Jungfische konnten ich keinen Zusammenhang zeigen. Besonders hohe Zahlen fremder Jungfische waren aber mit niedrigen Abständen zwischen Weibchen assoziiert.

Sieben der untersuchten Weibchen im Freiland hatten fremde Junge am Schneckenhaus, die mehr als zwei mm größer waren als die eigenen. Zwei dieser Weibchen hatten Junge an ihren Häusern, die durch ihre Größe eine direkte Bedrohung der eigenen Jungen darstellen konnten. Damit entsprechen nur zwei Bruten aus dem Freiland nicht den Vorstellungen über gemischte Bruten, die ich aus den Laborversuchen entwickelt habe.

Literaturverzeichnis

- [1] VC Almada, EJ Gonçalves, RF Oliveira, and AJ Santos. Courting females: ecological constraints affect sex roles in a natural population of the blenniid fish *Salaria pavo*. *Anim Behav*, 49:1125–1127, 1995.
- [2] SA Altmann, SS Wagner, and S Lenington. Two models for the evolution of polygyny. *Behav Ecol Sociobiol*, 2:397–410, 1977.
- [3] GP Baerends and JM Baerends van Roon. *Ethology of cichlid fishes*. Brill, Leiden, 1950.
- [4] TA Baird and NR Liley. The evolutionary significance of harem polygyny in the sand tilefish, *Malacanthus plumieri*: resource or female defence? *Anim Behav*, 38:817–829, 1989.
- [5] TC Bakker and E Feuth de Bruijn. Juvenile territoriality in sticklebacks *Gasterosteus aculeatus* L. *Anim Behav*, 36:1556–1558, 1988.
- [6] I R Bills. Eco-ethology of shell-dwelling cichlids in Lake Tanganyika. Masters thesis, Rhodes University, 1996.
- [7] TR Birkhead. Sperm depletion in the bengalese finch *Lonchura striata*. *Behav Ecol*, 2(4):267–275, 1991.
- [8] G Brandtmann. Partnerwahl und intrasexuelle Konkurrenz beim Schnecken-cichliden *Lamprologus ocellatus*. Diplomarbeit, Universität Bielefeld, 1996.
- [9] G Brandtmann, M Scandura, and F Trillmich. Female-female conflicts in the harem of a snail cichlid (*Lamprologus ocellatus*) : Behavioural interactions and fitness consequences. *Behaviour*, 136:1123–1144, 1999.
- [10] GE Brown and JJ Godin. Chemical alarm signals in wild Trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*). *Canadian Journal of Zoology*, 77(4):562–570, 1999.

- [11] D Bumann, D Krause, and D Rubenstein. Mortality risk of spatial positions in animal groups: The danger of being in the front. *Behaviour*, 134 (13-14):1063–1076, 1997.
- [12] TR Carlisle. Parental response to brood size in a cichlid fish. *Anim Behav*, 33:234–238, 1985.
- [13] DP Cowan. Aspects of the social organisation of the European wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Ethology*, 75:197, 1987.
- [14] W Cresswell. Flocking is an effective anti-predator strategy in redshanks, *Tringa totanus*. *Animal Behaviour*, 47(2):433–442, 1994.
- [15] J A DeWoody, D E Fletcher, S D Wilkins, and J C Avise. Genetic documentation of filial cannibalism in nature. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(2):5090–5092, 2001.
- [16] S Diekmann. Jungfischaufenthalte und Abwanderung vom mütterlichen Schneckenhaus beim Schneckenbuntbarsch *Lamprologus ocellatus* (Pisces, Cichlidae). Diplomarbeit, Universität Bielefeld, 1994.
- [17] ASC Ehrenberg. *Statistik oder der Umgang mit Daten*. VCH, Weinheim, 1990.
- [18] H Ellegren, JT Lifjeld, T Slagsvold, and CR Primmer. Handicapped males and extrapair paternity in pied flycatchers: a study using microsatellite markers. *Molecular Ecology*, 4:739–774, 1995.
- [19] ST Emlen and LW Oring. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science*, 197:215–223, 1977.
- [20] SA Fraser. The influence of predators on adoption behaviour in adult convict cichlids (*Cichlasoma nigrofasciatum*). *Can J Zool*, 47:1165–1173, 1996.
- [21] SA Fraser and MHA Keenleyside. Why are larger convict cichlid (*Cichlasoma nigrofasciatum*) fry sometimes adopted into broods of smaller fry? *Behav Ecol Sociobiol*, 37:343–347, 1995.
- [22] SA Fraser, BD Wisenden, and MHA Keenleyside. Aggressive behaviour among convict cichlid (*Cichlasoma nigrofasciatum*) fry of different sizes and its importance to brood adoption. *Canadian Journal of Zoology*, 71(12):2358–2362, 1993.

- [23] H Frey. *Buntbarsche*. J Neumann, Neudamm-Melsungen, 1978.
- [24] M Frigge, DC Hoaglin, and B Iglewicz. Some implementations of the boxplot. *Am. statistician*, 43:50–54, 1989.
- [25] AP Galvani and RM Coleman. Do parent convict cichlids of different sizes value the same brood number equally? *Animal Behaviour*, 56:541–546, 1998.
- [26] MJ Genner, GF Turner, and SJ Hawkins. Resource control by territorial male cichlid fish in Lake Malawi. *Journal of Animal Ecology*, 68(3):522–529, 1999.
- [27] R Mc Gill, JW Tukey, and WA Larsen. Variation of the boxplots. *Am. Statistician*, 32:12–16, 1978.
- [28] WD Hamilton. Geometry for the selfish herd. *J theor Biol*, 31:295–311, 1971.
- [29] T Haussknecht and P Kuenzer. An experimental study of the building behaviour of a shell-breeding cichlid fish from Lake Tanganyika (*Lamprologus ocellatus*). *Behaviour*, 116:127–142, 1991.
- [30] KA Kellog, JA Markert, JR Stauffer, and TD Kocher. Microsatellite variation demonstrates multiple paternity in lekking cichlid fishes from Lake Malawi, Africa. *Proc R Soc Lond B*, 260:79–84, 1995.
- [31] RE Kenward. Hawks and doves: factors affecting success selection in goshawk attacks on wood-pigeons. *J Anim Ecol*, 47:449–460, 1978.
- [32] M Kohda. Territoriality of male cichlid fishes in Lake Tanganyika. *Ecology of freshwater fishes*, 4:180–184, 1995.
- [33] A Konings. *Tanganjika Cichliden*. Lake Fish Movies & Verduijn Cichlids, Deutschland, Niederlande, 1988.
- [34] J Koreth, JJ O’Leary, and JO’D McGee. Microsatellites and PCR genomic analysis. *Journal of pathology*, 178:239–248, 1996.
- [35] SB Kraak and TC Bakker. Mutual mate choice in sticklebacks: attractive males choose big females, which lay big eggs. *Anim Behav*, 56(4):859–866, 1998.

- [36] J Krause. The effect of SCHRECKSTOFF on the shoaling behaviour of the minnow: A test of Hamilton's selfish herd theory. *Animal behaviour*, 45(5):1019–1024, 1993.
- [37] T Kuwamura. The evolution of parental care and mating systems among Tanganyikan Cichlids. In H Kawanabe, M Hori, and M Nagoshi, editors, *Fish communities in Lake Tanganyika*. Kyoto University Press, Kyoto, Japan, 1997.
- [38] NE Langmore and NB Davies. Female dunnocks use vocalization to compete for males. *Animal Behaviour*, 53(5):881–890, 1997.
- [39] D Limberger. Pairs and Harems in a Cichlid Fish, *Lamprologus brichardi*. *Z Tierpsychol*, 62, 1983.
- [40] AB Macdiarmid and MJIV Butler. Sperm economy and limitation in spiny lobsters. *Behav Ecol Sociobiol*, 46(1):14–24, 1999.
- [41] TC Marshall, J Slate, LEB Kruuk, and JM Pemberton. Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations. *Mol Ecol*, 7:639–655, 1998.
- [42] K McKaye. Natural Selection and the Evolution of Interspecific Brood Care in Fishes. In RD Alexander and DW Tinkle, editors, *Mating strategies in vertebrates*, chapter 10. Chiron Press, New York, 1981.
- [43] KR McKaye and NM McKaye. Communal care and kidnapping of young by parental cichlids. *Evolution*, 31:674–681, 1977.
- [44] K Nakai, Y Yanagisawa, T Sato, Y Niimura, and MM Gashagaza. Lunar synchronisation of spawning in cichlid fishes of the tribe Lamprologini in Lake Tanganyika. *Journal of Fish Biology*, 37:589–598, 1990.
- [45] K Nakatsuru and DL Kramer. Is sperm cheap? Limited male fertility and female choice in the lemon tetra (Pisces, Characidae). *Science*, 216:753–755, 1982.
- [46] CTJ Nelson and RW Elwood. Parental state and offspring recognition in the biparental cichlid fish (*Pelvicachromis pulcher*). *Anim Behav*, 54:803–809, 1997.

- [47] H Ochi, Y Yanagisawa, and K Omori. Intraspecific brood-mixing of the cichlid fish *Perissodus microlepis* in Lake Tanganyika. *Env Bio of Fishes*, 43:201–206, 1995.
- [48] M Olsson, T Madsen, and R Shine. Is sperm really so cheap? Costs of reproduction in male adders, *Vipurus berus*. *Proc R Soc Lond, Ser B: Biol Sci*, 264(1380):455–459, 1997.
- [49] M Perrone. The economy of brood defence by parental cichlid fishes, *Cichlasoma maculicauda*. *Oikos*, 31:137–141, 1978.
- [50] M Petrie. Female moorhens compete for small fat males. *Science*, 220:413–415, 1983a.
- [51] M Petrie. Mate choice in role-reversed species. In P Bateson, editor, *Mate choice*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K., 1983b.
- [52] WK Pleszczynska. Microgeographic prediction of polygyny in the lark bunting. *Science*, 201:935–937, 1978.
- [53] JC Praw and JWA Grant. Optimal territory size in the convict cichlid. *Behaviour*, 136(10-11):1347–1363, 1999.
- [54] DC Queller, JE Strassmann, and CR Hughes. Microsatellites and Kinship. *TREE*, 8, Nr.8:285–289, 1993.
- [55] K Rassmann, C Schlötterer, and D Tautz. Isolation of simple-sequence loci for use in polymerase chain reaction-based DNA fingerprinting. *Elektrophoresis*, 12:113–118, 1991.
- [56] SC Roberts. The evolution of hornedness in female ruminants. *Behaviour*, 133:399–442, 1996.
- [57] S Rohwer and CD Spaw. Evolutionary lag versus bill-size constraints: a comparative study of the acceptance of cowbird eggs by old hosts. *Evol Ecol*, 2:27–36, 1988.
- [58] P Röseler, I Röseler, A Strambi, and R Augier. Influence of insect hormones on the establishment of dominance hierarchies among foundresses of the paper wasp, *Polistes gallicus*. *Behav Ecol Sociobiol*, 15:133–142, 1984.

- [59] A Rossiter. Lunar Spawning Synchronicity in a Freshwater Fish. *Naturwissenschaften*, 78:182–184, 1991.
- [60] Y Sakakura and K Tsukamoto. Onset and development of cannibalistic behaviour in early life stages of yellowtail. *Journal of Fish Biology*, 48:16–29, 1996.
- [61] J Sambrook, EF Fritsch, and T Maniatis. *Molecular Cloning: A Laboratory Manual*. Cold Spring Harbour Laboratory Press, New York, 1988.
- [62] M I Sandell and H G Smith. Already mated females constrain male mating success in the European starling. *Proc R Soc Lond B*, 263:743–747, 1996.
- [63] T Sato and MM Gashagaza. Shell-brooding cichlid fishes of Lake Tanganyika: Their habitats and mating systems. In H Kawanabe, M Hori, and M Nagoshi, editors, *Fish communities in Lake Tanganyika*. Kyoto University Press, Kyoto, Japan, 1997.
- [64] C Schradin and J Lamprecht. Female-biased immigration and male peace-keeping in groups of the shell dwelling cichlid fish *Neolamprologus multifasciatus*. *Behav Ecol Sociobiol*, 48:236–242, 2000.
- [65] S Siegel. *Nichtparametrische statistische Methoden*. Fachbuchhandlung Psychologie, Verlagsabteilung, Frankfurt, 1976.
- [66] T Slagsvold and JT Lifjeld. Polygyny in birds: The role of competition between females for male parental care. *Am Nat*, 143(1):59–94, 1994.
- [67] C Smith and P Reay. Cannibalism in teleost fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 1:41–64, 1991.
- [68] C Sturmbauer and R Dallinger. Diurnal variation of spacing and foraging behaviour in *Tropheus moorii* (Cichlidae) in Lake Tanganyika, Eastern Africa. *Netherlands Journal of Zoology*, 45 (3-4):386–401, 1995.
- [69] RO Swenson. Sex-role reversal in the tidewater goby, *Eucyclogobius newberryi*. *Environmental Biology of Fishes*, 50(1):27–40, 1997.
- [70] RC Taylor, J C Trexler, and W F Loftus. Separating the effects of intra- and interspecific age-structured interactions in an experimental fish assemblage. *Oecologia*, 127(1):143–145, 2001.

- [71] N Tinbergen. The functions of territory. *Bird study*, 4:14–27, 1957.
- [72] K Tomoyuki and N Akinobu. Sexual conflict over mating system: The case of a pair-territorial filefish without parental care. *Anim Behav*, 62(1):147–155, 2001.
- [73] E Drachenfels v. Vergleichende Beobachtungen zum Sozialverhalten von Schneckencichliden und experimentelle Untersuchungen zum Eingraberhalten von *Neolamprologus ocellatus* (Pisces, Cichlidae). Diplomarbeit, Universität Göttingen, 1986.
- [74] EP van den Berghe and MR Gross. Natural selection resulting from female breeding competition in a pacific salmon (*Coho: Oncorhynchus kisutch*). *Evolution*, 43(1):125–140, 1989.
- [75] V Waights. Female sexual interference in the Smooth Newt, *Triturus vulgaris vulgaris*. *Ethology*, 102:736–747, 1996.
- [76] B Walter. Conflicts of interest in a harem: behavioural observations on the snaild cichlid *Lamprologus ocellatus*. *Verh Dtsch Zool Ges*, 84:333–334, 1991.
- [77] B Walter and F Trillmich. Female aggression and male peace-keeping in a cichlid fish harem: conflict between and within the sexes in *Lamprologus ocellatus*. *Behav Ecol Sociobiol*, 34:105–112, 1994.
- [78] PJ Watt, SF Nottingham, and S Young. Toad tadpole aggregation behaviour: Evidence for a predator avoidance function. *Animal Behav*, 54(4):865–872, 1997.
- [79] DP Watts. Harassment of immigrant female mountain gorillas by resident females. *Ethology*, 89 (2):135–153, 1991.
- [80] BD Wisenden and RC Sargent. Antipredator behaviour and suppressed aggression by convict cichlids in response to injury-released chemical cues of conspecifics but not to those of an allopatric heterospecific. *Ethology*, 103(4):283–291, 1997.
- [81] P J Wright and F A Huntingford. Agonistic interactions in juvenile sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) in relation to local predation risk. *Ethology*, 94(3):248–256, 1993.

Versicherung

Hiermit versichere ich, daß ich die vorliegende Arbeit ohne fremde Hilfe angefertigt habe und mich anderer, als der von mir angegeben Hilfsmittel nicht bedient habe.

.....
Datum

.....
Gesine Brandtmann

Erklärung über frühere Promotionsversuche

Hiermit versichere ich, daß ich bisher keine Promotionsversuche unternommen habe.

.....

Datum

.....

Gesine Brandtmann

Bildungsgang

- August 1975 bis Juni 1979 Besuch der Grundschule Wallenbrück
- August 1979 bis Juni 1985 Evangelisches Gymnasium Werther (bis 1986 ohne Sekundarstufe II)
- Juni 1985 bis 1988 Besuch des Gymnasiums Enger bis zum Abitur
- Oktober 1988 bis August 1996 Studium der Diplombiologie an der Universität Bielefeld
- Oktober 1996 Beginn des Promotionsstudiums am Lehrstuhl für Verhaltensforschung Universität Bielefeld (DFG-Projekt TR 105/11-1 10/1996 bis 9/2000).

.....
Datum

.....
Gesine Brandtmann