

Phylogenetisch-vergleichende Verhaltensforschung mit Hilfe von Enzyklopädie-Einheiten

W. WICKLER, Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Seewiesen —
Deutschland (B.R.)

Comparative Phylogenetic Behaviour Research with the Aid of Encyclopaedia Units. To begin with the author points out in a general way the importance of films for the elucidation of phylogenetic relationships and reviews the methods necessary for tackling this sort of work. Then, taking an example, he discusses the genetic connections by considering the movement patterns of a number of Labridae and Blenniidae that are well documented by films and an unrelated species that imitates these movements.

Etude Comparative de Comportement Phylogénétique à l'Aide d'Unités Encyclopédiques. Il est d'abord indiqué, d'une manière générale, l'importance du film pour l'éclaircissement des faits phylogénétiques. Puis vient une discussion des méthodes de travail que l'on a à utiliser pour les travaux de cette espèce. Suit, à propos d'un exemple par l'observation des modes de mouvements d'un certain nombre de poissons (labridae et blenniidae), qui sont bien attestés par des films, et d'une espèce non apparentée aux précédentes, mais qui en imite les mouvements, une discussion des relations génétiques.

Seit Gründung der ENCYCLOPAEDIA CINEMATOGRAPHICA — und auch schon vorher — ist immer wieder betont worden, Filme seien die „Dauerpräparate“ der Verhaltensforschung und überhaupt jeder Forschung, die sich mit Bewegungsabläufen befaßt. Wo der vergleichende Anatom einen Knochen

aus der Schublade oder ein Organ aus dem Formolglas holt, greift der vergleichende Verhaltensforscher zur Filmrolle, auf der die Bewegungsweisen konserviert sind (WOLF [7], [8]). Wenn es kein ständig verfügbares Präparat der zu vergleichenden Merkmale gibt, ist die Forschung zumindest stark behindert, wenn nicht unmöglich. Aus diesem Grund hinkt die vergleichende Erforschung der Lebensäußerungen — so schnell sie auch anwächst — noch immer weit hinter der Erforschung der morphologischen Substrate dieser Lebensäußerungen hinterher. Lebensäußerungen sind regelmäßig Vorgänge im Ablauf der Zeit, die sich ebensowenig fixieren lassen wie die Zeit selbst; meßbar erhalten lassen sich nur (bezogen auf unseren Zeitmaßstab) statische Formen. Erst seit ziemlich kurzer Zeit ist es uns möglich, wenigstens diejenigen Anteile der uns interessierenden Zeitabläufe, auf die unsere wichtigsten Fernsinnesorgane Auge und Ohr ansprechen, dadurch zu fixieren, daß wir sie auf Film oder Tonband in Raumstrukturen umwandeln, die wir dann wieder im zeitlichen Nacheinander ablaufen lassen können, wenn nötig auch mit verändertem Maßstab und Vorzeichen der Zeit (KÜHL [2]). Dies letztere verschafft uns sogar einen Vorteil gegenüber den Untersuchungen an unveränderlichen morphologischen Präparaten.

Mit der Möglichkeit erwächst aber auch die Pflicht, solche Ablaufsform-Präparate anzulegen, wo immer es möglich ist, und zwar aus genau den Gründen, die zur Gründung von Museen zwingen. Es genügt ja nicht, daß irgendwer einmal Formen verglichen hat und dann seine Folgerungen daraus verkündet; Naturwissenschaft setzt voraus, daß die Ergebnisse für möglichst viele nachprüfbar und wiederholbar sind, auch für den, der sie selbst zuerst fand.

Der vergleichende Verhaltensforscher arbeitet mit Bewegungsweisen wie der Morphologe mit Organen, und er braucht dazu möglichst viele, in beliebiger Reihenfolge untersuchbare Bewegungsteile in fixierter Form, so wie sie die *ENCYCLOPAEDIA CINEMATOGRAFICA* wünscht. Nun ist es meist ein ernüchternd weiter Schritt von der Idee zur Tat; bisher gibt es schon recht viele solche für Vergleiche geeignete Filmeinheiten, aber noch kaum einen zusammenhängenden Satz solcher Einheiten, der beispielsweise an verschiedenen Arten ein und dieselbe Verhaltensweise so zeigte, daß man ihre Evolution daran genauer hätte untersuchen und demonstrieren können. Wir begannen deshalb vor einigen Jahren, eine solche Reihe aufzustellen, während wir eine ganz bestimmte Verhaltensweise an kleinen, tropischen Meeresfischen untersuchten, die filmtechnisch den Vorteil bieten, in größeren Becken annähernd natürliche Bedingungen zu finden.

Zu untersuchen war eine mimetische Verhaltensweise, mit der also eine Tierart eine andere Art (das „Vorbild“) nachahmt und sich dadurch Vorteile verschafft, und zwar auf Kosten des Vorbildes. Es sind verschiedene derartige Verhaltensweisen bekannt (z. B. von Ameisenspinnen), jedoch ist

von keiner die phylogenetische Herkunft geklärt. In tropischen Meeren gibt es verschiedene Putzer-Lippfische; das sind solche, die anderen Fischen Parasiten ablesen und Wunden säubern. Einer dieser Putzer ist *Labroides dimidiatus*. Er wird von vielen Fischen eigens aufgesucht, selbst große Raubfische dulden ihn putzend in ihrem Maul und lassen ihn unbeschädigt wieder davonschwimmen. Ihm gleicht in Form, Größe und Färbung ganz ungewöhnlich genau ein Schleimfisch, *Aspidontus taeniatus*, der von den Putzkunden zunächst für einen Putzer gehalten und nahe herangelassen wird, der ihnen aber dann in schnellem Zubiß Stücke aus den Flossen stanzt, von denen er sich ernährt. Diesen besonders schönen Fall von Mimikry unter Wirbeltieren beobachteten EIBL-EIBESFELDT [1] und RANDALL [3] im Freien; EIBL-EIBESFELDT beschrieb dazu noch eine besondere Schwimmweise des räuberischen *Aspidontus*, die den sogenannten „Tanz“ des Putzers nachahmt.

Durch vergleichende Untersuchung mehrerer Schleimfisch-Arten gelang es, den Ursprung dieses nachgeahmten „Tanzes“ sowie einiger weiterer Verhaltensübereinstimmungen zwischen Putzer und Nachahmer aufzufinden. Beide Arten sind nicht miteinander verwandt, die Ähnlichkeit beruht rein auf Konvergenz.

Die wichtigsten Ergebnisse dieser vergleichenden Untersuchung sind inzwischen veröffentlicht (WICKLER [6]) und sollen an dieser Stelle nicht wiederholt werden. Hier wird nur gezeigt, welcher rote Faden sich durch eine Reihe von Filmen zieht, die notwendig — wie noch erörtert wird — sehr verschiedene Titel tragen, und wie sie thematisch zusammenhängen.

Zuvor einiges zur Methodik. Wir hielten jeweils mehrere der zu vergleichenden Arten nebeneinander, konnten also lebende Tiere und ihr „Originalverhalten“ vergleichen und waren dabei nur zum kleinen Teil auf unsere „Verhaltenskonserven“ angewiesen. Gefilmt wurde mit einer Arriflex (16 mm) zuerst auf Gevaert 36, später auf teilweise überlagertem und daher billigerem Tri-X. Einige Male war es nötig, denselben Fisch in verschiedenen großen Becken aufzunehmen (vgl. z. B. Film E 139). Die Umstellung der Beleuchtung (durchweg Nitraphot-Lampen) war dann oft etwas schwierig, da möglichst keine Ausleuchtungsunterschiede auftreten sollten, und das Auswählen der geeigneten Kameraobjektive (teils mit in eigener Werkstatt hergestellten Zwischenstücken an die Arriflex angepaßt) erforderten vom Kameramann — dessen Geduld überdies von den Tieren zuweilen stark strapaziert wurde — viel Geschick und Erfahrung. Für einige Einstellungen wurde das jeweilige Objektiv mit Klebeband in einer an sich durchaus unvorschriftsmäßigen Stellung befestigt. Eine Angabe der benutzten Optiken hat unter diesen Umständen gar keinen Sinn. Wenn möglich, wurden die Vorgänge in einem eigens dafür eingerichteten Filmraum aufgenommen; manches aber mußte in Aquarien gefilmt werden, vor denen oft gar kein oder nur ein Zweibeinstativ Platz hatte.

Mehrmals enthielt eine Filmrolle Aufnahmen von verschiedenen Arten, und regelmäßig verteilten sich zusammengehörige Einstellungen auf mehrere Rollen. Da es dann erfahrungsgemäß bei der Veröffentlichung für die Kopieranstalt schwierig ist, zu der angelieferten, von uns geschnittenen Arbeitskopie die entsprechenden Negativstreifen zu finden, bekam jede belichtete 30 m- oder 120 m-Rolle eine Nummer, die von der Kopieranstalt auf den Negativanfang übertragen wurde und so auch auf die Arbeitskopie kam. Auf jede später herausgeschnittene und natürlich auch auf jede in der endgültigen Fassung verwendete Einstellung wurde an beiden Schnittenden mit Fettstift wieder diese Nummer geschrieben. So wußten wir immer, woher jede Aufnahme stammte, und die Kopieranstalt bekam auf 120 m (oft sogar auf 30 m) genau angegeben, wo diese Einstellungen zu suchen waren. Dieses Verfahren hat sich sehr gut bewährt, zumal bei vielen parallel laufenden Filmvorhaben.

Für die Untersuchung der Putzer-Nachahmer-Mimikry war es nötig, folgende Verhaltensweisen bei mehreren Arten zu vergleichen: a) freies Schwimmen, b) Nahrungsaufnahme, c) Farbwechsel, d) Nicken, e) Nickschwimmen und f) einige aus dem Nicken und Nickschwimmen ableitbare Bewegungsweisen (Bauchzeigen, Hochrecken, Schwanzschlagen usw.). Zur Verfügung standen für diese Vergleichsfilme die Arten *Runula rhinorhynchos*, *Aspidontus taeniatus*, *Petroscirtes temminckii*, *Ecsenius bicolor*, *Emblemaria pandionis* sowie der Putzer *Labroides dimidiatus* und einige weitere Meeresfische, die für Einzelprobleme wichtig oder als Putzkunden oder Opfer für die Räuber unentbehrlich waren. Verglichen werden sowohl gleiche Verhaltensweisen an verschiedenen Arten als auch phylogenetisch auseinander entwickelte Verhaltensweisen an je ein und derselben Art. Die Tafel I zeigt, welche Verhaltensweise in jedem Film zu finden ist. Nicken und Nickschwimmen und ihnen ähnliche Bewegungsweisen können von Art zu Art verschiedene soziale Signalbedeutung haben, fast immer im Kampf- oder Balz-Zusammenhang; welche es bei einer Art ist, kann man durch Vergleich mit der Filmnummer sehen, die in den beiden Spalten „Kampf“ und „Balz“ eingetragen ist.

Wie man aus der Tabelle sieht, war es nötig, von den verglichenen Arten mehr oder weniger vollständige Beschreibungen des Verhaltensinventars zu geben und die zu vergleichenden Bewegungsweisen im Film in ihren situationsgemäßen Zusammenhängen mit anderen Verhaltensweisen zu zeigen (vgl. WICKLER [4], [5]); dadurch kommen die Filme zu recht verschieden lautenden Titeln. Und deshalb gibt es Nicken und Nickschwimmen nicht als Filmtitel, da diese für den Vergleich hier zwar wichtigsten Bewegungen doch nur jeweils ein Stück aus dem Kampf oder der Balz sind.

Die Tafel II zeigt, wie die einzelnen Filme nach dem hier angeführten Gesichtspunkt miteinander verzahnt sind. E 127 zeigt den Putzer-Lippfisch, das Vorbild für den Nachahmer, wie er frißt und schwimmt; seine

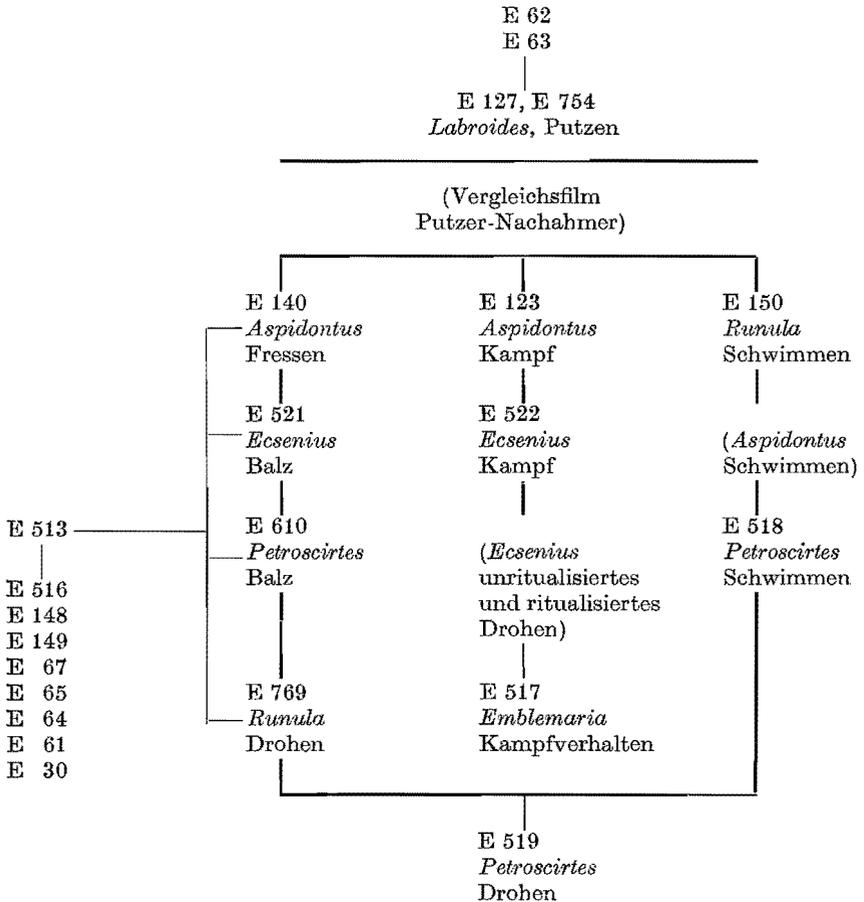
	<i>Runula rhino- rhyngchos</i>	<i>Aspidontus taeniatus</i>	<i>Petroscirtes temminckii</i>	<i>Ecsenius bicolor</i>
Schwimmen	E 150		E 518	E 520
Nahrungserwerb	E 139	E 140	E 518	E 520
Farbwechsel		E 123	E 518 E 610	
Nicken	E 123	E 123		E 522
Nickschwimmen		E 123 E 140	E 610	E 521
Hochrichten			E 519	E 522
Bauchzeigen		E 123	E 519	E 522
Schwanzhängen			E 519	E 522
Schwanzschlagen		E 123	E 519	E 522
Kampf	E 123	E 123	E 519	E 522
Balz			E 610	E 521

Tafel I.

Übersicht über die filmische Darstellung der Verhaltensweisen bei verschiedenen Arten

Schwimmweise vergleiche man mit der ähnlichen von *Thalassoma* (E 62) und der andersartigen des Lippfisches *Novaculichthys* (E 63). Unter dem Trennstrich stehen die für das Verständnis der Evolution der Nachahmung wichtigen Filme. Die putzerähnliche Schwimmweise des *Aspidontus* kommt durch seine spezifische Schwere auf Grund der für seine Verwandtschaftsgruppe typischen Fortbewegungsweise zustande, wie die Vergleiche mit einem leichteren, weniger putzerähnlich (E 518) und einem schwereren, ganz anders schwimmenden Verwandten (E 150) zeigen. — Die Tanz-Nachahmung entsteht aus einem in der ganzen Blenniidengruppe verbreiteten Konfliktverhalten, dem Heben und Senken des Kopfes. Es kann auftreten wenn der Fisch in seiner Wohnröhre liegt oder wenn er frei schwimmt, und es kann in beiden Situationen verschiedene Bedeutungen haben. Nicken in der Röhre liegend ist oft Drohung (E 123, E 522). An einem entfernten Verwandten, *Emblemaria*, zeigt E 517, daß die wichtige vertikale Auf-Ab-Bewegung statt mit Kopf und Vorderrumpf auch mit entsprechend vergrößerten Flossen allein ausgeführt werden kann. Diese konvergente Ritualisierung liefert ein wichtiges Argument dafür, daß die Auf-Ab-Bewegung das wichtige Signalelement ist.

Das Nickschwimmen sieht verschieden aus, je nachdem welche Schwimmform die Art hat (s. E 518, E 150); wenig putzerähnlich ist es bei *Petroscirtes* (E 610) und *Runula* (E 150), ähnlicher schon bei *Ecsenius* (E 521). Daß dabei ein Konflikt zwischen Vorwärts- und Rückwärtsstreben besteht und daß er sich nur je nach Schwimmweise — die wieder vom spezifischen



Tafel II.

Übersicht über die im Text verwendeten Argumentationsreihen

Mit Kurztitel genannte Filme gehören unmittelbar zum Thema, die anderen weisen auf weitere, S. 113 angegebene Vergleichsmöglichkeiten hin. Genaue Titel für alle Filme enthält die Übersicht am Ende der Arbeit. Titel in Klammern bezeichnen noch unveröffentlichte Filme

Oben steht über dem Querstrich das Vorbild, darunter der Nachahmer. Die linke senkrechte Reihe (E 140—E 769) zeigt die nachgeahmte Bewegung, den „Tanz“ in verschiedener Form und Bedeutung bei verwandten Arten. Der Tanz ist eine Überlagerung aus dem Nicken des festliegenden Fisches (mittlere Reihe) und dem Schwimmen (rechte Reihe). Verschiedene Schwimmformen, bedingt durch zunehmendes spezifisches Gewicht von *Petroscirtes* über *Aspidontus* zu *Runula*, ergeben verschiedene Tänze. *Petroscirtes* liegt fast nie fest und ist genau so leicht wie Wasser, nickt sozusagen frei im Wasser stehend und bildet beim Drohen (E 519) ein logisches Bindeglied zwischen den beiden äußeren Reihen. *Emblemaria* (E 517) „nickt“ mit der Rückenlosse und liefert damit ein starkes Argument für die Signalbedeutung der Auf-Ab-Bewegung des Kopfes in der mittleren (Nick-)Reihe. Ganz links: Filme über Lokomotion von Plectognathen zum Vergleich (s. S. 117)

Gewicht, also vom Grad der Rückbildung der Schwimmblase abhängt — verschieden auswirkt, zeigt am besten *Petroscirtes* (E 519), der tatsächlich ungehindert vorwärts und rückwärts schwimmt und dem nur leichte Kopfauf- oder Kopfab-Stellungen überlagert. Daß der gleiche Konflikt in ganz anderen Fischgruppen zu ähnlichen Bewegungsweisen führt, sieht man in E 513 an einem Drückerfisch (um dessen Schwimmweise zu verstehen, kann man dann die 8 Enzyklopädie-Einheiten über die verschiedenen Lokomotionsweisen der Plectognathen heranziehen E 30, E 61—65, E 66, E 148, E 149, E 516).

In allen diesen Fällen hat die Nickbewegung eine bestimmte Bedeutung, nur bei *Aspidontus* nicht; bei ihm war sie sozusagen noch frei verfügbar

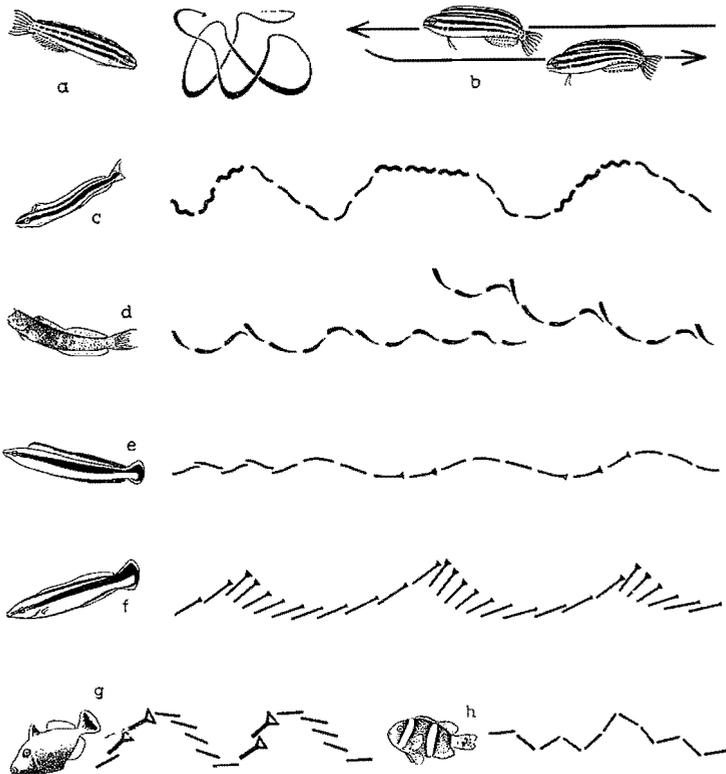


Abb. 1. Formen des Nickschwimmens

- a: *Petroscirtes*-♂, Balz (E 610); b) *Petroscirtes*-♀, Drohen (E 519); c: *Ranula*, Drohschwimmen (E 769); d: *Ecsenius*-♂, Balz (E 521); e: *Aspidontus*, Nickschwimmen; f: *Labroides*, Tanz (E 127); g: *Hemibalistes*, Reviermarkieren (E 513); h: *Amphiprion*, Schaukelschwimmen

und konnte in den Dienst der Nachahmung gestellt werden. E 140 zeigt, daß der Konflikt zwischen Vor- und Zurückschwimmen im *Aspidontus* vor dem Angriff auf einen größeren Beutefisch auftaucht und daß putzergewohnte Fische („irrtümlich“) auch vor dem Nachahmer in Putzaufforderungsstellung gehen (vgl. dazu den Normalfall mit dem Putzer in E 127).

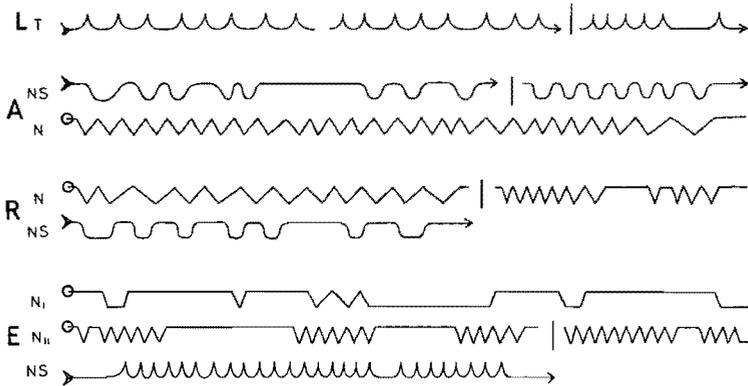


Abb. 2. Vergleich einiger Bewegungsfrequenzen

7,7 mm in der Waagerechten entsprechen 2 s

L: *Labroides*; A: *Aspidontus*; R: *Runula*; E: *Ecsenius*; T: Tanz; NS: Nickschwimmen; N: Nicken. Bei *Ecsenius* sind unregelmäßiges, wenig intensives Nicken und darunter typisches Drohnicken angegeben

Nach diesen Filmen hat H. KACHER die Nickschwimmbewegungen graphisch vergleichend dargestellt, um wenigstens ein ungefähres Übersichtsbild zu geben (Abb. 1). Dazunehmen muß man die ebenfalls aus den Filmen gewonnenen Bewegungsfrequenzen (Abb. 2). An diesen kann man z. B. auch sehen, wie bei *Ecsenius* unritualisiertes und als Drohen ritualisiertes Kopfnicken (E, N_I und N_{II}) charakteristisch verschieden sind — einer derjenigen schönen Fälle, wo man am gleichen Tier die ursprünglich als Epiphänomen auftretende und die daraus entwickelte spezialisierte Signalbewegung nebeneinander hat, was Vergleiche natürlich sehr viel leichter macht als bekäme man die Entwicklungsstufen nur an verschiedenen Arten zu sehen. Mit diesen beiden Abbildungen allein kann man das jedoch nicht belegen; der Abstand zu den im Film festgehaltenen originalen Bewegungsabläufen ist weiter als der zwischen einem gezeichneten und dem originalen Skelettstück. Deshalb wurden alle für diese vergleichende Arbeit (WICKLER [6]) hergestellten Filme auch veröffentlicht, sie gehören als wichtiger Teil dazu.

Damit gelang es erstmals, die Evolution eines mimetischen Verhaltens aufzuklären; und sie ist — ebenfalls erstmalig — durch eine Reihe von Filmen so vollständig belegt, daß die Ergebnisse jederzeit nachprüfbar sind.

Selbstverständlich kann und soll diese Reihe noch vervollständigt werden, sobald weitere Arten die Gelegenheit dazu bieten. Auch hier wächst der Wert der Vergleichssammlung mit ihrer Größe.

Die Aufnahme der Filme war durch eine Sachbeihilfe der Deutschen Forschungsgemeinschaft möglich. Alle Aufnahmen machte H. KACHER.

Literatur

- [1] EIBL-EIBESFELDT, I., Der Fisch *Aspidontus taeniatus* als Nachahmer des Putzers *Labroides dimidiatus*. Z. Tierpsychol. **16** (1959), S. 19—25.
- [2] KUHL, W., Vom Forschungsfilm zur Veröffentlichung. Mikroskopie **7** (1952), S. 296—344.
- [3] RANDALL, J. E., A review of the labrid fish genus *Labroides*. Pacific Science **12** (1958), S. 327—347.
- [4] WICKLER, W., Aquarienbeobachtungen an *Aspidontus*, einem ektoparasitischem Fisch. Z. Tierpsychol. **17** (1960), S. 277—292.
- [5] WICKLER, W., Über das Verhalten der Blenniiden *Runula* und *Aspidontus*. Z. Tierpsychol. **18** (1961), S. 421—440.
- [6] WICKLER, W., Zum Problem der Signalbildung, am Beispiel der Verhaltensmimikry zwischen *Aspidontus* und *Labroides*. Z. Tierpsychol. **20** (1963), S. 657—679.
- [7] WOLF, G., Der wissenschaftliche Film. Naturwiss. **44** (1957), S. 477—482.
- [8] WOLF, G., Encyclopaedia Cinematographica. Forschungsfilm **2** (1957), S. 304—310.

Übersicht über die in dieser Arbeit genannten Filme der ENCYCLOPAEDIA CINEMATOGRAPHICA

- E 30 — *Tetrodon fahaca* — Schwimmbewegungen
 E 61 — *Pseudalutarius nasicornis* (Monacanthidae, Balistiformes) — Schwimmbewegungen
 E 62 — *Thalassoma spec.* (Labridae) — Brustflossen-Schwimmen
 E 63 — *Novaculichthys taeniourus* (Labridae) — Brustflossen-Schwimmen
 E 64 — *Acanthurus xanthopterus* (Acanthuridae) — Brustflossen-Schwimmen
 E 65 — *Diodon spec.* (Diodontidae, Balistiformes) — Schwimmbewegungen
 E 66 — *Histrio histrio* (Antennariidae) — Schwimmen (Flossenbewegungen, Rückstoß), Beutefang
 E 67 — *Triacanthus biaculeatus* (Triacanthidae, Balistiformes) — Schwimmen
 E 123 — *Aspidontus taeniatus* (Blenniidae) — Kampfverhalten
 E 127 — *Labroides dimidiatus* (Labridae) — Putzen verschiedener Fische
 E 139 — *Runula rhinorhynchus* (Blenniidae) — Nahrungserwerb
 E 140 — *Aspidontus taeniatus* (Blenniidae) — Nahrungsaufnahme
 E 148 — *Balistapus undulatus* (Balistidae) — Schwimmbewegungen
 E 149 — *Odonus niger* (Balistidae) — Schwimmbewegungen
 E 150 — *Runula rhinorhynchus* (Blenniidae) — Schwimmbewegungen
 E 513 — *Sufflamen albicaudatus* (Balistiformes) — Graben
 E 516 — *Rhinecanthus aculeatus* (Balistiformes) — Schwimmbewegungen
 E 517 — *Emblemaria pandionis* (Blenniidae) — Kampfverhalten

- E 518 — *Petroscirtes temminckii* (Blenniidae) — Schwimmen und Fressen
- E 519 — *Petroscirtes temminckii* (Blenniidae) — Drohen
- E 520 — *Ecsenius bicolor* (Blenniidae) — Schwimmen und Fressen
- E 521 — *Ecsenius bicolor* (Blenniidae) — Balz
- E 522 — *Ecsenius bicolor* (Blenniidae) — Kampfverhalten
- E 610 — *Petroscirtes temminckii* (Blenniidae) — Balz
- E 754 — *Labroides dimidiatus* (Labridae) — Putzen verschiedener Fische (Freiwasseraufnahmen)
- E 769 — *Runula rhinorhynchus* (Blenniidae) — Drohen