

Bachelorarbeit

Fachbereich Biologie, Chemie, Pharmazie
Institut für Biologie

*Der Einfluss der Männchengröße auf Stress, Verhalten und Reproduktionserfolg von
Zebrafischen, *Danio rerio*.*

Patrick Tscheligi
4152777

angefertigt in der Abt. 4 Biologie und Ökologie der Fische
am Leibniz-Institut für Gewässerökologie und Binnenfischerei

Berlin, Oktober 2011

Inhaltsverzeichnis

<u>Zusammenfassung</u>	2
<u>Einleitung</u>	3
Sexuelle Selektion	3
Differentielle Allokation und Männchengröße.....	5
Stress und Cortisol.....	6
Hypothese.....	8
<u>Material und Methoden</u>	8
Versuchsfische und Haltungsbedingungen	8
Versuchsaufbau	8
Verhaltensanalyse	11
Cortisol-Messungen	12
Statistische Auswertung.....	13
<u>Ergebnisse</u>	13
Cortisol.....	13
Verhalten.....	16
Reproduktionsparameter.....	18
<u>Diskussion</u>	20
Cortisol.....	21
Verhalten.....	22
Reproduktion.....	23
Schlussfolgerungen.....	24
<u>Anhang</u>	25
<u>Danksagungen</u>	36
<u>Eidesstattliche Erklärung zur Bachelorarbeit</u>	37

Zusammenfassung

Körpergröße ist ein Selektionsmerkmal, welches der „bigger is better“-Hypothese zufolge, positiv mit der Fitness eines Individuums korreliert. Dies konnte im Bezug auf den Reproduktionserfolg bereits bei verschiedenen Fischarten nachgewiesen werden. Jüngere Studien zeigen jedoch, dass ein nichtlinearer Zusammenhang von Körpergröße männlicher Fische und Reproduktionserfolg besteht. Eine zu hohe Körpergröße scheint dem Reproduktionserfolg abträglich zu sein. In vorliegender Studie wurden Zebrafischrognen (*Danio rerio*) in monogamen Paarungsversuchen mit kleineren, gleich großen und größeren Männchen über einen Zeitraum von vier Tagen unter kontrollierten Bedingungen gehalten. Gemessen wurden Ganzkörperkonzentrationen des Stresshormons Cortisol von Weibchen, verschiedene Verhaltensparameter sowie der Reproduktionserfolg anhand von Anzahl und Befruchtungsraten der gelegten Eier, um die Selektivität der Weibchen bezüglich der Körpergröße von Männchen bestimmen zu können. Erhöhte Stresslevel, vermehrtes Auftreten stressbedingter Verhaltensweisen und geringerer Fekundität von Weibchen welche mit größeren Männchen laichten konnten dabei festgestellt werden. Zu hohe Körpergröße scheint also für Männchen mit Fitnesskosten verbunden zu sein.

Einleitung

Körpergröße ist ein Faktor, der den Reproduktionserfolg von Fischen entscheidend beeinflusst. Laut „bigger is better“-Hypothese (1) besteht ein Selektionsdruck in Richtung hoher Körpergröße (1; 2). Zum Beispiel steht die Körperlänge von Weibchen in positivem Zusammenhang mit der Größe (3; 4) und Anzahl der gelegten Eier (2; 5; 6; 7). Bei Einmallaichern steigt die Fekundität gar exponentiell zur Körpergröße (2). Bei Männchen korreliert die Körpergröße positiv mit der Fruchtbarkeit (8; 9). Jedoch konnten Pagel et al. zeigen, dass der Zusammenhang zwischen Reproduktionserfolg und Körpergröße nicht zwangsläufig positiv ist. Bei den portionslaichenden Zebrabärblingen scheint eine hohe Körpergröße aber vorteilhaft für die Reproduktion zu sein (6).

Sexuelle Selektion

Sexuelle Selektion ist ein von Darwin beschriebener Mechanismus, welcher die Evolution von sogenannten sekundären Geschlechtsmerkmalen erklärt, welche dem Individuum keine direkten Vorteile im Überlebenskampf, jedoch im Wettstreit um Fortpflanzungsmöglichkeiten bieten.

Sie besteht im Wesentlichen aus den zwei folgenden Prozessen:

1. Die Intrasexuelle Selektion anhand phänotypischer Eigenschaften der Individuen eines Geschlechts, welche den Zugang zu Fortpflanzungsmöglichkeiten oder die Attraktivität auf Angehörige des anderen Geschlechts bedingen.
2. Die Intersexuelle Selektion, welche sich auf die Evolution von Präferenzen des einen Geschlechts für Merkmale des anderen Geschlechts bezieht. (10;11)

Aufgrund der, im Vergleich zu Weibchen, zumeist geringeren Energieinvestitionen der Männchen in die Fortpflanzung entsteht ein Ungleichgewicht im Verhältnis der potentiellen Reproduktionsrate von Männchen und Weibchen. Demzufolge existieren mehr sexuell aktive Männchen als rezepive Weibchen. Dadurch sind intrasexuelle Konkurrenz, Varianz im Fortpflanzungserfolg und die Selektion von Merkmalen, welche die Wettbewerbsfähigkeit beeinflussen, bei Männchen stärker ausgeprägt als

bei Weibchen (10; 11). Zusätzlich wird die Evolution größerer Selektivität von Weibchen in der Partnerwahl begünstigt. Dadurch wiederum wird der Selektionsdruck auf Männchen bezüglich der Merkmale, welche ihre Qualität als Paarungspartner repräsentieren, erhöht. Die genannten Gründe führen dazu, dass in vielen Arten die Weibchen über die Wahl des Paarungspartners bestimmen (12; 13). Tatsächlich können die männlichen sekundären Geschlechtsmerkmale, an welchen Weibchen ihre Wahl festmachen, verschiedenster Natur sein. Beispielsweise selektieren Menschen anhand chemischer Signale und Gerüche (14), während für Vögel akustische Signale (15) und für Schmetterlingen visuelle Reize (16) ausschlaggebend sind. Bei vielen Fischarten scheint die Körpergröße des Männchens entscheidenden Einfluss auf die Partnerwahl zu nehmen. Weibchen verschiedener Fischarten, beispielsweise von Dorschen (*Gadus morhua*, 17; 18; 19), *Blennies* (*Ophioblennius atlanticus*, 20) Guppies (*Poecilia reticulata*, 21) und siamesischen Kampffischen (*Betta splendens*, 22), bevorzugen große Männchen. Die Vorteile, die sich daraus für die Weibchen ergeben, sind unterschiedlicher Art. So korrelieren Spermienlänge (z.B. Guppies, 9) und Ejakulatsgröße (z.B. Guppies, 8) und damit die Fruchtbarkeit positiv mit der Größe des Männchens. Zudem steht die Männchengröße häufig in positivem Zusammenhang mit der Größe des Territoriums (z.B. Elritze, *Phoxinus phoxinus*, 23) und der Qualität von Brutplätzen (z.B. Kabeljau, *Gadus Morhua*, 17), sowie der Fähigkeit diese und den Nachwuchs erfolgreich zu verteidigen (z.B. Blennie, *Ophioblennius atlanticus*, 24; Blaubandbärbling, *Pseudorasbora parva*, 25). Eine weitere Erklärung für die Selektivität von Weibchen für große Männchen liegt in der „good genes“ bzw. „sexy son“-Hypothese. Beide besagen im Wesentlichen, dass Weibchen ihre Partner anhand „guter Gene“, welche vererbt werden und die Fitness ihrer Nachkommen erhöhen, wählen (11; 26). Wobei sich die genetische Qualität bei letztgenannter lediglich auf die sexuelle Attraktivität der männlichen Nachkommen bezieht (11). Dieser Vorgang konnte bei Guppyweibchen gezeigt werden, die größere Männchen bevorzugten, welche Nachkommen mit höheren Wachstumsraten zeugten. Die weiblichen Nachkommen wiesen zusätzlich höhere Reproduktionsleistungen auf (21). Jedoch ist auch eine geringe Körpergröße nicht immer von Nachteil für den Reproduktionserfolg männlicher Fische. Bei Fischarten mit externer Befruchtung, bringt räumliche Nähe zum Weibchen einen entscheidenden Vorteil in der Spermienkonkurrenz (z.B.

Silberlachs, *Oncorhynchus kisutch*, 27); Sonnenbarsch, *Iepomis macrochirus*, 28). So können Männchen von geringer Körpergröße profitieren, da sie in der Lage sind sich während des Laichvorgangs näher an Weibchen zu „schleichen“ als ihre größeren Artgenossen (28). Diese Fortpflanzungstaktik, kann in einigen Fällen sogar dazu führen, dass kleine Männchen einen ähnlich hohen Reproduktionserfolg aufweisen wie große Männchen (27). Diese „sneaker“ verfolgen eine alternative „life history“-Strategie indem sie mit geringem Alter und damit verhältnismäßig geringer Größe geschlechtsreif werden (27).

Differentielle Allokation und Männchengröße

Die Differentielle Allokation (DA), ist ein entscheidender Mechanismus, über den Weibchen ihre Präferenzen für bestimmte Ausprägungen männlicher Merkmale äußern. Sie setzt die Annahme voraus, dass Individuen Kompromissentscheidungen (trade-off) zwischen Investitionen in gegenwärtige und zukünftige Fortpflanzung treffen und dass die Attraktivität des Sexualpartners diesen „trade-off“ beeinflusst. (26) In anderen Worten: Weibchen variieren ihre Investitionen reproduktiver Ressourcen in Abhängigkeit von der Attraktivität ihres Sexualpartners (29, 30), da hohe Attraktivität den Wert des Reproduktionsversuches erhöht. Beispielsweise in Form von gut geeigneten Brutplätzen oder „guten Genen“, welche die Fitness der Nachkommen erhöhen (30). Die DA-Hypothese wurde erstmals 1986 von Burley formuliert und konnte seither in verschiedenen Taxa nachgewiesen werden. Zum Beispiel bei Vögeln (z.B. *Pavo christatus*, 31), Insekten (z.B. *Acheta domesticus*, (32)), Amphibien (z.B. *Rana esonae*-*Rana esculenta*, 33), Säugetieren (z.B. *Mus domesticus*, 34) und auch Fischen (z.B. Rotlippenblenny, 24) Skinner & Watt (2007, 30) und zuletzt Böckenhoff (unveröffentlicht, 35) konnten DA in Abhängigkeit der männliche Körpergröße von Zebrafischen nachweisen. Länge ist also ein Qualitätsmerkmal bei Zebrafischen, weswegen große Männchen hinsichtlich der Fortpflanzung von Weibchen bevorzugt werden. Jedoch korreliert Männchengröße nicht unbegrenzt positiv mit Reproduktionserfolg. Uusi-Heikkilä et al. (2011, 36) zeigten einen nichtlinearen Zusammenhang zwischen Körperlänge männlicher Zebraärblinge (*Danio rerio*) und Reproduktionserfolg. Tatsächlich empfangen sehr große Männchen kleinere Gelege als Individuen anderer Größe. Offensichtlich ist

Körpergröße mit Fitnesskosten verbunden. Ursache hierfür könnten sexuelle Konflikte sein. Diese entstehen wenn sich die „Evolutionären Interessen“ (37) von Männchen und Weibchen einer Art unterscheiden. Beispielsweise bezüglich der Anzahl und Qualität von Paarungspartnern (z.B. Waldeidechsen, *Lacerta vivipara*, 38). Bei *Drosophila melanogaster* korreliert die Körpergröße von Männchen mit ihrem Paarungserfolg, wirkt sich jedoch gleichzeitig negativ auf die Fitness des Weibchens aus, was zu einer geringeren Gelegegröße führt (39; 40). In vielen Fischarten wurde zudem gezeigt, dass es zu sexueller Bedrängung durch Männchen kommen kann (z.B. *Poecilia mexicana*, 41; 42; 43; *Poecilia reticulata*, 44; *Ophioblennius macclurei*, Reynolds&Cote; Koboldkärpfling *Gambusia affinis*, 45). Möglicherweise werden die Zebrafischweibchen so unter Stress gesetzt. Stress ist jedoch dem Reproduktionserfolg und –willen von Fischen abträglich. Zum Beispiel führt er bei Regenbogenforellen (*Oncorhynchus mykiss*) zu kleineren Eiern (Campbell et al., 46). Morgan et al (1999, 47) zeigten, dass sich gestresste Dorsche seltener paaren als ungestresste und Clearwater und Pankhurst beobachteten bei *Chelidonichthys kumu* Artresie der Ovarialfollikel. Weitere Effekte sind unvollständige Oozytenreifung (z.B. *Tilapia zillii*, 48), Verzögerung der Ovulation (z.B.: Regenbogenforelle *Oncorhynchus mykiss*, Contreras-Sanchez et al., 49) und verminderte Überlebensraten (z.B.: Regenbogenforelle *Oncorhynchus mykiss*, Contreras-Sanchez et al., 49), sowie geringere Körpergröße (z.B. Forellenbarsch, *Micropterus salmoides*, 50) der Nachkommen. Diese negativen Auswirkungen auf die reproduktive Fitness werden von verschiedenen Autoren auf stressbedingte Erhöhungen von Cortisoltitern und Einflüsse auf Sexualsteroid zurückgeführt (51; 52; 53). Das könnte ein Mechanismus sein, der die Ergebnisse von Uusi-Heikkilä, also geringeren Reproduktionserfolg sehr großer Männchen, erklärt.

Stress und Cortisol

„Stress lässt sich definieren als Zustand, in welchem das dynamische Gleichgewicht tierischer Organismen, die Homöostase, durch äußere oder innere Stimuli, welche gewöhnlich als Stressoren bezeichnet werden, bedroht oder gestört wird.“ (54) Reaktion auf Stress erfolgt über adaptive Mechanismen, welche es dem Tier ermöglichen, den homöostatischen Zustand aufrecht zu erhalten. Sehr intensiver

oder lang anhaltender Stress kann diese Mechanismen jedoch so beeinträchtigen, dass sie maladaptiv werden, also die Fitness des Fisches beeinträchtigen. Dieser Zustand wird als „distress“ (55) bezeichnet. Man untergliedert die Reaktionen eines Organismus auf Stress für gewöhnlich in drei Stufen: Primäre Stressreaktion bezeichnet die Aktivierung des Hypothalamus und die daraus resultierende Sekretion von Cortisol und Catecholaminen (54; 56). Diese Erhöhung der Catecholamin- und Cortisoltiters hat direkte Auswirkungen auf Metabolismus und Osmoregulation zur Folge, welche man als sekundäre Stressreaktionen bezeichnet (54; 56). Schließlich gibt es noch die tertiären Stressreaktionen. Das sind solche, die sich „auf der Ebene des Organismus und der Population bemerkbar machen“ (57). Cortisol spielt auf allen Ebenen der Stressreaktion eine entscheidende Rolle. Es ist beteiligt an der Osmoregulation (56), sowie dem Kohlenhydrat- (55; 58; 59), Lipid- (60; 61; 62) und Aminosäure- bzw. Proteinmetabolismus (56; 60; 63; 64;). In tertiären Stressreaktionen wirkt sich Cortisol auf Wachstum (54; 56; 55; 65), Immunsystem (54; 66; 67; 68; 69) und, wie im vorherigen Kapitel beschrieben, auf die Reproduktion aus. Stress verursacht außerdem Veränderungen im Verhalten. Gruppenlebende Fische etablieren für gewöhnlich Hierarchiestrukturen, indem sich die Individuen in antagonistischen Auseinandersetzungen miteinander messen. Dabei korrelieren Cortisolkonzentrationen negativ mit dem Status im sozialen Gefüge (z.B. Tilapia, *Oreochromis niloticus*, 70; Rotforelle, *Salvelinus alpinus*, 71,72; Königslachs, *Oncorhynchus tshawytscha*, 73; Bachforelle, *Salmo trutta fario*, 74; Regenbogenforelle, *Oncorhynchus mykiss*, 74, 57). Dominante Tiere (niedrige Cortisolwerte) verhalten sich ihren Artgenossen gegenüber aggressiv (z.B. Zebraquappe, *Danio rerio*, 75; 76). Während ein niedriger Rang (hohe Cortisolwerte) schlechteren Zugang zu Nahrungsquellen mit sich bringt und sich damit negativ auf den allgemeinen physischen Zustand, also die individuelle Fitness, auswirkt (57). Gestresste Dorsche (*Gadus morhua*) zeigen Unregelmäßigkeiten in ihren Laichzyklen (47) und die Wahrscheinlichkeit einer Nestschutzleistung ist bei Schwarzbarschen (*Micropterus dolomieu*) unter Einfluss von Stress vergleichsweise hoch (77). Bei Zebraquappen (*Danio rerio*) äußert sich Stressverhalten zudem in Zuständen der Bewegungslosigkeit (78; 79) und erhöhter lokomotorischer Aktivität (80).

Hypothese

Aus den dargestellten theoretischen Betrachtungen und empirischen Befunden lässt sich folgende Hypothese ableiten:

Zu große Männchen setzen fortpflanzungswillige Zebrafischrogen unter akuten Stress, welcher sich in erhöhten Cortisolwerten, verändertem Verhalten und reduzierter Reproduktion manifestiert.

Material und Methoden

Versuchsfische und Haltungsbedingungen

Verwendet wurden Zebraärblinge (*Danio rerio*, Cyprinidae, Teleostei). Sie gehörten der fünften Generation von Nachkommen einer wilden Population an, welche im Juni 2006 in einem Flusssystem 70 km westlich von Coochbihar (West Bengalen, Indien 22,56°N, 87,67°E) gefangen wurde. Vor Beginn des Experiments wurden die Versuchstiere in mit Leitungswasser gefüllten Aquarien (45l; 30*30*50cm) zu etwa 70 Tieren pro Aquarium gehalten. Diese wurden im Durchfluss betrieben (mittlere Durchflussrate 14,4 ±4,3 ml /s). Heizstäbe dienten der Temperaturregulierung. Die Tiere waren einem künstlichen Tag-Nacht-Rhythmus ausgesetzt (14h hell; 10h dunkel). Die Sauerstoffversorgung wurde mit Hilfe von Luftsprudlern sichergestellt. Wassertemperatur und Sauerstoffgehalt wurden täglich, der pH-Wert wöchentlich überprüft (Temperatur: 25,5 ±1,7°C (SD); Sauerstoffgehalt: 8,05±0,28mg/l (SD); pH: 8,4±0,19 (SD)). Fütterungen fanden fünfmal täglich mit gewöhnlichem Flockenfutter (TetraMin, Tetra GmbH; www.tetra.net; 47,0% Protein, 10,0% Fett) und Nauplii von *Artemia* sp. (Inve Aquaculture NV; www.inve.com) statt.

Versuchsaufbau

Für die Verhaltensanalyse und Messung von Cortisol- und Reproduktionsparametern wurden drei verschiedene Behandlungsgruppen von Paaren aus Männchen und Weibchen gebildet:

- Gleiche Größe: Männchen und Weibchen unterscheiden sich in der Standardlänge um maximal 1mm.
- Small male: Männchen mindestens 2 mm kleiner als Weibchen.
- Large male: Männchen mindestens 2 mm größer als Weibchen.

Die Paare wurden jeweils einen Tag vor Beginn des Experiments zusammengeführt. Dazu wurde jeweils ein Individuum zufällig ausgewählt, mit einem Kescher gefangen und dessen Größe und Geschlecht bestimmt. Dazu wurden die Tiere in einer Petrischale mit verdünntem Ethylenglycolmonophenylether (50- 75 mg/l) betäubt und die Masse mit einer Genauigkeit von 0,1 g, sowie die Standardlänge auf einen Millimeter genau gemessen. Die Standardlänge war definiert als der Abstand von Maulspitze zu Schwanzflossenansatz in Millimetern. Die Geschlechtsbestimmung erfolgte anhand morphologischer Eigenschaften. Während die Männchen sehr schlank sind, erkennt man die Weibchen an der starken Rundung des Bauches. Im Anschluss konnten die Fische in gewöhnlichem Leitungswasser „aufwachen“.

Danach wurde jedes Tier mit einem Kescher in eine spezielle Laichbox gesetzt und ein kleineres, gleich großes oder größeres Individuum des jeweils anderen Geschlechts nach dem gleichen Prinzip ausgewählt und in dieselbe Laichbox gesetzt. So wurden pro Versuchstag drei Laichboxen, jeweils einer Behandlungsgruppe entsprechend, bestückt. Die Laichboxen hatten ein Volumen von 3 Litern (21 cm x 12 cm x 10 cm) und enthielten ein Gitter mit einer Maschengröße von 2x2 mm, durch das abgelegte Eier durchfallen konnten um sie von den adulten Tieren zu trennen und so Eierkannibalismus zu verhindern. Sie befanden sich in einer Anlage welche sie über einen Wasserkreislauf verband um in allen Boxen die gleiche Wassertemperatur und -qualität zu gewährleisten. (Aquarien-Bau Schwarz; www.aquaschwarz.com; Temperatur: $28,9 \pm 1,8$ °C (SD); pH: $8,4 \pm 0,2$; Sauerstoff: $7,5 \pm 0,2$ mg/l)

Im Anschluss an die erste Nacht nach der Zusammenführung der Paare wurden sie für vier weitere Tage in den Laichboxen gehalten und am ersten Tag ab dem automatischen Anschalten des Lichts (7.00 Uhr) für 60 Minuten gefilmt, da aggressive Interaktionen dann am intensivsten und somit am einfachsten zu erkennen sind (81). Zusätzlich wurden jeden Morgen die Eier unter Zuhilfenahme

eines Binokulars gezählt und auf Befruchtung überprüft. Die Befruchtung der Eier lies sich in der Vergrößerung am Vorhandensein eines Embryos bzw. einer Blastula erkennen. Am letzten Tag wurden die weiblichen Fische in Ethylenglycolmonophenylether getötet und umgehend bei -80° für spätere Cortisol-Messungen eingefroren.

Kontrolle:

Um bei der Festlegung einer Cortisolkontrolle bestmögliche Ergebnisse zu erzielen, wurden drei Verschiedene Ansätze gewählt:

1. Zwei Gruppen von zehn zufällig ausgewählten, sowohl männlichen als auch weiblichen Individuen in einem Becken von zehn Litern um eine natürliche Gruppe zu simulieren (12).
2. Acht Gruppen von drei zufällig ausgewählten Individuen in Becken von drei Liter Inhalt.
3. Insgesamt zehn Weibchen alleine in drei Liter-Becken.

Bei allen drei Ansätzen wurden die Fische für 48 Stunden in absoluter Dunkelheit ohne Futter gehalten um sicherzustellen, dass keine äußeren Faktoren, wie zum Beispiel Fütterung, den Stress und somit die Cortisolwerte der Tiere erhöhen konnten. Das Vorgehen stützt sich dabei auf Erkenntnisse von Small (2003, 82) der vor Messung der Cortisolkontrollen Getüpfelte Gabelwelse (*Ictalurus punctatus*) ebenfalls fasten ließ und weitere Studien welche zeigen konnten, dass kurzfristiges Fasten keine Auswirkungen auf Cortisoltitern von Fischen hat (z.B. Quelen-Antennenwelsen, *Rhamdia quelen*, 59; *Morone chrysops* X *Morone saxatilis*, 83). Jedoch führt Fütterung über Nahrungskonkurrenz und daraus entstehende Hierarchien zu Veränderungen der Cortisolkonzentrationen einzelner Individuen (84), Garner et al. 2010 (73), Sloman et al. 2000 (74). Dunkelheit scheint Cortisolkonzentrationen laut verschiedener Autoren ebenfalls nicht zu beeinflussen (z.B. Zebraärblinge, *Danio rerio*, 85; *Pseudoplatystoma*, 86) und wurde von MacPhail et al. (85) ebenfalls bei Cortisolkontrollgruppen angewandt.

Verhaltensanalyse

Zur Analyse der Filme wurde das Freeware-Programm „JWatcher“ zur „quantitativen Analyse von Verhalten“ (<http://www.jwatcher.ucla.edu>) verwendet. Als Wiedergabeprogramm diente „VLC“ (www.vlc.de) welches ebenfalls Freeware ist.

Von jedem Video wurden die ersten fünf Minuten bei halber Geschwindigkeit beobachtet. Da „JWatcher“ aber nur Messwerte in Echtzeit ausgibt, mussten die Werte der Variablen, welche in Millisekunden gemessen wurden, im Anschluss auf den tatsächlichen Beobachtungszeitraum (5 min) umgerechnet, also durch den Faktor 2 geteilt werden. Jeweils waren fünf Durchgänge nötig um alle folgenden Verhaltensweisen, welche sich aus Literatur (87; 79; 88) und eigenen Beobachtungen im Vorfeld ergaben, zu quantifizieren:

Tabelle 1: Gemessene Verhaltensparameter mit Definitionen und Art der Messung

Verhalten	Definition	Messung
Männchen folgt Weibchen	Männchen folgt Weibchen. Beinhaltet sowohl aggressives als auch Forpflanzungsverhalten.	Dauer in ms/ 5 min
Weibchen folgt Männchen	Weibchen folgt Männchen. Beinhaltet sowohl aggressives als auch Forpflanzungsverhalten.	Dauer in ms/ 5 min
Umkreisen	Männchen und Weibchen schwimmen in engen Kreisen mit weniger als einer Körperlänge Abstand.	Anzahl/ 5 min
Schwimmen ohne Interaktion	Männchen und Weibchen schwimmen mehr als zwei Körperlängen voneinander entfernt.	Dauer in ms/ 5 min
Fluchtversuche	Männchen/ Weibchen versucht durch Beckenwand oder Bodengitter zu entkommen.	Dauer in ms/ 5 min
Bewegungslosigkeit	Bewegungsloser Zustand in dem sich höchstens Augen oder Kiemen bewegen und der mindestens eine Sekunde andauert. Angstverhalten.	Dauer in ms/ 5 min
Physikalischer Kontakt	Körperkontakt zwischen Männchen und Weibchen.	Anzahl/ 5 min
Aktivität	Lokomotorische Aktivität. Hierfür wurde das Becken auf dem Monitor in fünf gleich große Felder eingeteilt und jede vollständige Überquerung (mit gesamter Körperlänge) einer Grenzlinie gezählt.	Anzahl/ 5 min
Auftauchen	Schnelles Hervortauchen durch die Wasseroberfläche.	Anzahl/ 5 min

Cortisol-Messungen

Aufgrund der geringen Masse von Zebraabräblingen ist es nicht möglich Plasma-Cortisolwerte zu bestimmen. Aus diesem Grund wurde Ganzkörpercortisol gemessen. Zunächst wurden die getöteten Fische homogenisiert, d.h. mit einer feinen Schere in einem 25 ml „Rollrandglas“ so lange zerkleinert bis eine homogene Masse entstand. Im Anschluss wurde die Schere mit einem Milliliter fünfprozentiger Ethanolösung gespült, um zu verhindern, dass eventuell daran haftendes Gewebe verloren geht. Die Proben wurden anschließend für die am nächsten Tag stattfindende Cortisol-Extraktion bei -80 °C eingefroren.

Extraktion:

Jede Probe wurde unter Zuhilfenahme eines „Dispensers“ mit 9ml Diethylether bedeckt, gevortext und für 60 Minuten auf einem Orbitalschüttler bei 200 U/min inkubiert. Anschließend wurden die Proben bei -80° C für 30 Minuten eingefroren.

Der Überstand aus Diethylether und dem darin gelösten Cortisol konnte so, vom nun gefrorenen Gewebe abgegossen, in 10 ml Rollrandgläser überführt werden und der Diethylether unter dem Abzug abdampfen. Der gesamte Vorgang wurde für jede Probe wiederholt um vollständige Extraktion des Cortisols aus dem Gewebe zu gewährleisten. Alle Proben wurden, um vollständig abdampfen zu können über Nacht unter dem Abzug gelassen und am nächsten Tag bei -80° C für die weitere Bestimmung eingefroren.

Cortisol-ELISA:

Die Cortisol-Konzentrationen wurden mittels kompetitivem Enzymimmunoassay (ELISA) bestimmt. Zum Einsatz kamen gebrauchsfertige „kits“ für die medizinische Bestimmung von Plasma-Cortisol des Herstellers „IBL“.

Die Proben wurden mit 1ml fünfprozentigem Ethanol versetzt und zwei Stunden auf einem Orbitalschüttler inkubiert um das Cortisol wiederum in eine flüssige Phase zu bringen. Die Assays wurden entsprechend der mitgelieferten Anleitung durchgeführt.

Die gemessenen Cortisolkonzentrationen wurden unter Berücksichtigung der Verdünnung (1ml Ethanol) auf die jeweilige Masse der Individuen bezogen um die Werte vergleichbar zu machen: $((\text{ng/ml} \cdot 1\text{ml}) / \text{Masse}_{\text{Fisch}} \text{ in g})$. So ergab sich die

abgeleitete Variable der Ganzkörpercortisolkonzentration in ng Cortisol/g_{Fisch}.

Statistische Auswertung

Die Analyse der Ergebnisse erfolgte mittels „Generalized Linear Models“ (GLM). Bei den Verhaltensparametern wurde zunächst eine Dimensionsreduzierung (Hauptkomponentenanalyse) angewandt und die GLM mit den Indexwerten der Faktoren durchgeführt.

Eine Korrelationsanalyse (Spearman) der Größenkategorie des Männchens und Standardlänge des Weibchens ergab einen hochsignifikanten Zusammenhang ($p=0,000$) der Variablen. Dieses Phänomen der Interdependenz zweier unabhängiger Variablen bezeichnet man als Multikollinearität (90). Sie stellt ein entscheidendes Problem dar, da es kaum möglich ist Effekte auf nur eine abhängige Variable zurückzuführen (89). Dieses Problem lässt sich jedoch bewältigen indem eine der beiden erklärenden Variablen aus dem Modell ausgeschlossen wird. Da Regressionsanalysen keinen signifikanten Zusammenhang zwischen der Standardlänge des Weibchens und den einzelnen Variablen ergaben (Tab A1, Anhang), ein signifikanter Effekt der Standardlänge also ausgeschlossen werden konnte, wurde entschieden diese in den generalisierten linearen Modellen (GLM) nicht weiter zu berücksichtigen, also die GLM ohne Kovariate durchzuführen. Das Problem der Multikollinearität war dem experimentellen Design geschuldet in welchem die Standardlänge der Weibchen unzureichend berücksichtigt wurde, was sich nachträglich jedoch nicht mehr verändern ließ.

Ergebnisse

Cortisol

Der Vergleich der drei Kontrollgruppen ergab keine signifikanten Unterschiede (Tab.2 und 3; Abb. 1). Deshalb wurden sie, für die weiteren Tests zu einer Gruppe zusammengefasst.

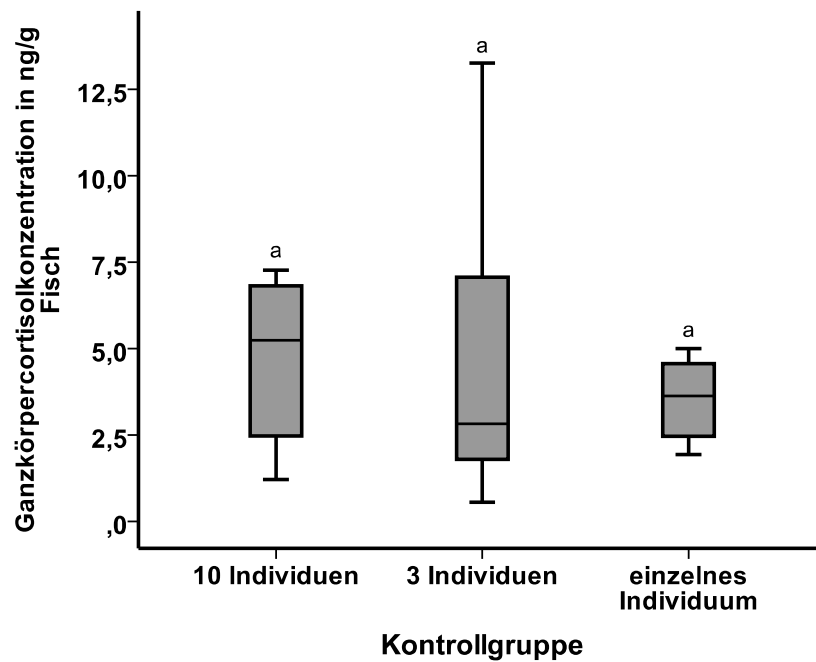


Abb. 1: Vergleich der Ganzkörpercortisolkonzentrationen der drei „Kontrollgruppen“. Dargestellt sind Median, Quartile sowie Minimum- und Maximumwerte innerhalb jeder Gruppe. Es ließen sich keine signifikanten Unterschiede feststellen.

Weibchen welche mit größeren Männchen laichten, wiesen signifikant höhere Cortisolkonzentrationen auf ($7,8 \pm 2,1$ ng/g_{Fisch}), als die Weibchen der Kontrollgruppe ($4,5 \pm 3,2$ ng/g_{Fisch}) und den Weibchen, die sich mit kleineren Männchen in einer Laichbox befanden ($3,6 \pm 2,0$ ng/g_{Fisch}). Weitere signifikante Unterschiede zwischen den Cortisolkonzentrationen der Gruppen, konnten nicht gezeigt werden (Tab. 2 und 3; Abb. 2).

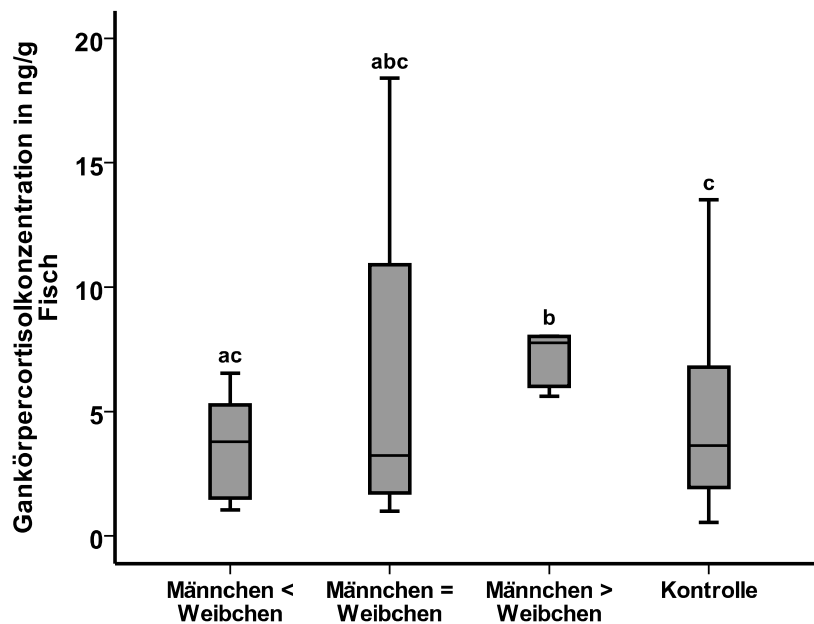


Abb. 2: Vergleich der Ganzkörpercortisolkonzentrationen der drei Versuchsgruppen und der Kontrolle. Dargestellt sind Median, Quartile sowie Minimum- und Maximumwerte innerhalb jeder Gruppe. Unterschiedliche hochgestellte Buchstaben zeigen signifikante Unterschiede an.

Tab. 2: Modelstatistiken der GLM für den Vergleich der Cortisol- und Kontrollgruppen. Angegeben sind Teststatistik (Wald- χ^2), Freiheitsgrade (d.f.) sowie, P-Werte der Gesamtmodelle.

Variable	Wald- χ^2	d.f.	P-Wert
Cortisolkontrollen	0,649	2	0,723
Cortisol der Behandlungsgruppen	8.233	3	.041

Tab. 3: Deskriptive Statistiken der Ganzkörpercortisolkonzentrationen in ng/g_{Fisch}. Dargestellt sind Mittelwerte, Standardabweichungen, sowie Stichprobengrößen. Unterschiedliche hochgestellte Buchstaben zeigen signifikante Unterschiede an.

Variable	Männchen < Weibchen	Männchen = Weibchen	Männchen > Weibchen	Kontrolle
Cortisol	3,6 ± 2,0 ^{a, c} N = 12	5,6 ± 4,9 ^{a, b, c} N = 8	7,8 ± 2,1 ^b N = 6	4,5 ± 3,2 ^c N = 36

Verhalten

Die Dimensionsreduzierung mittels Hauptkomponentenanalyse (PCA) gruppierte die Verhaltensvariablen zu folgenden Faktoren:

1. Fluchtversuche und Auftauchen des Männchens. Diese wurden zusammen als Stress beim Männchen interpretiert.
2. Verfolgen des Weibchens, physikalische Kontakte und Umkreisungen. Da diese Verhaltensweisen Bestandteil der Balz männlicher Zebrabärblinge sind (87), wurde dieser Faktor als Fortpflanzungsverhalten der Männchen interpretiert.
3. Verfolgen des Männchens durch das Weibchen, Aktivität des Weibchens und Fluchtversuche des Weibchens. Zur Überprüfung wurde die Cortisolkonzentration in die PCA miteinbezogen. Da sie negativ auf diesen Faktor lud, kann hier von ungestresstem Verhalten ausgegangen werden.
4. Anzahl und Gesamtdauer der Bewegungslosen Zustände von Weibchen.
5. Anzahl und Gesamtdauer der Bewegungslosen Zustände von Männchen.

Die einzigen signifikanten Effekte der Männchengröße auf Verhalten, zeigten sich bei den bewegungslosen Zuständen der Weibchen. Der Index für Bewegungslosigkeit war bei Weibchen in Gegenwart von größeren ($0,77 \pm 1,10$) oder gleich großen Männchen ($0,43 \pm 1,10$) im Vergleich zu Rognern der Versuchsgruppe „kleinere Männchen“ ($-0,76 \pm 0,16$) signifikant erhöht (Tab. 4 und 5; Abb. 3).

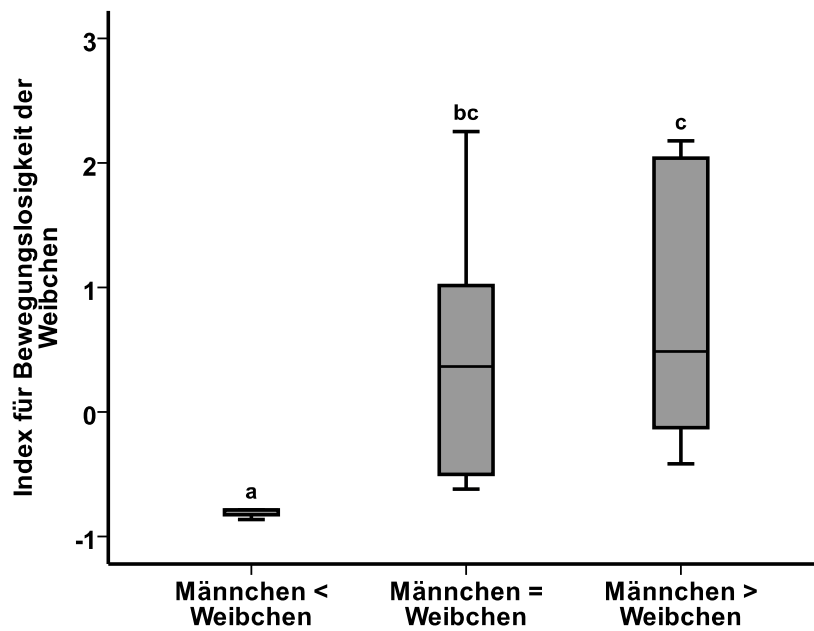


Abb. 2: Vergleich der Ganzkörpercortisolkonzentrationen der drei Versuchsgruppen und der Kontrolle. Dargestellt sind Median, Quartile sowie Minimum- und Maximumwerte innerhalb jeder Gruppe. Unterschiedliche hochgestellte Buchstaben zeigen signifikante Unterschiede an.

Tab. 4: Modelstatistiken der GLM für die quantifizierten Verhaltensparameter. Angegeben sind Teststatistik (Wald- χ^2), Freiheitsgrade (d.f.) sowie, P-Werte der Gesamtmodelle.

Variable	Wald- χ^2	d.f.	P-Wert
Stress bei Männchen	2,471	2	0,291
Fortpflanzungsverhalten der Männchen	0,038	2	0,981
Ungestresste Aktivität der Weibchen	2,479	2	0,289
Bewegungslosigkeit der Weibchen	14,512	2	0,001
Bewegungslosigkeit der Männchen	0,281	2	0,869
Schwimmen ohne Interaktion	1,186	2	0,553
Auftauchen der Weibchen	2,535	2	0,282

Tab. 5: Deskriptive Statistiken der Verhaltensparameter. Dargestellt sind Mittelwerte, Standardabweichungen, sowie Stichprobengrößen. Die Werte ohne Einheiten repräsentieren „factor scores“ (Stress bei Männchen, Fortpflanzungsverhalten der Männchen, Bewegungslosigkeit) bzw. Zählwerte (Auftauchen des Weibchens). Unterschiedliche hochgestellte Buchstaben zeigen signifikante Unterschiede an.

Variable	Männchen < Weibchen	Männchen = Weibchen	Männchen > Weibchen
Stress bei Männchen	0,50 ± 1,50 N = 8	-0,11 ± 0,73 N = 7	-0,31 ± 0,34 N = 5
Fortpflanzungsverhalten der Männchen	0,14 ± 1,16 N = 8	0,01 ± 1,0 N = 7	-0,03 ± 1,2 N = 5
Ungestresste Aktivität der Weibchen	-0,01 ± 1,16 N = 8	0,49 ± 1,11 N = 7	-0,38 ± 0,69 N = 5
Bewegungslosigkeit der Weibchen	-0,76 ± 0,16 ^a N = 8	0,43 ± 1,10 ^{b, c} N = 7	0,77 ± 1.10 ^c N = 6
Bewegungslosigkeit der Männchen	-0,08 ± 0,71 N = 8	0,20 ± 1,47 N = 7	0,08 ± 1.11 N = 6
Schwimmen ohne Interaktion	23,4 ± 19,8 s N = 8	14,8 ± 9,8 s N = 7	19,8 ± 17,8 s N = 6
Auftauchen der Weibchen	1,75 ± 2,05 N = 8	0,43 ± 0,79 N = 7	1,17 ± 2,04 N = 6

Reproduktionsparameter

Weibchen welche mit größeren Männchen laichten, legten über den Zeitraum von vier Tagen eine signifikant niedrigere Anzahl an Eiern ($34,7 \pm 58,2$) als Weibchen mit gleich großen Männchen ($131,5 \pm 106,3$) (Tab. 6 und 7; Abb. 4). Für die anderen Reproduktionsparameter konnten keine signifikanten Unterschiede festgestellt werden (Tab. 4).

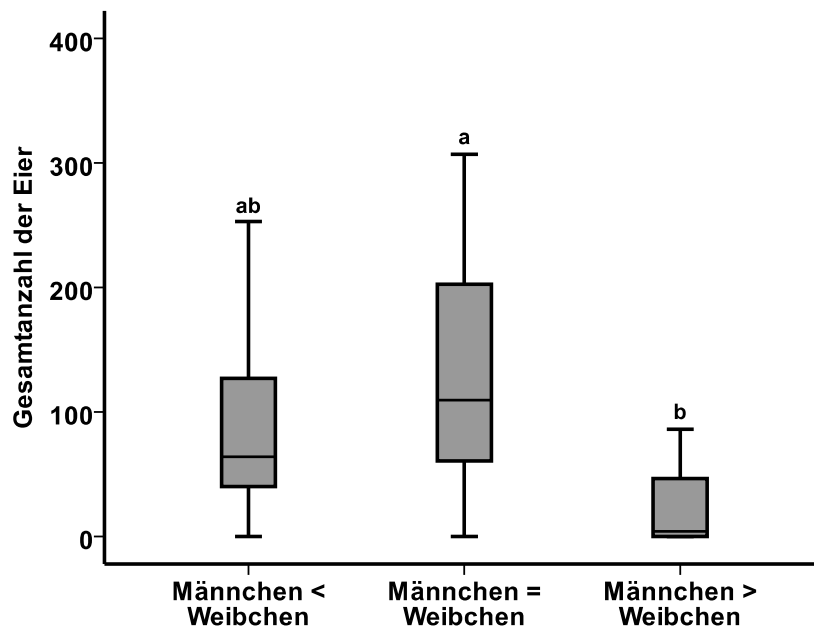


Abb. 2: Vergleich der Eizahlen der drei Versuchsgruppen und der Kontrolle. Dargestellt sind Median, Quartile sowie Minimum- und Maximumwerte innerhalb jeder Gruppe. Unterschiedliche hochgestellte Buchstaben zeigen signifikante Unterschiede an.

Tab. 6: Modelstatistiken der GLM für die quantifizierten Reproduktionsparameter. Angegeben sind Teststatistik (Wald- χ^2), Freiheitsgrade (d.f.) sowie, P-Werte der Gesamtmodelle.

Variable	Wald- χ^2	d.f.	P-Wert
Gesamtanzahl der Eier	4,818	2	0,009
Anzahl Befruchteter Eier	2,072	2	0,355
Fertilisationsrate	1,608	2	0,447

Tab. 7: Deskriptive Statistiken der Reproduktionsparameter. Dargestellt sind Mittelwerte, Standardabweichungen, sowie Stichprobengrößen. Bei den angegebenen Werten handelt es sich um Zählwerte. Unterschiedliche hochgestellte Buchstaben zeigen signifikante Unterschiede an.

Variable	Männchen < Weibchen	Männchen = Weibchen	Männchen > Weibchen
Gesamtanzahl der Eier	95,5 ± 95,2 ^{a,b} N = 12	131,5 ± 106,3 ^a N = 8	34,7 ± 58,2 ^b N = 7
Anzahl befruchteter Eier	40,9 ± 80,1 N = 12	51,8 ± 43,1 N = 8	11,1 ± 19,7 N = 7
Fertilisationsrate	0,28 ± 0,31 N = 12	0,41 ± 0,21 N = 8	0,23 ± 0,24 N = 7

Diskussion

Ziel der vorliegenden Studie war die Aufdeckung möglicher Effekte der Körpergröße von Zebraärbling-Männchen (*Danio rerio*) auf Stress, Fortpflanzungsverhalten und letztlich Reproduktionserfolg. Dazu wurden Männchen und Weibchen unterschiedlicher Größe in drei Gruppen über einen Zeitraum von vier Tagen in speziellen Laichboxen gehalten und anschließend Anzahl und Befruchtungsrate der Eier, die Ganzkörpercortisolkonzentration als Indikator für Stress, sowie verschiedene Verhaltensparameter gemessen. Die Untersuchungen beruhten auf der Hypothese, dass zu große Männchen fortpflanzungswillige Zebrafischrogen unter akuten Stress setzen, was sich in erhöhten Cortisolwerten, verändertem Verhalten und reduzierter Reproduktion manifestiert. Die Cortisolkonzentrationen der Weibchen, welche mit größeren Männchen laichten, waren signifikant höher als die von Weibchen, welche mit kleineren Männchen laichten. Bei den gemessenen Verhaltensparametern konnten lediglich Unterschiede bei der Bewegungslosigkeit gezeigt werden. So befanden sich Weibchen, die mit größeren oder gleich großen Männchen konfrontiert waren, signifikant länger und häufiger im bewegungslosen Zustand. Für alle weiteren quantifizierten Verhaltensvariablen, bzw. für Faktoren, die aus diesen berechnet wurden, konnten keine signifikanten Effekte der Männchengröße festgestellt werden. Allerdings zeigten sich signifikante Unterschiede beim Reproduktionserfolg in der Fekundität, also der Anzahl der über den Versuchszeitraum gelegten Eier, die bei Weibchen mit größeren Partnern

geringer war als bei Weibchen mit gleich großen Männchen. Damit konnte die Hypothese zumindest in Teilen bestätigt werden.

Cortisol

Die Ergebnisse der Ganzkörpercortisolmessungen und deren statistischer Auswertung zeigten, dass Weibchen welche sich mit Männchen die größer sind als sie selbst paarten, höhere Ganzkörpercortisolkonzentrationen aufwiesen als die Kontrollgruppe und Weibchen in Gegenwart von kleineren oder gleich großen Männchen. Männchen die größer waren als die Rogner selbst, setzten diese also unter Stress. Denn die erhöhte Ausschüttung von Cortisol ist Teil der primären Stressreaktion (54; 56; 58; 62; 69; 74). Diese Erkenntnis stimmt mit den Ergebnissen von Millidine et al. (2009) überein, welche zeigen konnten, dass größere Artgenossen beim Atlantischen Lachs (*Salmo salar*) zu erhöhtem Ruhemetabolismus führen, der ebenfalls ein Indikator für Stress ist. Bei anderen Fischarten wurde häufig von Männchen ausgehende, sexuelle Bedrängung beobachtet (z.B. *Poecilia mexicana*, 42, 43; Guppy, *Poecilia reticulata*, magurran; *Ophioblennius atlanticus*, 20; *Gambusia affinis*, 45). Auch wenn keine Studien gefunden wurden, welche die Erhöhung von Cortisoltitern auf sexuelle Bedrängung zurückführen, bezeichneten Köhler et al. (2010, 42) im Rahmen ihrer Untersuchungen von sexueller Bedrängung und Ruhemetabolismus bei *Poecilia mexicana*, sexuelle Bedrängung als Stressor für Weibchen. Möglichwerweise erklärt also Bedrängung der Rogner durch größere Männchen, die erhöhten Cortisoltitern der Weibchen in vorliegender Studie. Sexuelle Bedrängung kann als Ausprägung sexueller Konflikte betrachtet werden, welche aufgrund unterschiedlicher Interessen der Geschlechter hinsichtlich der Fortpflanzung entstehen. Damit wären die gefundenen Effekte der Männchengröße auf die Cortisolkonzentrationen von Zebraabärbling-Weibchen ein Indikator für den Unwillen der Rogner sich mit größeren Männchen fortzupflanzen. Diese Schlussfolgerung ist jedoch spekulativ da nicht bekannt ist ob die Cortisolwerte auf sexuelle Bedrängung zurückzuführen sind, bzw. diese überhaupt bei Zebraabärblingen vorkommt. Eine weitere denkbare Ursache liegt in den Hierarchiestrukturen welche viele gruppenlebende Fischarten in antagonistischen Auseinandersetzungen etablieren (91; 84). Tiere von niedrigem sozialen Rang,

weisen dabei in der Regel erhöhte Plasma-Cortisolwerte auf (70; 92; 73; 93; 74; 57). Der Rang eines Individuums hängt dabei nicht zuletzt von seiner Körpergröße ab (94; 95; 23). Bei Zebraabärblingen (*Danio rerio*) ist ein solches Dominanzverhalten sowohl bei Männchen als auch Weibchen bekannt (75). Die hier gemessenen Erhöhungen der Cortisoltitel könnten also auch Folge der untergeordneten sozialen Position gegenüber größeren Männchen sein.

Verhalten

Die Auswertung der Verhaltensparameter ergab, dass Weibchen zusammen mit größeren oder gleich großen Männchen signifikant häufiger und insgesamt länger in Bewegungslosigkeit verharrten als mit Kleineren. Egan et al. (2009, 79) bezeichneten dieses Verhalten als „indikativ für hohen Stress“. Das untermauert die im vorangegangenen Kapitel diskutierte Erkenntnis, dass größere Männchen Stress bei Weibchen verursachten. Weitere signifikante Effekte der Behandlungsgruppe auf das Verhalten der Tiere konnten nicht ermittelt werden. Eine mögliche Erklärung besteht in der Gruppierung der Variablen zu Faktoren und deren Interpretation. Verfolgungen können sowohl Teil der Balz als auch aggressives Verhalten sein (87; 96). Auch Aktivität lässt sich nicht eindeutig interpretieren. So zeigen Zebrafische während des Laichens in den Morgenstunden ein besonders hohes Maß an Aktivität (87), jedoch kann dieses auch durch den Versuch des Weibchens zu entkommen und die Nähe zum Männchen zu vermeiden bedingt sein. Das könnte die Unterschiede zwischen den Gruppen „verwischt“ haben. Die gleiche Problematik kommt bei den Körperkontakten zum Tragen. Diese könnten einerseits Teil des Balzverhaltens (96) andererseits aber auch aggressive Angriffe sein, welche sich durch Beißen äußerten (70). Zwar wurde zur Kontrolle ob ein Faktor gestresstes oder ungestresstes Verhalten beschreibt, die Cortisolkonzentration in die Dimensionsreduzierung mit aufgenommen, jedoch war der Betrag der Faktorladung (Min.: 0,034, Max.: 0,626) an keiner Stelle so hoch, dass diesbezüglich eine Fehlinterpretation ausgeschlossen werden kann.

Reproduktion

Weibchen, die mit gleich großen Männchen laichten, legten über den Versuchszeitraum signifikant mehr Eier als die Gruppe der Weibchen mit größeren Männchen.

Eine mögliche Erklärung für dieses Ergebnis liegt im sexuellen Konflikt zwischen Männchen und Weibchen. Anisogamie führt bei Tieren ohne paternale Brutpflege zu einem Ungleichgewicht in Reproduktionsinvestitionen von Weibchen und Männchen (41; 37; 38). Daraus entstehen unterschiedliche Interessen bezüglich der Fortpflanzung (43; 37): Männchen sind bestrebt, die Anzahl ihrer Paarungspartner zu maximieren (41), also diesbezüglich nicht wählerisch. Weibchen hingegen wählen ihre Geschlechtspartner anhand ihrer Qualität bzw. Fitness (37; 38). Diese machen sie fest an der Attraktivität des Männchens („sexy son“-Hypothese) bzw. an phänotypischen Merkmalen, die „gute Gene“ repräsentieren („good genes“-Hypothese) und beim Nachwuchs die Fitness erhöhen (11; 26).

Ein Mechanismus, diese Auswahl zu realisieren, ist die differentielle Allokation. Dabei variieren Weibchen in einer Kompromissentscheidung zwischen gegenwärtiger und zukünftiger Fortpflanzungsvorgänge ihre Investition reproduktiver Ressourcen in Abhängigkeit von der Qualität des Paarungspartners (26; 29). Kürzlich wurde DA in Zusammenhang mit variabler Fekundität in Abhängigkeit der Männchengröße bei Zebrafärblingen (*Danio rerio*) nachgewiesen (Böckenhoff unveröffentl.). In einer weiteren Studie zeigte sich, dass sehr große Männchen kleinere Gelege von weiblichen Zebrafärblingen erhalten (36). Daher ist es wahrscheinlich, dass die hier festgestellten Effekte die Folge differentieller Allokation sind. Das würde bedeuten, dass weibliche Zebrafärblinge größere Männchen nicht als attraktiv empfinden bzw. zu hohe Körpergröße der Männchen für geringere Fitness steht.

Eine weitere Ursache für die geringere Fekundität in Gegenwart größerer Paarungspartner könnte sexuelle Bedrängung durch das Männchen sein: In verschiedenen Studien wurde gezeigt, dass sexuelle Bedrängung zu zeitlich verkürzter Nahrungsaufnahme bei Weibchen führt (*Poecilia reticulata*, 44; *Poecilia mexicana*, 43); deren Fekundität ist aber von erfolgreicher Nahrungsaufnahme abhängig (44).

Schlussfolgerungen

In vorliegender Studie wurden klare Belege vorgelegt, dass Zebrafischrognen auf größere Männchen in monogamen Paarungsversuchen im Labor mit klaren endokrinen und verhaltensbasierten Stressreaktionen reagieren. Dieser soziale Interaktionsstress manifestierte sich in signifikant reduzierter Eiproduktion. Da die Zahl abgelegter Eier bei portionslaichenden Fischen direkt mit der Fitness des Individuums korreliert (6), können vorliegende Ergebnisse als Fitnesskosten der Körperlänge bei Männchen interpretiert werden. Klare Belege für eine tertiäre Stressreaktion der Zebrafischweibchen auf die Präsenz größerer Männchen fanden sich vor allem in Bezug auf die als tertiäre Stressreaktionen zu interpretierenden Verhaltensweisen wie kurzfristige Bewegungsstarre(). Das Fehlen signifikanter Verhaltensunterschiede in anderen erhobenen Merkmalen wie Schwimmaktivität oder Fluchtreaktionen könnte einerseits auf geringe Stichprobenumfänge oder auf fehlende diskriminierende Eigenschaften dieser Maßzahlen als verhaltensbasierte Stressindikatoren zurückgeführt werden. Die vorliegende Studie indiziert ungeachtet dessen die Existenz substantieller Fitnesskosten, die mit der Körpergröße bei Zebrafischmännchen einhergehen. Dies ist insofern erstaunlich, als dass Zebrafischweibchen grundsätzlich längere Männchen gegenüber kleineren bevorzugen (30; 35). Somit können unsere Ergebnisse als Fitnesskosten zu stark ausgeprägter sexueller Attraktivität gewertet werden. Nach vorliegenden Informationen ist dies der erste mechanistische Beleg für diese Art von Fitnesskosten bei Fischen (vgl. *Drosophila*, 38). Vorliegendes Ergebnis könnte die grundsätzlich positive Selektion auf die Männchengröße in natürlichen Zebrafischpopulationen abschwächen und zu konvergenter Selektion und optimaler Körpergröße führen. Allerdings ist diese Aussage im Angesicht von Dichte- (z.B. Zebrabärblinge, 97) und Frequenzabhängiger Selektion (98; 99) mit Vorsicht zu genießen. Auch ist die Aussagekraft der Ergebnisse aufgrund der auftretenden Multikollinearität von Behandlungsgruppe und Standardlänge des Weibchens abgeschwächt. Eine etwaige Wiederholung des Versuchs sollte unbedingt mit Weibchen einheitlicher Körperlänge stattfinden um diese Fehlerquelle auszuschließen. Außerdem darf nicht übersehen werden, dass vorliegende Versuche in Isolation unter kontrollierten Haltungsbedingungen stattgefunden haben. Damit ist die Übertragbarkeit der

Ergebnisse auf natürliche Populationen eingeschränkt. Künftige Studien sollten sich mit der Partnerwahl von Zebrafischweibchen in natürlichen Gruppengrößen beschäftigen, um zu prüfen, ob die hier überraschenderweise dokumentierten Fitnesskosten zu großer Männchenkörperlänge auch unter natürlichen Bedingungen nachweisbar sind.

Anhang

Tabelle A1: Teststatistiken der Linearen Regressionen für alle Variablen mit Mittelwerten, Freiheitsgraden (d.f.) und P-Werten (Sig.) . (Gruppe 1 = kleine Männchen, 2 = Gleiche Größe, 3 = große Männchen)

Variable	Test-Statistiken			Variable	Test-Statistiken			
	d.f.	F	Sig.		d.f.	Mittel	Sig.	
Cortisolkonzentration	1	1,565	,217	Fluchtversuche Weibchen	1	3,140	,090	
Aktivität des Weibchens	1	,663	,423	Fluchtversuche Männchen	1	1,434	,243	
Aktivität des Männchens	1	,220	,643	Umkreisungen	1	,343	,564	
Weibchen folgt Männchen	1	,200	,659	Physische Kontakte	1	1,173	,290	
Männchen folgt Weibchen	1	1,048	,317	Swimming apart	1	,468	,501	
Auftauchen des Weibchens	1	,460	,504	Befruchtungsrate	1	2,178	,156	
Auftauchen des Männchens	1	1,281	,270	Gesamtanzahl Eier	1	4,454	,045	
Dauer „freezing“ Weibchen	1	3,007	,096		Gruppe 1	1	,254	,625
Dauer „freezing“ Männchen	1	,043	,838		Gruppe 2	1	1,865	,221
Anzahl „freezings“ Weibchen	1	2,609	,120	Gruppe 3	1	,800	,412	
Anzahl „freezings“ Männchen	1	,264	,612					

Tab. A2: Parameterschätzer der Prädiktorvariablen „Männchengröße“, für die einzelnen Behandlungsgruppen.

Variable	Behandlungsgruppe	B	S.E.	Wald-X²	d.f.	P-Wert
Cortisol	Männchen < Weibchen	-.866	1.0330	.702	1	.402
	Männchen = Weibchen	1.133	1.2113	.875	1	.349
	Männchen > Weibchen	3.299	1.3665	5.828	1	.016
	Kontrolle	.866	1.0330	.702	1	.402

Tab. A2: Parameterschätzer der GLM für die Verhaltensfaktoren und –Variablen.

Variable	Behandlungsgruppe	B	S.E.	Wald-X²	d.f.	P-Wert
Gesamtanzahl der Eier	Männchen < Weibchen	60,8	40,8	2,215	1	0,137
	Männchen = Weibchen	96,8	44,5	4,742	1	0,029
	Männchen > Weibchen	- 60,8	40,8	2,215	1	0,137
Anzahl der befruchteten Eier	Männchen < Weibchen	29,8	26,8	1,232	1	0,267
	Männchen = Weibchen	40,6	29,2	1,934	1	0,164
	Männchen > Weibchen	-29,8	26,8	1,232	1	0,267
Fertilisationsrate	Männchen < Weibchen	0,059	0,125	0,161	1	0,689
	Männchen = Weibchen	0,181	0,157 2	1,328	1	0,249
	Männchen > Weibchen	-0,059	0,125	0,161	1	0,689

Tab. A3: Parameterschätzer der GLM für die Verhaltensfaktoren und –Variablen.

Variable	Behandlungs- gruppe	B	S.E.	Wald- X²	d.f .	P- Wert
Stress bei Männchen	Männchen < Weibchen	0,802	0,560	2,055	1	0,486
	Männchen = Weibchen	0,197	0,575	0,117	1	0,732
	Männchen > Weibchen	- 0,802	0,560	2,055	1	0,152
Fortpflanzungs- verhalten der Männchen	Männchen < Weibchen	0,112	0,579	0,038	1	0,846
	Männchen = Weibchen	-0,048	0,526	0,008	1	0,928
	Männchen < Weibchen	-0,112	0,579	0,038	1	0,846
Ungestresste Aktivität der Weibchen	Männchen < Weibchen	0,370	0,553	0,448	1	0,503
	Männchen = Weibchen	0,505	0,502	1,01	1	0,314
	Männchen > Weibchen	-0,370	0,553	0,448	1	0,503
Bewegungslosigkeit der Weibchen	Männchen < Weibchen	-1,530	0,434	5,569	1	0,000
	Männchen = Weibchen	-0,342	0,447	0,585	1	0,444
	Männchen > Weibchen	1,530	0,434	12,45 7	1	0,000
Schwimmen ohne Interaktion	Männchen < Weibchen	3567	88249	0,187	1	0,665
	Männchen = Weibchen	-5029	8498	0,350	1	0,554
	Männchen > Weibchen	-3567	88249	0,187	1	0,665
Auftauchen der Weibchen	Weibchen < Männchen	0,583	0,866	0,453	1	0,501
	Männchen = Weibchen	-1,321	0,830	2,533	1	0,111
	Männchen > Weibchen	0,583	0,866	0,453	1	0,501

Literaturverzeichnis

1. Hamin, T.R., Foote, C.J. (2005).
Current natural and sexual selection in wild male sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*.
Evolution **59**, 1104-1118.
2. Pagel, T. (2010).
Determinants of individual reproductive success in a natural pike (*Esox lucius* L.) population: a
DNA-based parentage assignment approach.”
(unveröffentlicht)
3. Green, B.S. (2008).
Maternal effects in fish populations.
Adv. Mar. Biol. **54**, 1-105.
4. Marshall, D.J., Allen, R.M., Crean, A.J. (2008).
The ecological and evolutionary importance of maternal effects in the sea. *Ocean Mar Bio./*
Ann. Rev. **46**, 203-250.
5. Wootton, R.J. (1973).
Fecundity of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* (L.).
J. Fish. Biol. **5**, 683-688.
6. Uusi-Heikkilä, S. (2010).
Size-dependent reproductive success of wild zebrafish *Danio rerio* in the laboratory.
J. Fish. Biol. **77**, 552–569.
7. Marteinsdottir, G., Begg, G.A. (2002).
Essential relationships incorporating the influence of age, size and condition on variables
required for estimation of reproductive potential in Atlantic cod *Gadus morhua*.
Mar. Ecol. Prog. Ser. **235**, 235–256.
8. Pilastro, A., Evans, J.P., Sartorelli, S., Bisazza, A. (2002).
Male phenotype predicts insemination success in guppies.
Proc. Biol. Sci. **269**, 1325–1330.
9. Skinner, A.M.J., Watt, P.J. (2006).
Phenotypic correlates of spermatozoon quality in the guppy, *Poecilia reticulata*.
Behav. Ecol. **18**, 47-52.
10. Clutton-Brock, T. (2007).
Sexual Selection in Males and Females.
Science **318**, 1882 - 1885.
11. Andersson, A. (1982).
Sexual selection, natural selection and quality advertisement.
Biol. J. Linn. Soc. **17**, 375-393.
12. Spence, R. & Smith, C. (2005).
Male territoriality mediates density and sex ratio effects on oviposition in the zebrafish,
Danio rerio.
Anim. Behav. **69**, 1317–1323.
13. Bakker, T. C., Milinski, M. (1991).
Sequential female choice and the previous male effect in sticklebacks.
Behav. Ecol. Sociobiol. **29**, 205-210.

14. Thornhill, R., Gangestad, S. W. (1999).
The Scent of Symmetry A Human Sex Pheromone that Signals Fitness?
Evol. Hum. Behav. **20**, 175-201.
15. Searcy, W. A. (1992).
Song Repertoire and Mate Choice in Birds.
Amer. Zool. **32**, 71-80.
16. Wedell, N. (1996).
Mate Quality Affects Reproductive Effort in a Paternally Investing Species. *The Am. Nat.* **148**, 1075-1088.
17. Rakitin, A., Ferguson, M. M., Trippel, E.A. (2001).
Male reproductive success and body size in Atlantic cod *Gadus morhua* L.
Mar. Biol. **138**, 1077-1085.
18. Rowe, S., Hutchings, J.A., Skjæraasen, J.E. (2001).
Nonrandom mating in a broadcast spawner: mate size influences reproductive success in Atlantic cod (*Gadus morhua*)
Mar. Biol. **138**, 1077-1085.
19. Spence, R. & Smith, C. (2006).
Mating preference of female zebrafish, *Danio rerio*, in relation to male dominance.
Behav. Ecol. **17**, 779–783.
20. Reynolds J.D., Cote I.M. (1995).
Direct selection on mate choice: female redlip blennies pay more for better mates.
Behav. Ecol. **6**, 175-181.
21. Reynolds, J.D., Gross M.R. (1992)
Female Mate Preference Enhances Offspring Growth and Reproduction in a Fish, *Poecilia reticulata*.
P. Roy. Soc. B-Biol. Sci. **250**, 57-62
22. Clotfelter, E.D., Curren, L.J., Murphy, C.E.(2006).
Mate Choice and Spawning Success in the Fighting Fish *Betta splendens*: the Importance of Body Size, Display Behavior and Nest Size.
Ethology **112**, 1170–1178.
23. Jacob, A., Evanno, G., Renai, E., Sermier, R., Wedekind, C. (2009).
Male body size and breeding tubercles are both linked to intrasexual dominance and reproductive success in the minnow.
Anim. Behav. **77**, 823-829.
24. Cote, I.M., Hunte, W. (1989).
Male and female mate choice in the redlip blenny: why bigger is better.
Anim. Behav. **38**, 78-88.
25. Katano, O., Maekawa, K. (1997).
Reproductive regulation in the female Japanese minnow, *Pseudorasbora parva* (Cyprinidae).
Environ. Biol. Fish. **49**, 197–205.
26. Sheldon, B.C. (2000).
Differential allocation: tests, mechanisms and implications
Trends. Ecol. Evol. **15**, 397-402.
27. Gross, M.R. (1985)
Disruptive selection for alternative life histories in salmon
Nature **313**, 47 – 48.

28. Stoltz, J.A., Neff, B.D. (2006)
Male size and mating tactic influence proximity to females during sperm competition in bluegill sunfish.
Behav. Ecol. Sociobiol. **59**, 811–818.
29. Burley, N. (1986).
Sexual Selection for Aesthetic Traits in Species with Biparental care.
Amer. Nat. **127**, 415-445.
30. Skinner, A.M.J., Watt, P.J. (2007).
Strategic egg allocation in the zebra fish, *Danio rerio*.
Behav. Ecol. **18**, 905-909.
31. Petrie, M., Williams, A. (1993).
Peahens Lay More Eggs for Peacocks with Larger Trains.
Proc. Biol. Sci. **251**, 127-131.
32. Head, M.L., Hunt, J., Brooks, R. (2006).
Genetic association between male attractiveness and female differential allocation.
Biol. Lett. **2**, 341-344.
33. Reyer, H.U., Frei, G., Som, C. (1999).
Cryptic female choice: frogs reduce clutch size when amplexed by undesired males.
Proc. Biol. Sci. **266**, 2101–2107.
34. Gowaty, P.A., Drickamer, L.C., Schmid-Holmes, S. (2003)
Male house mice produce fewer offspring with lower viability and poorer performance when mated with females they do not prefer.
Anim. Behav. **65**, 95–103.
35. Böckenhoff L.
Differential allocation vs. reproductive compensation in female zebrafish (*Danio rerio*) after conditioning to differently-sized and attractive males.
(unveröffentlicht)
36. Uusi-Heikkilä, S., Kuparinen A., Wolter, C. Meinelt, T., Arlinghaus, R.
Paternal body size affects reproductive success in laboratory-held zebrafish (*Danio rerio*)
(unveröffentlicht)
37. Chapman, T., Arnqvist, G., Bangham, J., Rowe, R. (2003).
Sexual conflict.
Trends. Ecol. Evol. **18**, 41–47.
38. Fitze, P.S., Le Galliard, J-F., Frederici, P., Richard, M., Clobert, J. (2005).
Conflict over multiple-partner mating between males and females of the polygynandrous common lizards.
Evolution **59**, 2451–2459.
39. Fowler, K., Partridge, L. (1989).
A cost of mating in female fruitflies.
Nature **338**, 760 – 761.
40. Pitnick, S., García-González, F. (2002).
Harm to females increases with male body size in *Drosophila melanogaster*.
Proc. R. Soc. Lond. **269**, 1821-1828.
41. Heubel, K.U., Plath, M. (2008).
Influence of male harassment and female competition on female feeding behaviour in a sexual–asexual mating complex of mollies (*Poecilia mexicana*, *P. formosa*)
Behav. Ecol. Sociobiol. **62**, 1689–1699

42. Köhler, A., Hildenbrand, P., Schleucher, E., Riesch, R., Arias-Rodriguez, L., Streit, B., Plath, M. (2011)
Effects of male sexual harassment on female time budgets, feeding behavior, and metabolic rates in a tropical livebearing fish (*Poecilia mexicana*).
Behav. Ecol. Sociobiol. **65**, 1513–1523.
43. Plath, M. (2008).
Male mating behavior and costs of sexual harassment for females in cavernicolous and extremophile populations of Atlantic mollies (*Poecilia mexicana*).
Behaviour **145**, 73-98.
44. Magurran, A.E., Benoni, H. (1994)
A Cost of Sexual Harassment in the Guppy, *Poecilia reticulata* Author(s): Anne E.
Proc. Biol. Sci. **258**, 89-92.
45. Smith, C.C. (2007).
Independent effects of male and female density on sexual harassment, female fitness, and male competition for mates in the western mosquitofish *Gambusia affinis*.
Behav. Ecol. Sociobiol. **61**, 1349–1358.
46. Campbell, P. M., Pottinger, T.G., Sumpter, J. P. (1992)
Stress reduces the quality of gametes produced by rainbow trout.
Biol. Reprod. **47**, 1140- 1150.
47. Morgan, M.J., Wilson, C.E., Crim, L.W. (1999)
The effect of stress on reproduction in Atlantic cod.
J. Fish. Biol. **54**, 477-488.
48. Coward, K., Bromage, N.R., Little, D.C. (1998)
Inhibition of spawning and associated suppression of sex steroid levels during confinement in the substrate-spawning *Tilapia zillii*.
J. of Fish Biol. **52**, 152–165.
49. Contreras-Sanchez, W.M., Schreck, C.B., Fitzpatrick, M.S., Pereira C.B. (1998)
Effects of Stress on the Reproductive Performance of Rainbow Trout (*Oncorhynchus mykiss*).
Biol. Reprod. **58**, 439-447 (1998)
50. Ostrand, K.G., Cooke, S.J., Wahl, D.H. (2004)
Effects of Stress on Largemouth Bass Reproduction.
N. M. j. Fish. Manage. **24**, 1038-1045.
51. Milla, S., Wang, N., Mandiki, S.N., Kestemont, P. (2009)
Corticosteroids: Friends or foes of teleost fish reproduction?
Comp. Biochem. Physiol. A **153**, 242-251.
52. McQuillan, H.J., Lokman, P.M., Young, G. (2003)
Effects of sex steroids, sex, and sexual maturity on cortisol production: an in vitro comparison of chinook salmon and rainbow trout interrenals.
Gen. Comp. Endocrinol. **133**, 154–163.
53. Pottinger, T.G. and Pickering, A.D. (1990)
The effect of Cortisol administration on hepatic and plasma estradiol-binding capacity in immature female rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*).
Gen. Comp. Endocrinol. **80**, 264–273.
54. Wendelaar Bonga, S.E. (1997)
The Stress Response in Fish
Physiol. Rev. **77**, 591-625.

55. Barton, B.A., Schreck, C.B., Barton, L.D. (1987)
Effects of chronic cortisol administration and daily acute stress on growth, physiological conditions, and stress responses in juvenile rainbow trout.
Dis. Aquat. Org. **2**, 173–185.
56. Mommsen, T.P., Mathilakath M., Vijayan, Moon, T.W. (1999)
Cortisol in teleosts: dynamics, mechanisms of action, and metabolic Regulation
Rev Fish Biol Fish **9**, 211–268.
57. Gregory, T.R., Wood, C.M. (1999)
The Effects of Chronic Plasma Cortisol Elevation on the Feeding Behaviour, Growth, Competitive Ability, and Swimming Performance of Juvenile Rainbow Trout.
Physiol Biochem Zool. **72**, 286-295.
58. Jentoft S., Aastveit A.H., Torjesen P.A., Andersen O. (2005)
Effects of stress on growth, cortisol and glucose levels in non-domesticated Eurasian perch (*Perca fluviatilis*) and domesticated rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*).
Comp. Biochem. Physiol. A **141**, 353-8.
59. Barcellos, L.J.G., Marqueze, A., Trapp, M., Quevedo, R.M. , Ferreira D. (2010)
The effects of fasting on cortisol, blood glucose and liver and muscle glycogen in adult jundia *Rhamdia quelen*.
Aquaculture **300**, 231–236.
60. Van der Boon, J., Van den Thillart, G. E. E. J. M., Addink, A. D. F. (1991)
The effects of cortisol administration on intermediary metabolism in teleost fish.
Comp. Biochem. Physiol. A **100**, 47-53.
61. Sheridan, M. A. (1994)
Regulation of lipid metabolism in poikilothermic vertebrates.
Comp. Biochem. Physiol. B **107**, 495-508.
62. Vijayan, M.M., Ballantyne, J.S., Leatherland, J.F. (1991)
Cortisol-induced changes in some aspects of the intermediary metabolism of *Salvelinus fontinalis*.
Gen. Comp. Endocrinol. **82**, 476–486.
63. Andersen, D.E., Reid, S.D., Moon, T.W. and Perry, S.F. (1991)
Metabolic effects associated with chronically elevated cortisol in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*).
Can. J. Fish. Aquat. Sci. **48**, 1811–1817.
64. Vijayan, M.M., Pereira, C., Grau, E.G., Iwama, G.G. (1997)
Metabolic Responses Associated with Confinement Stress in Tilapia: The Role of Cortisol.
Comp. Biochem. Physiol. C **116**, 89-95.
65. Pickering, A.D. (1993)
Growth and stress in fish production.
Aquaculture **111**, 51-63.
66. Pottinger, T. G., Moran, T.A., Morgan, J.A.W. (1994)
Primary and secondary indices of stress in the progeny of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) selected for high and low responsiveness to stress.
J. Fish Biol. **44**, 149-163.
67. Harris, J., Bird, D.J., (2000)
Modulation of the fish immune system by hormones
Vet. Immunol. Immunopathol. **77**, 163-176.

68. Nagae, M., Fuda, H., Hara, A., Saneyoshi, M., Yamauchi, K. (1994)
Changes in serum concentrations of immunoglobulin M (IgM), cortisol and thyroxine (T4) during smoltification in the masu salmon, *Oncorhynchus masou*.
Fish Sci. **60**, 241-242.
69. Pickering, A.D., Pottinger, T.G. (1989)
Stress responses and disease resistance in salmonid fish: Effects of chronic elevation of plasma cortisol.
Fish. Physiol. Biochem. **7**, 253-258.
70. Barreto, R.E., Volpato, G.L., de Brito Faturi, C., Cardoso Giaquinto, P., Goncalves de Freitas, De Castilho, M.F. (2009)
Aggressive behaviour traits predict physiological stress responses in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*).
Mar. Freshwater Behav. Physiol. **42**, 109 – 118
71. Elofsson, U.O.E., Mayer, I., Damsgard, B., Winberg, S. (2000)
Intermale Competition in Sexually Mature Arctic Charr: Effects on Brain Monoamines, Endocrine Stress Responses, Sex Hormone Levels, and Behavior.
Gen. Comp. Endocrinol. **118**, 450–460.
72. Hoglund, E., Kolm, N., Winberg, S. (2001)
Stress-induced changes in brain serotonergic activity, plasma cortisol and aggressive behavior in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) is counteracted by L-DOPA
Physiol. Behav. **74**, 381– 389.
73. Garner, S.R., Madison, B.N., Bernier, N.J., Neff, B.D. (2010)
Behavioural Interactions and Hormones in Naturally and Hatchery-Spawned Chinook Salmon.
Ethol. **117**, 37–48.
74. Sloman, K.A., Metcalfe, N.B., Taylor, A.C., Gilmour, K.M. (2000)
Plasma Cortisol Concentrations Before and After Social Stress in Rainbow Trout and Brown Trout
Physiol. Biochem. Zool. **74**, 383-389.
75. Paull, G.C., Filby, A.L., Giddins, H.G., Coe, T.S., Hamilton, P.B., Tyler, C.R. (2010)
Dominance Hierarchies in Zebrafish (*Danio rerio*) and Their Relationship with Reproductive Success.
Zebrafish **7**, 109-117.
76. Filby, A.L., Paull G.C., Bartlett, Van Look, K.J.W., Tyler, C.R. (2010)
Physiological and health consequences of social status in zebrafish (*Danio rerio*).
Physiol. Behav. **101**, 576–587.
77. Dey, C.J., O'Connor, C.M., Gilmour, K.M., Van Der Kraak, G., Cooke, S.J. (2010)
Behavioral and physiological responses of a wild teleost fish to cortisol and androgen manipulation during parental care.
Hormon. Behav. **58**, 599-605.
78. Piato, A.L., Rosemberg, D.B., Capiotti, K.M., Siebel, A.M., Herrmann, A.P., Ghisleni, G., Vianna, M.R., Bogo, R.M., Lara, D.R., Bonan, C.D. (2011)
Acute Restraint Stress in Zebrafish: Behavioral Parameters and Purinergic Signaling.
Neurochem. Res. **36**, 1876–1886.
79. Egan, J.E., Bergner, C.L., Harta, P.C., Cachat, J.M., Canavello, P.R., Elegante, M.F., Elkhayat, S.I., Bartels, B.K., Tien, A.K., Tien, D.H., Mohnot, S., Beeson, E., Glasgow, E., Amria, H., Zukowska, Z., Kalueff, A.K. (2009)
Understanding behavioral and physiological phenotypes of stress and anxiety in zebrafish.
Behav Brain Res. **205**, 38–44.

80. Champagne, D.L., Hoefnagels, C.M.C., Kloet, R.E., Richardson, M.K.
Translating rodent behavioral repertoire to zebrafish (*Danio rerio*): Relevance for stress research.
Behav. Brain Res. **214**, 332-342.
81. Larson, E.T., O'Malley, D.M., Melloni Jr, R.H. (2006)
Aggression and vasotocin are associated with dominant–subordinate relationships in zebrafish.
Behav. Brain Res. **167**, 94–102.
82. Small, B.C. (2003)
Anesthetic efficacy of metomidate and comparison of plasma cortisol responses to tricaine methanesulfonate, quinaldine and clove oil anesthetized channel catfish *Ictalurus punctatus*.
Aquaculture **218**, 177–185.
83. Davis, K.B., Gaylord, T.G. (2011)
Effect of fasting on body composition and responses to stress in sunshine bass.
Comp. Biochem. Physiol. **158**, 30–36.
84. Gilmour, K.M., Dibattista, J.D., Thomas, J.B. (2005)
Physiological Causes and Consequences of Social Status in Salmonid Fish.
Integr. Comp. Biol. **45**, 263–273.
85. MacPhail, R.C., Brooks, J., Hunter, D.L., Padnos, B., Irons, T.D., Padilla, S. (2009)
Locomotion in larval zebrafish: Influence of time of day, lighting and ethanol.
Neurotoxicology **30**, 52–58.
86. Fagundes, M., Urbinati, E.C. (2008)
Stress in pintado (*Pseudoplatystoma corruscans*) during farming procedures
Aquaculture **276**, 112–119.
87. Hutter, S., Penn D.J., Magee, S., Zala, Z.M. (2010)
Reproductive behaviour of wild zebrafish (*Danio rerio*) in large tanks
Behaviour **147**, 641-660.
88. Blaser, R., Gerlai, R. (2006)
Behavioral phenotyping in zebrafish: Comparison of three behavioral quantification methods.
Behav. Res. Methods **38**, 456-469.
89. Farrar, D.E., Glauber, R.R. (1967)
Multicollinearity in Regression Analysis: The Problem Revisited
Rev. Econ. Stat. **49**, 92-107.
90. Weissfeld, L.A., Sereika, S.M. (2007)
A multicollinearity diagnostic for generalized linear models.
Commun. Stat. A-Theor. **20**, 1183-1198.
91. Montero, D., Lalumera, G., Izquierdo, M.S., Caballero, M.J., Saroglia, M., Tort, L. (2009)
Establishment of dominance relationships in gilthead sea bream *Sparus aurata* juveniles during feeding: effects on feeding behaviour, feed utilization and fish health.
J. Fish Biol. **74**, 790–805.
92. Elofsson, U.O.E., Mayer, I., Damsgard, B., Winberg, S. (2000)
Intermale Competition in Sexually Mature Arctic Charr: Effects on Brain Monoamines, Endocrine Stress Responses, Sex Hormone Levels, and Behavior.
Gen. Comp. Endocrinol. **118**, 450–460.

93. Hoglund, E., Kolm, N., Winberg, S. (2001)
Stress-induced changes in brain serotonergic activity, plasma cortisol and aggressive behavior in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) is counteracted by L-DOPA
Physiol. Behav. **74**, 381– 389.
94. Abbott, J. C., Dunbrack, R. L., Orr C. D (1985)
The Interaction of Size and Experience in Dominance Relationships of Juvenile Steelhead Trout (*Salmo gairdneri*).
Behaviour **92**, 241-253.
95. Molloy, P.P., Nyboer, E.A., Cote, I.M. (2011)
Male–Male Competition in a Mixed-Mating Fish.
Ethology **117**, 586–596.
96. Darrow, K.O., Harris, W.A. (2004)
Characterization and Development of Courtship in Zebrafish, *Danio rerio*.
Zebrafish **1**, 40-45.
97. Spence, R., Jordan, W.C., Smith, C.
Genetic analysis of male reproductive success in relation to density in the zebrafish, *Danio rerio*.
Fronti. Zool. **3**, 5.
98. Ayala, F.J., Campbell, C.A. (1974)
Frequency-Dependent Selection
Ann.Rev. Ecol. Syst. **5**,115-138.
99. Moshgani, M., Van Dooren, T.J.M. (2011)
Maternal and paternal contributions to egg size and egg number variation in the blackfin pearl killifish *Austrolebias nigripinnis*.
Evol. Ecol. **25**, 1179–1195.

Danksagungen

Ich möchte mich sehr herzlich bei Dr. Klaus Knopf bedanken, welcher mir das Arbeiten in den Räumlichkeiten seiner Arbeitsgruppe gestattete und die Cortisolmessungen so erst ermöglicht hat. Ebenso bei Torsten Preuer, der bereit war mich bei den Cortisolmessungen anzuleiten und auch ein offenes Ohr für Fragen aller Art hatte. Desweiteren bedanke ich mich bei Dr. Robert Arlinghaus welcher die Erstbetreuung der Arbeit übernahm und mir mit seinem Fachwissen deutlich weiterhalf. Außerdem bei Dr. Klement Tockner für die Zweitbetreuung der Arbeit und bei Thomas Klefoth für seine Hilfe in der statistischen Auswertung, der Daten. Ein ganz besonderer Dank gilt Silva Uusi-Heikkilä, welche durch ein ungewöhnlich hohes Maß an Geduld und glänzte und fachlich, aber auch menschlich zu überzeugen wusste.

Eidesstattliche Erklärung zur Bachelorarbeit

Ich versichere, die Bachelorarbeit selbstständig und lediglich unter Benutzung der angegebenen Quellen und Hilfsmittel verfasst zu haben.

Ich erkläre weiterhin, dass die vorliegende Arbeit noch nicht im Rahmen eines anderen Prüfungsverfahrens eingereicht wurde.

Berlin, den 07.10.2011

Patrick Tscheligi
4152777