

ISSN 0073-8417

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

SEKTION

BIOLOGIE

SERIE 14 · NUMMER 21 · 1981

FILM D 1178

Elterliche Merkmale im Balzverhalten
von Schwertträger-Bastarden
Xiphophorus helleri × *Xiphophorus montezumae*



INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM · GÖTTINGEN

Angaben zum Film:

Tonfilm (Komm., deutsch), 16 mm, schwarzweiß, 89 m, 8 1/2 min (24 B/s). Hergestellt 1968–1973, veröffentlicht 1975.

Der Film wurde aus vorhandenem Material zusammengestellt und ist für die Verwendung in Forschung und Hochschulunterricht bestimmt.

Die Aufnahmen entstanden mit finanzieller Unterstützung des Instituts für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, durch R. DOERFFER, K. BUSSE, J. SCHWANBECK u. R. BIAS. Aus dem Zoologischen Institut und Zoologischen Museum der Universität Hamburg, Prof. Dr. D. FRANCK. Bearbeitet und veröffentlicht durch das Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. H. KUCZKA; Schnitt: R. DRÖSCHER.

Zitierform:

Elterliche Merkmale im Balzverhalten von Schwerträger-Bastarden – *Xiphophorus helleri* × *Xiphophorus montezumae*. Film D 1178 des IWF, Göttingen 1975. Publikation von D. FRANCK, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 14, Nr. 21/D 1178 (1981), 14 S.

Anschrift des Verfassers der Publikation:

Prof. Dr. D. FRANCK, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität Hamburg, Martin-Luther-King-Platz 3, D-2000 Hamburg 13.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

Sektion BIOLOGIE

Sektion ETHNOLOGIE

Sektion MEDIZIN

Sektion GESCHICHTE · PUBLIZISTIK

Sektion PSYCHOLOGIE · PÄDAGOGIK

Sektion TECHNISCHE WISSENSCHAFTEN

NATURWISSENSCHAFTEN

Herausgeber: H.-K. GALLE · Schriftleitung: E. BETZ, I. SIMON

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN sind die schriftliche Ergänzung zu den Filmen des Instituts für den Wissenschaftlichen Film und der Encyclopaedia Cinematographica. Sie enthalten jeweils eine Einführung in das im Film behandelte Thema und die Begleitumstände des Films sowie eine genaue Beschreibung des Filminhalts. Film und Publikation zusammen stellen die wissenschaftliche Veröffentlichung dar.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN werden in deutscher, englischer oder französischer Sprache herausgegeben. Sie erscheinen als Einzelhefte, die in den fachlichen Sektionen zu Serien zusammengefaßt und im Abonnement bezogen werden können. Jede Serie besteht aus mehreren Lieferungen.

Bestellungen und Anfragen an: Institut für den Wissenschaftlichen Film
Nonnenstieg 72 · D-3400 Göttingen
Tel. (0551) 202202

FILME FÜR FORSCHUNG UND HOCHSCHULUNTERRICHT

DIERK FRANCK, Hamburg:

Film D 1178

Elterliche Merkmale im Balzverhalten von Schwerträger-Bastarden *Xiphophorus helleri* × *Xiphophorus montezumae*

Verfasser der Publikation: DIERK FRANCK

Mit 5 Abbildungen

Inhalt des Films:

Elterliche Merkmale im Balzverhalten von Schwerträger-Bastarden – *Xiphophorus helleri* × *Xiphophorus montezumae*. Einführend werden die Männchen des Grünen Schwertträgers (*Xiphophorus helleri*) und des Montezuma-Schwertträgers (*Xiphophorus montezumae cortezi*) sowie deren Bastarde vorgestellt. Die Balz der beiden Arten ist je nach Artzugehörigkeit sehr verschieden ausgebildet. Die F₁-Bastarde zeigen Verhaltensweisen beider Elternarten. Bei schwacher sexueller Motivation balzen sie ähnlich wie *Xiphophorus montezumae cortezi*, während sie bei stärkerer sexueller Motivation in allen Einzelheiten wie *Xiphophorus helleri* balzen. In einer Trickeinstellung wird am Beispiel des Schwertabbiegens das Spaltungsverhältnis in der F₂-Generation dargestellt. Es ergibt sich, daß der Verhaltensunterschied polygen bedingt ist.

Summary of the Film:

Parental Characteristics in the Courtship Behaviour of Swordtail Hybrids – *Xiphophorus helleri* × *Xiphophorus montezumae*. As an introduction, the males of the Green Swordtail (*Xiphophorus helleri*) and the Montezuma Swordtail (*Xiphophorus montezumae cortezi*) and their hybrids are presented. The courtship patterns of the two species are very different. The F₁ hybrids show behavioural patterns of both parental species. When sexual motivation is low, courtship behaviour is similar to *Xiphophorus montezumae cortezi*; higher sexual motivation produces courtship behaviour exactly like *Xiphophorus helleri*. On the example of sword-bending during courtship, the ratio of separation in the F₂ generation is demonstrated using trick photography. The results show that the behavioural differences are controlled by polygenes.

Résumé du Film:

Manifestation des caractères parentaux dans le comportement de parade sexuelle chez les hybrides de Porte-épées *Xiphophorus helleri* × *Xiphophorus montezumae*. Au début, on montre les mâles du Porte-épée vert (*Xiphophorus montezumae*) ainsi que leurs hybrides.

Chez les deux espèces, la parade sexuelle diffère très fortement selon leur appartenance spécifique. Les hybrides F_1 présentent les comportements des deux espèces parentes. Lorsque'ils ne manifestent qu'une faible motivation sexuelle, leur parade s'apparente à celle du *Xiphophorus montezumae cortezi*, alors qu'elle ressemble dans tous ses détails à celle du *Xiphophorus helleri*, lorsque la motivation sexuelle est accrue. Un truquage illustre à partir de l'exemple du fléchissement de l'épée le rapport de ségrégation obtenu dans la génération F_2 . Les différences comportementales répondent à la loi de la polygénie.

Allgemeine Vorbemerkungen

1. Grundsätzliches über Verhaltensuntersuchungen an Artbastarden

Die Erforschung der Evolution von Verhaltensweisen basiert sehr wesentlich auf dem Artenvergleich und setzt voraus, daß die betrachteten Verhaltensunterschiede genetisch bedingt sind. Schon früh hat sich daher das Interesse der vergleichenden Verhaltensforscher auf das Verhalten von Artbastarden gerichtet. HEINROTH ([11]) und LORENZ ([17]) berücksichtigten in ihren klassischen vergleichenden Studien an Enten- und Gänsevögeln (Anatidae) bereits Artbastarde. KALTENHAUSER ([15]) führte später die Verhaltensbeobachtungen an Anatiden-Bastarden fort. Auch die Studien von LEYHAUSEN ([16]) an Löwen-Tiger-Bastarden und von HINDE ([13]) an Artbastarden von Finkenvögeln zeigen, daß die Ethologen sich schon sehr früh für die genetischen Grundlagen artlicher Verhaltensunterschiede interessierten. Da Artbastarde aufgrund der natürlichen Kreuzungsschranken nur in seltenen Ausnahmefällen zur Verfügung stehen, hat sich das Interesse außerdem auch auf Bastarde zwischen Unterarten oder natürlichen Populationen gerichtet, die im Gegensatz zu den vom Menschen geschaffenen Zuchtrassen ebenfalls der Evolution ihre Existenz verdanken. Anfangs hatten Ethologen die aus heutiger Sicht naive Hoffnung, Verhaltensunterschiede zwischen Arten, Unterarten oder natürlichen Populationen ließen sich an geeigneten Objekten letztlich auf einzelne Gene zurückführen. HÖRMANN-HECK ([14]) analysierte das Verhalten von Bastarden der Grillenarten *Gryllus campestris* und *G. bimaculatus* und kam tatsächlich zu dem Ergebnis, daß 3 von 4 untersuchten Verhaltensweisen offensichtlich monofaktoriell vererbt werden. Ein solches Ergebnis blieb jedoch die Ausnahme. In fast allen anderen Fällen, in denen eine genauere genetische Analyse möglich war, erwiesen sich Verhaltensunterschiede, die sich auf Evolutionsvorgänge zurückführen lassen, als polygen bedingt. SCHEMMEL ([18]) konnte neuerdings in einer genetischen Analyse von Verhaltensweisen der Nahrungssuche einer oberirdischen und einer Höhlenpopulation des Salmers *Astyanax mexicanus* zeigen, daß monogene Erbgänge durch das additive Zusammenwirken von Polygenen simuliert werden können. Nach heutiger Kenntnis muß davon ausgegangen werden, daß selbst einfachste Verhaltensunterschiede zwischen Arten, Unterarten oder natürlichen Populationen genetisch gesehen bereits äußerst komplex sind, so daß es hoffnungslos erscheint, sie auf einzelne Gene zurückführen zu wollen (FRANCK [5], [7]).

Vor diesem Hintergrund ist es verständlich, daß ethologische Forschungen an Artbastarden keineswegs immer eine detaillierte genetische Analyse zum Ziel haben

können. Trotzdem sind solche Untersuchungen aus mehreren Gründen sinnvoll (FRANCK [8]), und zwar

1. weil sie die genetische Bedingtheit von Verhaltensunterschieden beweisen können,
2. weil sie Vorstellungen über den evolutiven Ursprung von Verhaltensweisen untermauern können,
3. weil sie die genetischen Grenzen von Lernvorgängen aufzeigen können und
4. weil sie bei der Analyse der kommunikativen Funktion von Verhaltensweisen hilfreich sein können.

Zu 1. Es ist keineswegs selbstverständlich, daß Verhaltensunterschiede zwischen verschiedenen Arten genetisch bedingt sind. Die artspezifischen Gesänge vieler Singvögel kommen durch das Zusammenwirken vergleichsweise „offener“ genetischer Programme mit Lerneinflüssen aus der sozialen Umwelt zustande. GÜTTINGER und Mitarbeiter ([9], [10]) konnten durch eine Kombination von Kreuzungsexperimenten und Aufzuchtversuchen bei artfremden Stiefeltern zeigen, daß beim Kanarienvogel und beim Grünfink die allgemeine zeitliche Gliederung des Gesangs durch artspezifische genetische Programme bestimmt wird, während die spezifischen Eigenschaften der Einzellaute und ihre Aufeinanderfolge von Artgenossen gelernt wird. Die Soziobiologie stellt neuerdings zunehmend Verhaltensunterschiede zwischen natürlichen Populationen in den Mittelpunkt der Betrachtungen. Hier kann die Kreuzungsmethode oft den entscheidenden Beweis liefern, daß die betrachteten Verhaltensunterschiede wirklich genetisch bedingt sind.

Zu 2. Die Ergänzung und Stützung der evolutionsbiologischen Ergebnisse vergleichend-ethologischer Forschungen durch Untersuchungen an Artbastarden hat schon bei den genannten klassischen Anatiden-Studien eine Rolle gespielt. Weitere Beispiele sind die Forschungen von D. und O. VON HELVERSEN ([12]) an Heuschreckenbastarden und eigene Untersuchungen an den im Film vorgestellten *Xiphophorus*-Bastarden.

Zu 3. Artbastarde zeigen oft ein Gemisch von Verhaltensweisen beider Elternarten. Dadurch geht meistens die stammesgeschichtlich entstandene Anpassung der elterlichen Verhaltensweisen verloren. In der Papageiengattung *Agapornis* gibt es merkwürdigerweise artlich unterschiedliche Verhaltensweisen beim Nistmaterialtransport. Das Pfirsichköpfchen (*A. personata fischeri*) transportiert das Nistmaterial, wie es bei Vögeln üblich ist, im Schnabel zum Nest. Das Rosenköpfchen (*A. roseicollis*) dagegen steckt das Nistmaterial einzeln ins Rumpfgefieder. Jede Art ist auf ihre Weise beim Nestbau erfolgreich. Diese angeborene Anpassung des Verhaltens geht bei den F₁-Bastarden verloren (DILGER [1], [2]). Sie zeigten beide Verhaltensweisen, versuchten jedoch überwiegend, das Nistmaterial im Gefieder zu transportieren. Das erwies sich fast immer als erfolglos, weil eine spezifische zitternde Bewegung, mit der das Nistmaterial im Gefieder verankert wird, fehlte. Allmählich gingen die Bastarde dazu über, das Nistmaterial im Schnabel zu transportieren, was zum Erfolg führte, so daß die zunächst schlechte Anpassung des Bastardverhaltens durch individuelles Lernen verbessert wurde. Das zeigt, daß genetisch vorgegebene

Verhaltensprogramme durch Lernen modifiziert werden können. Andererseits zeigen sich aber auch die Grenzen solcher Lerneinflüsse. Selbst nach drei Jahren versuchten die Bastarde gelegentlich, und zwar unverändert erfolglos, das Nistmaterial im Gefieder zu transportieren.

Zu 4. Im Gegensatz zu den Elternarten ist bei Artbastarden oft eine hohe individuelle Variabilität des Verhaltens zu beobachten. Bei Heuschreckenbastarden der Gattung *Chorthippus* waren sogar schon die Gesänge der F₁-Bastarde individuell stark variabel (D. und O. v. HELVERSEN [12]), was in der Regel erst bei F₂- und Rückkreuzungsbastarden zu erwarten ist. Man kann sich die individuellen Unterschiede in der Ausbildung von Signalhandlungen zu Nutze machen, um die Bedeutung dieser Verhaltensweisen für die innerartliche Kommunikation zu studieren, z. B. indem individuelle Bastardgesänge männlicher Heuschrecken vom Tonband abgespielt werden und die Reaktion der Weibchen beobachtet wird. Möglicherweise werden in der Erforschung von Kommunikationsweisen künftig Artbastarde eine größere Rolle spielen als bisher.

2. Die Heranzucht der Bastarde

Den Kreuzungsversuchen (FRANCK [6]) lagen artreine Stämme zugrunde, deren Ausgangsindividuen von GORDON im Freiland gefangen wurden und die seitdem im Laboratorium nachgezüchtet werden. Der *helleri*-Stamm geht auf Tiere zurück, die 1949 im Belize River/Belize gefangen wurden (HB-Stamm des Zoologischen Instituts und Zoologischen Museums der Universität Hamburg). Der *montezumae*-Stamm gehört der Subspezies *cortezi* an und wurde 1939 im Rio Axtla/Mexico gesammelt (MOC-Stamm). Die Bastarde wurden teils im „natürlichen“ Ansatz durch einfaches Zusammensetzen von Männchen und unbesamten Weibchen, teils durch künstliche Besamung nach einer von ZANDER ([19]) ausgearbeiteten Methode gewonnen. Beim natürlichen Ansatz erwies es sich als günstig, die Männchen vorher 3 Wochen lang zu isolieren, weil dadurch die sexuelle Reaktionsbereitschaft erheblich gesteigert wird.

3. Das Balzverhalten der Ausgangsarten und deren Bastarde

a) Wiegebalz von *Xiphophorus helleri* (HB-Stamm) (Abb. 1)

Das Männchen schwimmt rasch vor das Weibchen (Vorwärtsphase), schwimmt sogleich rückwärts gegen das Weibchen (Rückwärtsphase) und wiederholt mehrfach Vorwärts- und Rückwärtsphase, wodurch ein wiegender Bewegungsablauf zustandekommt. Im Film werden verschiedene Variationsmöglichkeiten der Wiegebalz gezeigt, die durch unterschiedliche Orientierung und durch die ausweichenden Fluchtbewegungen des Weibchens zustandekommen (Wiegen von hinten, Rückwärts-Nachschwimmen).

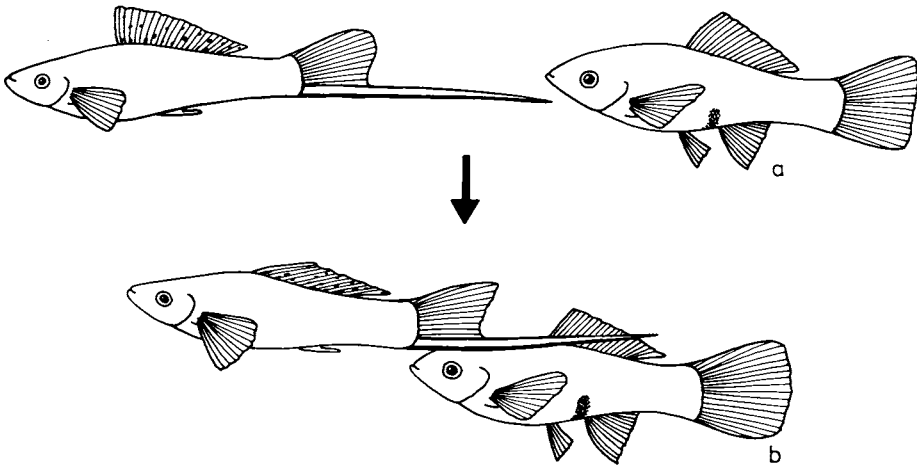


Abb. 1. *Xiphophorus helleri*. Wiegebalz, (a) Vorwärtsphase und (b) Rückwärtsphase

b) Frontalbalz von *Xiphophorus montezumae cortezi* (MOC-Stamm) (Abb. 2)

Im Gegensatz zu *helleri* ist bei *montezumae* ein ganz anderer Balztyp ausgebildet, der als Frontalbalz bezeichnet werden kann. Das Männchen nähert sich zunächst mit gefalteten Flossen dem Weibchen und biegt sein Schwert vom Weibchen weg. Das Schwertabbiegen findet sich unter allen schwertbesitzenden *Xiphophorus*-Arten nur bei *montezumae*. Dann versucht das Männchen, eine Frontalposition rechtwinklig vor dem Weibchen einzunehmen. Dabei wird die zum Weibchen gewandte Bauchflosse aufgestellt, während die Rückenflosse zunächst noch gefaltet bleibt. In einer weiteren Phase der Balz spreizt das Männchen Rücken- und Schwanzflosse. Schließlich biegt es seinen Schwanzabschnitt und das Schwert zum Weibchen um und versucht, rückwärts in die Kopulationsposition einzuschwimmen. Dabei können ausweichende Bewegungen des Weibchens durch erneutes Vorschwimmen des Männchens beantwortet werden. Spontanes Alternieren fehlt der Frontalbalz im Gegensatz zur Wiegebalz jedoch nahezu völlig.

Bei der Subspezies *X. montezumae montezumae* kommen im Gegensatz zu *X. montezumae cortezi* beide Balzformen, Wiegebalz und Frontalbalz, nebeneinander vor. Die Wiegebalz entspricht in allen Einzelheiten derjenigen von *X. helleri*. Das Auftreten der beiden Balzformen ist motivationsabhängig, indem bei schwächerer sexueller Motivation Frontalbalz und bei steigender sexueller Erregung Wiegebalz auftritt. Auch morphologisch, besonders hinsichtlich der Schwertausbildung, ist die Nominatform im Gegensatz zur Subspezies *cortezi helleri*-ähnlicher.

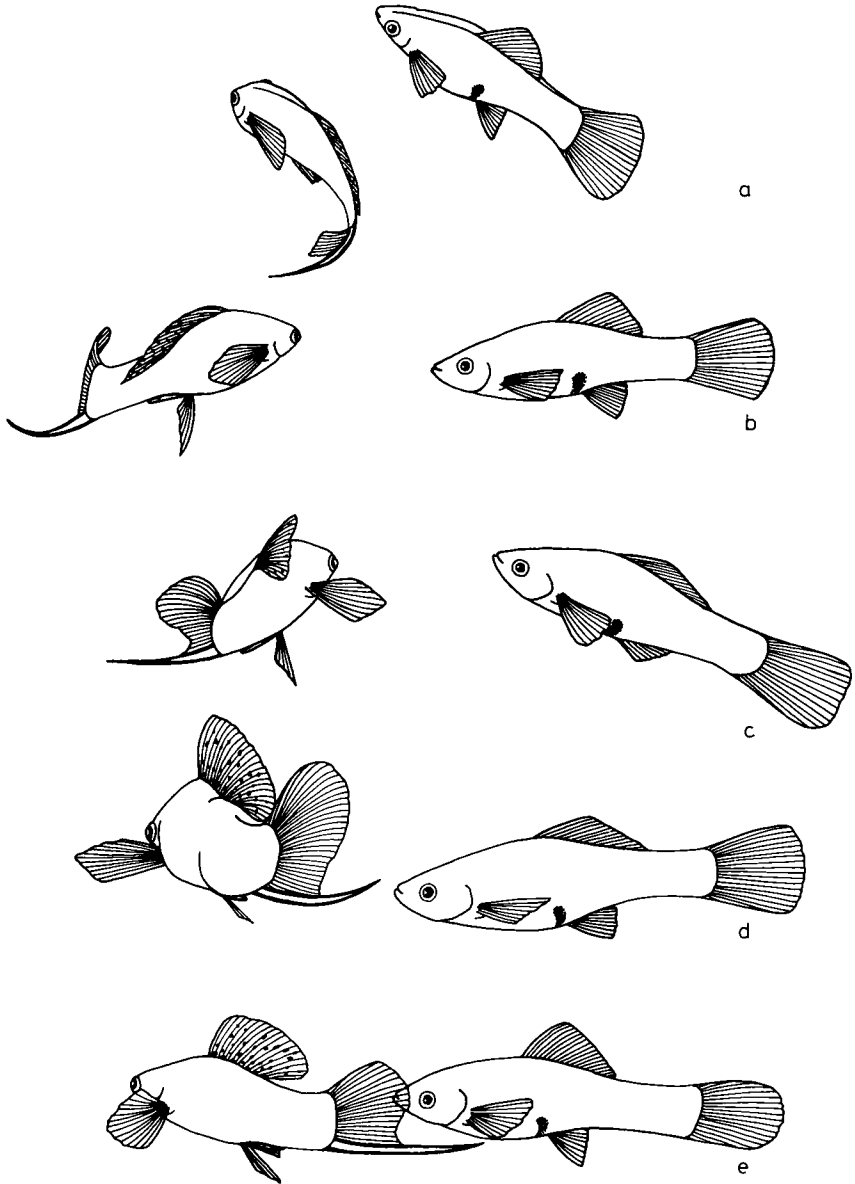


Abb. 2. *Xiphophorus montezumae cortezi*. Frontalbalz, (a) das Männchen nähert sich und biegt das Schwert vom Weibchen weg, (b) es nimmt die Frontalposition vor dem Weibchen ein und spreizt in (c) seine Rückenflosse, (d–e) schließlich schwimmt es rückwärts in Kopulationsposition ein

c) F₁-Bastarde (HB x moc) (Abb. 3–4)

Unbesamte Weibchen des HB-Stamms von *X. helleri* wurden mit Männchen des MOC-Stammes von *X. montezumae cortezi* gekreuzt. Das Balzverhalten der F₁-Bastarde ähnelte in vieler Hinsicht dem Verhalten von *X. montezumae montezumae*.

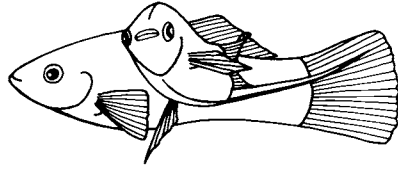


Abb. 3. F₁-Bastard. Das Männchen zeigt das für *montezumae* charakteristische Schwertabbiegen

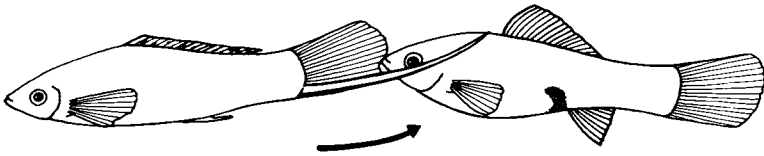


Abb. 4. F₁-Bastard. Das Männchen führt in allen Einzelheiten die für *helleri* charakteristische Wiegebalz aus

Bei schwacher sexueller Motivation zeigten die F₁-Männchen ähnlich wie die väterliche Art Schwertabbiegen mit gefalteten Flossen, und zwar unter gleichzeitigem Aufstellen der zum Weibchen gewandten Bauchflosse. Es fehlten jedoch wesentliche Elemente der Frontalbalz, insbesondere das Einnehmen der Frontalposition. Bei stärkerer sexueller Motivation gingen die Männchen hingegen dazu über, vollendet wie artreine *helleri*-Männchen zu balzen. Die Bastarde vereinigten also Verhaltensmerkmale väterlicher und mütterlicher Herkunft.

d) F₂- und Rückkreuzungsbastarde (Abb. 5)

Für den Versuch einer Erbanalyse wurden möglichst kleine, jedoch zugleich eindeutig diagnostizierbare Verhaltensunterschiede ausgewählt, und zwar als typische *montezumae*-Merkmale das Schwertabbiegen sowie das Einnehmen der Frontalposition und als typisches *helleri*-Merkmal das Alternieren zwischen Vorwärts- und Rückwärtsphase.

Aus den Spaltungszahlen in der F₂-Generation und in verschiedenen Rückkreuzungsgenerationen ergab sich, daß keines der Verhaltensmerkmale in einfacher Weise monofaktoriell vererbt wird. Als Beispiel wird im Film das Spaltungsverhältnis für die Verhaltensweise Schwertabbiegen in der F₂-Generation dargestellt.

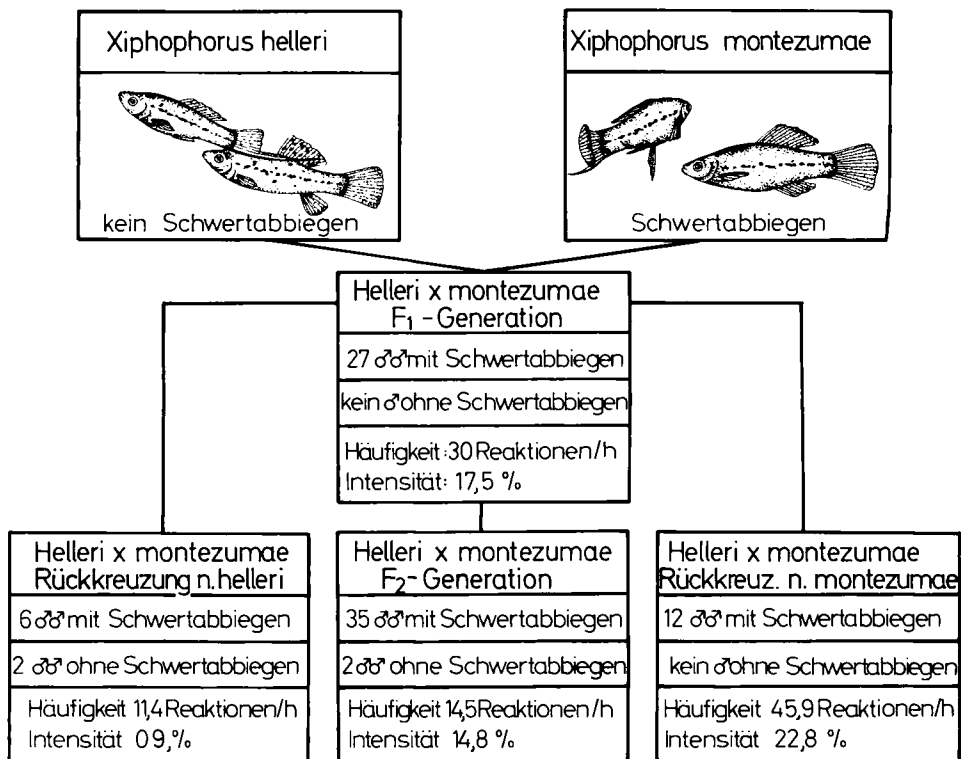


Abb. 5. Erbanalyse des Schwertabbiegens. In der F₂-Generation spaltete das Merkmal wie 35 : 2 auf, woraus auf einen polygenen Erbgang geschlossen wird. Die Häufigkeit (gemessen in Anzahl Reaktionen pro Stunde) und die Intensität (gemessen in prozentalem Anteil voller Verhaltensintensitäten) nahmen nach Rückkreuzung mit *helleri* im Vergleich zur F₁-Generation stark ab und nach Rückkreuzung mit *montezumae* zu. Bei der Berechnung der Häufigkeit wurden nur Tiere berücksichtigt, die Schwertabbiegen zeigten. Außerdem variierte die Intensität in der F₂-Generation stärker als in der F₁-Generation

e) Folgerungen aus den Kreuzungsergebnissen

Es überraschte zunächst, daß die Bastarde im Laufe ihrer Balz motivationsabhängig von der *montezumae*-Balz zur *helleri*-Balz „umschalten“. Nach den Untersuchungen anderer Autoren an Artbastarden war viel eher zu erwarten, daß väterliche und mütterliche Verhaltensweisen in einem ungeordneten Durcheinander auftreten oder sich zeitlich sogar überlagern würden (FRANCK [7]). Der geordnete zeitliche Ablauf des Verhaltens wird jedoch verständlich, wenn man die Ergebnisse der vergleichend-ethologischen Untersuchungen an *Xiphophorus*-Arten berücksichtigt (FRANCK [3], [4]). Das Vorkommen zweier verschiedener Balzformen bei ein und derselben Art ist offensichtlich ein ursprüngliches Merkmal. Die Vorfahren von *X. helleri* besaßen demnach nicht nur die Wiegebalz, sondern auch die Frontalbalz. Dieser ursprüngliche Zustand hat sich bis heute bei der Nominatform von *X. montezumae* erhalten,

während es bei der Subspezies *cortezi* zu einer Rückbildung der Wiegebalz gekommen ist. Während bei den Ausgangsarten je eine der beiden Balzformen verlorengegangen ist, hat sich das motivierende System, das beide Balzformen mit verschiedenen Stufen der sexuellen Erregung verknüpft, bei mindestens einer der beiden Ausgangsarten latent erhalten. Da dieses motivierende System an die F₁-Bastarde vererbt wird, sind sie fähig, in zeitlich geordneter Weise motivationsabhängig von einer Balzform auf die andere „umzuschalten“.

Das Auftreten eindeutig wiedererkennbarer Verhaltensunterschiede mütterlicher und väterlicher Herkunft bei den F₁-Bastarden zeigt bereits, daß die beobachteten Verhaltensunterschiede genetisch bedingt sind. Weitere überzeugende Beweise für die genetische Bedingtheit sind die verstärkte individuelle Variabilität bei F₂- und Rückkreuzungsbastarden und die verstärkte Ähnlichkeit der Rückkreuzungsbastarde mit derjenigen Art, zu der rückgekreuzt wurde. Die Erbanalyse ergab eine polygene Bedingtheit der beobachteten Verhaltensunterschiede. Daraus folgt, daß die zugrundeliegenden genetischen Unterschiede der beiden Arten nicht einfach aufgrund eines einzigen Motivationsschrittes aufgehoben werden können. Die artspezifischen Eigenschaften der Balz erwiesen sich als „polygen abgesichert“.

Erläuterungen zum Film

Wortlaut des gesprochenen Kommentars¹

1. Der Grüne Schwertträger, *Xiphophorus helleri*, ist ein beliebter Aquarienfisch. Die Männchen sind leicht an dem körperlangen Schwert zu erkennen, das durch Verlängerung der unteren Schwanzflossenstrahlen entsteht.
2. Hier der nahe verwandte Montezuma-Schwertträger, *Xiphophorus montezumae*. Die Männchen sind etwas gedrungenener als *helleri*. Das Schwert ist in der Unterart *cortezi* nur kurz und etwas nach oben gebogen.
3. Die F₁-Bastarde beider Arten ähneln im Aussehen stärker dem Grünen Schwertträger.

Balz bei *Xiphophorus helleri*

4. Eine auffällige Balzhandlung von *helleri* ist das Wiegen. Das Männchen schwimmt vor das Weibchen und alterniert zwischen Vorwärts- und Rückwärtsphase.
5. Die folgende Einstellung zeigt in leichter Zeitdehnung, daß in der Vorwärtsphase die Rückenflosse aufgestellt und in der Rückwärtsphase angelegt wird.
6. Die Balzansätze des Männchens können verschieden sein:
 - a) hier das Wiegen von hinten
 - b) von vorne
 - c) wieder von hinten
 - d) und von vorne

¹ Die *Kursiv*-Überschriften entsprechen den Zwischentiteln im Film.

7. Gelegentlich schwimmt das Männchen mit gefalteten Flossen rückwärts hinter dem davonschwimmenden Weibchen her.
8. Dem Wiegen können schließlich Begattungsversuche folgen, indem das Männchen rückwärts in die geeignete Position einschwimmt.

Balz bei Xiphophorus montezumae cortezi

9. Ganz anders verläuft die Balz des Montezuma-Schwertträgers, hier wieder in Zeitdehnung. Zuerst biegt das Männchen sein Schwert vom Weibchen ab. Das Schwertabbiegen ist artspezifisch. Keine andere *Xiphophorus*-Art zeigt diese Verhaltensweise.
10. Dann nimmt das Männchen eine Frontalposition rechtwinklig vor dem Weibchen und biegt weiterhin das Schwert vom Weibchen ab. Die zum Weibchen gewandte Bauchflosse wird aufgestellt und die Rückenflosse zum Weibchen gebogen.
11. Schließlich biegt das Männchen den Schwanzabschnitt zum Weibchen um und schwimmt rückwärts gegen das Weibchen. Das spontane Alternieren zwischen Vorwärts- und Rückwärtsphase fehlt im Gegensatz zur *helleri*-Balz nahezu völlig.

Balz bei Artbastarden (X. helleri × X. montezumae)

12. Die F₁-Männchen aus der Kreuzung *helleri*-Weibchen mit *montezumae*-Männchen zeigen Verhaltensmerkmale beider Elternarten.
13. Bei schwacher sexueller Erregung nähern sich die Bastard-Männchen dem Weibchen und biegen wie der *montezumae*-Vater das Schwert vom Weibchen ab.
14. Wie in der Frontalbalz reiner Montezuma-Schwertträger stellen sie die zum Weibchen gewandte Bauchflosse auf, jedoch nehmen sie niemals gezielt die Frontalposition rechtwinklig vor dem Weibchen ein.
15. Wird die sexuelle Erregung stärker, balzen die F₁-Männchen dagegen vollendet wie reine *helleri*-Männchen. In der Vorwärtsphase richten sie die Rückenflosse auf. In der Rückwärtsphase werden dagegen alle Flossen mit Ausnahme der Brustflossen gefaltet oder angelegt.
16. Wie bei reinen *helleri*-Männchen setzen die F₁-Männchen gelegentlich auch zum Wiegen von hinten an.
17. Oder die F₁-Männchen folgen dem davonschwimmenden Weibchen rückwärts nach.
18. Eine Verhaltensweise, deren Erbgang analysiert wurde, ist das *montezumae*-Merkmal Schwertabbiegen. Alle F₁-Männchen zeigten einheitlich die vom Vater ererbte Verhaltensweise.
19. Dagegen war in der F₂-Generation bei Annahme eines monofaktoriellen Erbgangs zu erwarten, daß 1/4 der Männchen kein Schwertabbiegen zeigten. Tatsächlich waren es aber nur etwa 1/20 der F₂-Männchen. Da die Abweichung statistisch gesichert ist, muß ein polygener Erbgang angenommen werden. Ein quantitativer Vergleich der F₁-Bastarde mit F₂- und Rückkreuzungsbastarden lehrt, daß die Intensität und Häufigkeit des Schwertabbiegens offenbar vom Überwiegen des *montezumae*- oder *helleri*-Erbanteils abhängig ist. Es kann daher angenommen werden, daß die Gene zumindest teilweise additiv zusammenwirken.

20. Ändern sich einzelne dieser Gene, so kann das niemals zum vollständigen Verlust der Verhaltensweise führen. Auf diese Weise läßt sich die beträchtliche genetische Stabilität artspezifischer Verhaltensweisen erklären.

Literatur

- [1] DILGER, W. C.: The behavior of lovebirds. *Sci. Amer.* **206** (1962 a), 88–89.
- [2] DILGER, W. C.: Behavior and genetics. In: BLISS, E. L. (Ed.): *Roots of behavior*, Harper and Brothers, New York 1962 b, 35–47.
- [3] FRANCK, D.: Vergleichende Verhaltensstudien an lebendgebärenden Zahnkarpfen der Gattung *Xiphophorus*. *Zool. Jb. Physiol.* **71** (1964), 117–170.
- [4] FRANCK, D.: Weitere Untersuchungen zur vergleichenden Ethologie der Gattung *Xiphophorus*. *Behaviour* **30** (1968), 76–95.
- [5] FRANCK, D.: Genetische Grundlagen der Evolution tierischer Verhaltensweisen. *Zool. Anz.* **183** (1969), 31–46.
- [6] FRANCK, D.: Verhaltensgenetische Untersuchungen an Artbastarden der Gattung *Xiphophorus*. *Z. Tierpsychol.* **27** (1970), 1–34.
- [7] FRANCK, D.: The genetic basis of evolutionary changes in behaviour patterns. In: ABEELEN, J. H. F. VAN (Ed.): *The genetics of behaviour*, North Holland Publ. Co., Amsterdam 1974, 119–140.
- [8] FRANCK, D.: Are species-hybrids or crosses between differently adapted natural populations of any use for behavioural analysis? In: SCHMIDT, H. D., and G. TEMBROCK (Ed.): *Evolution and determination of animal and human behaviour*. (Im Druck).
- [9] GÜTTINGER, H. R.: The integration of learnt and genetically programmed behaviour: A study of hierarchical organization in songs of canaries, greenfinches and their hybrids. *Z. Tierpsychol.* **49** (1979), 285–303.
- [10] GÜTTINGER, H. R., J. WOLFFGRAMM and F. TIMM: The relationship between species specific song programs and individual learning in songbirds: A study of individual variation in songs of canaries, greenfinches, and hybrids between the two species. *Behaviour* **65** (1978), 241–262.
- [11] HEINROTH, O.: Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden. *Verh. V. Int. Ornithol. Kongr.*, Berlin 1910, 589–702.
- [12] HELVERSEN, D. und O.: Verhaltensgenetische Untersuchungen am akustischen Kommunikationssystem der Feldheuschrecken. *J. comp. Physiol.* **104** (1975), 273–323.
- [13] HINDE, R. A.: The behaviour of certain cardueline F₁ interspecies hybrids. *Behaviour* **9**, 202–213.
- [14] HÖRMANN-HECK, S. VON: Untersuchungen über den Erbgang einiger Verhaltensweisen bei Grillenbastarden (*Gryllus campestris* ~ *Gryllus bimaculatus*). *Z. Tierpsychol.* **14** (1957), 137–183.
- [15] KALTENHAUSER, D.: Über Evolutionsvorgänge in der Schwimmentenbalz. *Z. Tierpsychol.* **29** (1971), 481–540.
- [16] LEYHAUSEN, P.: Beobachtungen an Löwen-Tiger-Bastarden mit einigen Bemerkungen zur Systematik der Großkatzen. *Z. Tierpsychol.* **7** (1950), 46–83.
- [17] LORENZ, K.: Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen. *J. Orn.* **89** (1941), 194–294.
- [18] SCHEMMEL, C.: Studies on the genetics of feeding behaviour in the cave fish *Astyanax mexicanus* f. *anoptichthys*. An example of apparent monofactoriell inheritance by polygenes. *Z. Tierpsychol.* **53** (1980), 9–22.
- [19] ZANDER, C. D.: Künstliche Befruchtung bei lebendgebärenden Zahnkarpfen. *Zool. Anz.* **166** (1961), 81–87.

Abbildungsnachweis

Abb. 1–4: Zeichnungen von MONIKA HÄNEL (Hamburg) nach Fotos von ROLAND DOERFFER (Hamburg); Abb. 5: nach FRANCK ([6]).