

**Mechanismen reproduktiver Isolation
bei schwefelangepassten Formen
des Atlantikkärpflings (*Poecilia spec.*)**

Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades
der Naturwissenschaften

Vorgelegt beim Fachbereich Biowissenschaften
der Johann Wolfgang Goethe - Universität
in Frankfurt am Main

von

Claudia Zimmer

aus Langen

Frankfurt am Main 2019

(D 30)

vom Fachbereich Biowissenschaften (15) der
Johann Wolfgang Goethe - Universität als Dissertation angenommen.

Dekan:

Prof. Dr. Sven Klimpel

Institut für Ökologie, Evolution und Diversität
Integrative Parasitologie und Tierphysiologie

Gutachter:

Prof. Dr. Lisa Maria Schulte

Institut für Ökologie, Evolution und Diversität
Wild- und Zootierbiologie und Systematik

Prof. Dr. Bruno Streit

Institut für Ökologie, Evolution und Diversität
Ökologie und Evolution

Datum der Disputation:

“The world and the universe is an extremely beautiful place, and the more we understand about it the more beautiful does it appear.”

— Richard Dawkins

“The entire universe has been neatly divided into things to (a) mate with, (b) eat, (c) run away from, and (d) rocks.”

– Terry Pratchett

Danksagung

Auf dem Weg seit dem Beginn meiner Arbeit als Doktorandin an der Goethe-Universität Frankfurt bis zur Fertigstellung dieser Dissertation haben mich zahlreiche Personen unterstützt, ohne deren Wissen, Hilfe und Zuspruch ich nicht bis hierher gekommen wäre.

Ich möchte mich besonders bei Prof. Dr. Lisa Maria Schulte bedanken, die mir die Möglichkeit gegeben hat, diese Dissertation anzufertigen. Ihre Bereitschaft, mir mit Rat und Tat zur Seite zu stehen und die freundliche Zusammenarbeit haben es mir ermöglicht, diesen Weg bis zum Ende zu gehen. Zudem hat sie mir von Anfang an das Gefühl bestätigt, dass es sich bei meinem Thema um einen äußerst spannenden Teil der Biologie handelt.

An Prof. Dr. Bruno Streit geht mein Dank für die jahrelange Unterstützung und die Bereitschaft, als mein Zweitgutachter aufzutreten. Stellvertretend für die Arbeitsgruppe „Ökologie und Evolution“ möchte ich mich bei ihm für das angenehme Arbeiten in diesem tollen Team bedanken, das unglaublichen Spaß gemacht hat.

Ich bin Prof. Dr. Enrico Schleiff zu großem Dank verpflichtet, da er mir, als ich kurz vor dem Aufgeben war, die Augen für neue Wege geöffnet hat.

Prof. Dr. Martin Plath hat mich auf dem Weg hierher geleitet und mir die wissenschaftliche Arbeitsweise beigebracht. Unter seiner Anleitung wurden alle Versuche angefertigt. Ich bin dankbar für ein freundschaftliches Verhältnis und alle Möglichkeiten, die mir durch ihn offenstanden.

Meinen Kollegen Dr. Jonas Jourdan, Dr. Carolin Sommer-Trembo, Yvonne Bohr, Dr. Madlen Ziege, Wei Chen und Constanze Eifert verdanke ich angeregte Diskussionen, neue Sichtweisen auf meine Daten und eine Menge Unterstützung bei allen großen und kleinen Problemen und Herausforderungen. Ich wünsche allen, dass sie auf dem eingeschlagenen Weg erfolgreich sind und ihre Ziele erreichen – und zur Not gibt's immer ein Stück Schokolade.

Prof. Dr. Lenin Arias-Rodriguez und sein Team an der UJAT in Villahermosa haben es mir ermöglicht, bei meinen Forschungsreisen nach Mexiko meinen Weg zu finden, einen Platz für meine Experimente zu haben und die schwierigen Gewässer der notwendigen Genehmigungen zu navigieren. Dafür und für lustige informelle Abende bin ich sehr dankbar.

Mein Dank geht auch an Ulrike Helbig, die einen Teil dieser Arbeit Korrektur gelesen hat.

An die Studenten und Mitarbeiter der Goethe-Universität Frankfurt, namentlich Simon Hornung, Konrad Lipkowski, Max Lazar, Yesim Verel, Birgit Bretträger, Christian Jung, Marie Hohoff, Dr. David Bierbach, Eva Wörner und Holger Geupel, möchte ich meinen Dank für die großartige Unterstützung bei den Versuchen richten.

Auch bei meinem Aufenthalt an der NWA&F University in Yangling, VR China, habe ich viel Unterstützung erfahren. Besonders möchte ich mich bei Jiancao Gao und Xu Han bedanken, die die genetischen Proben bearbeitet haben. Dazu haben mir Guilherme Gomes Silva, Bojian Chen und Xu Ouyang das Leben und Arbeiten in China versüßt.

Zuletzt möchte ich mich bei meinen Lieben zuhause bedanken, vor allem bei meinem Partner James Earp, der mich auch in den schwierigsten Stunden ertragen hat. Meine Mutter und Schwester haben mich von Anfang an unterstützt und ermutigt. Vielen Dank, Katja, für deine Mühe beim Lektorieren. Meine besten Freunde Philipp Hollmann und Simone Kilian sind den langen Weg mit mir gegangen und werden das Ende meiner Promotion sicher genauso sehr herbeigehofft haben wie ich.

Inhalt

1	Zusammenfassung.....	1
2	Einleitung	3
2.1	Artbildung, Artkonzept und Selektion.....	3
2.2	Ökologische Artbildung	6
2.3	Weibliche Partnerwahl, Paarungspräferenzen und <i>indicator traits</i>	8
2.4	Reproduktive Isolation im Studiengebiet	13
2.5	Studienorganismus.....	16
2.6	Weibliche Partnerwahl bei <i>Poecilia spec.</i>	19
2.7	Fragestellungen.....	23
3	Material und Methoden.....	27
3.1	Studiengebiet und Fangstellen	27
3.2	Färbung bei <i>Poecilia spec.</i>	31
3.2.1	Farbmessung	33
3.2.2	Statistik	34
3.3	Vererbung der männlichen Färbung	35
3.4	Färbung und Genetik in Hybridzonen	36
3.4.1	Genetik.....	36
3.4.2	Färbung in Hybridzonen.....	37
3.5	Weibliche Partnerwahl aufgrund von Färbung.....	38
3.5.1	Erstellen von Animationen.....	38
3.5.2	Ablauf Partnerwahlversuche.....	39
3.5.3	Statistik	40
3.6	Konditionsabhängige weibliche Partnerwahl	41
3.6.1	Erstellen von Videos und Animationen	41
3.6.2	Statistik	42
4	Ergebnisse	43
4.1	Färbung bei <i>Poecilia spec.</i>	43
4.1.1	Weibchen	43
4.1.2	Männchen	48
4.2	Vererbung der männlichen Färbung	52
4.3	Färbung und Genetik in Hybridzonen	53
4.3.1	Genetik.....	53

4.3.2	Färbung von Hybriden	53
4.4	Weibliche Partnerwahl aufgrund von Färbung.....	64
4.5	Konditionsabhängige weibliche Partnerwahl	66
5	Diskussion.....	68
5.1	Färbung bei <i>Poecilia spec.</i>	68
5.2	Vererbung der männlichen Färbung	73
5.3	Färbung und Genetik in Hybridzonen	75
5.4	Weibliche Partnerwahl aufgrund von Färbung.....	76
5.5	Konditionsabhängige weibliche Partnerwahl	79
5.6	Schlussfolgerungen	84
6	Literaturverzeichnis	89
7	Anhang	109

1 Zusammenfassung

Die Differenzierung zwischen Teilpopulationen hin zu unterschiedlichen Arten kann nur erfolgen, wenn zwischen diesen Teilpopulationen reproduktive Isolation besteht. Wie die unterschiedlichen Arten von reproduktiver Isolation zusammenwirken und welche Voraussetzungen bestehen müssen, um neue Arten zu bilden, muss in jedem Studiensystem untersucht werden. Ein idealer Ansatzpunkt sind Arten, die sich mehrfach an anspruchsvolle Habitate angepasst haben, deren Artbildung also von ökologischen Habitatparametern bestimmt wird. Dieser Vorgang wird als Ökologische Artbildung bezeichnet. Im Artkomplex *Poecilia spec.*, der im Süden Mexikos mehrere schwefelangepasste Ökotypen ausgebildet hat, wurden erste Hinweise auf eine Korrelation zwischen der Selektionsstärke von natürlicher und sexueller Selektion gefunden, deren Einfluss zusammen die bestehenden reproduktiven Barrieren zwischen Klarwasser- und Schwefelökotyp formen. Wie diese Reproduktionsbarrieren beschaffen sind und wie die Umweltvariable Schwefel auf die Morphologie und das Verhalten der Poeciliiden Einfluss nimmt, wurde in der vorliegenden Arbeit anhand von fünf Fragestellungen untersucht. (1) Die Körperfärbung kann ein aussagekräftiges Signal für die Qualität des potentiellen Partners bei der Fortpflanzung sein. Wie beeinflusst die extreme Umweltvariable Schwefel die Ausbildung von Färbung? (2) Sind die gefundenen Anpassungen der Färbung erblich oder werden sie plastisch entsprechend des Nahrungsangebots ausgebildet? (3) In einem der untersuchten Flusssysteme konnte unvollständige reproduktive Isolation zwischen der Klarwasser- und Schwefelpopulation nachgewiesen werden. Sind in den Mischzonen zwischen diesen beiden Habitaten Hybriden genetisch nachweisbar und bilden diese die Färbungsanpassungen der Klarwasser-, der Schwefelpopulation oder eine intermediäre Form aus? (4) Die Gelbfärbung der Flossen bei Männchen scheint ein geeignetes Merkmal für die Anzeige der Qualität zu sein, da es möglicherweise unabhängig vom Nahrungsangebot ausgebildet wird. Besteht eine weibliche Präferenz für dieses Merkmal? (5) Auch die weibliche Partnerwahlpräferenz wird vom Habitat und dem eigenen Zustand beeinflusst. Wie verändert sich die Präferenz für Männchen mit gutem Ernährungszustand bei Weibchen, die hungrig sind?

Um diese Fragen zu beantworten, wurden in mehreren Jahren Männchen und Weibchen der Arten *Poecilia mexicana* und *Poecilia sulphuraria* aus sieben Populationen im Studiengebiet in Südmexiko gefangen und auf ihre Färbung untersucht sowie Laborpopulationen getestet. Es konnten generelle Anpassungen der Färbung an die Umweltvariable Schwefel nachgewiesen werden. Dazu gehören die Aufhellung der Körperregionen, die durch Tarnung (konkret: *countershading* und *background matching*) vor Entdeckung durch Prädatoren schützen, und die Reduktion von Gelb- und Rottönen. Diese Anpassung ist vermutlich auf das geringe Angebot an Karotinoiden in den schwefelbelasteten Extremhabitaten zurückzuführen. Außerdem konnten zahlreiche flusssystem-spezifische Anpassungen beschrieben werden, deren Ursachen in den Unterschieden zwischen den Schwefelhabitaten untereinander begründet sind. Das Flusssystem des Río Tacotalpa stellt hier eine Besonderheit dar, da Männchen eine besonders starke Gelbfärbung der Flossen aufweisen. Wildgefangene und laborgeborene Männchen dieses Flusssystems wurden verglichen, um einen Hinweis auf den Einfluss des Nahrungsangebots auf dieses Merkmal zu untersuchen. Tatsächlich ist die Ausprägung dieses Merkmals, die Gelbfärbung der Flossen, unabhängig vom Angebot an Karotinoiden. Während die hier verwendeten genetischen Analysen nicht geeignet waren, Hybriden aus den Mischzonen zwischen Schwefel- und Klarwasserhabitat nachzuweisen, ergaben die

Untersuchungen von Individuen aus den Mischzonen keine eindeutigen Ergebnisse über eine etwaige intermediäre Ausbildung der Färbung. Die Präsentation von Männchen, deren Gelbintensität an den Flossenspitzen künstlich verändert wurde, konnte bei Weibchen keine eindeutige Präferenz für stärker gefärbte Männchen aufzeigen. Vielmehr weist dieses Ergebnis auf eine starke Korrelation zwischen mehreren Merkmalen (z. B. weitere morphologische Merkmale, Verhalten) hin, die für die Beurteilung der männlichen Qualität herangezogen werden. Die weibliche Präferenz für konditionsabhängige Merkmale wird bei schwefelangepassten Weibchen leicht verstärkt, wenn diese hungrig sind. Eine solche flexible Präferenz sollte gerade in Habitaten mit starken Fluktuationen im Nährstoffangebot existieren. Dabei waren Weibchen, denen Videoaufnahmen präsentiert wurden, eher in der Lage, das qualitativ hochwertigere Männchen zu identifizieren, als Weibchen, denen animierte Bilder präsentiert wurden. Auch hier wird davon ausgegangen, dass die Reduktion auf eines oder wenige Merkmale, die für die Partnerwahl zur Verfügung stehen, keine ausreichend starke Reaktion auslösen können. Vielmehr ist der Zugriff auf alle Aspekte der männlichen Erscheinung wichtig, um die Qualität des potentiellen Partners zu beurteilen.

Färbung ist also generell geeignet, den Ökotyp eines Individuums zu bestimmen und ein solches Merkmal kann der Artbestimmung im ersten Schritt der Partnerwahl dienen. Dasjenige männliche Färbungsmerkmal, das über mehrere Generationen gleichbleibend ausgeprägt wurde – die Gelbfärbung der Flossen – reicht jedoch nicht aus, um bei der weiblichen Partnerwahl eine Reaktion auszulösen. Vielmehr deuten die Ergebnisse auf eine enge Korrelation der Färbung mit weiteren Merkmalen in Morphologie und Verhalten eines Individuums hin, die vom wählenden Weibchen stets gemeinsam entsprechend der *Multiple-message*-Theorie betrachtet werden. Auch der Vergleich zwischen Videoaufnahmen und animierten Fotografien als Stimuli bei der Partnerwahl ergab, dass der Aspekt Verhalten (nur verfügbar mit Videoaufnahmen) für eine Partnerwahlentscheidung von Bedeutung ist.

Meine Arbeit konnte den bestehenden Wissensschatz um die bestehenden reproduktiven Barrieren im Studiensystem um den Aspekt der Färbung erweitern. Meine Ergebnisse zeigen weitere spannende Fragestellungen auf. Je größer das Verständnis der vorliegenden Selektionskräfte und Mechanismen reproduktiver Isolation ist, desto besser kann die Wissenschaft verstehen, welche Umgebungsvariablen welchen Einfluss auf den Prozess der Artbildung haben.

2 Einleitung

Die Entstehung von Arten als Teilgebiet der Evolutionsbiologie hält bis heute viele offene Fragen vor. Welche Merkmale für reproduktive Isolation zwischen Teilpopulationen verantwortlich sind, unter welcher Selektion sie stehen und ob und wie sich Teilpopulationen zu zwei Arten formen, das alles sind Fragen, die in jedem System neu beantwortet werden müssen. In meiner Arbeit beschäftige ich mich mit dem Artkomplex *Poecilia spec.* aus Extremhabitaten im Süden Mexikos, an denen der Einfluss von Partnerwahl auf Merkmale untersucht werden soll, die die ökologische Anpasstheit signalisieren könnten, die wiederum ein Motor für Artbildung sein kann.

2.1 Artbildung, Artkonzept und Selektion

Eine der zentralen Fragen der Evolutionsbiologie befasst sich mit der Evolution von Individuen einer Population in verschiedene Richtungen und damit einer Diversifizierung, an deren Ende die Entstehung von Arten stehen kann. Seit Darwin's „*Origin of Species*“ (1859) werden zahlreiche theoretische Modelle diskutiert und Beispiele für das eine oder andere Konzept im Labor getestet und in der Natur beschrieben (z. B. zusammengefasst von Coyne und Orr 2004). Grundlage für die einzelnen Modelle ist ein klar definiertes Artkonzept, in dem beschrieben wird, wie man Arten voneinander abgrenzt. Das intuitivste und hilfreichste Artkonzept, das „Biologische Artkonzept“, wurde von Mayr (1942) beschrieben und bezeichnet diejenigen Populationen als Arten, die von anderen Populationen vollständig durch Genflussbarrieren getrennt sind, wo also vollständige reproduktive Isolation (RI) besteht und keine Hybriden entstehen können. In der „Modernen Synthese“ (der Einbeziehung von Darwins Artbildung durch natürliche Selektion und Mendels erster Beschreibung von Genetik in eine gemeinsame Theorie der Evolution; Mayr 1980) wird dieses Konzept teilweise aufgebrochen, indem es die Bildung von Hybriden zwar zulässt, aber die Populationen weiterhin als distinkte Arten bestehen bleiben; dabei führt Hybridisierung nicht zum Auflösen der Artgrenzen (Mallet 1995). Mit dieser Definition verhindert eine Genflussbarriere eine Einwanderung von Genen/Allelen nicht vollständig und ihre absolute und relative Stärke der durch sie verursachten RI kann gemessen werden (z. B. Coyne und Orr 1997; Schemske 2000; Plath et al. 2013).

Der Prozess der Artbildung kann in drei Schritte unterteilt werden (Langerhans und Riesch 2013): 1) die Diversifizierung von Genen und Merkmalen innerhalb einer Population, die durch zufällige Veränderungen (engl. *genetic drift*), direktionale oder disruptive Selektion erfolgen kann, 2) eine Herausbildung von reproduktiven Barrieren, hervorgerufen durch Unterschiede in diesen Genen oder Merkmalen und 3) bei Akkumulation oder Verstärkung der reproduktiven Barrieren eine vollständige Abgrenzung zwischen Teilpopulationen und damit die Entstehung distinkter Arten. Diese Unterteilung soll eine Hilfestellung bei der Erforschung von Artbildung geben, stellt aber keine Beschreibung tatsächlicher Vorgänge dar, da Artbildung in keinem bisher bekannten System als zielgerichteter Prozess beschrieben werden konnte. Vielmehr können Auswirkungen von zunächst artbildenden Mechanismen bei veränderten Umgebungsbedingungen einer Artbildung entgegenwirken, andere, vorher unabhängige Vorgänge beeinflussen und selbst nach Etablierung von multiplen und starken Genflussbarrieren eine Rückkehr zu vollständiger Homogenisierung und Panmixie passieren (z. B. Seehausen et al. 2008). Daher gilt die Entstehung von reproduktiver Isolation und der Mechanismus, der die verantwortlichen Merkmale verändert, als

vielversprechender Fokus für die Erforschung von Artbildung, ohne jedoch Aussagen darüber treffen zu können, ob sich Arten in der Zukunft abgrenzen werden.

Der erste Schritt im theoretischen Prozess der Artbildung befasst sich mit der Diversifizierung von Genen und Merkmalen (Langerhans und Riesch 2013). Dies kann durch zwei Arten von Mechanismen erfolgen. Zum einen kann es zu einer zufälligen Verschiebung des Populationsmittelwertes für ein Merkmal kommen, die keine Auswirkung auf das Überleben oder die reproduktive Fitness von Individuen hat. Diese „genetische Drift“ kommt also ganz ohne selektive Kräfte aus und findet sich in der Natur am häufigsten bei Populationen, die lange Zeit allopatrisch lebten und deren zufällige Merkmalsveränderungen zu RI führen (Coyne und Orr 2004). Dieser Prozess wird als „Artbildung ohne Selektion“ bezeichnet (engl. *speciation without selection*; Langerhans und Riesch 2013; Nosil 2012). Weitere Beispiele hierfür sind die zufällige Entstehung von Polyploidie (Winge 1917) oder Gründungsereignisse (sogenannte „Flaschenhalsereignisse“, engl. *population bottlenecks*; Powell 1978; Dodd und Powell 1985), bei denen eine begrenzte Zahl von Individuen mit einem eingeschränkten Teil der genetischen Varianz der Ursprungspopulation neue Habitate erschließt und kein Austausch zwischen Ursprungs- und Gründerpopulation stattfindet. Die anschließende Evolution der Populationsgenpools kann zu reproduktiven Barrieren zwischen den Populationen führen, die sich erst bei einem etwaigen erneuten Kontakt zeigen. Gemein ist diesen Vorgängen, dass Veränderungen ganz ohne selektive Kräfte erfolgen.

Die Veränderung eines Merkmals kann jedoch auch als Anpassung an einen Selektionsdruck erfolgen. Führen solche Veränderungen zur Ausbildung von RI, wird dies als „Artbildung durch Selektion“ bezeichnet (engl. *speciation by selection*; Schluter 2009; Langerhans und Riesch 2013). Dabei schließt „Selektion“ sowohl die natürliche und sexuelle Selektion als auch die etwas diffusere und wenig erforschte soziale Selektion ein (nach West-Eberhard 1983). Beispiele für Modelle aufgrund von sexueller Selektion sind *Fisher's runaway* (Fisher 1930) und Artbildung resultierend aus einem Konflikt zwischen Geschlechtern (engl. *sexual conflict*; Chapman et al. 2003; Arnqvist und Rowe 2005). Die bei weitem am intensivsten und ausführlichsten beschriebene Theorie der Artbildung durch Selektion ist die Ökologische Artbildung (Rundle und Nosil 2005; Nosil 2012), die die Artbildung entlang ökologischer Gradienten erklärt (Deacon et al. 2018; Diamond und Chick 2018; Riesch et al. 2018) und deren Annahmen im vorliegenden Studiensystem einen Großteil der beschriebenen Phänomene erklären.

Selektion baut auf einer Variation von Merkmalen innerhalb einer Population auf (Darwin 1859); Selektionsdrücke bewirken eine Veränderung des Populationsmittelwertes für ein oder mehrere Merkmale (Mitchell-Olds et al. 2007). Bewirkt ein Selektionsdruck, dass extreme Variationen eines Merkmals einen Nachteil erfahren, bezeichnet man den Selektionsdruck als stabilisierend. Der Populationsmittelwert für dieses Merkmal bleibt gleich, jedoch verringert sich die Varianz für dieses Merkmal innerhalb der Population über die Zeit. Haben Individuen mit einer extremen Form des Merkmals einen Vorteil, wohingegen Individuen mit einer weniger extremen Form einen Nachteil haben, wirkt der Selektionsdruck directional und verschiebt über die Zeit den Populationsmittelwert in Richtung der extremen Form des Merkmals, bis andere Selektionskräfte dieser Entwicklung entgegenwirken. Ein disruptiver oder divergenter Selektionsdruck bringt Individuen auf beiden Seiten des Merkmalskontinuums einen Vorteil. Beispiele dafür sind die

2 Einleitung

Anpassung der Körperfärbung an Habitate, die sich distinkt unterscheiden (heller oder dunkler Untergrund), oder verschiedene Verhaltensstrategien, die nebeneinander bestehen können (z. B. Partnerwahlstrategien mit dominanten Männchen und *sneaker* Männchen; Parzefall 1969; Farr 1989). Disruptive Selektion ist stark vom Umgebungsgradienten abhängig und führt zur Herausbildung von zwei Formen des Merkmals oder Ökotypen. Ein wichtiger Aspekt der divergenten Selektion ist der Nachteil, den intermediäre Formen des Merkmals haben, was häufig bei Hybriden zwischen Ökotypen der Fall ist.

Der zweite Schritt im theoretischen Prozess der Artbildung ist die Herausbildung von reproduktiver Isolation (RI) auf Basis der bestehenden Unterschiede zwischen (Teil-)Populationen. Reproduktive Isolation liegt in vielen verschiedenen Formen vor, von denen hier nur einige genannt werden sollen (zusammengefasst von Coyne und Orr 2004). Grundsätzlich werden Formen von RI in zwei Kategorien unterschieden: präzygotische Isolation, die die Ausbildung einer Zygote verhindert, und postzygotische Isolation, die auf den entstehenden Hybridorganismus wirkt. Zur präzygotischen Isolation gehören geografische, physiologische und zeitliche Barrieren, die ein Zusammentreffen zwischen Sexualpartnern räumlich oder physiologisch (z. B. durch inkompatible Sexualorgane) verhindern oder durch unterschiedliche Fortpflanzungszeitpunkte verursacht werden. Darüber hinaus kann präzygotische Isolation durch natürliche Selektion gegen Migranten wirken, deren Fitness (körperliche Kondition, aber auch Fortpflanzungserfolg) durch ihre schlechte Anpassung an das neue Habitat verringert wird. Sexuelle Selektion durch diskriminierende Partnerwahl gegenüber Migranten kann zu geringerem Fortpflanzungserfolg führen. Auch eine Diskriminierung gegen die Gameten von Migranten und für Gameten des eigenen Ökotyps gehört zur präzygotischen Isolation. Zur postzygotischen Isolation zählen die genetische Inkompatibilität (Hybriden sind aufgrund von inkompatiblen Allelen unfruchtbar oder nicht überlebensfähig, engl. *hybrid infertility/inviability*) und der Einfluss von natürlicher Selektion auf die Fitness von Hybriden. Dabei wird angenommen, dass Hybriden grundsätzlich einen insgesamt intermediären Phänotyp zur Parentalgeneration ausbilden und damit an keines der von der Gesamtpopulation bewohnten Habitate angepasst sind. Eine weitere Form der postzygotischen Isolation stellt die Diskriminierung von Hybriden bei der Partnerwahl dar, die als *reinforcement* bezeichnet wird und eine Form der sexuellen Selektion darstellt (Servedio und Noor 2003). Alle diese Formen der RI können einzeln oder in Kombination vorkommen und ihre Isolation ist oft äußerst schwierig.

Der dritte Schritt in der theoretischen Betrachtung der Artbildung befasst sich mit der Akkumulation von Genflussbarrieren, dem Einfluss von Formen von RI aufeinander und dem Zusammenspiel von verschiedenen Selektionsdrücken auf eine Vielzahl von Merkmalen. Aufgrund der Vielzahl von Aspekten kann diese Betrachtung nur in Systemen erfolgen, die ausführlich erforscht sind. Dabei stellt der Übergang von verschiedenen Populationen einer Art hin zu unterschiedlichen Arten ein schwieriges Konzept dar, da es sich um einen fortschreitenden Prozess handelt und keine klare Grenze gezogen werden kann. Dieser eher philosophische Aspekt der Artbildung soll in dieser Arbeit nicht betrachtet werden, ebenso wenig wie die Fragestellung, ob es sich im beschriebenen System um Ökotypen oder unterschiedliche Arten handelt. Vielmehr möchte ich der etablierten Konvention der zahlreichen Studien im System folgen und die Bezeichnungen und Abgrenzungen der Arten und Ökotypen von dort übernehmen. Ziel meiner Arbeit ist es jedoch, das

Wissen um bereits beschriebene Genflussbarrieren zwischen Populationen zu erweitern und deren Ursachen und Auswirkungen zu diskutieren.

2.2 Ökologische Artbildung

Die Ökologische Artbildung beschreibt den Vorgang der Entstehung von reproduktiver Isolation in Systemen, die keine ersichtlichen physischen Barrieren besitzen und damit Hybridisierung zwischen Populationen erlauben, aber dennoch stabile Populationen von Ökotypen beherbergen (Nosil 2005; Rundle und Nosil 2005). Sie stimmt mit dem Artbildungskonzept der Modernen Synthese (Mayr 1980) überein und erlaubt, dass Hybriden gebildet werden, aber dennoch die Arten oder Ökotypen verschieden bleiben. Der wichtigste Aspekt der ökologischen Artbildung ist die Entstehung von Arten entlang ökologischer Gradienten (Deacon et al. 2018; Diamond und Chick 2018; Riesch et al. 2018). Hierbei besteht ein Kontinuum an Habitaten, die sich in einer oder mehreren Umweltvariablen unterscheiden, und an die sich die sie bewohnenden Populationen anpassen. Die Anpassungen werden durch divergente Selektion hervorgerufen (Rundle und Nosil 2005), an beiden extremen Enden des ökologischen Gradienten finden sich Anpassungen, die die Fitness im jeweiligen Habitat erhöhen, jedoch im jeweils anderen Habitat zum Nachteil des Individuums wirken. Die dabei entstehende reproduktive Isolation ist ausschließlich auf die Anpassung an Umweltvariablen zurückzuführen, wird durch Selektion angetrieben und zählt somit zu der Kategorie der „Artbildung durch Selektion“ (Langerhans und Riesch 2013).

Entscheidend bei der Untersuchung von Studiensystemen im Sinne der Ökologischen Artbildung ist die Identifikation von Quellen für divergente Selektion und den daraus möglicherweise resultierenden reproduktiven Barrieren. Wie oben bereits beschrieben, kann RI in zahlreichen Formen auftreten (Coyne und Orr 2004). Hier soll genauer auf die Ursachen von RI, genauer auf die selektiven Kräfte, eingegangen werden, die zu RI führen können. Der entscheidende Punkt in der Theorie der Ökologischen Artbildung ist, dass diese Quellen ausschließlich in Unterschieden zwischen Habitaten gefunden werden können und dass keine zufälligen oder nicht-selektionsgetriebenen Mechanismen beschrieben werden (Rundle und Nosil 2005). Der Einfluss des Habitats auf die Entstehung von RI und letztendlich von Artbildung wurde sowohl im Labor nachgewiesen (Rice und Salt 1990; Rice und Hostert 1993), als auch in der Natur als der wahrscheinlichste Faktor beschrieben (z. B. MacNair und Christie 1983; Nagel und Schluter 1998; Via et al. 2000; Jiggins et al. 2001; Linn et al. 2003; zusammengefasst in Schluter 2001).

Zu den Quellen für divergente Selektion, die durch die Ökologie des Habitats hervorgerufen werden, zählen sowohl natürliche Faktoren wie abiotische Umwelt und biotische Interaktionen mit anderen Spezies (natürliche Selektion) als auch divergent selektierte sexuelle Merkmale und Paarungspräferenzen (sexuelle Selektion; Rundle und Nosil 2005). Der Einfluss der natürlichen Selektion wird schnell deutlich, da es gerade die Unterschiede in Umweltvariablen sind, die die Artbildung vorantreiben. Anpassungen an Habitatstruktur, Klima, Vorkommen und Abundanz von Ressourcen und Anzahl und Art von Prädatoren und Konkurrenz (Schluter 2000) können als Kontinuum vorliegen. Dabei unterscheidet die Theorie nicht zwischen allopatrischen und para- oder sympatrischen Habitaten, da selbst in Sympatrie das Bewohnen von Nischen zu Anpassungen an Mikrohabitate und zu RI führen kann (Nosil 2012). Gerade die Anpassung an ökologische Umgebungsbedingungen kann bei Migranten zu Mortalität (Nosil 2004; Plath et al. 2013; Räsänen

2 Einleitung

und Hendry 2014), niedriger reproduktiver Fitness (Lowry et al. 2008; Nosil 2012; Smith und Benkman 2007) oder einem Fitnessnachteil ihrer Hybriden gegenüber reinstämmigen, besser angepassten Nachkommen führen (Hatfield und Schluter 1999; Rundle 2000, 2002; Schluter 2000; Rundle und Whitlock 2001; Jacquemyn et al. 2018).

Sexuelle Selektion kann dann zu einer Quelle divergenter Selektion werden, wenn die Anpassung an den ökologischen Gradienten auf Merkmale oder Präferenzen wirkt, die die Partnerwahl beeinflussen (Panhuis et al. 2001; Servedio und Boughman 2017). Sexuelle Selektion hängt damit bei der Ökologischen Artbildung von natürlicher Selektion ab. Hier möchte ich diese Abhängigkeit genauer beleuchten. Der generelle Einfluss von sexueller Selektion, losgelöst von Ökologischer Artbildung, soll in Kapitel 2.3 „Weibliche Partnerwahl, Paarungspräferenzen und *indicator traits*“ betrachtet werden.

Die Ursachen für sexuelle divergente Selektion auf ökologische Unterschiede zwischen Habitaten zurückzuführen, kann mitunter sehr schwierig sein, da auch zahlreiche nicht-ökologische Ursachen zu sexueller Selektion führen können (z. B. Fisher's Runaway und sexueller Konflikt; Lande 1981; Chapman et al. 2003; zusammengefasst in Coyne und Orr 2004; Panhuis et al. 2001). Ein Beispiel für einen schlüssigen Zusammenhang findet sich im Zusammenspiel zwischen männlichen und weiblichen Anpassungen von Populationen des dreistachligen Stichlings (*Gasterosteus aculeatus*) an die Lichtverhältnisse in limnischen und benthischen Habitaten (Boughman 2001). Angepasst an die lokale Umgebung und die je nach Habitat möglichen visuellen Kommunikationswege verändern sich sowohl die Färbung der Männchen (ein sekundäres sexuelles Merkmal, das die Qualität des Männchens signalisiert) als auch die Lichtsensitivität und damit die Präferenz der Weibchen für eine bestimmte männliche Färbung (Boughman 2001). Ein Vergleich zwischen Populationen deutet auf divergente Selektion aufgrund der ökologischen Umgebung hin (McKinnon et al. 2004).

Bei der Entstehung von sexueller RI zwischen Habitaten spielt die assortative Paarung eine wichtige Rolle, da sie eine genetische Vermischung zwischen an ökologische Bedingungen angepassten Individuen verhindern kann. Assortative Paarung tritt dann auf, wenn Individuen sich mit Partnern paaren, deren Phänotyp dem eigenen ähnelt. Dies kann durch Präferenzen und somit durch sexuelle Selektion geschehen, ist aber auch ein Nebenprodukt von lokaler Anpassung und ökologischen Barrieren zwischen Mikrohabitaten, zwischen denen es kaum Migration gibt. In diesem Fall ergibt sich assortative Paarung auch ohne die Ausbildung von (disruptiven) Paarungspräferenzen. Ein Ansatz, der speziell auf einem Unterschied von Präferenzen zwischen Habitaten aufbaut, ist die Ausbildung von *magic traits* (Servedio et al. 2011; Maan und Seehausen 2011). Die Koevolution zwischen einem unter natürlicher Selektion stehenden Merkmal und der Präferenz für dieses Merkmal führt dabei zu disruptiver sexueller Selektion und einer Verstärkung sowohl des Merkmals als auch der Präferenz gleich am Anfang des evolutiven Prozesses (Thibert-Plante und Gavrillets 2013). Setzt die sexuelle Selektion erst später in diesem Prozess ein, bezeichnet man dies als *reinforcement* (Kirkpatrick 2001; Servedio & Noor 2003).

Ein weiterer vielversprechender Ansatz stellt die Ausbildung von Merkmalen dar, die die Qualität oder Fitness des Individuums anzeigen, da diese abhängig von Anpassungen an das Habitat sind (Servedio und Boughman 2017). Individuen, die schlecht an ein Habitat angepasst sind, müssen

2.3 Weibliche Partnerwahl, Paarungspräferenzen und indicator traits

mehr Energie und Ressourcen für die Aufrechterhaltung der Homöostase aufwenden und zeigen häufig Zeichen von schlechter Kondition oder erhöhte Mortalität. Dies trifft auch auf Migranten zu, die aus Habitaten mit anderen Bedingungen einwandern, sowie auf Hybriden zwischen an unterschiedliche Habitate angepasste Fortpflanzungspartnern (van Doorn et al. 2009; Weissing et al. 2011). Bei der Partnerwahl sollte das wählende Geschlecht grundsätzlich die potentiellen Partner mit der größten Kondition bevorzugen (Lorch et al. 2003). Dies erfordert daher keine Varianz von Paarungspräferenzen zwischen Weibchen (van Doorn et al. 2009). Erst wenn die potentiellen Fortpflanzungspartner keine Variation in der Fitness aufweisen, werden weitere Merkmale in die Partnerwahlentscheidung mit einbezogen. Zahlreiche Merkmale können die Kondition des Individuums signalisieren (Rowe und Houle 1996; Bonduriansky und Rowe 2005; Boughman 2007): von außen sichtbare Merkmale schlechter Kondition können reduzierte Fettreserven (Rowe und Houle 1996; Plath et al. 2005), Parasiten (Wedekind und Folstad 1994; Westneat und Birkhead 1998) oder schwach ausgeprägte konditionsabhängige sexuelle Merkmale sein (Olson und Owens 1998; Hill 2011), aber auch Verhalten kann schlechte Kondition anzeigen, wenn Individuen kraftlos wirken oder reduziertes Paarungsverhalten zeigen (Watt et al. 1986).

Sexuelle Selektion gegen konditionell schlechte Fortpflanzungspartner sollte damit zum einen nachteilige Mutationen aussondern (Lorch et al. 2003; Whitlock und Agrawal 2009) und zum anderen die Häufigkeit von vorteilhaften Varianten eines Merkmals sowie von gut angepassten Individuen in einem Habitat erhöhen (Whitlock 2000). Gleichzeitig sollte die sexuelle Selektion gegen Hybriden, das *reinforcement*, die Vermischung zwischen Ökotypen vermindern und eine bereits schwach ausgeprägte reproduktive Barriere verstärken. Dieser Vorgang wurde theoretisch beschrieben (Kirkpatrick und Servedio 1999; Bank et al. 2012) und konnte in der Natur nachgewiesen werden (Svedin et al. 2008; Lemmon und Lemmon 2010; Keagy et al. 2016).

Durch die lokale Anpassung von Individuen an einen Umgebungsgradienten können Barrieren entstehen, die den Genfluss zwischen Populationen verhindern und somit die genetische Struktur einer Population beeinflussen. Dabei wird Artbildung als ein Kontinuum beschrieben, da RI mehr oder weniger stark ausgebildet sein kann (Nosil 2012). Sexuelle Selektion allein kann theoretisch Artbildung hervorbringen (Lande 1981), jedoch sind die Annahmen der Modelle so strikt, dass das Phänomen in der Natur sehr unwahrscheinlich ist (Servedio und Boughman 2017). Dagegen ist ein Zusammenspiel mit natürlicher Selektion viel wahrscheinlicher (Schluter und Nagel 1995; Boughman 2006; Rundle und Boughman 2010). Im vorliegenden Studiengebiet wurden bereits Hinweise für ein solches Zusammenspiel beschrieben (Plath et al. 2013), die in Kapitel 2.4 „Reproduktive Isolation im Studiengebiet“ näher ausgeführt werden. Meine Arbeit soll den bereits bestehenden Wissensstand erweitern und die Zusammenhänge im Licht der ökologischen Artbildung diskutieren. Speziell sollen die ökologischen Umweltfaktoren des Studiensystems als mögliche Ursachen für Anpassungen von männlichen morphologischen Merkmalen und weiblichen Paarungspräferenzen untersucht werden.

2.3 Weibliche Partnerwahl, Paarungspräferenzen und indicator traits

Obwohl Partnerwahl sowohl für Männchen (Aspbury und Gabor 2004; Espinedo et al. 2010; Bierbach et al. 2011a) als auch Weibchen (Seehausen und van Alphen 1998; Bay et al. 2017) beschrieben wurde, betrachte ich in dieser Arbeit lediglich die weibliche Partnerwahl. Diese besteht aus den

2 Einleitung

beiden Komponenten der weiblichen Präferenz für bestimmte Merkmale des Männchens und einem oder mehreren männlichen Merkmalen, die für die Partnerwahlentscheidung beurteilt werden (O'Donald 1983). In meiner Arbeit gilt also das weibliche als das wählende Geschlecht und das männliche als gewähltes Geschlecht.

Zahlreiche wissenschaftliche Konzepte gehen davon aus, dass die Ausbildung einer weiblichen Präferenz stark mit der Ausprägung des präferierten männlichen Merkmals zusammenhängt. So beschreibt Fisher (1930) in seiner Arbeit über die immer extremere Ausprägung von sekundären sexuellen Merkmalen (*Fisher's runaway*) eine Korrelation zwischen der weiblichen Präferenz für ein Merkmal und dem männlichen Merkmal selbst. Zahlreiche darauf aufbauende Studien (zusammengefasst in O'Donald 1983) beschreiben Pleiotropie zwischen Genen für Präferenz und Merkmal, die diese Verstärkung von Merkmalen erst möglich macht (Fisher 1930). Jedoch zeigten in den letzten Jahrzehnten immer mehr Studien, dass ein solcher Zusammenhang weit komplexer sein kann als lediglich eine pleiotrope Verbindung zwischen Genen.

Der Vorgang von Partnerwahl und die Ausbildung von Präferenz kann so vereinfacht werden, dass es als abstraktes Kommunikationsmodell von Sender und Empfänger beschrieben werden kann. Männchen senden ein Signal, in diesem Fall ein Merkmal, Weibchen empfangen dieses Signal und verändern durch das Signal ihr Verhalten. Diese Verhaltensänderung ist abhängig von der Stärke und Qualität des Signals, der „Sichtbarkeit“ vor dem Hintergrund der Umgebung (nicht beschränkt auf visuelle Wahrnehmung), der Aufnahme der Signalinformation durch den Empfänger und der internen Verarbeitung des Signals (d. h. das Treffen einer Entscheidung) aufgrund von ausgeprägten Verhaltensmustern, sogenannten Präferenzen. Die Bedeutung der Umgebung und ihr Einfluss auf Veränderungen von Präferenzen wurde in zahlreichen Studien untersucht und soll im Folgenden beschrieben werden.

Der evolutive Vorteil von aktiver Partnerwahl gegenüber einer wahllosen, zufälligen Verpaarung besteht darin, dass das wählende Weibchen direkte und indirekte Vorteile aus der Wahl eines passenden Partners ziehen kann (zusammengefasst in Halliday 1983). Zu den direkten Vorteilen zählen Brautgeschenke (z. B. Nahrung, die vom Männchen während der Werbung bereitgestellt wird, z. B. Thornhill 1976, 1980) und eine hohe Qualität des Territoriums, was für gute Aufzuchtbedingungen des Nachwuchses und damit höhere reproduktive Fitness sorgt (Davies 1978). Indirekte Vorteile können durch die Weitergabe attraktiver Merkmale an den Nachwuchs entstehen, wenn die männlichen Nachkommen damit ebenfalls attraktiver für zukünftige Partner werden (die sog. *sexy sons* Theorie; Fisher 1930; Weatherhead und Robertson 1979).

Doch Partnerwahlpräferenzen sind alles andere als feste Werte, nach denen jedes Weibchen entscheidet. Wie bei jedem Aspekt in der Evolution wird davon ausgegangen, dass Präferenzen innerhalb einer Population einem Maß an Variation unterliegen und verschiedene Weibchen verschiedene Präferenzen zeigen. Präferenzen sind weit plastischer, sie werden durch Veränderungen in der Umgebung, den Zustand des wählenden Individuums und evolutive Kräfte verändert. Die Anpassung von weiblichen Paarungspräferenzen an die lokalen Umgebungsvariablen (*sensory drive*; Endler 1992) findet drei Ansatzpunkte (Servedio und Boughman 2017): 1) die sensorische Anpassung des Empfängers an die Umgebung; 2) das Merkmal selbst passt sich an die Umgebung an und 3) divergente Präferenzen verändern das Merkmal. Bei der sensorischen

Anpassung (Ansatzpunkt 1) findet die Veränderung in der Sinneswahrnehmung des Empfängers statt. Die Besiedelung eines Habitats kann mit einer Veränderung der Bedeutung von Sinnen für die Kommunikation mit Partnern, Räubern und Beute einhergehen (Soares und Niemiller 2013; Ryan und Cummings 2013). Ein Beispiel dafür ist die Verschiebung der Wichtigkeit von Sinnen in Höhlentieren; die visuelle Wahrnehmung verliert an Bedeutung, während Entscheidungen verstärkt aufgrund von olfaktorischen und mechanosensorischen Signalen getroffen werden (z. B. Soares und Niemiller 2013; Jourdan et al. 2016). Die Anpassung des Merkmals an die Umgebung (Ansatzpunkt 2) kann Partnerwahlpräferenzen dahingehend verändern, dass die Sichtbarkeit eines Merkmals sich zwischen Habitaten unterscheiden kann. Eine Veränderung in der Präferenz für besser sichtbare Merkmale kann somit die Kosten der Partnerwahl durch Suche und die Ausprägung eines ineffektiven Merkmals verringern (Boughman 2002; Dawkins und Guilford 1996). Zuletzt können divergente Präferenzen das Merkmal direkt verändern (Ansatzpunkt 3). Die bestehende Variation von weiblichen Partnerwahlpräferenzen innerhalb einer Population kann zu einer Divergenz von Merkmalen der Männchen dieser Population führen (Boughman 2001; Fuller et al. 2005; Martín und López 2008; Rafferty und Boughman 2006; Rodd et al. 2002). Diese Merkmalsveränderung wäre dann getrieben von sexueller und nicht natürlicher Selektion und könnte zu reproduktiver Isolation beitragen (Boughman 2002).

Zu den Veränderungen in der Präferenz für ein Merkmal, die vom Zustand des wählenden Individuums abhängt, gehören zahlreiche Erkenntnisse, die an Guppys (*Poecilia reticulata*) gewonnen wurden. Weibliche Partnerwahlpräferenzen verändern sich in Abhängigkeit von der männlichen Färbung (Houde und Endler 1990) und der Prädationsdruck im Habitat spielt eine maßgebliche Rolle in der Ausbildung männlicher Farbmerkmale (Endler und Houde 1995). Unter direktem Prädationsdruck reduzieren weibliche Guppys aus stark prädationsbelasteten Habitaten ihre Präferenz für auffällige männliche Färbung (Godin und Briggs 1996; Stoner und Breden 1988). Da stark gefärbte Individuen häufiger Prädatoren zum Opfer fallen, lohnt es sich für die Weibchen, in Anwesenheit eines Prädators die räumliche Assoziation mit einem auffälligen Individuum zu vermeiden und somit ihre Präferenz an die Situation anzupassen, um mögliche hohe Kosten einer sonst vorteilhaften Paarung zu verhindern. Zusätzlich hängen Partnerwahlentscheidungen von vorherigen Erfahrungen des Weibchens mit Männchen ab (Dugatkin 1996) und die Bedeutung einer Präferenz gegenüber einer anderen kann sich verändern. Ein Beispiel dafür ist die Verschiebung von einer sonst starken Präferenz für das Merkmal Färbung hin zu dem Merkmal Kampferfolg, wenn es häufiger zu Kämpfen zwischen Männchen kommt (Kodric-Brown 1993). Auch der Einfluss von sozialen Interaktionen kann Partnerwahlentscheidungen verändern, so wurde in zahlreichen Arten Kopierverhalten beschrieben; das Nachahmen von Entscheidungen anderer Weibchen (Dugatkin 1992; Dugatkin und Godin 1993; Bierbach et al. 2011b; Zimmer et al. 2013). Dies bringt für die kopierenden Weibchen den Vorteil, dass sie weniger Energie in die Suche nach dem passenden Fortpflanzungspartner investieren müssen und potentiell aus Entscheidungen erfahrener Weibchen lernen können. Die Betrachtung von Energieeffizienz bei Partnerwahlentscheidungen und Ausbildung von Präferenz führt zu einem weiteren wichtigen Aspekt: der körperlichen Fitness des wählenden Weibchens. Die Kondition des Weibchens kann sowohl die Präferenzstärke als auch die Richtung der Präferenz beeinflussen (Brooks und Endler 2001) und die vorhandenen Ressourcen im Habitat können die Lebenszyklusstrategie (*life history strategy*) beeinflussen (Hunt et al. 2005).

2 Einleitung

Nicht zuletzt kann die weibliche Präferenz auch von der eigenen Körpergröße in Relation zur Körpergröße des Männchens abhängen. Weibliche Schwertträger (*Xiphophorus multilineatus*) zeigen generell eine Präferenz für große, werbende Männchen und diskriminieren kleinere, sogenannte *Sneaker*-Männchen (Rios-Cardenas et al. 2007). Diese Präferenz zeigt einen weiteren wichtigen Aspekt auf, der die Erforschung von Partnerwahlpräferenz zusätzlich erschwert. Männliche Merkmale sind häufig nicht isoliert für die Partnerwahlentscheidung eines Weibchens verantwortlich, vielmehr bestehen Korrelationen zwischen Merkmalen, die meist nur gemeinsam auftreten und aus deren Komplex einzelne Merkmale eine Präferenz auslösen können (am Beispiel von *X. multilineatus* die Korrelation zwischen Körpergröße und Paarungsstrategie; Zimmerer und Kallman 1989).

Ein weiteres Beispiel für die Komplexität von Paarungspräferenzen ist die Einbeziehung von Verhalten von Guppys (*P. reticulata*). Farr (1980) zeigte, dass Guppymännchen, die während der Partnerwerbung häufig sogenannte *displays* zeigten, also sich vor dem Weibchen positionierten und die Rücken- und Schwanzflosse vollständig auffächerten, einen höheren Fortpflanzungserfolg hatten als Männchen mit weniger *displays*. Die Präferenz der Weibchen jedoch lag weniger in der Frequenz der *displays*, sondern stärker in der Form, Größe und Farbe der Rückenflosse (Bischoff et al. 1985; Houde 1987), deren Begutachtung durch die *displays* erleichtert wurde. Diese Korrelation zwischen morphologischen Merkmalen und Verhalten als Ziel einer weiblichen Präferenz zeigt die Komplexität auf, der man bei der Untersuchung von Paarungspräferenzen begegnet. Die Partnerwahlentscheidung hängt sowohl von zahlreichen Merkmalen ab, die voneinander abhängig oder unabhängig sein können, als auch von möglicherweise widersprüchlichen Tendenzen für oder gegen die Paarung mit einem bestimmten Partner (Rios-Cardenas und Morris 2011).

Den Präferenzen des wählenden Geschlechts stehen die Merkmale des gewählten Individuums gegenüber. Die Merkmale, die für die Partnerwahl herangezogen werden, sind komplex und können Signale für zahlreiche Aspekte des Männchens sein. Grundsätzlich kann jedoch in drei Gruppen unterschieden werden, welche die Weibchen während der Partnerwahl nacheinander bewerten: 1) Merkmale zur Bestimmung der Art des potentiellen Partners (Crapon de Caprona und Ryan 1990; Seehausen und van Alphen 1998; Phelps et al. 2006; Schumer et al. 2017), 2) Merkmale, die das Geschlecht anzeigen (Ryan 1993; Bagemihl 1999; Bailey und Zuk 2009) und zuletzt 3) eine Beurteilung der Qualität eines potentiellen Fortpflanzungspartners (z. B. Ryan und Rand 1993; Sherman et al. 1978; Endler und Basolo 1998; Panhuis et al. 2001). Diese Qualitätsauswahl erfolgt anhand von unterschiedlichen Ausprägungen von Merkmalen wie der körperlichen Fitness (Plath et al. 2005, 2007c) oder sekundären Sexualmerkmalen (Møller 1990; Petrie 1994).

Die Theorie über die Evolution der weiblichen Partnerwahl besagt, dass die männlichen Merkmale zuverlässig die männliche Fitness anzeigen (Zahavi 1975; Hamilton und Zuk 1982; Kodric-Brown und Brown 1984; Andersson 1986; Pomiankowski 1988). Für gewöhnlich ist damit die Fähigkeit des Männchens gemeint, in der längeren Vergangenheit z. B. Futterquellen zu finden oder mit auffälligen oder hindernden sekundären sexuellen Merkmalen Prädatoren auszuweichen. Klassische Beispiele dazu sind die auffällige Färbung bei Guppy-Männchen (*P. reticulata*), die stark vom Zugang zu karotinoidreichen Futterquellen abhängt (Houde 1997; Grether 2000; Kodric-Brown und Nicoletto 2001), aber auch die rote Kehlfärbung bei dreistachligen Stichlingen (*Gasterosteus*

aculeatus; Milinski und Bakker 1990; Bakker und Milinski 1993; Baldauf et al. 2011) und der in vielen Arten nachgewiesene Effekt von Parasiten auf die qualitätsanzeigenden Merkmale der Männchen (z. B. Houde und Torio 1992; Sefc et al. 2014).

Die Theorie besagt, dass Merkmale für die Artbestimmung häufig durch weibliche Partnerwahl verstärkt werden (Ryan und Rand 1993). In manchen Systemen können diese Qualitätsmerkmale so stark ausgeprägt sein, dass sie die Diskriminierung anhand von Art oder Geschlecht überschreiben und zu zwischenartlichen Verpaarungen führen. Ein Beispiel dafür stellen Männchen des Genus *Xiphophorus* (mit den bekanntesten Vertretern *X. helleri*, Schwertträger, und *X. maculatus*, Platy) dar, bei denen manche Arten das charakteristische Schwert (eine Verlängerung der Schwanzflosse) nicht ausbilden, deren Weibchen jedoch eine so starke Präferenz für schwerttragende Partner haben, dass bei künstlich herbeigeführtem Kontakt zwischenartliche Paarungen beobachtet werden (Basolo 1995, 1990b, 1990a; Rosenthal und Evans 1998). Auch Präferenzen für genustypische Färbung (vertikale schwarze Streifen an der Körperseite) können zu Verpaarungen zwischen Individuen unterschiedlicher Arten führen (Morris et al. 1995). Ein weiteres Beispiel stellt der Artkomplex von *X. pygmaeus* und *X. cortezi* dar, deren Männchen sich stark in der Körpergröße unterscheiden. Weibchen zeigen eine starke Präferenz für große Männchen (Ryan und Wagner 1987), wodurch sich *X. pygmaeus* Weibchen bevorzugt mit Männchen der Art *X. cortezi* verpaaren würden, wenn sie in Sympatrie vorkämen (Hankison und Morris 2002; Crapon de Caprona und Ryan 1990; Ryan et al. 1990; Morris et al. 1996). Solche irrtümlichen Verpaarungen können in natürlichen Systemen zwischen nahe verwandten Arten zu Hybridisierung und Introgression führen (Meyer et al. 2006; Kang et al. 2013).

Das Zusammenspiel zwischen einem männlichen Merkmal und der weiblichen Präferenz für dieses Merkmal wird von der Tatsache bestimmt, wie gut das männliche Merkmal die Qualität (d. h. die reproduktive und körperliche Fitness) des Männchens widerspiegelt. Häufig präferieren Weibchen sogenannte *indicator traits* (Rios-Cardenas et al. 2007), also Merkmale, die eine Varianz innerhalb der Population aufweisen und deren Ausprägung mit der tatsächlichen Qualität des Männchens korrelieren (Harvey und Bradbury 1991; Kirkpatrick und Ryan 1991; Andersson 1994; siehe auch Grether 2000). Wenn sich diese Korrelation verändert, wenn also das Merkmal durch selektive Kräfte beeinflusst wird, die jedoch nicht die generelle Qualität des Männchens beeinflussen, sollte sich in der Konsequenz auch die Präferenz für dieses Merkmal ändern (Grether und Kolluru 2011). Ein Beispiel dafür wurde für Guppys beschrieben. Eine Gruppe wichtiger Moleküle, die für die Ausprägung von Färbung in männlichen Guppys benötigt wird, sind Karotinoide, welche Tiere nicht selbst herstellen können (Goodwin 1984). Weibliche Guppys präferieren Männchen, deren Färbung eine hohe Konzentration an Karotinoiden aufweist, die also zahlreiche oder große orange Flecken ausbilden (Kodric-Brown 1989; Grether 2000). Die Aufnahme von Karotinoiden mit der Nahrung steigert die Karotinoidkonzentration in den orangenen Flecken (d. h. die Farbsättigung oder *chroma* des Flecks; Karino und Haijima 2004; Kodric-Brown 1989; Grether 2000). Dieser Anstieg verläuft asymptotisch, es bestehen große Unterschiede zwischen Männchen, wenn die Verfügbarkeit von Karotinoiden in der Nahrung gering ist, wohingegen die Unterschiede mit steigender Verfügbarkeit immer geringer werden (Grether 2000). Die Karotinoidkonzentration in der Färbung des Männchens ist ein Indikator für die Fähigkeit des Männchens, karotinoidreiche Nahrung in Form von Algen zu finden (Karino et al. 2007) und diese Fähigkeit ist erblich (Karino et al.

2 Einleitung

2005). Wie also einer der Pioniere der Guppyforschung, John Endler, bereits 1980 vermutet hatte, ist die orange Färbung von Guppymännchen ein Indikator für den Erfolg bei der Nahrungssuche und damit für die Qualität des Männchens (Endler 1980). Die asymptotische Abhängigkeit der Farbsättigung von der Aufnahme von Karotinoiden bedeutet, dass bei karotinoidreichem Nahrungsangebot die Farbsättigung einen schlechteren Qualitätsindikator darstellt (Grether 2000; Grether und Kolluru 2011), da sich Männchen kaum unterscheiden, wenn das Nahrungsangebot ausreichend Karotinoide enthält. Entsprechend zeigen Weibchen die Präferenz für orange Färbung erst dann, wenn Karotinoide in der Nahrung künstlich begrenzt werden (Grether et al. 2005b). Hat ein Merkmal einen niedrigen *indicator value*, bestimmen die Präferenzen für andere Merkmale eine Entscheidung zwischen Fortpflanzungspartnern.

Ziel meiner Arbeit ist es, die Zusammenhänge zwischen ökologischen Umgebungsvariablen und der weiblichen Partnerwahl im Artkomplex *Poecilia spec.* zu untersuchen. Dazu sollen zunächst die bereits bekannten Informationen über das Studiensystem zusammengefasst werden. Über die Zusammenhänge zwischen Partnerwahlentscheidungen von Weibchen und deren Einfluss auf reproduktive Barrieren wurden bereits einige Untersuchungen angestellt, die hier beschrieben werden sollen. Im Anschluss werde ich den Einfluss von ökologischen Habitatparametern auf das Merkmal Färbung untersuchen und prüfen, ob die männliche Färbung einen Einfluss auf weibliche Partnerwahlentscheidungen hat. Dabei wird davon ausgegangen, dass weibliche Präferenzen für Färbung existieren und möglicherweise die habitatabhängige Präferenz für die Färbung der Männchen einen disruptiven Selektionsdruck darstellt. Zuletzt untersuche ich den Einfluss des Ernährungszustands des wählenden Individuums auf die Partnerwahl. Mit diesen Tests lassen sich Aussagen über die Entstehung von Präferenzen und die Zusammenhänge zwischen diesen und vom Habitat beeinflussten Merkmalen treffen.

2.4 Reproduktive Isolation im Studiengebiet

Um die Zusammenhänge zwischen ökologischen Umweltvariablen und Artbildung zu untersuchen, bieten sich Studiensysteme an, in denen sich eine Art oder wenige nah verwandte Arten an Habitate angepasst haben, die sich deutlich unterscheiden (Schluter und Nagel 1995; Elmer und Meyer 2011; Losos 2011; Langerhans und Riesch 2013). Ein solches Studiensystem ist das Verbreitungsgebiet von schwefelangepassten Atlantikkärpflingen (*Poecilia spec.*; auch bekannt als Mollys) im Süden Mexikos (Plath et al. 2007a, 2013; Tobler et al. 2008a, 2011b; Riesch et al. 2010c, 2011b). Der entscheidende Faktor in diesem Gebiet – Schwefelwasserstoff – ist in so hohen Konzentrationen vorhanden, dass die von ihm betroffenen Habitate als Extremhabitats beschrieben werden (Townsend et al. 2003). In Extremhabitats liegt mindestens eine Umweltvariable außerhalb der Norm, die üblicherweise für vergleichbare Habitate gelten würde, sodass es für dort lebende Arten aufwändiger Anpassungen bedarf, um sich in diesem Habitat für einen längeren Zeitraum aufhalten zu können. Die Anpassungen, zu denen Veränderungen in Morphologie, Physiologie und Verhalten zählen, machen die Aufrechterhaltung der Homöostase erst möglich und kommen in Populationen aus benachbarten Habitats ohne den Stressor nicht vor. Daraus ergibt sich, dass Individuen ohne eine solche Anpassung eine starke Fitness einschränkung im Extremhabitat erleben, aber auch, dass das Aufrechterhalten der Anpassung mit hohen Kosten oder *trade-offs* verbunden ist (Townsend et al. 2003; Garland 2014).

Der Vergleich zwischen den Extremhabitaten im Studiengebiet und den sich in direkter Nachbarschaft befindlichen unbelasteten Habitaten zeigt zahlreiche solcher Anpassungen auf, die auf den Einfluss von Schwefelwasserstoff zurückzuführen sind. Eine detaillierte Beschreibung der Habitate, der sie bewohnenden Arten des Genus *Poecilia* und die Auswirkungen von und Anpassungen an die Umweltvariable Schwefel werden in den folgenden Kapiteln näher beschrieben. Hier möchte ich auf die Zusammenhänge zwischen den Habitaten eingehen, die dieses Studiengebiet zu einem wertvollen Teil der Artbildungsforschung machen.

Seit der ersten Beschreibung einer der Populationen im Studiengebiet, dem sogenannten Höhlenmolly (*Poecilia mexicana*; Gordon und Rosen 1962), in der schwefelbelasteten Kalksteinhöhle Cueva del Azufre (auch beschrieben als Cueva Villa Luz oder Cueva de las Sardinias; Langecker et al. 1996; Hose und Pisarowicz 1999; Parzefall 2001) wurden zahlreiche weitere Habitate nahe dieser Stelle gefunden, die einen starken Einstrom von schwefelwasserstoffhaltigem Wasser besitzen und von Poeciliiden bewohnt werden (Tobler und Plath 2011; Palacios et al. 2013; Tobler et al. 2015). Bisher sind vier Flussläufe bekannt, in denen Poeciliiden schwefelbelastete Habitate besiedelt haben und schwefelbedingte Anpassungen zeigen. Diese Anpassungen sind so deutlich, dass Individuen der schwefelangepassten und nichtangepassten Formen als Ökotypen bezeichnet werden, nur eine Schwefelpopulation ist als eigene Art beschrieben – der Schwefel-Molly *P. sulphuraria* (Tobler et al. 2011b). Zwischen schwefelbelasteten und -unbelasteten Habitaten im gleichen Flusslauf bestehen nahezu keine geografischen Barrieren, die eine Migration zwischen den Habitaten unmöglich machen würden. Trotzdem haben populationsgenetische Untersuchungen ergeben, dass zwischen den Populationen kein oder nur geringer Genfluss besteht (Plath et al. 2007a, 2010a, 2013), was auf „Isolation durch Anpassung“ (engl. *isolation-by-adaptation*; Nosil et al. 2009) hindeutet. Lediglich in einem Flusssystem, dem Río Puyacatengo, wird der Genfluss nicht vollständig verhindert und Hybriden zwischen den schwefelangepassten und nicht -angepassten Poeciliiden können populationsgenetisch nachgewiesen werden (Plath et al. 2013). Die reproduktiven Barrieren, die für einen solchen reduzierten Genfluss verantwortlich sind, sind Gegenstand der Forschung in den letzten Jahren.

In einer umfassenden Studie haben Plath und Kollegen (2013) zwei solcher Genflussbarrieren untersucht: Mortalität bei Migration zwischen Habitattypen und weibliche Partnerwahl. In zahlreichen Translokationsexperimenten wurde gezeigt, dass Poeciliiden hohe Mortalitätsraten zeigen, wenn sie zwischen Habitaten migriert werden (Plath et al. 2007d, 2013; Tobler et al. 2009b; Schlupp et al. 2013). Eine hohe Mortalität von klarwasserangepassten Individuen in schwefelbelasteten Habitaten ist hier leicht durch die hohe Toxizität von Schwefelwasserstoff zu erklären, aber auch die Translokation von schwefelangepassten Fischen in Klarwasserhabitate führt zu Mortalität, ein Effekt, der in einem der Flusssysteme, dem Río Tacotalpa, besonders stark zu beobachten ist (Plath et al. 2013). Dabei vermuten die Autoren, dass die physiologischen Anpassungen an Schwefel die Verwertung von im Schwefelwasser nur in geringen Mengen vorkommendem Sauerstoff derart beschleunigen, dass ein Überangebot von Sauerstoff die Homöostase aus der Balance bringen könnte (Plath et al. 2013). Ein Zusammentreffen von Ökotypen ist jedoch in den anderen Flusssystemen zumindest im Klarwasserhabitat möglich. Lediglich eines der Flusssysteme, der Río Tacotalpa, besitzt eine physische Barriere in Form von mehreren Wasserfällen, die die Migration vom Klarwasser in das Schwefelhabitat sehr unwahrscheinlich macht

2 Einleitung

und die Migration ins Klarwasser zumindest erschwert. Diese Genflussbarriere wird also durch natürliche Selektion verursacht und stellt eine präzygotische Barriere dar.

Eine Genflussbarriere, hervorgerufen durch sexuelle Selektion, stellt die Diskriminierung von potentiellen Fortpflanzungspartnern dar. In den früheren Experimenten wurden drei Erkenntnisse gewonnen (Plath et al. 2013): 1) nur Weibchen zeigen eine Präferenz, Männchen diskriminieren nicht zwischen Weibchen des eigenen oder fremden Ökotypen; 2) eine Diskriminierung von Ökotypen lässt sich nur in Weibchen der Klarwasserpopulationen beobachten, die schwefelangepassten Weibchen zeigen keine Präferenz für einen Ökotypen (siehe auch Plath et al. 2010b); 3) zwischen den Weibchen aus verschiedenen Klarwasserpopulationen ließ sich eine deutliche Varianz in der Präferenzstärke beobachten. Frühere Partnerwahlversuche hatten bereits eine Diskriminierung von fremden Ökotypen (also assortatives Paarungsverhalten) anhand der Morphologie aufgedeckt (Tobler et al. 2011b) und damit präzygotische sexuelle Selektion nachgewiesen. Die Autoren kombinierten diese Ergebnisse mit den Ergebnissen der Translokationsexperimente und deckten einen interessanten Zusammenhang auf: es scheint eine negative Korrelation zwischen natürlicher und sexueller Selektion zu bestehen (Plath et al. 2013). Die Stärke der Präferenz von weiblichen Poeciliiden für den eigenen Ökotyp (sexuelle Selektion) ist negativ korreliert mit der Wahrscheinlichkeit, Männchen des fremden Ökotyps im eigenen Habitat anzutreffen (natürliche Selektion). Ist die Mortalität von schwefelangepassten Männchen im Klarwasserhabitat gering und damit ein Zusammentreffen möglich, unterbindet eine starke Präferenz der Klarwasserweibchen für den eigenen Ökotyp eine Verpaarung zwischen den Ökotypen. Wo ein Zusammentreffen unwahrscheinlich ist, da die natürliche Selektion zu hoher Mortalität führt, wie im Fall des Río Tacotalpa, wurde auch ein niedriger Einfluss von sexueller Selektion in Form von weiblicher Partnerwahl gefunden (Plath et al. 2013).

Darüber hinaus fanden Zimmer und Kollegen (2018) heraus, dass die Varianz der Partnerwahl zwischen Flussläufen einem Muster folgt. Die Autoren führten die Partnerwahlversuche aus der vorigen Studie fort, indem sie die Partnerwahlpräferenz der Weibchen mit Stimuluss Männchen nicht aus dem eigenen, sondern aus einem fremden Flusslauf nach der gleichen Methode testeten (sog. *cross drainage* Versuche). Zusammen mit den Ergebnissen aus Plath et al. (2013) ergab sich, dass Weibchen zwar grundsätzlich eine Präferenz für den Klarwasserökotyp zeigen, diese jedoch verringern oder sogar umkehren (d. h. den Schwefelökotyp präferieren), wenn sie zwischen Männchen aus dem Río Tacotalpa wählen können (Zimmer et al. 2018). Die Autoren schließen daraus, dass die assortative Paarung der Klarwasserweibchen im Río Tacotalpa durch einen anderen, bisher unbekanntem Mechanismus behindert wird, der die Partnerwahl beeinflusst.

Diese Ergebnisse anhand von zwei Merkmalen – Mortalität und Partnerwahl – werfen die Frage auf, ob ein solcher Zusammenhang zwischen sexueller und natürlicher Selektion auch in nur einem Merkmal (oder einer Kombination aus stark korrelierten Merkmalen) gefunden werden kann. Dabei scheint die Körperfärbung ein geeignetes Beispiel zu sein. Färbung wird stark von natürlichen Faktoren wie Prädation und Nahrungsangebot beeinflusst und spielt in zahlreichen Spezies eine Rolle bei der Partnerwahl. So soll also in dieser Arbeit die Färbung des Artkomplex *Poecilia spec.* aus dem Studiengebiet zum ersten Mal ausführlich beschrieben werden und dessen Rolle in der Partnerwahl untersucht werden.

Ein weit komplexeres und besser beschriebenes Forschungsgebiet, die Partnerwahl anhand von konditionsabhängigen Merkmalen, ist ebenfalls Gegenstand meiner Arbeit. Kondition, also die körperliche Fitness, spiegelt die Qualität eines Individuums wider, aber auch, wie gut es an das jeweilige Habitat angepasst ist. Die hohe Mortalität bei Translokationsexperimenten spiegelt indirekt wider, dass Migranten im jeweiligen Habitat schnell an Kondition verlieren (Plath et al. 2007d, 2013; Tobler et al. 2009b; Schlupp et al. 2013). Zusätzlich werden schwefelangepasste Individuen im Studiengebiet häufig als unterernährt beschrieben (Plath et al. 2005; Tobler und Hastings 2011), da die energetisch teuren Anpassungen an das Leben im Schwefelhabitat möglicherweise viel abverlangen. In solchen Situationen kann die weibliche Präferenz für eine gute männliche Kondition dazu führen, dass diejenigen Männchen eine höhere reproduktive Fitness haben, die besser an das jeweilige Habitat angepasst sind. Die Präferenz ist in beiden Extremen des Habitatkontinuums gleich, führt jedoch zu divergenter Selektion (Nosil 2005; Rundle und Nosil 2005). Eine generelle Präferenz für wohlgenährte Partner ist gerade dann wichtig, wenn die eigene Kondition niedrig ist (Andersson 1994; Grether 2000). Energielimitierte Habitate, in denen Ressourcen zeitweise oder langfristig begrenzt sind, begünstigen die Entstehung von flexiblen, je nach Situation anpassbaren Präferenzen (Schindler et al. 2013). Der Einfluss der Kondition des wählenden Individuums auf die Partnerwahl anhand von konditionsabhängigen Merkmalen soll den Schluss meiner Arbeit bilden.

2.5 Studienorganismus

Ein idealer Studienorganismus für die Erforschung der Entstehung von RI unter dem Einfluss von starken Umwelteinflüssen ist der mexikanische Atlantikkärpfling, *Poecilia mexicana* (Steindachner 1863), der zu den lebendgebärenden Zahnkarpfen gehört und im Süden Mexikos mehrfach schwefelwasserstoffhaltige Quellen besiedelt hat (Tobler et al. 2011a; Palacios et al. 2013). Zusammen mit den Schwesterarten *P. sulphuraria* (Alvarez 1948) und *P. thermalis* (Steindachner 1863), die in einigen dieser Schwefelquellen endemisch sind (Tobler et al. 2008c; Palacios et al. 2013), stellt er das Ziel einer Anzahl von Studien über natürliche und sexuelle Selektion dar (z. B. Plath et al. 2013; Riesch et al. 2015b; Tobler et al. 2018).

Die hohen Konzentrationen von Schwefelwasserstoff in den Quellen des Studiengebiets stammen vermutlich aus vulkanischer Aktivität und der Sulfatreduktion durch Bakterien (Armienta und La Cruz-Reyna 1995; Rosales Lagarde 2012; Rosales Lagarde et al. 2006). Die Kalksteingebirge der Sierra Madre de Chiapas sind im gesamten Studiengebiet mit Karsthöhlen durchzogen, deren Auswaschung eine zusätzliche Quelle von Schwefelverbindungen sein kann (Rosales Lagarde et al. 2006). Dabei werden in den meisten schwefelbelasteten Quellen Schwefelkonzentrationen erreicht, die für die meisten aquatischen Organismen hochtoxisch sind (Bagarinao 1992; Grieshaber und Völkel 1998). Wiederum andere Quellen weisen keine nachweisbaren Schwefelkonzentrationen auf (Tobler et al. 2008a). Da schwefelbelastete und -unbelastete Gewässer so dicht beieinanderliegen, dass Fische theoretisch ungehindert zwischen den Habitaten migrieren könnten, sind Studien über die Ökologische Artbildung entlang dieses so extremen Gradienten möglich.

Habitate, die eine hohe Belastung durch Umweltvariablen aufweisen, werden dann als Extremhabitate bezeichnet, wenn nur wenige Arten den extremen Bedingungen widerstehen können und damit die Biodiversität reduziert ist (Begon et al. 2003; Townsend et al. 2003). Ein besonderes Beispiel für Extremhabitate stellen hydrothermale Quellen in der Tiefsee, sogenannte

2 Einleitung

black smoker, das heies, sulfat- und schwermetallreiches Wasser ausstoen und in deren direkter Umgebung extreme Hypoxie herrscht (McMullin et al. 2000; Price 2002; Tsurumi 2003). Extreme Belastung durch hohe Schwefelkonzentrationen stellt nur eine von zahlreichen Umweltvariablen dar, denen Fische ausgesetzt werden knnen (Riesch et al. 2015b). Neben den hier behandelten Atlantikkrpflien und ihren direkten Verwandten haben sich auch noch andere Poeciliiden an Schwefelhabitate angepasst (Tobler und Hastings 2011; Tobler und Plath 2011).

Die Besiedelung der schwefelwasserstoffhaltigen Quellen im Studiengebiet ist in mindestens zwei Stufen erfolgt. Vor mehr als 200.000 Jahren haben Vorfahren der Art *P. limantouri*, die heute im nordstlichen Teil Mexikos lebt, die Quellen im Flusssystem des Ro Pichucalco besiedelt (Pfenninger et al. 2014). Die nun dort endemischen Fische der Art *P. sulphuraria* zeigen morphologisch und genetisch deutliche Unterschiede zu den Bewohnern der angrenzenden Klarwasserhabitate (Tobler et al. 2008c; Plath et al. 2013; Riesch et al. 2015b). In einer zweiten Besiedelung haben Fische der Art *P. mexicana* die drei brigen Schwefelquellen im Studiengebiet vor weniger als 100.000 Jahren besiedelt (Pfenninger et al. 2014). Trotz deutlicher morphologischer und genetischer Anpassung an das Extremhabitat werden sie jedoch nur als kotypen beschrieben und knnen sich mit Bewohnern der angrenzenden Klarwasserhabitate fortpflanzen (Plath et al. 2013).

Zwischen den von Schwefelwasserstoff beeinflussten und nicht beeinflussten Habitaten bestehen nahezu keine physischen Barrieren und das in den Quellen eingeleitete H₂S wird aufgrund von naheliegenden Klarwasserquellen zum Teil rasch verdnnt (Riesch et al. 2015b; Tobler et al. 2018). Dennoch wird Migration zwischen den Habitaten durch starke natrliche Selektion verhindert, wie populationsgenetische Studien zeigen (Tobler et al. 2011b; Plath et al. 2013). Hohe Konzentrationen von H₂S erfordern spezielle organismische Anpassungen, sodass an Klarwasser angepasste Individuen bei Translokation in Schwefelhabitate hohe Mortalitt zeigen, ebenso wie schwefelangepasste Fische in Klarwasserhabitaten selten berleben (Plath et al. 2010b, 2013; Tobler et al. 2011b; Sommer-Trembo et al. 2016).

Schwefel ist wasserlslich und kann biologische Membranen ungehindert durchdringen. Damit ist er fr aquatische Lebewesen hochtoxisch, da er mit der aeroben Respiration interferiert (Bagarinao 1992; Grieshaber und Vlkel 1998). Zum einen fangen H₂S-Molekle den im Wasser gelsten Sauerstoff ab und oxidieren so zu Schwefeloxiden, was starke Hypoxie im Wasser verursacht (Cline und Richards 1969; Bagarinao 1992; Tobler et al. 2006), zum anderen binden Schwefelwasserstoff und Schwefeloxide an den Porphyrinring von Hmoglobin und Myoglobin, die damit fr den Sauerstofftransport unbrauchbar werden (Bagarinao 1992; Grieshaber und Vlkel 1998). Zustzlich bindet Schwefelwasserstoff an die Cytochrom-c-Oxidase (COX) in der Atmungskette des Mitochondriums, womit es die ATP-Produktion inhibiert (Cooper und Brown 2008). Swasserfische leiden schon ab Konzentrationen von 0,4 µM H₂S an reduziertem Wachstum, erhhter Mortalitt von Individuen und Eiern und erhhtem Vorkommen von Deformationen beim Nachwuchs (Bagarinao 1992). Vielen aquatischen Organismen ist es mglich, bei niedrigen Konzentrationen H₂S aktiv aus dem Krper zu schleusen. Dazu bindet das Enzym Sulfid:Quinon-Oxidoreduktase (SQR; Theissen et al. 2003; Shahak und Hauska 2008; Marcia et al. 2009) Schwefelwasserstoffmolekle und wandelt sie in Zusammenarbeit mit anderen Enzymen zu Thiosulfaten um, die dann mit dem Urin ausgeschieden werden (Hildebrandt und Grieshaber 2008).

Dieser Prozess ist an die mitochondriale Atmungskette angeschlossen und funktioniert nur so lange, bis die Cytochrom-c-Oxidase durch eine zu hohe H_2S -Konzentration blockiert ist (Lagoutte et al. 2010; Pfenninger et al. 2014).

Der inverte Effekt von Schwefelwasserstoffkonzentration und gelöstem Sauerstoff im Wasser führt zu einem doppelten Dilemma für aquatische Organismen, da Sauerstoff für die meisten Kompensationsprozesse benötigt wird. Anpassungen, die die effiziente Aufnahme von Sauerstoff begünstigen, unterliegen somit einem starken natürlichen Selektionsdruck (Riesch et al. 2015b). Zu den Anpassungen der Poeciliiden, die schwefelwasserstoffhaltige Quellen besiedelt haben, gehören morphologische, physiologische, Verhaltens- und Lebenszyklusanpassungen (zusammengefasst in Tobler und Plath 2011; Riesch et al. 2015b).

Die meisten morphologischen Anpassungen bei schwefeladaptierten Poeciliiden stellen eine Adaptation an Hypoxie im Wasser dar. So bieten eine Vergrößerung des Kopfes (Tobler et al. 2011b; Palacios et al. 2013) und damit der Kiemenoberfläche (Tobler et al. 2011b) auch ein größeres Kiemenvolumen, um Wasser durch den Kiemenbogen zu ventilieren, und damit eine effizientere Aufnahme von Sauerstoff in den Kreislauf. Dazu zeigen Individuen der Arten *P. sulphuraria* und *P. thermalis* größere Unterkiefer und breitere Unterlippen, womit vermutlich eine bessere Ausnutzung des sauerstoffreichen Wassers an der Wasseroberfläche während der aquatischen Oberflächenrespiration (engl. *aquatic surface respiration*, ASR; Kramer und McClure 1982) erreicht wird (Winemiller 1989; Tobler und Plath 2009; Tobler et al. 2009a; Riesch et al. 2011c; Palacios et al. 2013).

Physiologische Anpassungen der schwefelangepassten Poeciliiden sind bisher nur wenig erforscht (Riesch et al. 2015b). Um mit erhöhten H_2S -Konzentrationen umgehen zu können, sind zwei Wege denkbar: 1) eine Veränderung des molekularen Aufbaus von Enzymen, die durch die Bindung von H_2S negativ beeinflusst werden, und damit eine Abschwächung dieses Effekts und 2) das verstärkte Umwandeln oder Ausleiten von Schwefelmolekülen aus dem Gewebe, um eine Homöostase aufrecht zu erhalten. Für beide Mechanismen wurden bereits Hinweise in einzelnen Populationen im Studiengebiet gefunden. Pfenninger und Kollegen (2014) konnten die Veränderung von Untereinheiten des Cytochrom-c-Oxidase-Komplexes (COX) in Individuen der schwefelangepassten Populationen in den Flussläufen Pichucalco und Puyacatengo nachweisen. Diese Veränderungen erhalten die Funktionalität von COX auch bei erhöhter H_2S -Konzentration. Eine Transkriptomanalyse ergab, dass Gene, die in Schwefel- und Glutathionstoffwechsel und der Zellentgiftung bei oxidativem Stress involviert sind, in einigen Geweben hochreguliert sein können (Passow et al. 2017a, 2017b).

Die Verhaltensanpassung einer verstärkten Oberflächenrespiration (ASR) gehört zur Anpassung an Hypoxie (Brauner et al. 1995; Tobler et al. 2008b, 2009a). Diese Verhaltensänderung hat einen direkten negativen Effekt auf die Überlebenschance und Energieressourcen der Individuen, da die Zeit an der Wasseroberfläche in Konkurrenz mit durch benthische Nahrungsaufnahme verbrachter Zeit steht (Tobler et al. 2008b). Daher liegt es nahe, dass Anpassungen an Schwefelhabitate häufig die Reduzierung von energetisch „teuren“ Merkmalen beinhaltet, wie zum Beispiel die Reduktion des Ausmaßes von männlichem Sexualverhalten (Plath et al. 2003, 2006; Plath 2008), Aggressivität (Parzefall 1974, 1979; Bierbach et al. 2012) und

2 Einleitung

Schwarmverhalten (Parzefall 1993). Trotz der Annahme, dass die Bildung von Schwärmen durch die erhöhte Konkurrenz um Nahrungsquellen und Fortpflanzungspartner in energielimitierten Habitaten verringert sein sollte, sind Poeciliiden in den Schwefelhabitaten des Studiengebiets in großen Dichten anzutreffen und bilden Schwärme (Greenway et al. 2014; Jourdan et al. 2014; Riesch et al. 2015b). Eine mögliche Erklärung dafür liegt in der zwanzigfach erhöhten Prädation durch Vögel (Riesch et al. 2010a) und der mit dem Aufenthalt an der Oberfläche erhöhten Sichtbarkeit. Der Aufenthalt im Schwarm kann die Gefahr des einzelnen Individuums verringern (Herbert-Read et al. 2017; Seghers 1974; Hamilton 1971).

Veränderungen des Lebenszyklus (engl. *life-history*), wie das Gebären größerer Nachkommen und die damit einhergehende reduzierte Fruchtbarkeit, sind eine Anpassung an die generell schwierigen Lebensbedingungen in einem Extremhabitat (*trade-off*; Riesch et al. 2010b, 2010c, 2014; Garland 2014). Vor allem Weibchen aus Schwefelhabitaten zeigen eine Reduktion von Körpergröße und fettfreier Körpermasse (engl. *lean weight*) im Vergleich zu Weibchen aus den Klarwasserhabitaten (Riesch et al. 2010b).

Der umfangreiche Wissensschatz über die Anpassungen von Atlantikkärpflingen an Schwefelhabitate soll nun um das Merkmal Färbung erweitert werden. Untersuchungen an einem Teil der im Studiengebiet vorkommenden Populationen – den Höhlenmollys – zeigten starke Anpassungen an die Umweltvariable Licht, beinhalteten aber keinen Vergleich zwischen Flusssystemen (Bierbach et al. 2013c). Diese Lücke soll in der vorliegenden Arbeit geschlossen werden. Zusätzlich soll auch die Persistenz der Farbmerkmale über mehrere Generationen untersucht werden, um herauszufinden, ob einzelne Aspekte der Färbung erbliche Merkmale darstellen. Ein weiterer Hinweis auf die genetische Grundlage von Färbung kann die Untersuchung von Hybriden bringen. Die Hauptfragestellung ist es jedoch, den Einfluss von Färbung auf die Partnerwahl zu untersuchen.

2.6 Weibliche Partnerwahl bei *Poecilia spec.*

Die Untersuchung von Partnerwahl im Artkomplex *Poecilia spec.* beinhaltet sowohl weibliche als auch männliche Partnerwahl, da beide Komponenten für die Entstehung von reproduktiven Barrieren eine Rolle spielen. Während die männliche Partnerwahl stark von Einflüssen der Spermakonkurrenz (begründet durch die interne Fertilisation bei Poeciliiden; z. B. Bierbach et al. 2013b) und dem Kopieren von Partnerwahlentscheidungen (z. B. Bierbach et al. 2011b) geprägt ist, sollen hier die Aspekte der weiblichen Partnerwahl im Vordergrund stehen.

Die Forschung zum Thema weibliche Partnerwahl in Poeciliiden verlagerte ihre Methoden in den letzten Jahrzehnten von einem aufwändigen und für die Versuchstiere stressigen Vollkontakt-Versuchsaufbau (z. B. Ziege et al. 2012; Tobler et al. 2011c) im Feld über die Abtrennung der Test- von den Stimulusindividuen hin zur Präsentation von aufbereiteten Signalen (z. B. chemische Signale; Jourdan et al. 2016) oder digital animierten Stimuli (z. B. Bierbach et al. 2013a). Je nach Fokus der Fragestellung lassen sich damit einzelne Merkmale isoliert darstellen und die Präferenz des wählenden Individuums isoliert betrachten (Houde 1997). Ein Nachteil dieser Beschränkung ist allerdings, dass andere, die Partnerwahlentscheidung möglicherweise beeinflussende Aspekte außer Acht gelassen werden und somit häufig keine generellen Aussagen getroffen werden können. Andererseits stellen Vollkontaktmethoden eine große Stressbelastung gerade für Weibchen dar. Die in *P. mexicana* verstärkte sexuelle Belästigung durch Männchen (Plath et al. 2003; Plath 2008) kann

Weibchen dazu bringen, Schutz zu suchen oder das normale Verhalten zu ändern (Köhler et al. 2011). Daher wird häufig auf diese Methode verzichtet. Ein Vergleich hat zudem gezeigt, dass dichotome Wahlversuche ohne Vollkontakt, die lediglich die Assoziationszeit mit den präsentierten Stimulusindividuen aufnehmen, ebenfalls die Partnerwahlentscheidung widerspiegeln (Ziege et al. 2012). Die weitere Reduktion auf zunächst das Abspielen von Videos anstatt dem Präsentieren eines lebenden Stimulustiers und im weiteren die Animation von Fotografien stellt somit den nächsten Schritt zur Erforschung von natürlichem Verhalten dar. Obwohl die bisherigen Methoden bei Fragestellungen, die mechanosensorische oder Verhaltensaspekte einbeziehen, weiterhin am besten geeignet sind, versuchen weiter fortgeschrittene Ansätze mit Robofischen (Krause et al. 2011) oder interaktiven animierten Fischen (Ingleby et al. 2015; Chouinard-Thuly et al. 2017; Gierszewski et al. 2017) die Forschung weiter zu bringen.

Weibchen der Art *P. mexicana* zeigen eine generelle Präferenz für die Körpergröße von Männchen (gemessen als Standardlänge von Oberlippe bis zum Ansatz der Schwanzflosse; Plath et al. 2004; MacLaren und Rowland 2006; Tobler et al. 2008d, 2010; Bierbach et al. 2011a; 2011c). Dabei verpaaren sie sich bei der Wahl zwischen unterschiedlich großen Männchen präferiert mit größeren Männchen, unabhängig von der eigenen Körpergröße (Plath et al. 2004; MacLaren und Rowland 2006; Tobler et al. 2008d). Die männliche Körpergröße ist korreliert mit der Dominanz (Rang in der Hierarchie der lokalen Gruppe) und dem Verhalten (Parzefall 1969; Plath et al. 2005; Bierbach et al. 2012); große Männchen nehmen häufiger die Rolle des dominanten Männchens in einer Gruppe ein, vertreiben andere Männchen und verteidigen die Gruppe von Weibchen gegen sogenannte *sneaker*-Männchen (Plath et al. 2003; Bierbach et al. 2012). Die Größe der Männchen wird ausschließlich über visuelle Signale bewertet (Tobler et al. 2008d) und der Verlust dieser visuellen Information (in lichtlosen Habitaten wie Höhlen) könnte dazu führen, dass die sexuelle Selektion auf die Körpergröße reduziert wird und somit eine erhöhte Variabilität bei der männlichen Körpergröße zu erwarten ist (Plath et al. 2007c).

Weitere Merkmale wie Melanismus (Culumber et al. 2014), Verhalten (z. B. intrasexuelle Kämpfe: Bierbach et al. 2013d, 2017; homosexuelle *displays*: Bierbach et al. 2013a) und die Morphologie (Greenway et al. 2016) können eine initiale Präferenz für einen Fortpflanzungspartner verändern und beeinflussen damit die weibliche Partnerwahl. Auch der Einfluss von Umgebungsvariablen auf die Präferenz von Weibchen ist in einigen Fällen bekannt. So verändern Weibchen ihre Präferenz für große Männchen, wenn sie sich in direkter Prädationsbedrohung befinden und wählen stattdessen kleinere Männchen (Bierbach et al. 2011c). In Abwesenheit von Licht und visuellen Merkmalen kann die Qualitäts- und Geschlechtsbestimmung beeinträchtigt sein (Plath et al. 2007d).

Die am häufigsten untersuchte weibliche Partnerwahlpräferenz bei *Poecilia spec.* ist jedoch die Diskriminierung anhand von divergent selektierten Merkmalen, die die Ökotypzugehörigkeit signalisieren. Wie bereits oben (Kapitel 2.4 „Reproduktive Isolation im Studiengebiet“) beschrieben, zeigen Klarwasserfische grundsätzlich eine Diskriminierung gegen den schwefelangepassten Ökotyp aus ihrem eigenen Flusslauf (mit Ausnahme des Flusssystemes des Río Tacotalpa) und Weibchen zeigen eine stärkere Präferenz als Männchen (Plath et al. 2013). Das ist auf die höheren Kosten von Weibchen, die sich mit „falschen“ Männchen paaren, zurückzuführen, da schlecht angepasste

2 Einleitung

hybride Nachkommen durch das höhere Investment einen größeren Verlust darstellen (Servedio und Noor 2003). Daher ist auch zu erwarten, dass Weibchen wählerischer sein sollten (Servedio 2007). Klarwasserweibchen zeigen ebenfalls eine generelle Präferenz für Klarwassermännchen aus anderen Flussläufen, wenn sie die Wahl zwischen Klarwasser- und schwefelangepassten Ökotypen haben (Zimmer et al. 2018). Auch hier stellen Männchen aus dem Flusssystem des Tacotalpa eine Ausnahme dar. Weibchen zeigten keine Präferenz für den Klarwasserökotyp; Weibchen aus dem Río Puyacatengo zeigten sogar eine Präferenz für den schwefelangepassten Ökotyp. Die Autoren vermuteten, dass eine besondere Färbung der Schwefelmännchen im Vergleich zum Klarwasserökotyp auf eine Interferenz von Ökotyperkennung mit weiblicher Partnerwahlpräferenz für starke Färbung hindeutet (Zimmer et al. 2018). Bisher war bekannt, dass eine stärkere Färbung (höhere Farbintensität) von Weibchen bei der Partnerwahl bevorzugt wird (Bierbach et al. 2013a). Die Untersuchung des flusslaufspezifischen Einflusses von Schwefelwasserstoff auf die Färbung verspricht hier Aufklärung.

In dieser Arbeit soll die weibliche Partnerwahl anhand von zwei Merkmalen – der Färbung und der körperlichen Fitness – untersucht werden. Anders als bei Guppys (Endler 1980; Houde 1997) wurde die Färbung von Atlantikkärpflingen bisher kaum quantitativ untersucht und nur qualitativ beschrieben (z. B. Parzefall 2001). Eine erste Studie über die Färbung von Höhlenmollys im Tacotalpasystem (Bierbach et al. 2013c) etablierte eine Methode, die die Untersuchung von Färbung auch in einer Spezies möglich macht, die keine auffälligen Farbvarianten oder scharf umrissene Flecken aufweist. Dabei fanden die Autoren heraus, dass Höhlenmollys wie zu erwarten entsprechend der im Habitat anzutreffenden Lichtverhältnisse eine blässere Färbung aufweisen (Bierbach et al. 2013c). Außerdem hatte auch die Umweltvariable Schwefel einen Effekt, da Klarwasserfische ein deutlich stärkeres *countershading* aufwiesen als schwefelangepasste Männchen direkt außerhalb der Höhle (Bierbach et al. 2013c). Unter *countershading* versteht man eine Anpassung der Körperfärbung vor allem bei Tieren, die in dreidimensionalen Lebensräumen leben, indem ein dorsoventraler Pigmentationsgradient gebildet wird (Thayer und Thayer 1909). Dabei sind Körperregionen, die in den meisten Situationen nach oben zur Quelle des natürlichen Lichts gerichtet sind (bei Fischen die Dorsalregion), dunkler gefärbt als Regionen, die nach unten zeigen. Der Mechanismus dient der Tarnung und als eine Anpassung an Prädation (Thayer und Thayer 1909; Kiltie 1988). Weitere Vorteile von *countershading* könnten in dem Schutz vor UV-Strahlung (starke Pigmentierung verlangsamt Schäden in den oberen Hautschichten; Mitchell et al. 2007; Moan et al. 2008), in der Thermoregulation (Hamilton 1973) oder in dem Schutz vor Verletzungen liegen (Rowland 2009). Die wahrscheinlichste Erklärung für *countershading* ist jedoch die Verringerung des Farbkontrastes zwischen Individuum und Hintergrund in dreidimensionalen Lebensräumen; gesehen von unten bietet eine helle Färbung in der Ventralregion Tarnung vor einem hellen Himmel, von oben ist die dunkle Färbung am Rücken ähnlich der des Bodens (Kiltie 1988). Aus lateraler Sicht und mit einer Lichtquelle von oben spielt das Verbergen des eigenen Schattens (*self shadow concealment*, SSC; Kiltie 1988) eine Rolle, indem eine helle Bauchseite den Schatten, der vom eigenen Körper geworfen wird, ausgleicht. All diese Mechanismen dienen dem Auflösen der Konturen eines Tieres und machen es vor den meisten Hintergründen schwerer erkennbar (Allen et al. 2012; Ruxton et al. 2004).

Die Autoren der Studie zur Färbung von Höhlenmollys vermuteten, dass die Anpassung an das milchige Wasser des Schwefelhabitats und die schlechteren oder diffuseren Lichtverhältnisse eine Verringerung des *countershading* zulässt oder selektiert (Bierbach et al. 2013c). Auch der genetische Einfluss des nahegelegenen Höhlenhabitats, die Einwanderung von Genen, die zu einer generell blässeren Färbung führen, könnte die gefundenen Ergebnisse erklären. Jedoch haben frühere Studien einen stark reduzierten Genfluss zwischen Höhle und Oberflächenhabitat nachweisen können (Plath et al. 2007a; Plath und Tobler 2010). Der Einfluss der im Habitat herrschenden Lichtverhältnisse, die als milchig, undurchsichtig oder trüb bezeichnet werden können (vgl. Kapitel 3.1 „Studienggebiet und Fangstellen“), scheint somit wahrscheinlicher, da Wassertrübung nachweislich die Kommunikation beeinflusst (Heubel und Schlupp 2006; Engström-Öst und Candolin 2007; Donohue und Garcia Molinos 2009; Sundin et al. 2010).

Der Zusammenhang zwischen weiblicher Partnerwahl und konditionsabhängigen männlichen Merkmalen wurde im Studiensystem bereits ausführlich untersucht. Weibchen präferieren gut genährte Männchen, wenn andere Qualitätsmerkmale (z. B. Körpergröße) sich zwischen den Männchen nicht unterscheiden (Bierbach et al. 2013c). Stehen andere Qualitätsmerkmale zur Verfügung, beeinflusst die Kondition des Männchens die weibliche Partnerwahl nicht (Greenway et al. 2016). Als wichtigstes konditionsabhängiges Merkmal gilt die Ausdehnung des Abdomens, da sie im direkten Zusammenhang mit der Nahrungsaufnahme in den letzten Tagen steht (Plath et al. 2005). Innerhalb von nur 5 Tagen werden die Energiereserven in Verdauungstrakt und Gewebe derart reduziert, dass die Abdominalausdehnung sich deutlich verringert. Sie stellt damit ein Signal dar, das auf die Fähigkeit des Individuums hinweist, im jeweiligen (möglicherweise fluktuierenden) Habitat ausreichend Nahrung zu finden (Plath et al. 2005). Männchen aus Schwefelhabitaten im Studiensystem zeigen generell morphologische Zeichen von geringer Kondition (Plath et al. 2005; Tobler et al. 2006; Riesch et al. 2011b).

Auch das Verhalten wird von einem reduzierten Nahrungsangebot beeinflusst (z. B. Milinski und Heller 1978; Dill und Fraser 1984; Godin und Sproul 1988; Dugatkin und Godin 1998; Walker et al. 1999). Im Artkomplex *Poecilia spec.* wurde beobachtet, dass höhlenangepasste Atlantikkärpflinge energieaufwändige Verhaltensweisen wie Aggression und sexuelle Belästigung reduzieren (Parzefall 2001; Plath et al. 2003, 2005). Ob diese Anpassung von dem Leben in Dunkelheit abhängt, konnte nicht nachgewiesen werden, jedoch ist die Belastung durch Schwefelwasserstoff eine wahrscheinlichere Ursache für die Veränderung (Plath et al. 2005). Zugleich wurde eine gesteigerte Präferenz für große Weibchen bei männlichen Höhlenmollys beobachtet, die als Reaktion auf das energielimitierte Habitat verstanden werden kann, sodass Männchen kraftraubende Kopulationen mit Weibchen von geringerer Qualität vermeiden (Plath et al. 2006), da weibliche Körpergröße mit reproduktiver Fitness korreliert ist (Riesch et al. 2011b). Außer der Partnerwahlentscheidung werden auch andere Verhaltensweisen davon beeinflusst, ob das Gegenüber hungrig ist. So sind etwa Reaktionen auf Prädatoren abhängig davon, ob diese hungrig oder gesättigt sind (bei Guppys: Licht 1989; bei *Gambusia affinis*: Smith und Belk 2001). Zebrafische (*Danio rerio*) neigen dazu, bevorzugt mit gut genährten Artgenossen Schwärme zu bilden, da dies möglicherweise Einfluss auf den zukünftigen Erfolg bei der Futtersuche hat (Krause et al. 1999).

2 Einleitung

Die Abhängigkeit von weiblicher Partnerwahlpräferenz vom Ernährungszustand wurde an Höhlenmollys (*P. mexicana*) erforscht. Plath und Kollegen (2005) fanden heraus, dass Weibchen aus der schwefelbelasteten Höhle Cueva del Azufre (Flusssystem Tacotalpa) eine Präferenz für Männchen hatten, die einen besseren Ernährungszustand aufwiesen (gemessen an der abdominalen Ausdehnung). Diese Präferenz konnte in der benachbarten, nicht-schwefeligen Oberflächenpopulation nicht nachgewiesen werden. Die Forscher diskutierten, dass die Varianz für den Ernährungszustand in energielimitierten Habitaten größer ist und damit einen guten Indikator für sowohl körperliche als auch reproduktive Fitness darstellen kann (Plath et al. 2005). Eine interessante Fragestellung, die sich in diesem Kontext ergibt, stellt die Anpassung des weiblichen Partnerwahlverhaltens an den eigenen Zustand, in diesem Fall den Ernährungszustand, dar (Grether und Kolluru 2011). Dass Weibchen ihre Partnerwahl nicht nur von den Merkmalen des Männchens, sondern auch von ihrem eigenen Zustand abhängig machen, wurde sowohl theoretisch beschrieben als auch in verschiedenen Arten in der Natur beobachtet (theoretisches Modell: Schindler et al. 2013; Veen und Otto 2015; Zebrafinken: Burley und Foster 2006; Stichlinge: Tinghitella et al. 2013; Kozak und Boughman 2015; Kozak et al. 2013). Die Erweiterung der oben beschriebenen Studie an Höhlenmollys um den Faktor des Ernährungszustandes der wählenden Weibchen könnte also entscheidende Hinweise darauf bringen, ob und wie die Anpassung an ein Extremhabitat die Partnerwahl beeinflusst. Tobler und Kollegen (2011c) konnten bereits eine verstärkte Präferenz für gut genährte Männchen bei hungrigen Weibchen aus dem Tacotalpasystem nachweisen, stellten aber keinen signifikanten Unterschied zu Weibchen fest, die keine Hungerphase durchlaufen hatten. Der Einfluss des Ernährungszustandes auf die Präferenz für wohlgenährte Fortpflanzungspartner sollte in Habitaten mit knappem oder fluktuierendem Nährstoffangebot deutlicher sein als in Klarwasserhabitaten mit stabilem Angebot.

2.7 Fragestellungen

In dieser Arbeit will ich die weibliche Partnerwahl und ihre Auswirkungen auf reproduktive Barrieren anhand von zwei Themenkomplexen erforschen. Ich versuche, das Wissen um die Anpassung an die Umgebungsvariable Schwefelwasserstoff um den Aspekt Färbung zu erweitern, da hier nur wenige Studien existieren. Darüber hinaus untersuche ich diese Anpassung genauer und prüfe ihren Einfluss auf die weibliche Partnerwahl. Im Anschluss daran baue ich auf dem bereits soliden Wissensschatz über den Einfluss von Fitnessmerkmalen auf die weibliche Partnerwahl auf und erweitere diesen um den Zusammenhang zwischen der Kondition von sowohl dem wählenden als auch dem gewählten Partner.

Zunächst untersuche ich den Einfluss der Umgebungsvariable Schwefelwasserstoff auf die Färbung von Fischen des Genus *Poecilia* spec. im Studiengebiet im südlichen Mexiko. Es ist anzunehmen, dass die Färbung von schwefelangepassten Fischen generell einer Veränderung aufgrund von Anpassung an das extreme Habitat unterliegt. Dabei würden die einzelnen Umgebungsvariablen der Schwefelhabitate möglicherweise verschiedene Auswirkungen zeigen. Da die durch Schwefel belasteten Habitate als Extremhabitate gelten (Riesch et al. 2015a), sind die in ihnen lebenden Poeciliiden einer ständigen Belastung ausgesetzt und ihre Anpassungen spiegeln in den meisten Fällen die Schwierigkeit wider, die Homöostase aufrecht zu erhalten (Riesch et al. 2015b). Es ist anzunehmen, dass Nährstoffressourcen in Schwefelhabitaten knapp sind, sei es aufgrund der Tatsache, dass die Biodiversität stark verringert ist und kaum pflanzliche oder tierische

Organismen im Extremhabitat leben können (Tobler et al. 2006), oder weil mehr Nährstoffe für die Erhaltung von Anpassungen aufgewendet werden müssen (Townsend et al. 2003). In einer solchen Situation sind *trade-offs* häufig anzutreffen, bei denen kostenintensive Merkmale reduziert werden, wenn sie im Vergleich dazu weniger Nutzen bringen (Garland 2014). Sollte Färbung einem solchen *trade-off* unterliegen, wäre zu erwarten, dass starke Färbung mit leuchtenden Farben oder besonders dunklen Partien reduziert wäre. Würde die Färbung generell blasser oder ähnlicher der Umgebungsfarbe des milchigen Schwefelwassers, könnte das auch auf einen starken Einfluss von Prädation schließen, da sich der Kontrast zwischen dem Hintergrund und dem Individuum verringern würde und die Fische im milchigen Wasser so schlechter zu erkennen wären. Eine Verdunkelung oder Intensivierung der Färbung dagegen würde auf einen starken Einfluss von Partnerwahl schließen, da eine auffälligere Färbung vom wählenden Partner präferiert würde (Houde 1997). In diesem Fall wäre der Nutzen von Färbung höher als ihre Kosten und sie würde keinem *trade-off* unterliegen. Ich erwarte generelle Unterschiede zwischen Weibchen und Männchen und untersuche diese in separaten Analysen, da der Einfluss von sexueller Selektion zwischen den Geschlechtern unterschiedlich sein kann. Auch ein Unterschied zwischen den Flussläufen kann erwartbar sein, da die Fangstellen der schwefelangepassten Fische sich in Prädationsdruck und abiotischen Faktoren unterscheiden. Zudem unterscheiden sich die Flussläufe in der relativen Stärke von natürlicher und sexueller Selektion (Plath et al. 2013), wodurch ein Unterschied in der an Prädation oder Partnerwahl angepassten Färbung zu erwarten ist. Es sind also konvergente und divergente Anpassungen an Schwefelwasserstoff denkbar. Diese Fragestellung bearbeitete ich in den Teilversuchen „Färbung bei *Poecilia spec.*“ und „Färbung und Genetik in Hybridzonen“, in denen ich Fotografien von Fischen aus dem Studiengebiet mit einer etablierten Methode auswerte.

Für die Ausbildung von gelber oder roter Körperfärbung sind in den meisten Fällen Karotinoide erforderlich, die mit der Nahrung aufgenommen werden müssen, da Tiere sie nicht selbst bilden können (Goodwin 1984). Es ist anzunehmen, dass die Umstellung der Ernährung von pflanzlichen Anteilen auf die vornehmliche Aufnahme von Schwefelbakterien dazu führt, dass die Versorgung von Karotinoiden behindert wird. Dagegen stehen bei der Aufzucht im Labor ausreichend Karotinoide zur Verfügung. Ein Vergleich der Färbung von wildgefangenen und laborgeborenen Fischen kann diese Annahme überprüfen. Dabei würde die Verstärkung von gelber oder roter Färbung darauf schließen, dass diese Merkmale plastisch ausgebildet werden und einen guten Indikator für die Fähigkeit eines Männchens darstellen, ausreichend karotinoidreiche Nahrung zu finden. Werden keine Unterschiede in diesen Merkmalen gefunden, spricht dies für einen hohen Grad an Erbllichkeit. Unterscheiden sich erbliche Merkmale zwischen Ökotypen, können diese Merkmale für die Ökotypbestimmung während der Partnerwahl genutzt werden. Kenntnisse über die Erbllichkeit von Merkmalen können also Aufschluss darüber geben, welche Merkmale Weibchen für die Partnerwahl zur Verfügung stehen und ob eine Hybridisierung beim Aufeinandertreffen von Ökotypen wahrscheinlich ist. Diese Information lässt Rückschlüsse auf bestehende oder sich entwickelnde reproduktive Barrieren im Studiensystem zu.

Der Flusslauf im Studiengebiet, in dem noch keine vollständige genetische Isolation gezeigt wurde, der Río Puyacatengo, ist der ideale Ort, um Ökotypenhybriden zu finden (Plath et al. 2013). Die nächste Fragestellung meiner Arbeit beschäftigt sich mit der Färbung von Hybriden. Dazu soll die Färbung von Fischen aus fünf nahe beieinanderliegenden Fangstellen verglichen werden, in denen sich

2 Einleitung

Schwefelwasser und Klarwasser mischen. Um herauszufinden, ob einige dieser Fische genetische Hybriden sind, soll ein Teil der untersuchten Weibchen anhand einer Mikrosatellitenuntersuchung getestet werden. Die anschließende Farbanalyse kann untersuchen, ob Fische aus den Mischzonen des Habitats dazu tendieren, die Färbung des schwefelangepassten, des Klarwasserökotyps oder eine intermediäre Färbung anzunehmen.

Ein entscheidender Teil meiner Arbeit beschäftigt sich mit der Fragestellung, ob Färbung eine Rolle in einer oder mehreren reproduktiven Barrieren spielt. Dazu soll der Einfluss von Färbung in einem Mechanismus der sexuellen Selektion, der weiblichen Partnerwahl, untersucht werden. Eine vorangegangene Studie deckte eine Besonderheit im Tacotalpasystem auf: Während der schwefelangepasste Ökotyp von Weibchen grundsätzlich bei der Partnerwahl diskriminiert wird, drehte sich diese Diskriminierung bei Männchen aus dem Tacotalpa hin zu einer leichten Präferenz für den Schwefelökotyp (Zimmer et al. 2018). Die Beobachtung, dass Männchen aus dem Schwefelhabitat des Tacotalpa eine auffälliger Färbung zeigen als ihre Nachbarn im Klarwasser, lässt vermuten, dass die Färbung bei dieser Aufweichung einer bestehenden reproduktiven Barriere eine Rolle spielt. Daher sollte in einem dichotomen Partnerwahltest der Einfluss des einzigen erblichen Farbmerkmals, der Gelbfärbung der Flossen, getestet werden. Aus anderen Arten der Familie der Poeciliiden ist bekannt, dass gelbe Farbmerkmale Ziel von weiblicher Partnerwahlpräferenz sind (Grether 2000), daher wird neben zwei Populationen des Atlantikkärpflings (*P. mexicana*) auch eine Population von *P. limia* in die Analysen integriert, um eine möglicherweise artübergreifende Reaktion zu untersuchen. Es ist zu erwarten, dass eine generelle Präferenz für das stärker gelb gefärbte Männchen zu beobachten ist, diese Präferenz aber möglicherweise bei schwefelangepassten Weibchen schwächer ist. Dieses Ergebnis würde mit früheren Erkenntnissen übereinstimmen, dass schwefelangepasste Weibchen in vergleichbaren Partnerwahltests keine Präferenz für einen der Ökotypen zeigten (Plath et al. 2013).

Mit der letzten Untersuchung meiner Arbeit verlagert sich der Fokus vom männlichen Merkmal, das bei der Partnerwahl genutzt werden kann, hin zu der Veränderlichkeit der weiblichen Präferenz. Es besteht ein genereller Vorteil, wenn ein Individuum für die Fortpflanzung einen fitten Partner wählt, der mit konditionsabhängigen Merkmalen zeigt, dass er in der kürzeren Vergangenheit erfolgreich bei der Futtersuche war und dessen Gameten in einem guten Zustand sind (Rios-Cardenas et al. 2007). Diese Präferenz sollte in den meisten Fällen vorhanden sein, muss aber nicht immer nachweisbar sein, wenn andere sexuelle Merkmale von größerer Bedeutung sind. Jedoch beeinflusst auch die Kondition des wählenden Individuums die Partnerwahl, indem Hunger zu einer stärkeren Präferenz für wohlgenährte Fortpflanzungspartner führt (Plath et al. 2005). Diese kontextabhängige Partnerwahl sollte mit einem dreistufigen Experiment getestet werden, in dem Weibchen zunächst bei normalem Ernährungszustand zwischen einem wohlgenährten und einem hungrigen Männchen wählen sollten. Nach fünf Tagen ohne Fütterung wurde die Messung wiederholt. Anschließend bekamen Weibchen wieder eine normale Diät mit zwei Fütterungen *ad libitum* am Tag, woraufhin nach zwei Tagen eine dritte Messung erfolgte. Wenn der eigene Ernährungszustand die Präferenz für wohlgenährte Männchen verstärkt, würde die Präferenzstärke bei der zweiten Messung höher sein als bei der ersten und bei der letzten Messung wieder auf das Normalniveau absinken. Um einen Hinweis darauf zu erhalten, ob Weibchen rein morphologische Merkmale zur Partnerwahl nutzen oder zusätzlich das Verhalten des potentiellen Partners mit

einbeziehen, wurde dieses Experiment mit Videoaufzeichnungen der hungrigen und wohlgenährten Männchen und zusätzlich mit animierten Bildern der gleichen Männchen durchgeführt. Ein stärkerer Effekt mit Videostimuli würde auf das Einbeziehen von Verhaltensmerkmalen, die den Ernährungszustand des Männchens widerspiegeln, hindeuten.

3 Material und Methoden

3.1 Studiengebiet und Fangstellen

Alle Populationen von *P. mexicana* (Steindachner 1863) und *P. sulphuraria* (Álvarez 1948) wurden in einem Studiengebiet nahe der Stadt Teapa im Süden Mexikos gefangen (Abb. 1). Hier treffen die Ausläufer der Sierra Madre de Chiapas auf die Ebene des nördlichen Tabasco. Der Río Grijalva, in den alle Flüsse im Studiengebiet fließen, mündet zuletzt nördlich der Stadt Villahermosa in den Golf von Mexiko. Während der alljährlichen Flutung in der Ebene sind die einzelnen Flussarme weitestgehend verbunden und ein Austausch der Fischpopulationen ist über weite Strecken möglich. Vier der Flüsse werden neben Klarwasserquellen auch durch schwefelwasserstoffhaltige Quellen gespeist, in denen sich Populationen von Poeciliiden an die anspruchsvollen Umwelteinflüsse angepasst haben. Von West nach Ost sind dies: Río Pichucalco (im Weiteren als Pich abgekürzt), Río Ixtapangajoya (Ixt), Río Puyacatengo (Puy) und Río Tacotalpa (Tac; Abb. 1). Die Schwefelquellen finden sich an zahlreichen Stellen entlang der Hauptflüsse und fließen zum Teil bereits nach kurzer Distanz (von < 50 m bis 500 m) mit dem Frischwasserstrom zusammen, wodurch Migration zwischen den Habitaten innerhalb eines Flusslaufes jederzeit möglich ist. Im ganzen Studiengebiet wurde mit der steigenden Besiedelung durch den Menschen der ursprüngliche tropische Regenwald (Schultz 2016) durch Abholzung in Weideland umgewandelt. So finden sich unter den Fangstellen im Studiengebiet sowohl Bachläufe, die von dichtem Baumbestand überschattet sind (z. B. am El Azufre, Tacotalpa, Abb. 2d), aber auch offene Quellen ohne Überschattung (z. B. die Quellen von La Gloria, Pichucalco, Abb. 2c). Obwohl alle Quellen recht hoch im Gebirge liegen, fallen die Wasserläufe flach und ohne größere Stufen ab. Lediglich im Tacotalpasystem überwindet der Schwefelbach El Azufre mehrere Wasserfälle, bevor er in den Río Oxolotan mündet (ein Nebenarm des Río Tacotalpa; um Missverständnissen vorzubeugen, wird im Folgenden der gesamte Flusslauf als Río Tacotalpa bezeichnet).

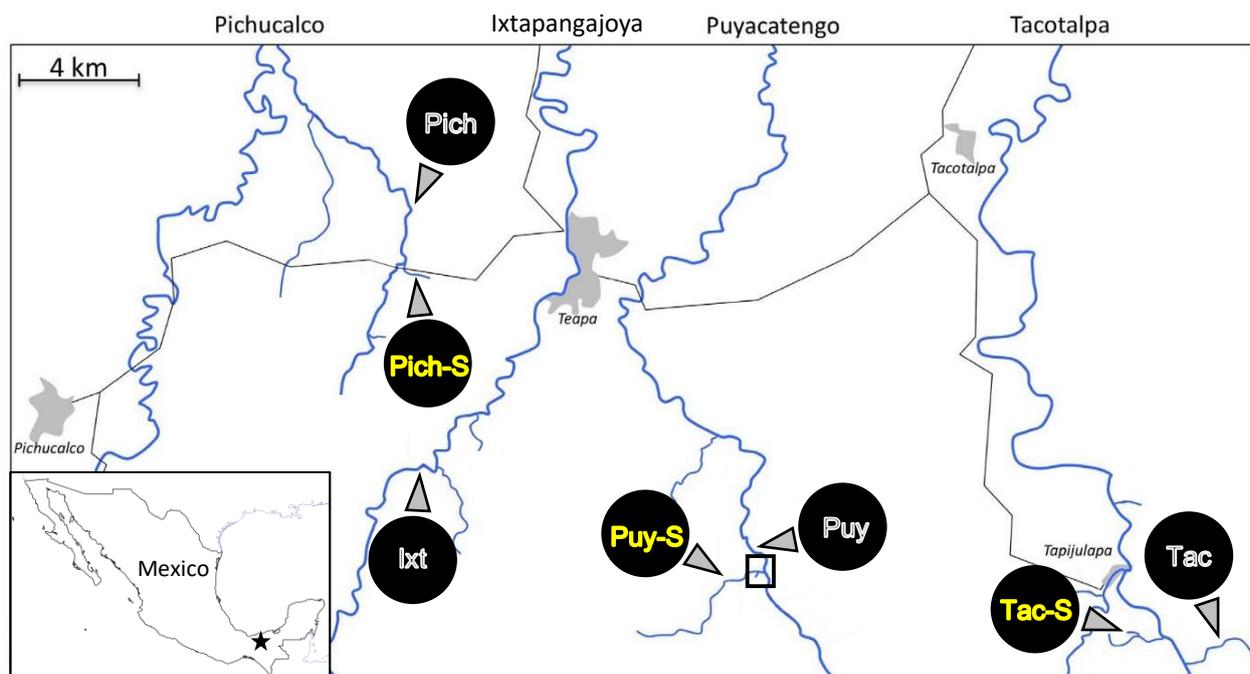


Abbildung 1: Fangstellen im Studiengebiet. Frischwasser- (weiße Schrift) und sulfidische (gelbe Schrift) Fangstellen in den vier Flussläufen im Río Grijalva-Flusssystem (von West nach Ost): Río Pichucalco (Pich), Río

Ixtapangajoya (Ixt), Río Puyacatengo (Puy) und Río Tacotalpa (Tac). Fließrichtung ist nach Norden. Der schwarze Kasten im Oberlauf des Río Puyacatengo zeigt den Kartenausschnitt für Fangstellen des Experiments zur Untersuchung von Hybriden (vgl. Kapitel 3.4, Abb. 5). Abbildung verändert aus Palacios et al. 2013.



Abbildung 2: Fotos von Fangstellen im Studiengebiet. a) Río Puyacatengo, ca. 200 m nach Zusammenfluss mit einer Schwefelquelle; b) Fangstelle Baños del Azufre (Pich-S) direkt nach dem Auslass aus dem Heilbad und Teil einer Viehweide; c) Fangstelle La Gloria (Pich-S); d) El Azufre (Tac-S), ca. 300 m nach Austritt aus dem Höhlensystem der Cueva del Azufre (Foto mit freundlicher Genehmigung von Konrad Lipkowski).

Der bestimmende Faktor in den ausgewählten Habitaten ist die Ab- oder Anwesenheit von Schwefelwasserstoff (H_2S), der durch zahlreiche Quellen in die Frischwasserbäche eingeleitet wird. Der Schwefelwasserstoff in den Quellen stammt vermutlich aus vulkanischer Aktivität und der Sulfat-reduktion durch Bakterien (Armienta und La Cruz-Reyna 1995; Rosales Lagarde 2012; Rosales Lagarde et al. 2006) und kann beim Austritt an die Oberfläche Konzentrationen von bis zu $300 \mu M$ aufweisen (Tobler et al. 2006; Tab. 1), was für die meisten aquatisch lebenden Tiere hochtoxisch ist (Bagarinao 1992; Grieshaber und Völkel 1998).

3 Material und Methoden

Tabelle 1: Messwerte für Wassertemperatur, Trübung und H₂S-Konzentration an den Fangstellen dieser Studie. Messdaten für Temperatur und H₂S-Konzentration aus Tobler et al. (2011b); Durchschnittswerte aus 2-4 jährlichen Messungen ± Standardabweichung; Messdaten für Trübung aus Tobler et al. (2006), Durchschnittswert aus 1-3 jährlichen Messungen ± Standardabweichung.

Flusssystem	Fangstelle	Bezeichnung im Studiengebiet	Wassertemperatur [°C]	Trübung [NTU ¹]	H ₂ S-Konzentration [µM]
Río Pichucalco	Pich-S	Baños del Azufre	31,9 ± 0,7	-	190,4 ± 119,7
	Pich	Río El Azufre, zweite Brücke	28,4 ± 1,2	-	0,4 ± 1,11 ²
Río Ixtapangajoya	Ixt	Río Ixtapangajoya	-	-	-
Río Puyacatengo	Puy-S	La Lluvia	25,7 ± 0,2	-	26,2 ± 18,3
	Puy	Río Puyacatengo, Farm	30,6 ± 2,9	-	0,9 ± 3,41 ²
Río Tacotalpa	Tac-S	El Azufre	28,2 ± 0,3	79,9 ± 21,1	23,7 ± 18,2
	Tac	Arroyo Bonita	26,8 ± 6,2	0	-0,8 ± 1,91 ²

¹ NTU: *nephelometric turbidity unit*, Einheit für Trübung von Flüssigkeiten.

² Messwert lag innerhalb des gerätespezifischen Messfehlers und wird daher als 0 µM angenommen.

Eine hohe Schwefelwasserstoffkonzentration bringt Veränderungen in anderen Umgebungsvariablen mit sich. Dazu gehören Sauerstoffkonzentration, Habitatstruktur und die Reduzierung von Biodiversität (*species richness*) und primärer photoautotropher Produktion (Tobler et al. 2011b, 2006; Roach et al. 2011). Dazu ist die Individuendichte höher als in nicht-extremen Habitaten (Jourdan et al. 2014; Greenway et al. 2014). Die primäre Nahrungsquelle in nicht-extremen Habitaten besteht vornehmlich aus Algen und Detritus sowie den Larven von Invertebraten (Miller et al. 2005; Tobler 2008). In extremen Habitaten verändern Poeciliiden ihre Nahrungsaufnahme hin zu einem großen Anteil an Sulfatbakterien mit zusätzlichen wenigen Invertebraten und Detritus (Tobler 2008; Roach et al. 2011). Ein verkürzter Darm deutet auf eine Verringerung des Anteils an pflanzlicher Nahrung hin (Kramer und Bryant 1995). Das Nahrungsangebot in den Klarwasserhabitaten wird als temporär und örtlich fluktuierend beschrieben (Plath et al. 2005). Dagegen könnte es sich bei den Schwefelhabitaten um stabilere Umgebungen handeln, da die primäre Energieproduktion von Schwefelbakterien herrührt, deren Energiequelle (Schwefel) möglicherweise nicht stark fluktuiert (Langecker et al. 1996).

Für diese Studie wurden sieben Fangstellen ausgewählt, die sich in den vier Flussläufen befinden (Abb. 1, Tab. 1). Drei davon (Pich-S, Puy-S und Tac-S) haben eine hohe Schwefelwasserstoffkonzentration, vier weisen keinen Schwefelwasserstoff auf (Pich, Ixt, Puy und Tac). Drei weitere Fangzonen stellen Mischbereiche zwischen einer Schwefelquelle und dem schwefellosen Flusslauf des Río Puyacatengo dar (HA, HB und HC; siehe Kapitel 3.4 „Färbung und Genetik in Hybridzonen“). Die tatsächliche Konzentration des im Wasser gelösten Schwefelwasserstoffs und

seiner Oxidationsprodukte wird lediglich durch die Zufuhr von Frischwasser beeinflusst, die im Jahresverlauf entsprechend der Regen- oder Trockenzeit schwanken kann, ist aber von außen gut durch die Milchigkeit des Wassers zu erkennen (Abb. 2). In Bereichen, in denen die weiße Färbung auf erhöhte H₂S-Konzentration hinweist, lässt sich eine veränderte Biofauna erkennen (Tobler et al. 2008c; Riesch et al. 2009; Greenway et al. 2014; Bierbach et al. 2011c). Fische, die Prädatoren für Poeciliiden darstellen, wie Buntbarsche (*Trichromis salvini*), halten sich selten und nur kurzzeitig in den belasteten Bereichen auf (Bierbach et al. 2011c; Tobler et al. 2006; Riesch et al. 2006, 2009), wohingegen zumindest im Tacotalpasystem geringe Individuendichten von an hohe Schwefelwasserstoffkonzentrationen angepasste Organismen angetroffen werden können (Krabben, *Avotrichodactylus bidens*; Wasserkäfer, *Belostoma* spec.; Klaus und Plath 2011; Tobler et al. 2007), die auf *Poecilia* spec. Jagd machen. Somit ist die Prädationsgefahr aus dem Wasser in schwefelbelasteten Bereichen geringer, jedoch lässt sich eine etwa zwanzigfach erhöhte Prädation durch Vögel beobachten (Riesch et al. 2010a). Um die Schwefelquellen der Systeme Tacotalpa und Pichucalco wurden neben anderen vor allem Reiher (Schmuckreiher, *Egretta thula*; Silberreiher, *Ardea alba*; Dreifarbenreiher, *Egretta tricolor*), Stelzenläufer (*Himantopus mexicanus*) und Grünfischer (*Chloroceryle americana*) dabei beobachtet, Jagd auf Poeciliiden zu machen (Riesch et al. 2010a).

Die für diese Studie ausgewählten Fangstellen weisen alle eine relativ geringe Flusstiefe und -breite auf. Poeciliiden sind grundsätzlich in allen Binnengewässern ihres Verbreitungsgebietes zu finden, leben aber benthopelagisch in den Uferzonen (Miller et al. 2005). Daher bieten sich flache Fließgewässer für den Fang von Poeciliiden an. Nahe den Schwefelquellen weisen die Fangstellen häufig eine Breite von < 1 m auf und sind nur 20-50 cm tief, die Fangstellen der schwefelfreien Gewässer sind häufig flussabwärts gelegen und können bis 15 m breit und 2,5 m tief sein. Eine Besonderheit weist die Fangstelle für schwefelangepasste Fische im Pichucalcosystem auf, in der die endemischen *P. sulphuraria* zu finden sind. Hier wurden die Schwefelquellen zu einem Heilbad umfunktioniert. Mehrere künstlich angelegte Schwimmbecken leiten das schwefelige Wasser von der größten Quelle zu einem Ausfluss, der an diesem Punkt als Tränke für Rinder dient (Abb. 2a) und bis zu 50 cm tief und 15-20 m breit ist. *Poecilia sulphuraria* und die ebenfalls dort endemischen Breitmaul-Kärpflinge (*Gambusia eurystoma*, Miller 1975; Tobler et al. 2008c) sind in allen Becken des Heilbads zu finden, treten aber erst nach dem Ausfluss in größerer Zahl auf. Aufgrund der erhöhten Dichte wurden *P. sulphuraria* an dieser Stelle gefangen.

Für den Fang der Versuchstiere wurden, je nach Gewässertiefe, ein Netz (4 m lang, 2 mm Maschenweite) oder Kescher genutzt. Für die Farbmessungen wurden die Tiere vor Ort in einem Wasserbehälter mit Nelkenöl (ca. 1 Tropfen/Liter Wasser) betäubt, fotografiert und nach einer Erholungsphase von mindestens 10 min in klarem, belüftetem Wasser wieder ausgesetzt. Während meiner Versuche konnte ich keine ungewollte Mortalität feststellen. Individuen, die für die genetische Analyse weiterverwendet wurden, wurden nach dem Fotografieren mit einer höheren Dosis Nelkenöl (3 Tropfen/Liter) getötet und in 95% Ethanol für genetische Analysen konserviert. Labortiere stammten aus den gleichen Populationen und wurden seit 2008 in der Tierhaltungseinrichtung der Goethe-Universität Frankfurt am Main gehalten, wo sie zum Zeitpunkt der Versuche etwa in zehnter Generation lebten. Dort wurden sie getrennt nach Population in 200 L Aquarien bei einem Tag-Nacht-Rhythmus von 12:12 Stunden gehalten. Die Tiere wurden zweimal

3 Material und Methoden

täglich mit handelsüblichen Fischflocken (Tetramin®) und Frostfutter (Spinat oder Chironomidenlarven) *ad libitum* gefüttert.

Ein kleiner Teil der hier verwendeten Daten wurde zuvor bereits veröffentlicht, für die vorliegende Arbeit jedoch um weitere Daten ergänzt und neu analysiert (Zimmer et al. 2019). In der früheren Arbeit wurden die Farbdaten von Männchen aus den Flussläufen Pichucalco, Puyacatengo und Tacotalpa untersucht. Mit der Hinzunahme der Daten aus dem Río Ixtapangajoya in die Analyse ist eine breitere Interpretation möglich (Kapitel 3.2 „Färbung bei *Poecilia spec.*“). Auch der Versuch „Vererbung männlicher Färbung“ (Kapitel 3.3) basiert zum Teil auf in der gleichen Studie veröffentlichten Daten (Zimmer et al. 2019).

3.2 Färbung bei *Poecilia spec.*

Um die Färbung von Männchen und Weibchen der Arten *P. mexicana* und *P. sulphuraria* zu untersuchen, wurden Individuen aus den vier Flussläufen nach der Methode von Bierbach et al. (2013c) gefangen, betäubt und fotografiert. Diese Methode eignet sich besonders für Fische mit homogener lateraler Färbung ohne auffällige Farbflecken. Weibchen der beiden Arten zeigen häufig eine uniforme Beigefärbung, etwaige kleine dunklere Flecken verteilen sich dorsal entlang der Lateralachse (Abb. 3). Dominante Männchen und wenige größere Weibchen zeigen eine Gelb- oder Schwarzfärbung an Dorsal- und Schwanzflosse, wohingegen jüngere/kleinere Männchen wie Weibchen uniform beige gefärbt sind. Im Puyacatengosystem sind gelegentlich melanistische Individuen zu finden, die zufällig verteilte schwarze Flecken zeigen (Culumber et al. 2014), diese wurden aber aus dieser Studie ausgeschlossen, da sie eine seltene Mutation darstellen. Anders als bei den früheren Studien an Guppys (*P. reticulata*), in denen die Größe und der Farbton einzelner Farbflecken gemessen wurden (z. B. Endler 1980; Houde 1997), wurde hier der Farbton an zehn Stellen entlang des Körpers und der Flossen ermittelt. Die anschließende statistische Analyse konnte generelle Muster in der Färbung von Populationen aufdecken (Bierbach et al. 2013c).

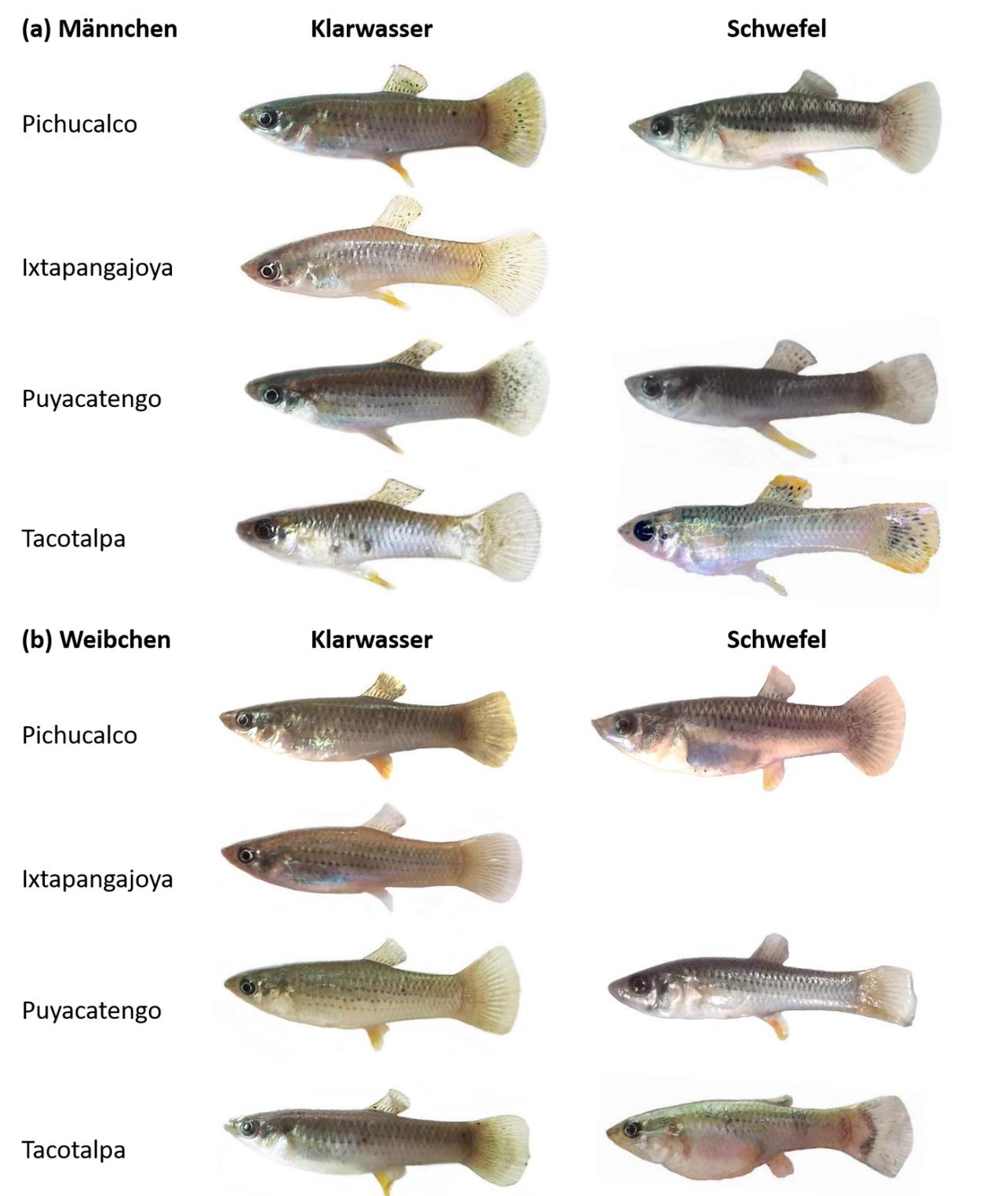


Abbildung 3: (a) Männchen und (b) Weibchen aus dem Studiengebiet. Die freigestellten Fotografien sollen beispielhaft darstellen, wie unterschiedlich die Phänotypen ausgeprägt sein können. Abbildung verändert aus Zimmer et al. 2018.

Die hier analysierten Daten stammen aus drei Jahren, in denen Fische gefangen und fotografiert wurden (Tab. 2a). Nicht alle Populationen wurden in jedem Jahr gefangen, daher wurden zum Teil die Datensätze getrennt analysiert (siehe unten und Tab. 2b). Alle Fische wurden in

3 Material und Methoden

der Zeit zwischen April und Juni gefangen, einige Zeit nach der jährlichen Hochwasserperiode und noch bevor die Wasserläufe ihren jährlichen Tiefstand erreichten.

Tabelle 2: Stichprobengrößen der für die Farbmessungen gefangenen und fotografierten Fische. a) gefangene Individuen in den drei Fangjahren nach Fangstelle sowie Labortiere; b) Auflistung der Stichproben für die einzelnen Farbanalysen (Farbmessung siehe Kapitel 3.2; Vererbung siehe Kapitel 3.3, Hybride siehe Kapitel 3.4).

a)	Flusslauf	Fangstelle	Fangjahr 2012	Fangjahr 2014	Fangjahr 2015	Labor
Río Pichucalco	Pich-S		48 ♀, 12 ♂	-	-	-
	Pich		49 ♀, 19 ♂	-	-	-
Río Ixtapangajoya	Ixt		86 ♀, 39 ♂	-	-	-
Río Puyacatengo	Puy-S		45 ♀, 13 ♂	46 ♀, 7 ♂	23 ♀, 8 ♂	-
	HA		-	-	24 ♀, 8 ♂	-
	HB		-	33 ♀, 8 ♂	20 ♀, 14 ♂	-
	HC		-	-	27 ♀, 5 ♂	-
	Puy		41 ♀, 24 ♂	22 ♀	23 ♀, 7 ♂	-
Río Tacotalpa	Tac-S		29 ♀, 9 ♂	-	-	-
	Tac-S lab		-	-	-	20 ♂
	Tac		49 ♀, 12 ♂	-	-	-
	Tac lab		-	-	-	19 ♂
b)	Farbmessung ♀		347 ♀	68 ♀	46 ♀	-
	Farbmessung ♂		128 ♂	7 ♂	15 ♂	-
	Vererbung ♂		21 ♂	-	-	39 ♂
	Hybride ♀		-	101 ♀	117 ♀	-
	Hybride ♂		-	15 ♂	42 ♂	-

3.2.1 Farbmessung

Die Fische wurden direkt nach ihrem Fang mit Nelkenöl betäubt, sodass sich die Melanophoren in der Haut entspannten. Daraufhin wurden die Fische seitlich auf ein Stück laminiertes weißes Papier auf einer Farbkarte (IT8.7/2 von Lasersoft Imaging, ID Nr. R051025) gelegt und von oben in einem Abstand von etwa 30 cm mit einer Digitalkamera (Fujifilm Finepix AX250) fotografiert (Abb. 4a). Beim Fotografieren wurde darauf geachtet, dass alle Flossen gespreizt waren und direktes Sonnenlicht und starke Reflexionen auf der laminierten Farbkarte vermieden wurden. Anschließend wurden die Bilder in randomisierter Folge weiterbearbeitet. Zunächst wurden die Bilder anhand der Anleitung des Herstellers der Farbkarte in Adobe Photoshop CS5 kalibriert. Dazu wurde der Farbmodus der Bilder von dem üblichen RGB-Modus, in dem die Digitalkamera aufnimmt, auf den L*a*b*-Modus der Farbkarte geändert (CIELAB). Die drei Kanäle L*, a* und b* beschreiben jeden Farbpixel eines Bildes in drei Dimensionen: L* beschreibt die Helligkeit von 0 = Schwarz bis 100 = Weiß; a* reicht von -150 = Grün bis 150 = Magenta; b* reicht von -150 = Blau bis 150 = Gelb. Um ein Bild zu kalibrieren, wurden in Photoshop die Gradationskurven der drei Kanäle angepasst. Hierzu

wurden die mitgelieferten Werte der Farbkarte für mindestens fünf Felder der Farbkarte entlang des Farbhistogramms des Bildes eingestellt, im Fall der L^* -Kurve von Weiß bis Schwarz mithilfe der Grauschattierungsfelder (GS0 - GS23) auf der Karte, bei den Kurven für a^* und b^* mit jeweils den „echten“ Farben Grün (L18), Magenta (L14), Blau (L19) und Gelb (L15) und zusätzlichen, zufällig ausgewählten Feldern der Karte. Die so kalibrierten Bilder waren damit qualitativ vergleichbar und wurden im .psd-Format gespeichert.

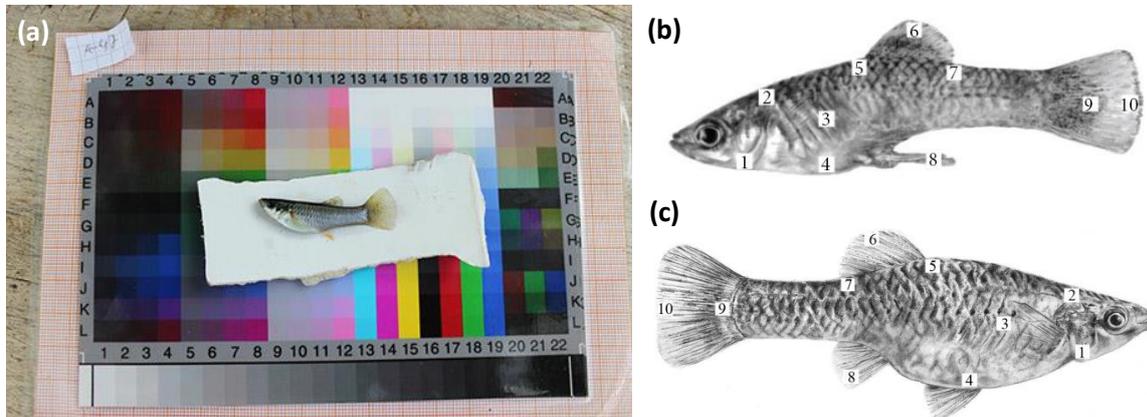


Abbildung 4: (a) Foto mit Millimeterpapier, Messpunkte (b) Männchen und (c) Weibchen. Zeichnungen verändert mit freundlicher Genehmigung von Madlen Ziege.

Die Farbmessung erfolgte für zehn quadratische Messpunkte entlang der lateralen Ansicht des Fisches (Abb. 4b und c). Zunächst wurde mithilfe der Linealfunktion von Photoshop und dem auf dem Foto sichtbaren Millimeterpapier die Standardlänge (SL) des Fisches gemessen. An jedem Messpunkt wurde für die bildliche Information für ein Quadrat mit einer Seitenlänge von $1/35$ der Standardlänge des Fisches der Durchschnitt berechnet (eine Weichzeichnerfunktion in Photoshop). Die Werte für L^* , a^* und b^* dieser Messpunkte konnten anschließend mit dem Farbaufnahmewerkzeug aufgenommen werden.

3.2.2 Statistik

Aufgrund des häufigen Vorkommens von Gelb- oder Schwarzfärbung der Flossen bei dominanten Männchen unterscheiden sich die Populationswerte von Männchen und Weibchen grundsätzlich, daher wurden die Geschlechter getrennt analysiert, jedoch nach der gleichen Vorgehensweise. Die gemessenen L^* -, a^* - und b^* -Werte der zehn Messpunkte wurden zunächst mit einer Hauptkomponentenanalyse (*principal component analysis*, PCA) auf wenige Hauptkomponenten (HK) reduziert. Anschließend wurden die Hauptkomponenten in einer Multivariaten Varianzanalyse (*multivariate analysis of covariance*, MANCOVA) verwendet, um Unterschiede zwischen den Flussläufen (fester Faktor ‚Flusslauf‘), den Einfluss von Schwefelwasserstoff (fester Faktor ‚Anwesenheit von H_2S ‘) und Korrelationen zwischen Färbung und Standardlänge (Kovariate ‚SL‘) aufzudecken. Ob die Voraussetzungen für die Verwendung der Varianzanalyse erfüllt sind, wurde mit Shapiro-Wilks-Tests (Test auf Normalverteilung) und Levene-Tests (Test auf Varianzgleichheit) sichergestellt. Zunächst wurden alle Faktoren, Kovariaten und ihre Interaktionen in ein erstes Modell aufgenommen und sukzessive nichtsignifikante Effekte auf dem Modell entfernt, beginnend mit den Interaktionen der höchsten Ordnung. Für signifikante globale Effekte der MANCOVA wurden

anschließend in einer *posthoc* Univariaten Varianzanalyse (*univariate analysis of covariance*, ANCOVA) diejenigen Variablen identifiziert, die den größten Einfluss auf den Effekt hatten.

Um den signifikanten Effekt von festen Faktoren darzustellen, wurden für Abbildungen korrigierte Mittelwerte (engl. *estimated marginal means*, EMMs) berechnet, um einen möglicherweise signifikanten Effekt der Kovariate Standardlänge zu eliminieren. Für alle signifikanten Korrelationen mit der Kovariate Standardlänge wurde für Abbildungen eine Spearman Rangkorrelation berechnet und die lineare Regression in den Abbildungen dargestellt. Für den Interaktionsterm ‚Anwesenheit von H₂S × Flusslauf‘ wurden *t*-Tests für unabhängige Stichproben berechnet, um die Unterschiede zwischen schwefelangepassten und nichtangepassten Fischen in jedem Flusslauf erkennbar zu machen. Da es sich hier um multiple Vergleiche handelte, wurde das Signifikanzniveau nach der Methode von Bonferroni (1936) korrigiert.

3.3 Vererbung der männlichen Färbung

Männliche Färbung stellt einen guten Kandidaten für ein Merkmal dar, anhand dessen Weibchen die Fitness eines Fortpflanzungspartners bewerten können. In diesem Kontext ist von Interesse, ob die Färbung heritabel, also vererbbar, ist oder ob sie plastisch im Rahmen der Umgebungsvariablen ausgeprägt wird. Da die Bildung von gelber oder roter Färbung häufig direkt auf die Verfügbarkeit von Karotinoiden in der Nahrung zurückzuführen ist (Karino und Haijima 2004; Kodric-Brown 1989; Grether 2000), kann ein Vergleich zwischen wildgefangenen Individuen mit mutmaßlich limitiertem Zugang zu karotinoidreicher Nahrung und laboraufgezogenen Männchen mit ausreichend Karotinoiden in der Nahrung heritable und plastische Merkmale identifizieren.

Ein direkter Vergleich zwischen wildgefangenen und laborgeborenen Männchen war für das Flusssystem Tacotalpa möglich. Die Messwerte der wildgefangenen Männchen aus den Populationen Tac und Tac-S wurde mit Messwerten für die Färbung von laborgeborenen Männchen der gleichen Populationen (Tab. 2b) mit zwei Methoden verglichen: einer Diskriminanzfunktionsanalyse (*discriminant function analysis*, DFA), die anhand aller Messwerte eine Zuordnung von Individuen in Gruppen durchführt, und einer Intra-Klassen-Korrelation (*intra-class correlation coefficient*, ICC), die eine Konsistenz einzelner Merkmale zwischen den Datensätzen identifiziert.

Um die DFA zu berechnen, wurden die L^{*}-, a^{*}- und b^{*}-Werte der wildgefangenen Männchen als Trainingsmesswerte angenommen, gegen die die Werte der laborgeborenen Männchen verglichen wurden. Der ungleichen Anzahl der Männchen in jeder Gruppe (Tab. 2b) wurde durch die vorherige Berechnung der Wahrscheinlichkeiten im DFA-Modell begegnet. Fische aus der Gruppe der laborgeborenen Tiere konnten einer der Populationen (Tac oder Tac-S) zugeordnet werden und die Anzahl der richtig klassifizierten Individuen gibt einen generellen Hinweis auf den Einfluss von Vererbung auf die Färbung von Männchen aus diesem Flusssystem. Wenige richtig zugeordnete Männchen könnten auf den starken Einfluss von Haltungsbedingungen oder eine hohe Plastizität unabhängig von Umgebungsvariablen hindeuten, wohingegen zahlreiche richtig zugeordnete Individuen deutliche Gemeinsamkeiten zwischen wildgefangenen und laborgeborenen Tieren aufzeigen, die auf starke Erbllichkeit des Merkmals Färbung hindeutet.

Um einzelne, möglicherweise heritable Aspekte der Färbung identifizieren zu können, wurde zusätzlich eine ICC berechnet, die ein Indikator für Konsistenz zwischen Datensätzen ist (Bartko

1966). Dazu wurde eine separate PCA für den oben beschriebenen Datensatz, bestehend aus wildgefangenen und Labortieren, angefertigt (Tab. 2b), die in 6 Hauptkomponenten resultierte. Anschließend wurden Populationsmittelwerte für die einzelnen HK gebildet und in einer ICC verglichen. Ein ICC > 0,9 wird als starke Konsistenz beschrieben (Koo und Li 2016) und weist damit auf ein Merkmal hin, das möglicherweise wenig durch verschiedene Haltungsbedingungen beeinflusst wird und somit als heritabel beschrieben werden kann.

3.4 Färbung und Genetik in Hybridzonen

Für die Untersuchung zu Veränderungen der Färbung in Hybriden wurde ein weiterer Teildatensatz analysiert. Dazu wurden Fische des Flusslaufs Puyacatengo, der Schwefelquelle Puy-S und drei Zonen zwischen diesen beiden, in denen sich die beiden Gewässer mischen (Abb. 5), zusammen in einer separaten PCA bearbeitet.

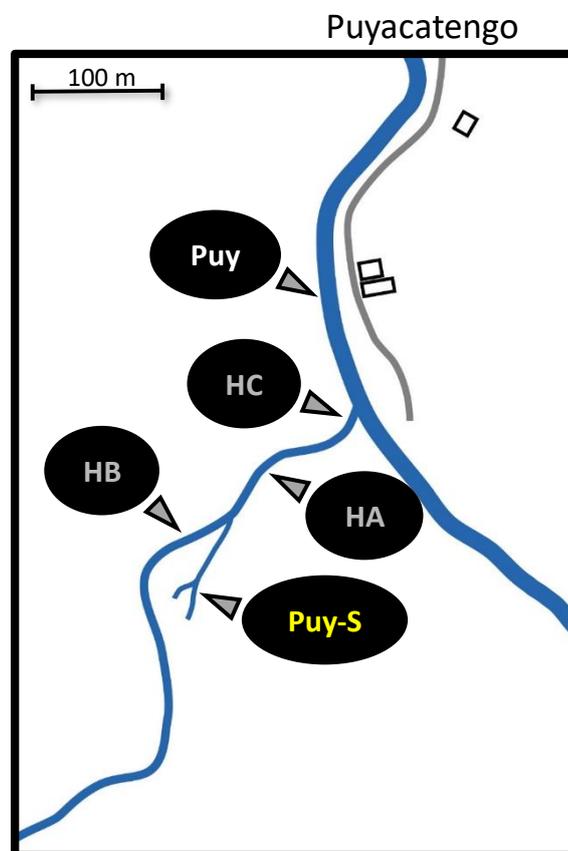


Abbildung 5: Fangstellen am Río Puyacatengo. Klarwasser- (weiße Schrift), sulfidische (gelbe Schrift) und Mischzonen (graue Schrift) im ca. 300 m umfassenden Zusammenfluss der Quelle La Lluvia (Puy-S) mit dem Hauptarm des Río Puyacatengo.

3.4.1 Genetik

Für die Korrelation zwischen Färbung von Individuen aus den beiden Extremhabitaten und möglichen Hybridzonen wurden aus den Proben der Fangjahre 2014 und 2015 zufällig einzelne Weibchen ausgewählt, die auf 9 Mikrosatellitenloci getestet wurden. Dabei wurden $N = 9$ Weibchen der Klarwasserpopulation Puy und $N = 11$ Weibchen der schwefelangepassten Population Puy-S sowie $N = 10$ Weibchen aus Hybridzone A (HA), $N = 8$ Weibchen aus Hybridzone B (HB) und $N = 6$ Weibchen aus Hybridzone C (HC) in die Analysen aufgenommen.

3 Material und Methoden

Die Proben in Form von Teilen der Rückenflosse (ca. 1 mm²) wurden zunächst in 96% Ethanol konserviert. Anschließend wurden sie einzeln mit dem DNA-Extraktionskit „Universal Genomic DNA kit“ (CW BIO, Beijing, China) entsprechend der Herstellerangabe behandelt. Die Primer von 9 Loci wurden in 2 Primermixen angesetzt: Primermix 1 bestehend aus Primern für die Loci EAI2566, EAI343, EAI1039, EAI568, AB195, Primermix 2 für die Loci GA-I29A, GA-V18, GT-II33, GA-I29B, GT-I13B (Slattery et al. 2012; Tiedemann et al. 2005; Tabelle A1 im Anhang). Die Amplifizierung erfolgte mit 20 µL PCR-Mix bestehend aus 10 µL 2xTaq Mastermix (CW BIO, Beijing, China), 0,3-0,5 µL Primermix (10 µM) und 80-500 ng DNA-Extrakt. Die PCR lief nach einem initialen Denaturierungsschritt von 2:00 min bei 94°C in 35 Zyklen mit jeweils 0:30 min bei 94°C (Denaturierung), 0:30 min bei 60°C (Anlagerung der Primer) und 0:30 min bei 72°C (Elongation), gefolgt von einer finalen Phase von 10:00 min bei 72°C in einem Bio-Rad T100™ Thermozykler (Hercules, CA, USA). Die Fragmentlängenmessung der amplifizierten DNA erfolgte in einem ABI3730 Sequencer (Thermo Fischer Scientific, Waltham, MA, USA) mit dem internen Größenstandard Liz500. Die Mikrosatellitenlängen wurden mit GeneMapper v. 4.0 (Applied Biosystems, Foster City, CA, USA) gemessen.

Die resultierenden Daten der Mikrosatellitenlängen für jeden diploiden Loci wurden mit STRUCTURE (Version 2.3.4; Pritchard et al. 2000) ausgewertet. Um die Annahme zu testen, dass es zwei Cluster innerhalb der Individuen gibt (ein Cluster für schwefelangepasste Individuen, einer für nichtangepasste), wurde die Methode von Evanno et al. (2005) angewendet. Dabei nahm ich für die Analysen eine Clusteranzahl von $k = 1$ bis $k = 5$ an. Die Analysen liefen in 10 Iterationen mit einer Einbrennzeit von 250.000 Generationen und 1 Mio. Wiederholungen. Anschließend wurde mithilfe der Software Structure Harvester geprüft, welches Cluster-Szenario am wahrscheinlichsten ist (Earl und von Holdt 2012).

Mit der Zuordnung zu einem der beiden genetischen Cluster in einem Szenario mit $k = 2$ sollte die Korrelation zwischen genetischen und Farbdaten untersucht werden. Dazu wurde die Variable ‚Clusterzuordnung‘ als Kovariate in eine MANCOVA mit den Hauptkomponenten der auf Mikrosatelliten getesteten Weibchen (siehe unten) als abhängige Variablen eingefügt. Eine signifikante Korrelation würde darauf hindeuten, dass die Ökotypzuordnung (Klarwasser- oder Schwefelpopulation) anhand der Farbdaten und der genetischen Daten übereinstimmt und dass hybride Organismen eine intermediäre Färbung zeigen.

3.4.2 Färbung in Hybridzonen

Da in zwei aufeinanderfolgenden Jahren Individuen in der Zeit von Mitte April bis Mai gefangen wurden, wurde zunächst eine Faktoranalyse (PCA) mit dem gesamten Datensatz getrennt nach Geschlecht berechnet, um dann mit den resultierenden Hauptkomponenten in einer MANOVA (*multivariate analysis of variance*) zu prüfen, ob es Unterschiede zwischen den Fangjahren gibt. Die Ergebnisse der MANOVA bestätigen, dass sowohl Weibchen als auch Männchen Unterschiede zwischen den Fangjahren aufweisen, sodass nachfolgend alle Analysen getrennt nach Geschlecht und Fangjahr erfolgten (Ergebnisse nicht dargestellt). Im ersten Fangjahr 2014 wurden $N = 101$ Weibchen und $N = 15$ Männchen aus drei Zonen entlang des Zusammenlaufs des Puyacatengo mit der Schwefelquelle La Lluvia gefangen, im darauffolgenden Jahr 2015 waren es $N = 117$ Weibchen und $N = 42$ Männchen aus den drei vorigen Fangzonen und zwei zusätzlichen Hybridzonen (Tab. 2,

Abb. 5). Die in 2012 gefangenen Tiere wurden nicht exakt den gleichen Fangstellen entnommen, weshalb ich sie nicht in die Analyse mit einbezogen habe.

Die statistische Analyse der so getrennten Daten erfolgte genau nach der oben beschriebenen Methode für Färbung bei Weibchen und Männchen im gesamten Studiengebiet (Kapitel 3.2.2). Nach Anfertigung einer PCA wurden die extrahierten Hauptkomponenten zusammen mit dem Faktor ‚Fangzone‘ und der Standardlänge in eine MANCOVA eingefügt, um Unterschiede zwischen Individuen aus den jeweils rein schwefelhaltigen und nicht-schwefelhaltigen Habitaten und den drei Hybridzonen zu untersuchen.

Da ein statistischer Vergleich zwischen Ergebnissen aus Fangjahr 2012 und den neueren Fängen aus 2014 und 2015 aufgrund unterschiedlicher Fangstellen nicht möglich war, wurde eine qualitative Analyse bemüht, um einen vorsichtigen Eindruck von der Vergleichbarkeit zu erhalten. Überschneidende Fangstellen waren das Schwefelhabitat Puy-S und das Klarwasserhabitat Puy, Hybridzonen wurden im früheren Fangjahr nicht beprobt. Die Hauptkomponentenanalyse wurde für Männchen und Weibchen separat für jedes Fangjahr berechnet und ergab demnach auch unterschiedliche Zuordnungen von Farbkomponenten und Körperregionen zu den jeweiligen Hauptkomponenten. Dennoch konnten einzelne HK identifiziert werden, die in allen drei Analysen eine Rolle spielten. Für diese HK wurde ein paarweiser Vergleich zwischen Schwefel- und Klarwasserhabitat berechnet (gepaarter *t*-Test, zweiseitig) und geprüft, ob ein ähnlich starker oder schwacher Unterschied auch in den anderen Fangjahren bestand. Eine solche qualitative Betrachtung soll vergleichen, ob Unterschiede zwischen Habitattypen über die Jahre gleichblieben.

3.5 Weibliche Partnerwahl aufgrund von Färbung

Die Flossengelbfärbung männlicher Poeciliiden stellt ein wichtiges Merkmal in der weiblichen Partnerwahl dar (Houde 1987; Zimmer et al. 2018). Daher sollte mit dem nächsten Laborversuch getestet werden, ob sich diese Präferenz mit künstlich farbveränderten Merkmalen zeigen lässt. Dazu wurden je fünf Männchen der Populationen Tac-S und Tac animiert (siehe unten) und Weibchen der gleichen Populationen in einem dichotomen Partnerwahlversuch getestet (Tac-S: $N = 12$; Tac: $N = 22$). Da anzunehmen ist, dass die Präferenz für gelbe Flossen spezieübergreifend ist, wurden zusätzlich Weibchen der Art *P. limia* mit den gleichen Stimulusanimationen getestet ($N = 19$). Dabei wurden jeder der drei Gruppen zufällig entweder Tac-S-Männchen oder Tac-Männchen als Stimulus gezeigt.

3.5.1 Erstellen von Animationen

Für die Partnerwahlversuche wurden Animationen von farbveränderten Männchen hergestellt. Dazu wählte ich jeweils fünf Männchen aus den Laborpopulationen Tac und Tac-S aus, deren Bilder im vorigen Versuch bereits farblich standardisiert wurden und die an den Rücken- und Schwanzflossen eine für das menschliche Auge sichtbare Gelbfärbung besaßen. Die Fische wurden digital mit Adobe Photoshop CS5.5 freigestellt (d. h. der Hintergrund mit Unterlage, Farbkarte und Millimeterpapier entfernt) und die äußeren Drittel von jeweils der Rücken- und Schwanzflosse farblich verändert. Pro Männchen wurden zwei Bilder erstellt, jeweils eines der Kategorie ‚drab‘ und eines der Kategorie ‚colourful‘. Hierfür habe ich die Gradationskurven angepasst, was eine Veränderung von Farbwerten für bestimmte Bereiche der Farbachse erlaubt. Pixel, die auf dem Originalbild einen b^* -Wert von mindestens 20 hatten, wurden für die Erstellung des ‚drab‘-Bildes auf genau 20 begrenzt, d. h.

intensivere Gelbtöne wurden unterdrückt. Für die Erstellung des ‚colourful‘-Bildes hingegen wurden alle b^* -Werte von mind. 20 auf den Maximalwert von 127 erhöht, was eine intensive Geldfärbung in den ausgewählten Bereichen erzeugte (Abb. 6). In beiden Fällen blieben die L^* - und a^* -Werte unverändert, was vor allem bei den „drab“-Bildern zu einer leichten Rotfärbung der Flossenspitzen führte, da sich die natürliche Flossenfärbung unter dem $L^*a^*b^*$ -Farbspektrum aus Gelb- und Magentatönen zusammensetzt.

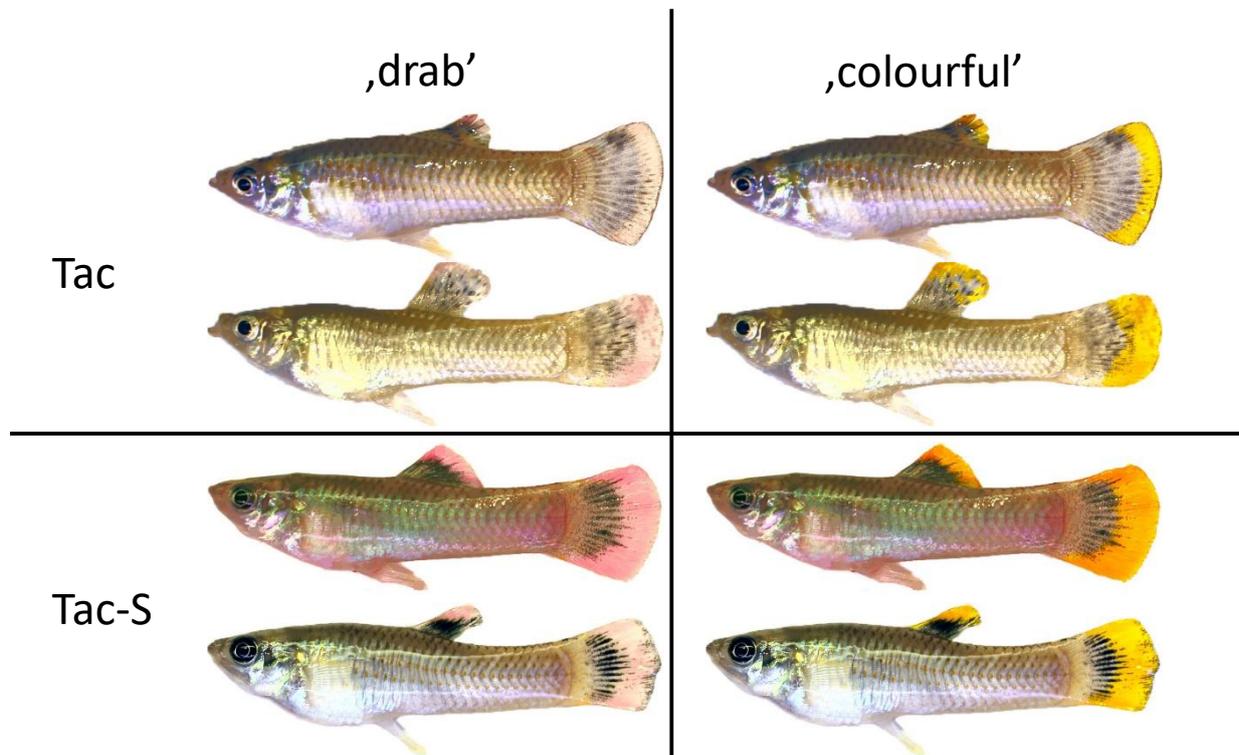


Abbildung 6: Beispiele für je zwei Männchen der Populationen Tac und Tac-S nach der Bildbearbeitung. Das jeweils letzte Drittel der Rücken- und Schwanzflosse wurde isoliert bearbeitet und der Gelbanteil entweder verringert („drab“) oder verstärkt („colourful“).

Die so entstandenen Bilder wurden in eine Flash-Animation mittels Adobe Flash Professional CS5.5 eingefügt. Dafür wurden alle Fische auf eine Totallänge von 400 px gebracht und einzeln animiert mit einer Arbeitsfläche von 1028 x 768 px. Die Animation hatte eine Framerate von 36 Bildern/sec und einen einheitlich grauen Hintergrund. Sie zeigte den jeweiligen Fisch für 5 Sekunden in Blickrichtung in gerader Linie von einer auf die andere Seite der Arbeitsfläche wandern und nach Verlassen der Arbeitsfläche nach einer Sekunde spiegelverkehrt zurückwandern. Die so animierten Bilder wurden in eine .html-Datei eingebaut, die die beiden Animationen eines Männchens (also ‚drab‘ und ‚colourful‘) nebeneinander gleichzeitig und sich immer wiederholend abspielte. Die so erstellten Dateien wurden mit Mozilla Firefox (Version 3.6.25 mit Shockwave Flash Plug-In Version 11.0.1.152) auf zwei Bildschirmen (Samsung SyncMaster P2470LHD, 60 Hz, 32-Bit, Auflösung 1920 x 1080 px) abgespielt, wodurch die Männchen eine SL von $3,8 \pm 0,8$ mm erreichten.

3.5.2 Ablauf Partnerwahlversuche

Das Testaquarium ($50 \times 30 \times 30$ cm) wurde in drei gleichgroße Bereiche geteilt, die durch Farbmarkierungen an den Glasscheiben markiert wurden. Die beiden seitlichen Zonen werden als Präferenzzonen bezeichnet, die mittlere als neutrale Zone. Seitlich neben dem Testaquarium wurden

die beiden Monitore aufgebaut. Das Testaquarium war an der Rückseite mit grauer Pappe abgeklebt, um visuelle Störungen zu minimieren. Zu den beiden Monitoren hin wurden ebenfalls Pappbahnen aufgestellt, die an der exakten Position der Animation auf dem Bildschirm ein 12 × 21 cm großes Fenster besaßen. Das Testaquarium wurde mit 20 cm Frischwasser befüllt und hatte eine Kiesschicht und einen Heizstab, der das Wasser konstant auf 25°C beheizte. Wenn kein Versuch stattfand, wurde das Wasser mit einem Sprudelstein belüftet, der für die Versuche aus dem Aquarium entfernt wurde. Die Beobachtung erfolgte aus einer Entfernung von mind. 2,5 m.

Um einen Partnerwahlversuch zu starten, wurde ein Weibchen in einen durchsichtigen Zylinder (20 cm Durchmesser) in die Mitte des Aquariums gesetzt, während die Bildschirme an beiden Seiten einen gleichmäßig grauen Hintergrund zeigten. Zahnkärpflinge reagieren auf ein neues Aquarium mit leichten Stresssymptomen, wie das Erstarren (engl. *freezing*) und das Absinken auf den Grund, und benötigen ein paar Sekunden bis Minuten, bis sie sich erholen. Wenn sich das Tier beruhigt und an die neue Umgebung gewöhnt hatte, begann es innerhalb des Zylinders zu schwimmen, woraufhin die Animationen auf beiden Seiten des Testaquariums gestartet wurden. Der Zylinder wurde vorsichtig aus dem Testbecken entfernt und die Zeitmessung begann, sobald das Weibchen sich frei im Becken bewegte. Gemessen wurde die Aufenthaltszeit in den beiden Präferenzonen über eine Dauer von 5 Minuten. Danach wurden die Animationen entfernt, sodass auf den Bildschirmen wieder der graue Hintergrund zu sehen war, und das Weibchen erneut in den durchsichtigen Zylinder gesetzt. Die Messung erfolgte nach 5 Minuten Pause im Zylinder erneut, diesmal mit vertauschten Animationen. Die Zeit in den Präferenzonen nahe eines bestimmten Stimulus aus dem ersten und zweiten Durchgang wurde addiert. Wenn im ersten Durchgang das ‚colorful‘-Männchen auf der linken Seite des Testaquariums zu sehen gewesen war, befand es sich im zweiten Durchgang auf der rechten Seite. Die Reihenfolge wurde für jedes Weibchen zufällig gewählt. Das zweimalige Messen mit vertauschten Stimuli soll Präferenzen aufdecken, die das Fokustier auf nicht versuchsrelevante Details innerhalb des Versuchsaufbaus haben könnte. Hält sich das Weibchen überwiegend (mind. 80% der Gesamtwahlzeit) auf einer Seite des Testbeckens auf, ohne einem der Stimuli zu folgen, muss eine Seitenpräferenz angenommen werden und diese Testfische wurden in den weiteren Berechnungen entfernt (Tac: 9; Tac-S: 2; Limia: 6). Zum Abschluss der Versuche wurde das Fokusweibchen aus dem Testbecken entfernt und seine Standardlänge (SL) mit einem Lineal gemessen.

3.5.3 Statistik

Um die Präferenzstärke zu messen, haben wir den SOP-Wert gewählt (*strength of preference*), der sich aus dem Anteil der in einer der Präferenzonen verbrachten Zeit von der Gesamtwahlzeit ergibt:

$$\text{SOP} = \frac{\text{Zeit nahe ‚colorful‘} - \text{Zeit nahe ‚drab‘}}{\text{Zeit nahe ‚colorful‘} + \text{Zeit nahe ‚drab‘}}$$

Ein positiver Wert zeigt eine Präferenz für das stärker gefärbte Männchen (‚colorful‘) an, ein negativer Wert würde auf eine Präferenz für das farblose Männchen (‚drab‘) hinweisen. Dieser SOP-Wert für jedes Weibchen wurde arcus-sinus-wurzeltransformiert, um die Normalverteilung bei einem prozentualen Wert zu erreichen, und als abhängige Variable in ein ANCOVA-Modell aufgenommen, in dem Unterschiede zwischen Population, Population des Stimulismännchens und Abhängigkeit von der Standardlänge des Weibchens getestet wurden. Ob eine Varianzanalyse

3 Material und Methoden

durchgeführt werden kann, wurde mit Shapiro-Wilks-Test (Test auf Normalverteilung) und Levene-Test (Test auf Varianzgleichheit) geprüft. Das Modell beinhaltet alle Interaktionsterme, die sukzessive, beginnend mit dem Interaktionsterm des höchsten Grades und anschließend nach niedrigster Effektstärke aus dem Modell entfernt wurden, wenn sie keinen signifikanten Effekt zeigten. Der signifikante Effekt der Standardlänge wurde mit einem *posthoc* Spearman-Rangsummentest weiter analysiert.

3.6 Konditionsabhängige weibliche Partnerwahl

Um die Veränderung der weiblichen Partnerwahl in Abhängigkeit des Ernährungszustandes zu untersuchen, wurden Weibchen der Populationen Tac ($N = 57$) und Tac-S ($N = 55$) analog zum oben beschriebenen Partnerwahlversuch im gleichen Versuchsaufbau Männchen in einem hungernden oder gesättigten Zustand präsentiert und die Assoziationszeit gemessen. Um die Stimulusanimationen und -videos anzufertigen, wurden zunächst Männchen der Populationen Tac ($N = 5$) und Tac-S ($N = 10$) aus den gemischtgeschlechtlichen Populationshaltungsbecken entnommen, gefilmt und fotografiert (siehe unten). Anschließend wurden sie nach Population getrennt in Haltungsbecken (100 L) verbracht, um dort für fünf Tage ohne Fütterung zu bleiben. Am fünften Tag wurden erneut Videos und Fotos angefertigt und die Tiere zurück in ihre ursprünglichen Populationsbecken gesetzt und dort noch einige Tage beobachtet. Alle Männchen haben diese Behandlung unversehrt überstanden und es gab keine Mortalität.

Zu Beginn der Tests wurden die zu testenden Weibchen in Gruppen von bis zu fünf Tieren in Haltungsbecken überführt und zufällig zwei Testszenarien zugeordnet: Weibchen der Gruppe „Video“ bekamen ausschließlich Videos von Männchen der eigenen Population während der Experimente zu sehen, den Individuen der Gruppe „Animation“ wurden nur Animationen der eigenen Population gezeigt. Die Individuen wurden unabhängig von ihrer Zugehörigkeit zu Testszenarien so in den Haltungsbecken gruppiert, dass anhand der Standardlänge alle Weibchen einer Gruppe unterscheidbar waren.

Am ersten Tag der Testreihe wurde den Weibchen in einem dichotomen Partnerwahlversuch ein zufällig ausgewähltes Männchen der eigenen Population in Form von Video oder Animation präsentiert. Danach wurde es in sein Gruppenbecken verbracht, wo es 5 Tage ohne Fütterung unter Beobachtung verblieb. Am fünften Tag wurde erneut ein Partnerwahltest mit dem gleichen Männchen als Stimulus durchgeführt. Anschließend blieben die Weibchen für zwei Tage in ihren Gruppenbecken, wurden aber zweimal täglich *ad libitum* mit Flockenfutter gefüttert. Am siebten Tag nach Beginn der Testreihe erfolgte ein dritter Partnerwahltest. Die Partnerwahlversuche liefen nach dem oben beschriebenen Protokoll ab (Kapitel 3.5.2).

3.6.1 Erstellen von Videos und Animationen

Zum Erstellen der Stimulusvideos wurden Männchen einzeln in einem kleinen Aquarium (10 L) gefilmt. Die Kamera wurde so eingestellt, dass die volle Breite des Aquariums (30 cm) auf dem Video sichtbar ist. Um natürliches Verhalten zu filmen, wurden neben der Kamera und somit im Sichtbereich des Männchens zwei weitere Aquarien aufgebaut, die jeweils ein Weibchen der gleichen Population beinhalteten. *P. mexicana* Männchen zeigen kein Balzverhalten (Plath et al. 2007b), jedoch ist anzunehmen, dass sich das männliche Verhalten in Gegenwart von Weibchen verändert. Nach ungestörtem Filmen für mindestens 6 Minuten wurden die Männchen mit Nelkenöl

(1 Tropfen/L Wasser) betäubt und entsprechend der oben beschriebenen Methode zur Farbanalyse (Kapitel 3.2.1) auf einer Farbkarte fotografiert. Anschließend konnten sich die Männchen in stark belüftetem Wasser wieder erholen. Die Fotografien wurden wie oben beschrieben (Kapitel 3.5.1) in Animationen umgewandelt. Hier jedoch wurden keine Farbveränderungen vorgenommen. Die Fotos dienten auch der Messung der Körperhöhe/Abdominalhöhe mithilfe des mitfotografierten Millimeterpapiers.

Für einen Partnerwahlversuch wurden jeweils die Videos/Animationen eines Männchens kombiniert, sodass das wählende Weibchen dasselbe Männchen auf der einen Seite in wohlgenährtem Zustand und auf der anderen Seite hungernd zu sehen bekam (mit Seitentausch während des Partnerwahlversuchs). Als Kontrolle für den Ernährungszustand diente die Abdominalhöhe der Männchen, die nach der fünftägigen Hungerphase signifikant abnahm (wohlgenährt durchschnittlich 9,84 mm, hungernd durchschnittlich 9,31 mm; gepaarter t -Test: $t_{14} = 4,75, P < 0,001$).

3.6.2 Statistik

Wie bei dem oben beschriebenen Verfahren für Partnerwahlversuche mit Animationen wurde auch hier die Präferenzstärke als SOP aufgenommen und für die statistische Auswertung arcus-sinus-wurzeltransformiert. Die SOP-Werte aus den drei aufeinanderfolgenden Messungen für jedes Weibchen wurde in ein Generelles Lineares Modell mit wiederholten Messungen (engl. *repeated measures general linear model*, rmGLM) als abhängige Variable aufgenommen. Zusammen mit den festen Faktoren Population und Stimulusart wurden die Standardlänge (SL) und alle Interaktionsterme in das initiale Modell mit aufgenommen, aber sukzessive entfernt, wenn weder Zwischen- noch Innersubjekteffekte einen signifikanten Einfluss zeigten. Das resultierende Modell enthielt nur noch die beiden festen Faktoren ohne Interaktion (entfernte Effekte Tab. A2 im Anhang).

4 Ergebnisse

4.1 Färbung bei *Poecilia spec.*

4.1.1 Weibchen

Die Faktoranalyse (PCA) ergab 7 Hauptkomponenten (HK) mit einem Eigenvalue von mindestens 1 und erklärten 78,5% der Gesamtvarianz (Tab. 3). Die varimax-rotierte Komponentenmatrix (Tab. A3 im Anhang) zeigte, dass sich die Hauptkomponenten aus ähnlichen Farbwerten zusammensetzen; z. B. die erste Hauptkomponente setzte sich aus den b*-Werten der Messpunkte 1, 2, 3, 4, 5 und 7 zusammen und kann somit als b*-Wert für den ganzen Körper ohne Flossen verstanden werden. Eine ähnliche Zuordnung erfolgte auch für die anderen Hauptkomponenten (Tab. 3).

Tabelle 3: Ergebnis der PCA für Weibchen aus allen Flussläufen. Die 7 Hauptkomponenten mit einem Eigenvalue >1 ergaben sich aus den L*-, a*- und b*-Werten der zehn Messpunkte und ließen sich als Farbwerte bestimmter Körperregionen zusammenfassen (ID).

Hauptkomponente	Eigenvalue	% Varianz erklärt	Ladung durch Messpunkte	ID
1	6,64	22,12	b* 1, 2, 3, 4, 5, 7	b* Körper
2	5,87	19,58	a* 1, 3, 4, 9, 10	a* ventral und Schwanzflosse
3	3,69	12,29	L* 2, 5, 7	L* dorsal
4	2,76	9,21	a* 2, 5, 7	a* dorsal
5	1,81	6,01	L* 1, 4, 8	L* ventral
6	1,68	5,59	a* 6, 9, 10	L* Flossen
7	1,12	3,74	b* 6, 8, 9	b* Flossen

Eine MANCOVA mit den Hauptkomponenten als abhängige Variablen ergab, dass ‚Anwesenheit von H₂S‘ den stärksten Einfluss auf die Färbung der Weibchen hatte, gefolgt vom Interaktionsterm ‚Anwesenheit von H₂S × Flusslauf‘ und der Standardlänge (Tab. 4a). Eine im Anschluss berechnete ANCOVA identifizierte für den Effekt ‚Anwesenheit von H₂S‘ vier Hauptkomponenten als signifikant unterschiedlich zwischen den schwefelangepassten und nichtangepassten Weibchen (Tab. 4b). Hauptkomponente 3 beschrieb die Helligkeit der Färbung am Rücken der Tiere und zeigte, dass schwefelangepasste Weibchen einen helleren Rücken hatten als nicht schwefelangepasste Weibchen. Dieser Effekt wurde getragen von dem großen Unterschied im Tacotalpasystem, der die gegenteiligen Ergebnisse im Pichucalcosystem aufhebt (Abb. 7a). Mit HK 4 zeigte sich ein grünlicherer Ton am Rücken von schwefelangepassten Fischen, ebenfalls ausgelöst durch den signifikanten Unterschied im Tacotalpasystem (Abb. 7b). Hauptkomponente 5 zeigte einen signifikant helleren Bauch von Schwefelfischen in allen drei Flussläufen, für die ein Vergleich möglich war (Abb. 7d). Anhand von HK 7 zeigt sich, dass schwefelangepasste Weibchen bläulichere Flossen hatten als ihre nicht schwefelangepassten Artgenossen (Abb. 7g).

Tabelle 4: Ergebnisse aus der globalen MANCOVA (a) und *posthoc* ANCOVA (b) für Weibchen.

a)	Effekt	<i>F</i>	Freiheitsgrade der Hypothese und des Fehlers	<i>P</i>	Effektstärke <i>partial eta</i> ²
	Anwesenheit von H ₂ S	34,74	7, 451	< 0,001	0,35
	Flusslauf	4,58	21, 1296	< 0,001	0,07
	SL	14,22	7, 451	< 0,001	0,18
	Anwesenheit von H ₂ S × Flusslauf	21,05	14, 902	< 0,001	0,25
	Flusslauf × SL	3,01	21, 1296	< 0,001	0,05
b)	Effekt	<i>F</i>	Freiheitsgrade der Statistik und des Fehlers	<i>P</i>	Effektstärke <i>partial eta</i> ²
	Anwesenheit von H ₂ S				
	HK 3 (L* dorsal)	83,23	1, 457	< 0,001	0,15
	HK 4 (a* dorsal)	26,24	1, 457	< 0,001	0,05
	HK 5 (L* ventral)	39,58	1, 457	< 0,001	0,08
	HK 7 (b* Flossen)	19,50	1, 457	< 0,001	0,04
	Flusslauf				
	HK 3 (L* dorsal)	12,36	3, 457	< 0,001	0,08
	HK 4 (a* dorsal)	4,90	3, 457	0,002	0,03
	HK 5 (L* ventral)	3,50	3, 457	0,015	0,02
	HK 6 (L* Flossen)	7,09	3, 457	< 0,001	0,04
	SL				
	HK 6 (L* Flossen)	67,41	1, 457	< 0,001	0,13
	HK 7 (b* Flossen)	24,94	1, 457	< 0,001	0,05
	Anwesenheit von H ₂ S × Flusslauf				
	HK 2 (a* ventral und Schwanzflosse)	10,62	2, 457	< 0,001	0,04
	HK 3 (L* dorsal)	103,94	2, 457	< 0,001	0,31
	HK 4 (a* dorsal)	9,42	2, 457	< 0,001	0,04
	HK 5 (L* ventral)	5,80	2, 457	0,003	0,03
	HK 6 (L* Flossen)	10,13	2, 457	< 0,001	0,04
	Flusslauf × SL				
	HK 3 (L* dorsal)	3,29	3, 457	0,021	0,02
	HK 6 (L* Flossen)	8,73	3, 457	< 0,001	0,05
	HK 7 (b* Flossen)	3,50	3, 457	0,016	0,02

Der Interaktionsterm ‚Anwesenheit von H₂S × Flusslauf‘ wurde durch fünf HK verursacht (Tab. 4b). Den bei weitem stärksten Effekt hatte HK 3, bei der, wie oben beschrieben, im Tacotalpasystem schwefelangepasste Weibchen einen helleren Rücken hatten, wohingegen Schwefelfische im Pichucalcosystem dunklere Rücken aufwiesen (Abb. 7a). Weitere divergente Signale ergaben sich für HK 2, wo Tac-S Weibchen eine Gelbfärbung von Bauch und Schwanzflosse

4 Ergebnisse

aufwiesen, aber Puy-S Weibchen das gegenteilige Muster zeigten (Abb. 7e), und HK 6, die für Pich-S Weibchen eine starke Aufhellung der Flossen zeigte, wohingegen Schwefelfische aus anderen Systemen keine oder nur geringe Unterschiede in diesem Merkmal zeigten (Abb. 7f).

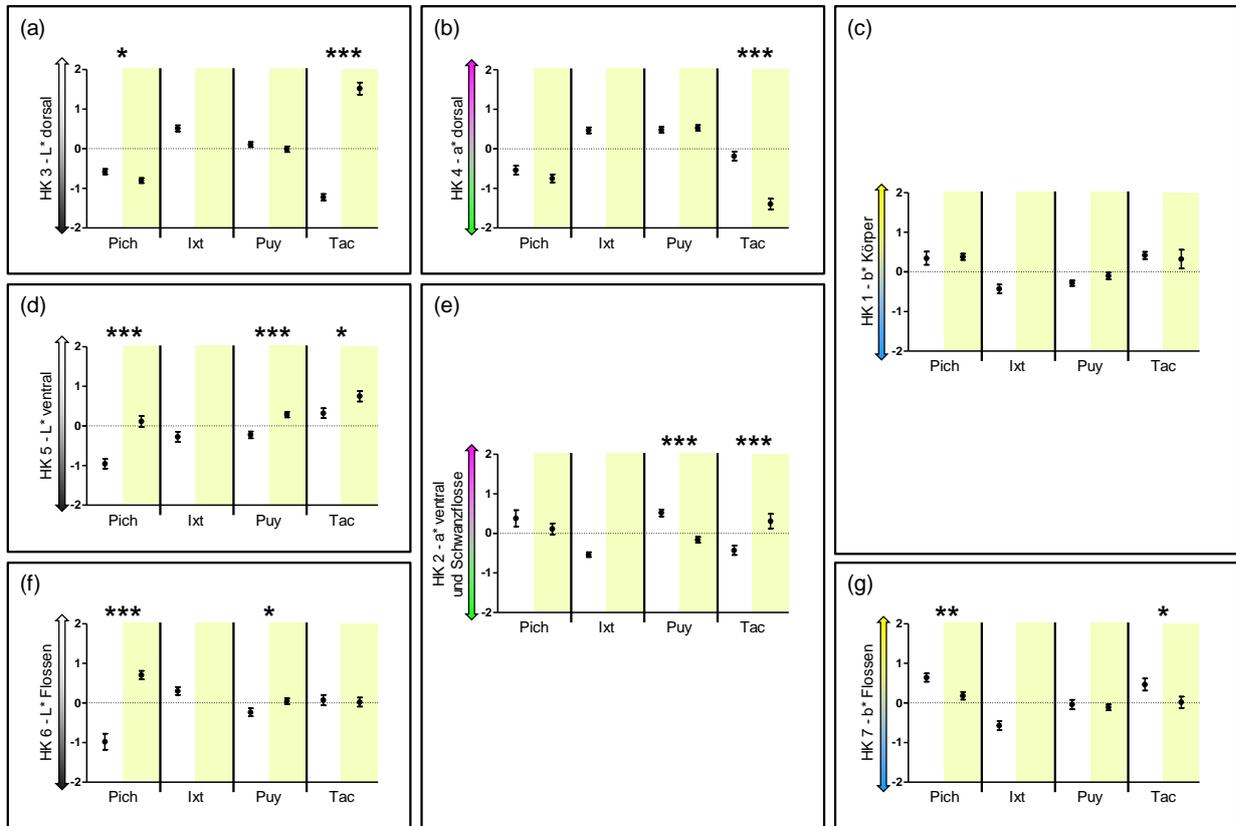


Abbildung 7: Darstellung des signifikanten Effekts ‚Anwesenheit von H₂S × Flusslauf‘ in der globalen MANCOVA mit den Hauptkomponenten als abhängige Variablen (Tab. 4a). Aufgetragen wurden Mittelwerte der Hauptkomponenten ± Standardfehler (SEM), aufgeteilt nach Flusslauf und Anwesenheit von H₂S. Für jeden Flusslauf (außer Ixt) ist ein Messpunkt für die Klarwasser- (weißer Hintergrund) und die sulfidische Population (gelber Hintergrund) aufgetragen. Die Hauptkomponenten gruppieren sich in die Farbwerte L*, a* und b* sowie in Körperregionen (dorsal: (a), (b) und (c); ventral: (d), (e) und (c); Flossen: (f), (e) und (g)). Sterne stellen Signifikanzniveau eines *posthoc t*-Tests für unabhängige Stichproben nach Bonferronikorrektur dar: * $P < 0,017$, ** $P < 0,003$, *** $P < 0,0003$.

Auch die Standardlänge hatte in der globalen MANCOVA einen signifikanten Effekt (Tab. 4a), der vor allem durch die Abhängigkeit der HK 6 und 7 von der Standardlänge gebildet wurde (Tab. 4b). Größere Fische zeigten dunklere (Abb. 8a; Spearman Rangkorrelation: $r_{sp} = 0,33$, $P < 0,0001$) und weniger gelbe Flossen (Abb. 8b; $r_{sp} = -0,11$, $P = 0,018$).

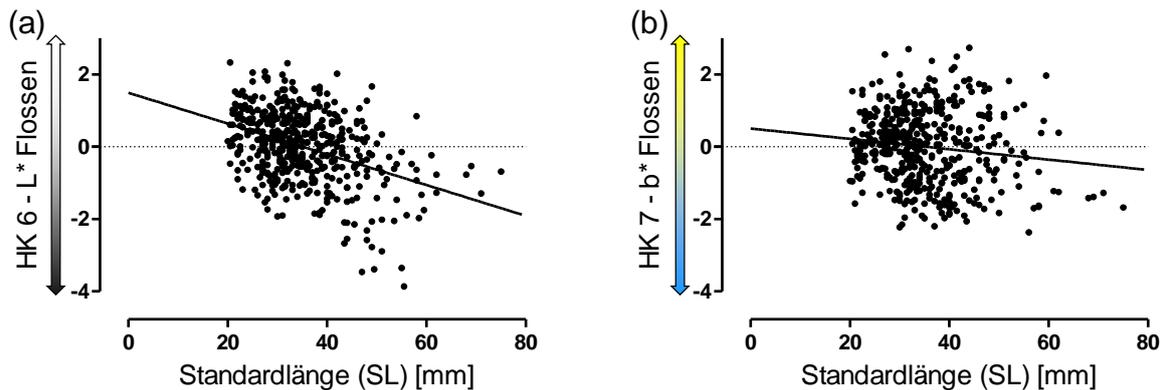


Abbildung 8: Abhängigkeit der (a) Helligkeit (HK 6) und (b) Gelbfärbung (HK 7) der Flossen von der Standardlänge (SL) bei Weibchen. Die Linie zeigt die lineare Regression: a) $r^2 = 0,15$; b) $r^2 = 0,02$.

Weitere Effekte der globalen MANCOVA waren signifikante Unterschiede zwischen den Flussläufen und die Abhängigkeit der Färbung von der Standardlänge zwischen den Flussläufen, die aber beide nur eine geringe Effektstärke aufwiesen (partial $\eta^2 < 0,07$; Tab. 4a), weshalb sie hier nur kurz beschrieben sein sollen.

Die Unterschiede zwischen den Flussläufen waren in vier Hauptkomponenten signifikant (Tab. 4b), die die Helligkeit am ganzen Körper (HK 3, 5 und 6) und die Grün-/Rotfärbung in der Dorsalregion (HK 4) beschrieben. Die Berechnung von Schätzwerten (*estimated marginal means*, EMMs) gleicht sowohl die Standardlänge der Tiere (standardisiert auf $SL = 35,05$ mm), als auch die zum Teil signifikanten Unterschiede zwischen schwefelangepassten und nicht –angepassten Weibchen aus, weshalb der Vergleich dieser Durchschnittswerte nur geringe Aussagekraft haben kann. Einige generelle Aussagen können jedoch getroffen werden. Weibchen aus dem Flusssystem Pichucalco zeigten an Körper und Flossen eine dunklere Färbung als Tiere aus anderen Flussläufen (Abb. 9a, c und d) und ihr Rücken zeigte eine grünliche Färbung (Abb. 9b). Im Vergleich dazu hatten Weibchen aus dem Ixtapangajoya einen helleren und rötlich gefärbten Rücken, während Puyacatengo-Fische in allen Werten eine durchschnittliche Färbung aufwiesen (Abb. 9d). Ein Beschreibungsversuch der Durchschnittswerte für Weibchen aus dem Tacotalpasystem muss aufgrund der großen Unterschiede zwischen schwefel- und klarwasserangepassten Weibchen scheitern (vgl. Term ‚Anwesenheit von $H_2S \times$ Flusslauf‘).

4 Ergebnisse

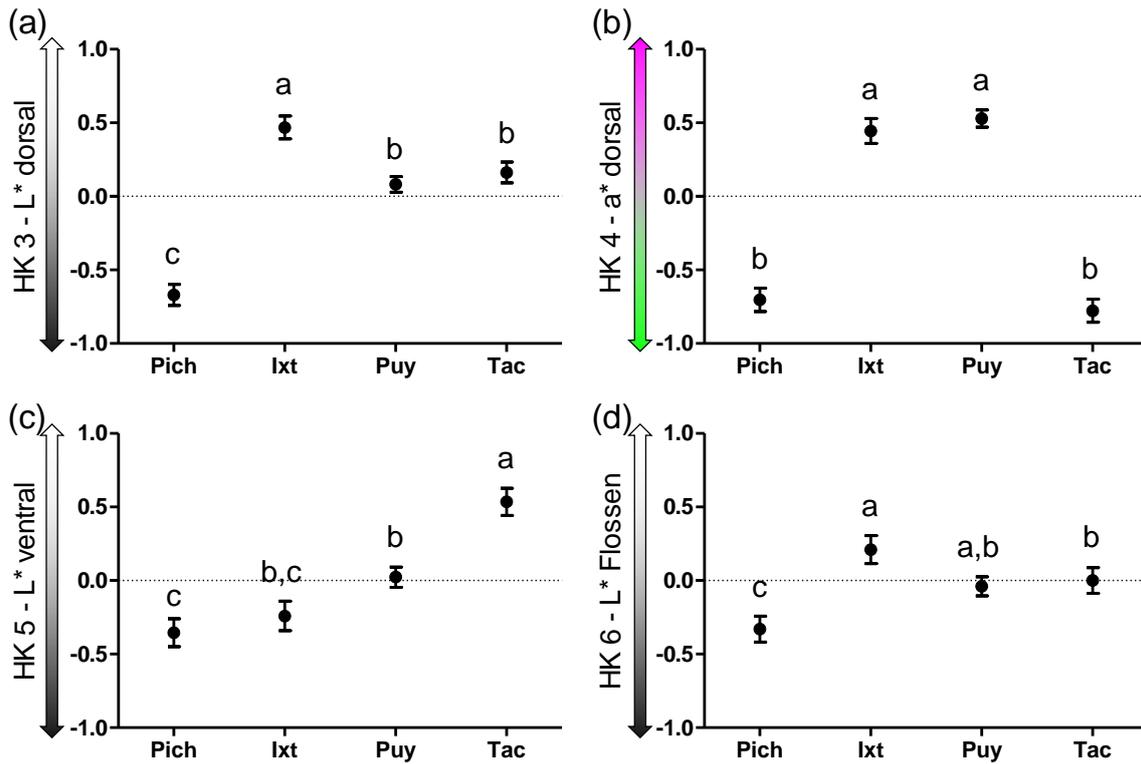


Abbildung 9: Darstellung der vier Hauptkomponenten, bei denen der Effekt ‚Flusslauf‘ in der *posthoc* ANCOVA signifikant war. Aufgetragen sind Schätzwerte (*estimated marginal means*, EMMs; korrigiert um den Einfluss der Standardlänge) \pm Standardfehler (SEM) für (a) die Helligkeit und (b) die Rotfärbung am Rücken sowie die Helligkeit (c) am Bauch und (d) an den Flossen von Weibchen. Buchstaben zeigen Gruppierungen an, die keine signifikanten Unterschiede zeigten (z. B. (a): Helligkeit am Bauch von Weibchen aus den Flussläufen Puy und Tac unterschied sich signifikant von der Helligkeit von Weibchen aus den Flussläufen Pich und Ixt, jedoch nicht untereinander).

Aufgetragen nach Flusslauf zeigte sich, dass die Abhängigkeit der Färbung von der Standardlänge in den verschiedenen Flusssystemen unterschiedlich war (Abb. 10). Während im Tacotalpasystem größere Fische einen deutlichen dunkleren Rücken aufwiesen (HK 3; Spearman Rangkorrelation $r_{sp} = -0,56$, $P < 0,0001$), bestand diese Abhängigkeit in den anderen Flussläufen kaum (Pich: $r_{sp} = 0,24$, $P = 0,017$; Ixt: $r_{sp} = -0,26$, $P = 0,016$) oder nicht (Puy: $r_{sp} = -0,03$, $P = 0,6$; Abb. 10a). Der oben beschriebene globale Effekt der SL auf HK 6 wurde vornehmlich von Fischen aus dem Pichucalco und dem Ixtapangajoya getragen (Pich: $r_{sp} = -0,64$, $P < 0,0001$; Ixt: $r_{sp} = -0,35$, $P = 0,001$), wo größere Fische dunklere Flossen zeigten (Puy und Tac: $r_{sp} < |0,14|$, $P > 0,05$; Abb. 10b). Die globale Abhängigkeit von der geringeren Gelbfärbung bei größeren Fischen wurde vorrangig von Fischen aus dem Ixtapangajoyasystem getragen ($r_{sp} = -0,51$, $P < 0,0001$), wohingegen diese Abhängigkeit in den anderen Systemen nicht nachweisbar war (Pich, Puy und Tac: $r_{sp} < |0,09|$, $P > 0,2$; Abb. 10c).

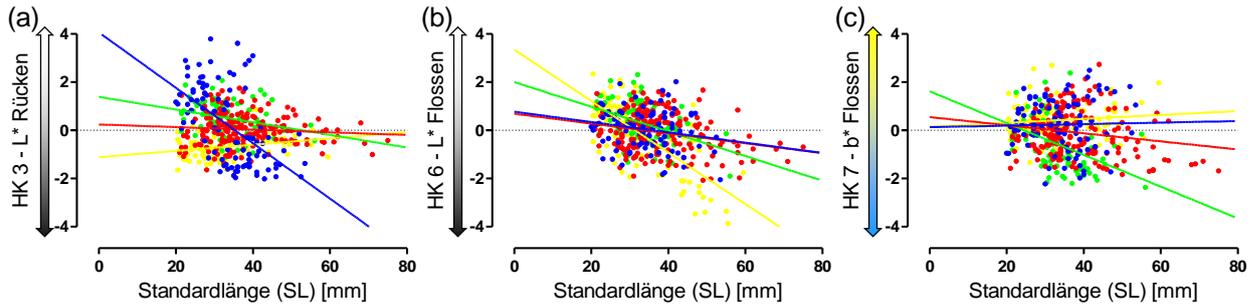


Abbildung 10: Abhängigkeit der Hauptkomponenten 3 (a), 6 (b) und 7 (c) von der Standardlänge, aufgetragen nach Flusslauf (gelb: Pich; grün: Ixt; rot: Puy; blau: Tac). Lineare Regression: (a) Pich: $r^2 = 0,07$, Ixt: $r^2 = 0,07$, Puy: $r^2 = 0,01$, Tac: $r^2 = 0,31$; (b) Pich: $r^2 = 0,51$, Ixt: $r^2 = 0,16$, Puy: $r^2 = 0,06$, Tac: $r^2 = 0,04$; (c) Pich: $r^2 = 0,01$, Ixt: $r^2 = 0,18$, Puy: $r^2 = 0,03$, Tac: $r^2 < 0,001$.

4.1.2 Männchen

Die Faktoranalyse (PCA) ergab 7 Hauptkomponenten (HK) mit einem Eigenvalue > 1 , die 77,61% der Gesamtvarianz erklärten. Entsprechend der Vorgehensweise bei der Analyse der Weibchen wurden auch hier den HK entsprechend ihrer Ladung eine ID zugewiesen (Tab. 5, varimax-rotierte Ladungstabelle Tab. A4 im Anhang).

Tabelle 5: Ergebnis der PCA für Männchen aus allen Flussläufen. Die 7 Hauptkomponenten mit einem Eigenvalue > 1 ergeben sich aus den L^{*}-, a^{*}- und b^{*}-Werten der zehn Messpunkte und lassen sich als Farbwerte bestimmter Körperregionen zusammenfassen (ID).

Hauptkomponente	Eigenvalue	% Varianz erklärt	Ladung durch Messpunkte	ID
1	6,03	20,11	b* 1, 2, 3, 5, 7	b* Körper
2	4,69	15,63	a* 2, 5, 7	a* dorsal
3	4,33	14,42	a* 3, 4, 8, 9	a* ventral und Flossenansatz
4	2,91	9,67	L* 2, 5, 7	L* dorsal
5	2,29	7,64	L* 1, 4, 8	L* ventral
6	1,75	5,82	b* 6, 10	b* Flossen
7	1,29	4,32	L* 6, 10	L* Flossen

Der globale Test der MANCOVA ergab, dass der Interaktionsterm ‚Anwesenheit von H₂S × Flusslauf‘ den stärksten Effekt hatte, gefolgt vom Einzeleffekt ‚Anwesenheit von H₂S‘ und dem Interaktionsterm ‚Anwesenheit von H₂S × Standardlänge‘ (Tab. 6a). Weitere, schwächere Effekte fanden sich im Interaktionsterm ‚Flusslauf × SL‘ und den Einzeleffekten ‚Flusslauf‘ und ‚SL‘.

4 Ergebnisse

Tabelle 6: Ergebnisse aus der globalen MANCOVA (a) und *posthoc* ANCOVA (b) für Männchen.

a) Effekt	<i>F</i>	Freiheitsgrade der Hypothese und des Fehlers	<i>P</i>	Effektstärke <i>partial eta</i> ²
Anwesenheit von H ₂ S	5,49	7, 131	< 0,001	0,23
Flusslauf	2,88	21, 377	< 0,001	0,13
SL	2,95	7, 131	0,007	0,14
Anwesenheit von H ₂ S × Flusslauf	6,52	14, 262	< 0,001	0,26
Anwesenheit von H ₂ S × SL	4,16	7, 131	< 0,001	0,18
Flusslauf × SL	2,52	21, 377	< 0,001	0,12
b) Effekt	<i>F</i>	Freiheitsgrade der Statistik und des Fehlers	<i>P</i>	Effektstärke <i>partial eta</i> ²
Anwesenheit von H ₂ S				
HK 2 (a* dorsal)	16,76	1, 137	< 0,001	0,11
HK 7 (L* Flossen)	10,18	1, 137	0,002	0,07
Flusslauf				
HK 4 (L* dorsal)	4,19	3, 137	0,007	0,08
HK 6 (b* Flossen)	4,00	3, 137	0,009	0,08
HK 7 (L* Flossen)	4,11	3, 137	0,008	0,08
SL				
HK 5 (L* ventral)	4,09	1, 137	0,045	0,03
HK 6 (b* Flossen)	11,41	1, 137	0,001	0,08
Anwesenheit von H ₂ S × Flusslauf				
HK 2 (a* dorsal)	9,99	2, 137	< 0,001	0,13
HK 4 (L* dorsal)	15,20	2, 137	< 0,001	0,18
HK 7 (L* Flossen)	9,04	2, 137	< 0,001	0,12
Anwesenheit von H ₂ S × SL				
HK 2 (a* dorsal)	6,64	1, 137	0,011	0,05
HK 4 (L* dorsal)	6,68	1, 137	0,011	0,05
HK 7 (L* Flossen)	10,86	1, 137	0,001	0,07
Flusslauf × SL				
HK 6 (b* Flossen)	5,82	3, 137	0,001	0,11
HK 7 (L* Flossen)	3,79	3, 137	0,012	0,08

Für den Effekt ‚Anwesenheit von H₂S × Flusslauf‘ waren drei Hauptkomponenten verantwortlich (Tab. 6b). Hauptkomponente 2 beschrieb die dorsale Färbung auf der Grün-Magenta-Achse und zeigte einen deutlichen Verlust von Magentatönen in Schwefelfischen der Flüsse Pichucalco und Tacotalpa, aber keinen Unterschied zwischen Schwefelfischen und nicht schwefelangepassten Tieren im Puyacatengosystem (Abb. 11b). Diese Ergebnisse waren auch verantwortlich für den signifikanten Effekt von ‚Anwesenheit von H₂S‘ (Tab. 6b). Ein stark divergentes Ergebnis findet sich in der Helligkeit am Rücken (HK 4). Während schwefeladaptierte

Männchen im Tacotalpasystem deutlich hellere Rücken hatten als ihre nicht schwefelangepassten Artgenossen, hatten schwefelangepasste Tiere im Puyacatengo eine dunklere dorsale Färbung und im Pichualcosystem bestand kein Unterschied (Abb. 11a). Die Helligkeit der Flossen wurde durch HK 7 beschrieben und Schwefelfische aus dem Pichualco hatten hellere Flossen als nicht schwefelangepasste, während in den anderen Flussläufen kein Unterschied bestand (Abb. 11f). Dieser deutliche Effekt war auch verantwortlich für den signifikanten Effekt von ‚Anwesenheit von H_2S' für diese Hauptkomponente (Tab. 6b).

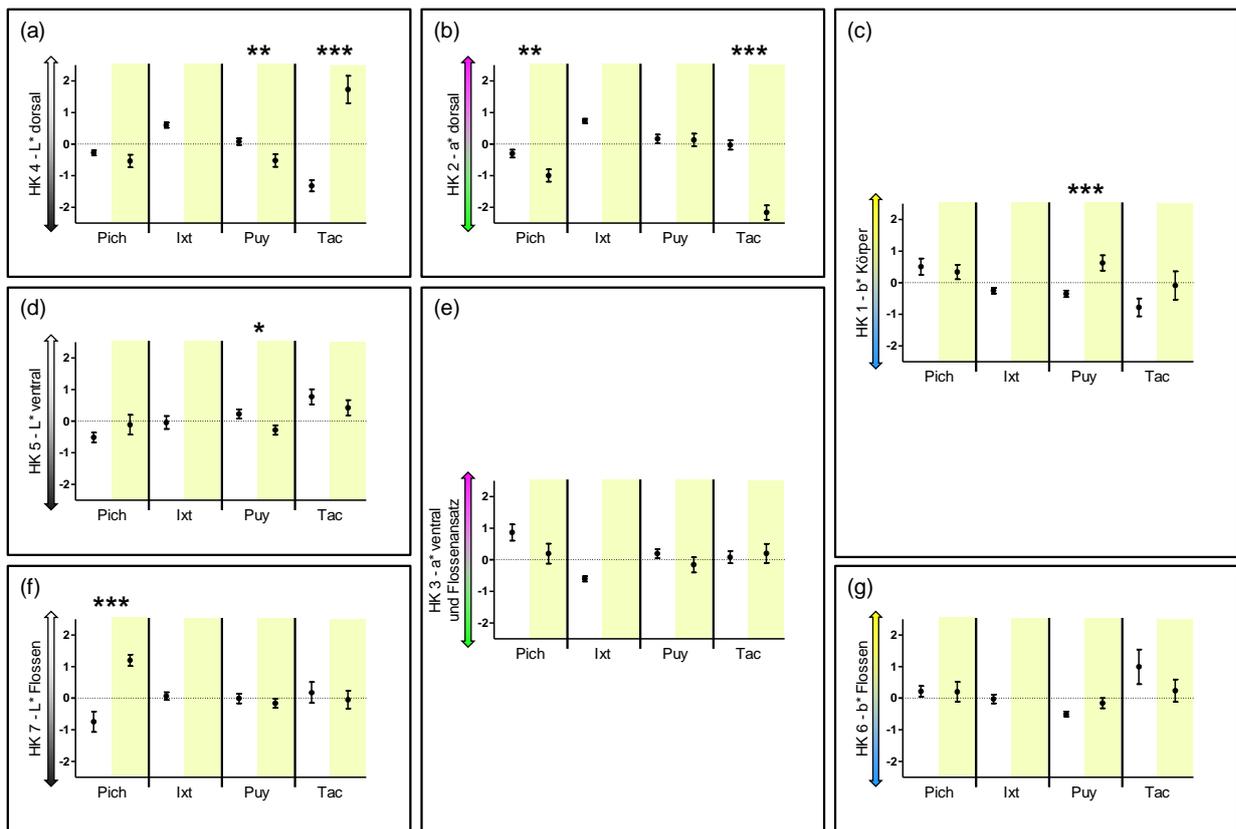


Abbildung 11: Zusammenfassung der Unterschiede zwischen der Färbung einzelner Körperregionen bei männlichen *Poecilia spec.* Aufgetragen sind die Hauptkomponenten nach Flusslauf und Anwesenheit von H_2S , geordnet nach Körperregion (dorsal: (a), (b) und (c); ventral (d), (e) und (c); Flossen (f), (e) und (g); gelber Hintergrund: Schwefelpopulationen). Sterne stellen das Signifikanzniveau eines *posthoc* t-Tests für unabhängige Stichproben nach Bonferroni-Korrektur dar: * $P < 0,017$; ** $P < 0,003$; *** $P < 0,0003$.

Der Term ‚SL‘ wurde durch zwei Hauptkomponenten gebildet (Tab. 6b). Hauptkomponente 5 beschrieb die Helligkeit am Bauch der Tiere und zeigte, dass größere Fische hier eine hellere Färbung aufwiesen (Abbildung 12a; Spearman Rangkorrelation: $r_{sp} = 0,21$, $P = 0,011$). In HK 6 fand sich die Färbung der Flossen auf der Blau-Gelb-Skala wieder und größere Männchen zeigten gelbere Flossen (Abb. 12b; $r_{sp} = 0,189$, $P = 0,021$).

4 Ergebnisse

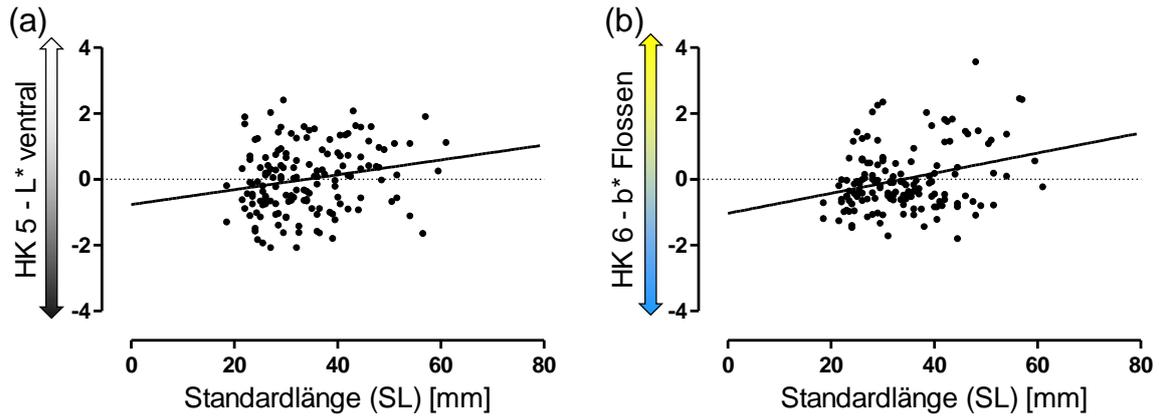


Abbildung 12: Abhängigkeit der Hauptkomponenten (a) 5 und (b) 6 von der Standardlänge. Lineare Regression: (a) $r^2 = 0,15$; (b) $r^2 = 0,02$.

Betrachtet man die Abhängigkeit der Färbung von der Standardlänge für jedes Flusssystem genauer (Effekt ‚Flusslauf \times SL‘), findet man, dass lediglich die Männchen aus dem Flusssystem Ixtapangajoya eine signifikante Korrelation zwischen der Geldfärbung der Flossen und der Standardlänge zeigten (Spearman Rangkorrelation: $r_{sp} = 0,719$, $P < 0,0001$; andere $r_{sp} < |0,4|$, $P > 0,07$), bei der größere Männchen eine stärkere Gelbfärbung an den Flossen aufwiesen (Abb. 13a). Bei der Helligkeit der Flossen zeigten Individuen aus den Flusssystemen Pichucalco und Ixtapangajoya eine Korrelation (Pich: $r_{sp} = -0,637$, $P < 0,0001$; Ixt: $r_{sp} = -0,463$, $P = 0,003$), aufgrund derer Fische aus beiden Flüssen dunklere Flossen zeigen, je größer sie sind (Abb. 13b; andere: $r_{sp} < |0,04|$, $P > 0,8$).

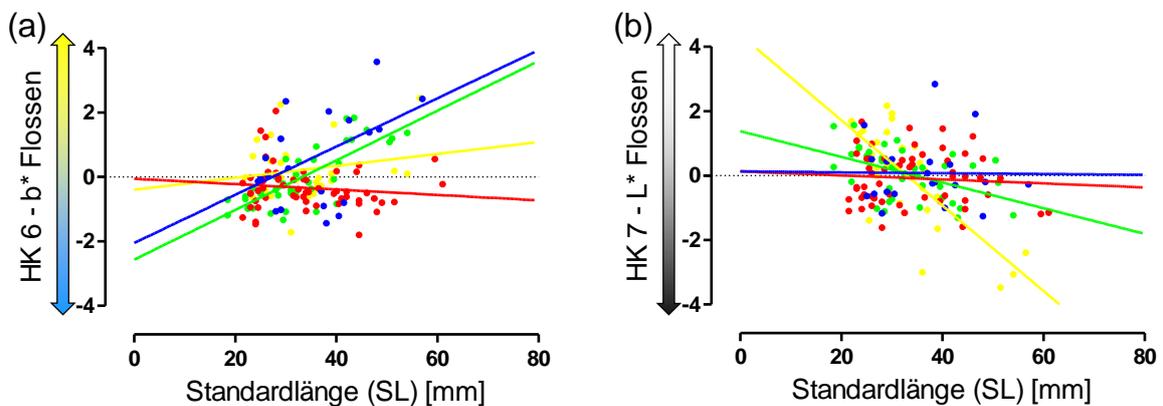


Abbildung 13: Abhängigkeit der Hauptkomponenten (a) 6 und (b) 7 von der Standardlänge, aufgetragen nach Flusslauf (gelb: Pich; grün: Ixt; rot: Puy; blau: Tac). Lineare Regression: (a) Pich: $r^2 = 0,03$, Ixt: $r^2 = 0,59$, Puy: $r^2 = 0,01$, Tac: $r^2 = 0,18$; (b) Pich: $r^2 = 0,57$, Ixt: $r^2 = 0,22$, Puy: $r^2 < 0,01$, Tac: $r^2 < 0,01$.

Eine signifikante Korrelation der Färbung von Männchen mit der Körperlänge in Abhängigkeit mit der Anwesenheit von H_2S (Effekt ‚Anwesenheit von $H_2S \times SL$ ‘) ließ sich nur in den Klarwasserhabitaten feststellen. Während schwefelangepasste Fische keine solche Korrelation zeigten, hatten größere Fische in den Habitaten ohne Schwefel eine schwächere Rotfärbung in der Dorsalregion (Spearman Rangkorrelation: HK 2: $r_{sp} = -0,229$, $P = 0,021$; Abb. 14a), dunklere Rücken

(HK 4: $r_{sp} = -0,473$, $P < 0,0001$; Abb. 14b) und dunklere Flossen (HK 7: $r_{sp} = -0,419$, $P < 0,0001$; Abb. 14c). An Schwefelhabitata angepasste Fische zeigten keine Korrelation der Färbung mit der Standardlänge ($r_{sp} < 0,3$, $P > 0,07$).

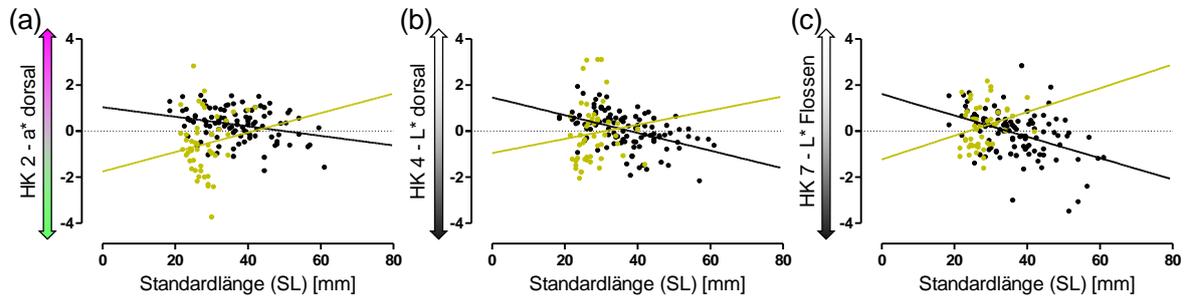


Abbildung 14: Abhängigkeit der Hauptkomponenten (a) 2, (b) 4 und (c) 7 von der Standardlänge, aufgetragen nach Anwesenheit von H₂S (schwarz: Klarwasserhabitata; gelb: Schwefelhabitata). Lineare Regression: (a) Klarwasser: $r^2 = 0,08$, Schwefel: $r^2 = 0,02$; (b) Klarwasser: $r^2 = 0,21$, Schwefel: $r^2 = 0,01$; (c) Klarwasser $r^2 = 0,18$, Schwefel: $r^2 = 0,06$.

4.2 Vererbung der männlichen Färbung

Beim Vergleich zwischen wildgefangenen und laborgeborenen Männchen der Populationen Tac-S und Tac ergab die Diskriminanzfunktionsanalyse (DFA), dass laborgeborene Männchen der schwefeladaptierten Population Tac-S zu 63,2% der richtigen Population zugeordnet werden konnten. Im Fall der nichtadaptierten Tac-Männchen wurden nur 20% richtig zugeordnet.

Um die folgende Analyse vorzubereiten, wurde eine PCA mit wildgefangenen und laborgeborenen Männchen aus dem Tacotalpasystem durchgeführt. Die resultierenden sechs Hauptkomponenten erklärten 80,27% der Gesamtvarianz und ließen eine Zuordnung von Körperregionen und Farbwerten zu (Tab. 7, varimax-rotierte Ladungstabelle Tab. A5 im Anhang).

Tabelle 7: Ergebnis der PCA für wildgefangene und laborgeborene Männchen aus den Populationen Tac und Tac-S. Die 6 Hauptkomponenten mit einem Eigenvalue >1 ergaben sich aus den L^{*}-, a^{*}- und b^{*}-Werten der zehn Messpunkte und ließen sich als Farbwerte bestimmter Körperregionen zusammenfassen (ID).

Hauptkomponente	Eigenvalue	% Varianz erklärt	Ladung durch Messpunkte	ID
1	8,97	29,89	L* 2, 5, 7	L* dorsal
2	4,89	16,31	a* 1, 3, 4, 8, 9	a* ventral
3	3,87	12,89	a* 2, 5, 7, L* 3, 8	a* ventral und L* Bauch
4	2,76	9,2	a* 10, b* 6, 10	a* und b* Flossen
5	2,33	7,75	b* 8, 9	b* Flossenansatz
6	1,27	4,24	b* 1, 4	b* ventral

Die Hauptkomponenten (HK) der vorbereitenden PCA wurden zusätzlich in ein Intraklassenkoeffizienzmodell eingefügt, das lediglich für HK 4 (a* und b* Flossen) ein signifikantes Ergebnis lieferte (ICC = 0,991). Andere Hauptkomponenten ergaben einen ICC < 0,575 und sind damit nicht signifikant.

4 Ergebnisse

4.3 Färbung und Genetik in Hybridzonen

4.3.1 Genetik

Um zu testen, ob im Flusssystem Puyacatengo genetische Hybriden existieren, wurden die Ergebnisse von 9 Mikrosatellitenloci mit Structure analysiert. Die meisten Loci waren hochpolymorph, während für einen Locus (GT-I13B) nur ein Allel in sämtlichen Individuen gefunden werden konnte, fanden sich für zwei der Loci 11 Allele (GA-V18 und AB-195), für einen weiteren 9 Allele (GA-I29A). Ein Vergleich der *In likelihood* der Wiederholungen zeigt, dass keine Aufteilung in Cluster wahrscheinlich ist (mittlere *In likelihood* für $K = 1$: -857,72). Für die Annahme, dass zwei Cluster existieren, ein Cluster für schwefelangepasste und einer für Klarwasserp Populationen, fand die Analyse keine Bestätigung (mittlere *In likelihood* für $K = 2$: -869,32; Abb. 15). Alle getesteten Individuen zeigten eine Zuordnung von $0,5 \pm 0,003$ zu Cluster 1, womit keine Zuordnung durchführbar ist. Entsprechend war die Variable für Clusterzuordnung nicht für die weiteren Analysen verwendbar. Auch die Möglichkeit, dass mehr als zwei Cluster existieren, konnte nicht bestätigt werden (siehe Abbildungen für $K = 3$, $K = 4$, $K = 5$ Abb. A1 im Anhang).

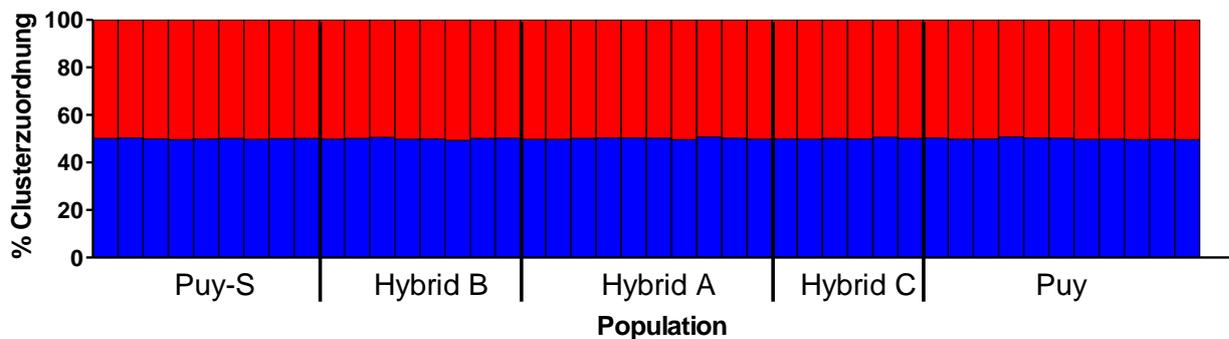


Abbildung 15: Clusterzuordnung der Individuen aus dem Flusssystem Puyacatengo. Rot = Cluster 1, blau = Cluster 2.

4.3.2 Färbung von Hybriden

Um herauszufinden, ob Individuen aus Hybridzonen intermediäre Merkmale in der Körperfärbung aufweisen, wurden Männchen und Weibchen aus dem Flusssystem Puyacatengo untersucht. Da die Datensätze aus den Fangjahren 2014 und 2015 sich unterschieden (MANCOVA mit Hauptkomponenten aus einer gemeinsamen PCA als abhängige Variablen und Fangjahr als fester Faktor: Weibchen: $F_{6,206} = 132,91$, $P < 0,0001$, *partial eta*² = 0,79; Männchen: $F_{7,48} = 12,12$, $P < 0,0001$, *partial eta*² = 0,64; weitere Ergebnisse aus dieser Analyse werden nicht gezeigt), wurden die weiteren Analysen für Weibchen und Männchen getrennt nach Fangjahr durchgeführt.

Die Hauptkomponentenanalyse für Weibchen ergab für beide Fangjahre sechs Hauptkomponenten, die entsprechend der oben beschriebenen Vorgehensweise anhand der Ladung Körperregionen und damit einer ID zugewiesen werden konnten (Tab. 8, varimax-rotierte Ladungstabelle für Fangjahr 2014: Tab. A6 im Anhang; für Fangjahr 2015: Tab. A7 im Anhang). Für das Fangjahr 2014 erklärten die sechs HK eine Gesamtvarianz von 78,2%, für das Fangjahr 2015 waren die sechs HK für 77,2% der Gesamtvarianz verantwortlich.

Tabelle 8: Ergebnis der PCA für Weibchen aus dem Flusssystem Puyacatengo. Die 6 Hauptkomponenten für Fangjahr 2014 (a) und Fangjahr 2015 (b) mit einem Eigenvalue > 1 ergaben sich aus den L*-, a*- und b*-Werten der zehn Messpunkte und ließen sich als Farbwerte bestimmter Körperregionen zusammenfassen (ID).

	Hauptkomponente	Eigenvalue	% Varianz erklärt	Ladung durch Messpunkte	ID
a)	1	10,15	33,82	a* 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10	a* Körper und Flossen
	2	4,62	15,39	L* 2, 5, 7, b* 2, 5, 7	L* und b* dorsal
	3	2,92	9,72	b* 6, 9	b* Flossen
	4	2,33	7,77	L* 8, a* 8, b* 8	L*, a* und b* Afterflosse
	5	2,05	6,83	L* 3, 4	L* ventral
	6	1,4	4,64	L* 9, 10	L* Flossen
b)	1	7,28	24,26	a* 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10	a* Körper und Flossen
	2	5,7	19	b* 2, 4, 5, 7, 10	b* Körper und Flossen
	3	3,51	11,72	L* 8, a* 8, b* 8, 9	L*, a* und b* Afterflosse
	4	3,08	10,27	L* 1, 3, 4	L* ventral
	5	2,2	7,34	L* 2, 5, 7	L* dorsal
	6	1,38	4,6	L* 6, 9, 10	L* Flossen

Die MANCOVA für Weibchen aus Fangjahr 2014, in dem nur Individuen aus drei der fünf Fangzonen untersucht wurden (Tab. 2b), ergab einen signifikanten Effekt von Fangzone und Standardlänge (Tab. 9a). Die anschließend durchgeführte ANCOVA ergab, dass alle HK einen signifikanten Unterschied zwischen den drei Fangzonen aufwiesen (Tab. 9b).

4 Ergebnisse

Tabelle 9: Ergebnisse aus der globalen MANCOVA (a) und *posthoc* ANCOVA (b) für Weibchen aus Fangjahr 2014.

a) Effekt	<i>F</i>	Freiheitsgrade der Hypothese und des Fehlers	<i>P</i>	Effektstärke <i>partial eta</i> ²
Fangzone	33,25	12, 174	<0,0001	0,70
SL	8,76	6, 87	<0,0001	0,38
b) Effekt	<i>F</i>	Freiheitsgrade der Statistik und des Fehlers	<i>P</i>	Effektstärke <i>partial eta</i> ²
Fangzone				
HK 1 (a* Körper und Flossen)	40,31	2, 92	<0,0001	0,48
HK 2 (L* und b* dorsal)	13,7	2, 92	0,001	0,15
HK 3 (b* Flossen)	18,45	2, 92	<0,0001	0,21
HK 4 (L*, a* und b* Afterflosse)	13,19	2, 92	0,001	0,15
HK 5 (L* ventral)	21,5	2, 92	<0,0001	0,23
HK 6 (L* Flossen)	5,81	2, 92	0,028	0,08
SL				
HK 1 (a* Körper und Flossen)	2,05	1, 92	0,041	0,05
HK 3 (b* Flossen)	12,8	1, 92	<0,0001	0,15
HK 4 (L*, a* und b* Afterflosse)	4,27	1, 92	0,026	0,05
HK 6 (L* Flossen)	13,5	1, 92	<0,0001	0,16

Eine Berechnung von Schätzwerten, die den Einfluss der Standardlänge ausgleichen (*estimated marginal means*, EMM), wurde durchgeführt und standardisierte die HK-Werte aller Individuen auf eine Standardlänge von 39,24 mm. Paarweise Vergleiche nach der LSD-Methode (*least significant differences*), ließen erkennen, dass Individuen aus der Hybridzone HA ihre Färbungsmerkmale entweder mit einer der beiden anderen Populationen teilten oder signifikante Unterschiede zu beiden anderen Population aufwiesen. Während Individuen aus dem Klarwasserhabitat Puy eine rote Körperfärbung zeigten (HK 1), waren Weibchen aus der Hybridzone und dem Schwefelhabitat Puy-S eher grünlich gefärbt (Abb. 16a). Auch die verstärkte Gelbfärbung an den Flossen (HK 3) unterschied Weibchen aus dem Klarwasserhabitat von Tieren aus Hybridzone und Puy-S (Abb. 16c). Der dorsale Helligkeitswert (HK 5) war bei schwefelangepassten Tieren höher als bei Individuen aus Hybridzone und Klarwasserhabitat (Abb. 16e). Dagegen hatten Weibchen aus der Hybridzone dunklere und blauere Rücken (HK 2, Abb. 16b), dunklere und stärker rot/gelb gefärbte Afterflossen (HK 4, Abb. 16d) und dunklere Flossen (HK 6, Abb. 16f) als rein schwefelangepasste oder nicht angepasste Fische.

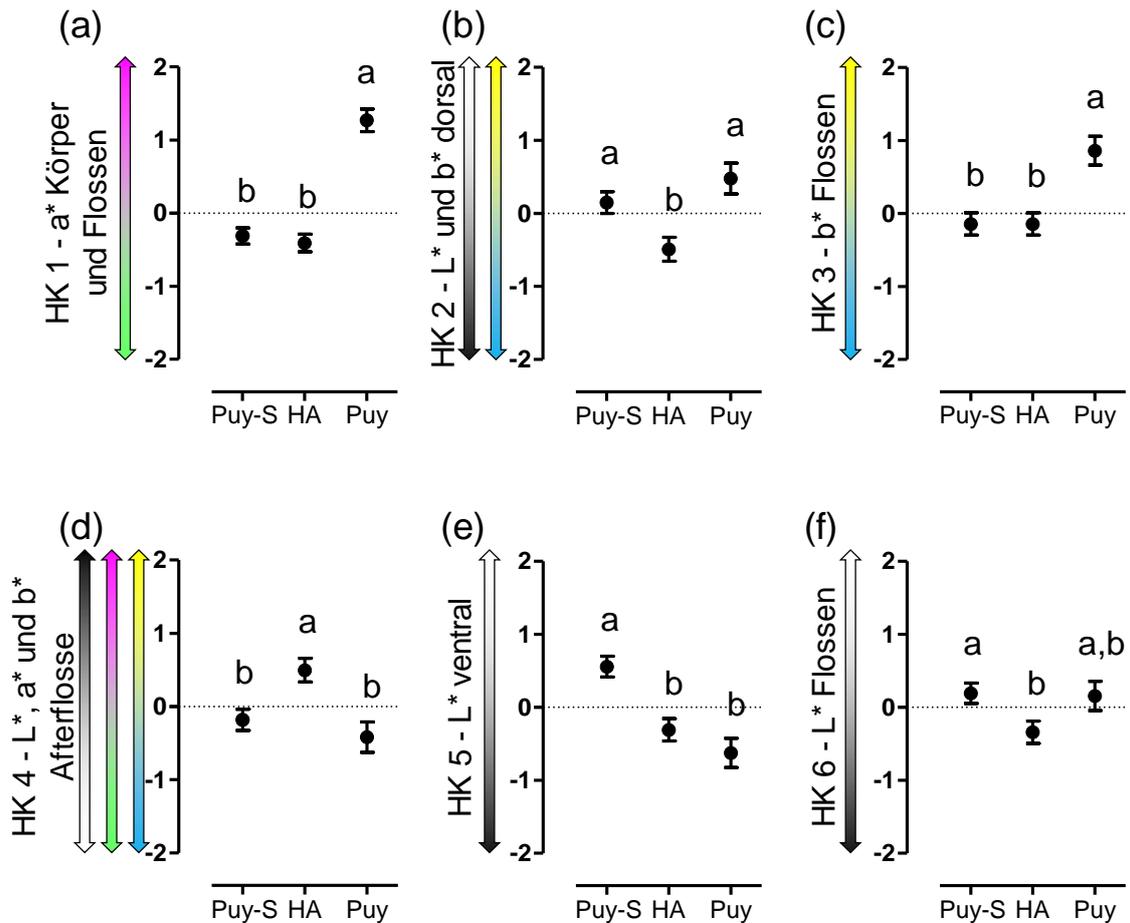


Abbildung 16: Schätzwerte (EMMs mit SL = 39,24 mm) für Hauptkomponenten von Weibchen aus Fangjahr 2014. Buchstaben markieren signifikant unterschiedliche Gruppen.

Eine *posthoc* Analyse der Korrelationen von einzelnen Hauptkomponenten mit der Standardlänge ergab, dass eine signifikante Korrelation zwischen der Grün- oder Rotfärbung am Körper der Weibchen (HK 1) und der Helligkeit an den Flossen (HK 6) mit der Körperlänge bestand. Größere Weibchen wiesen eine rottere Körperfärbung und dunklere Flossen auf als kleinere (Spearman-Rang-Korrelation; HK 1: $r_{sp} = 0,354$, $P < 0,0001$, Abb. 17a; HK 6: $r_{sp} = -0,263$, $P = 0,010$, Abb. 17d). Dagegen konnte die *posthoc* Analyse keine signifikante Korrelation zwischen der Gelbfärbung an den Flossen (HK 3) und der Färbung der Afterflosse (HK 4) mit der Standardlänge bestätigen, was auf einen nur schwachen Zusammenhang hindeutet. Damit tendierten größere Weibchen dazu, gelbere Flossen auszubilden (HK 3: $r_{sp} = -0,123$, $P = 0,232$; Abb. 17b), während kleinere Weibchen eine hellere, gelbere und rottere Analflosse besaßen (HK 4: $r_{sp} = 0,009$, $P = 0,934$; Abb. 17c).

4 Ergebnisse

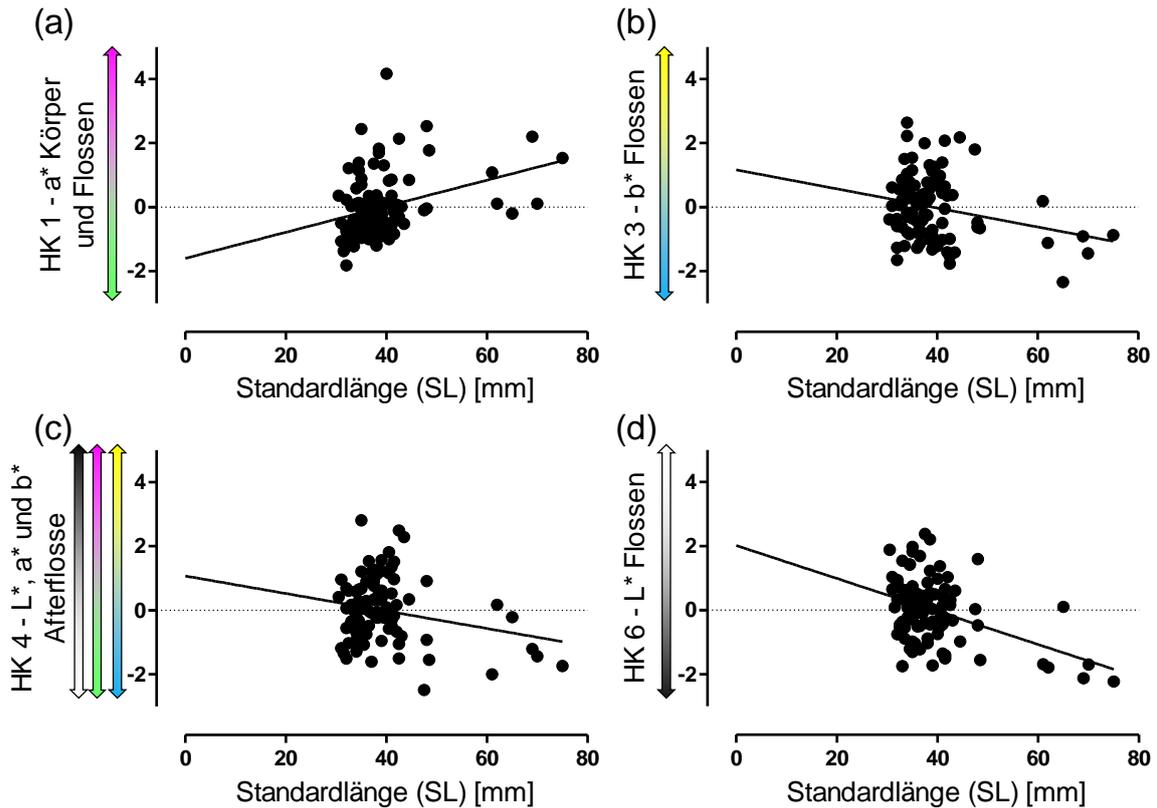
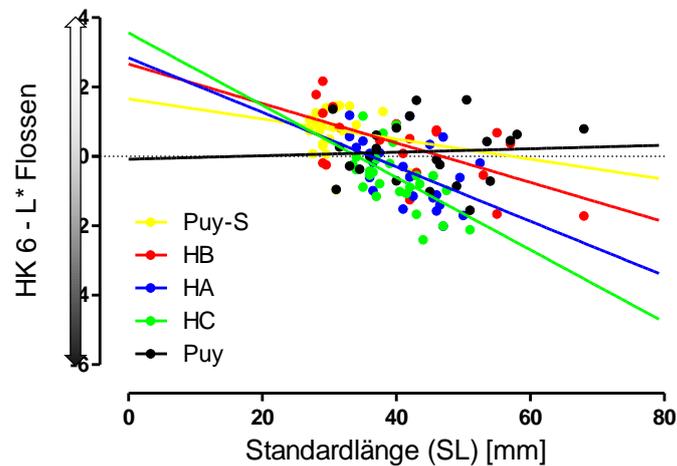


Abbildung 17: Abhängigkeit der Hauptkomponenten (a) 1, (b) 3, (c) 4 und (d) 6 von der Standardlänge. Lineare Regression: (a) $r^2 = 0,11$; (b) $r^2 = 0,06$; (c) $r^2 = 0,05$; (d) $r^2 = 0,18$.

Die MANCOVA für Weibchen aus Fangjahr 2015 ergab, dass sowohl der Interaktionsterm ‚Fangzone \times SL‘ als auch die beiden Effekte einzeln einen signifikanten Einfluss auf die Färbung der Individuen aus den fünf Fangzonen hatten. Der jedoch schwache Effekt des Interaktionsterms (Tab. 10a) wird nur durch HK 6 verursacht (Tab. 10b), für den eine *posthoc* Korrelationsanalyse nach Spearman signifikante negative Korrelationen zwischen der Helligkeit der Flossen und der Standardlänge für Individuen aus den drei Hybridzonen bestätigt, während Weibchen aus den Habitaten Puy-S und Puy keinen solchen Zusammenhang zeigen (Spearman Rangkorrelation; HA: $r_{sp} = 0,587$, $P = 0,006$; HB: $r_{sp} = -0,549$, $P = 0,005$; HC: $r_{sp} = -0,602$, $P < 0,0001$; Puy-S und Puy: $r_{sp} < 0,15$, $P > 0,495$). Größere Weibchen aus den Hybridzonen zeigen dunklere Flossen (Abb. 18).

Tabelle 10: Ergebnisse aus der globalen MANCOVA (a) und *posthoc* ANCOVA (b) für Weibchen aus Fangjahr 2015.

a) Effekt	<i>F</i>	Freiheitsgrade der Hypothese und des Fehlers	<i>P</i>	Effektstärke <i>partial eta</i> ²
Fangzone	2,54	24, 357	<0,0001	0,13
SL	10,91	6, 102	<0,0001	0,39
Fangzone × SL	1,79	24, 357	0,014	0,09
b) Effekt	<i>F</i>	Freiheitsgrade der Statistik und des Fehlers	<i>P</i>	Effektstärke <i>partial eta</i> ²
Fangzone				
HK 4 (L* ventral)	4,67	4, 107	0,049	0,08
HK 5 (L* dorsal)	7,14	4, 107	0,006	0,13
HK 6 (L* Flossen)	6,36	4, 107	0,041	0,09
SL				
HK 3 (L*, a* und b* Afterflosse)	21,21	1, 107	<0,0001	0,25
HK 6 (L* Flossen)	9,26	1, 107	<0,0001	0,12
Fangzone × SL				
HK 6 (L* Flossen)	8,69	4, 107	0,010	0,12

Abbildung 18: Abhängigkeit von Hauptkomponente 6 von der Standardlänge, aufgetrennt nach Fangzonen. Lineare Regression: Puy-S: $r^2 = 0,03$; HB: $r^2 = 0,38$; HA: $r^2 = 0,25$; HC: $r^2 = 0,33$; Puy: $r^2 < 0,01$.

Bei Betrachtung des Einflusses der Fangzone zeigen in der anschließenden ANCOVA nur die Hauptkomponenten 4, 5 und 6 einen signifikanten Effekt. Der paarweise Vergleich mit Schätzwerten (standardisiert auf $SL = 39,6$ mm) zeigt, dass schwefelangepasste Tiere und die Individuen, die in den Hybridzonen HA und HC gefangen wurden, eine hellere Ventralregion (HK 4) aufweisen als Weibchen aus dem Klarwasser und der Hybridzone HB (Abb. 19d). Individuen aus der Hybridzone HC zeigen

4 Ergebnisse

einen ähnlich hellen Rücken (HK 5) wie die Tiere aus Schwefel- und Klarwasserhabitat, wohingegen die Weibchen aus den Hybridzonen HA und HB eine dunklere Dorsalregion haben (Abb. 19e). Der signifikante Effekt der Fangzone auf die Helligkeit der Flossen (HK 6) zeigt, dass Weibchen aus den Hybridzonen HA und HC besonders dunkle Flossen ausprägen, während schwefelangepasste Individuen und solche aus Hybridzone HB eher hellere Flossen besitzen, während Klarwasserfische eine intermediäre Flossenelligkeit haben (Abb. 19f).

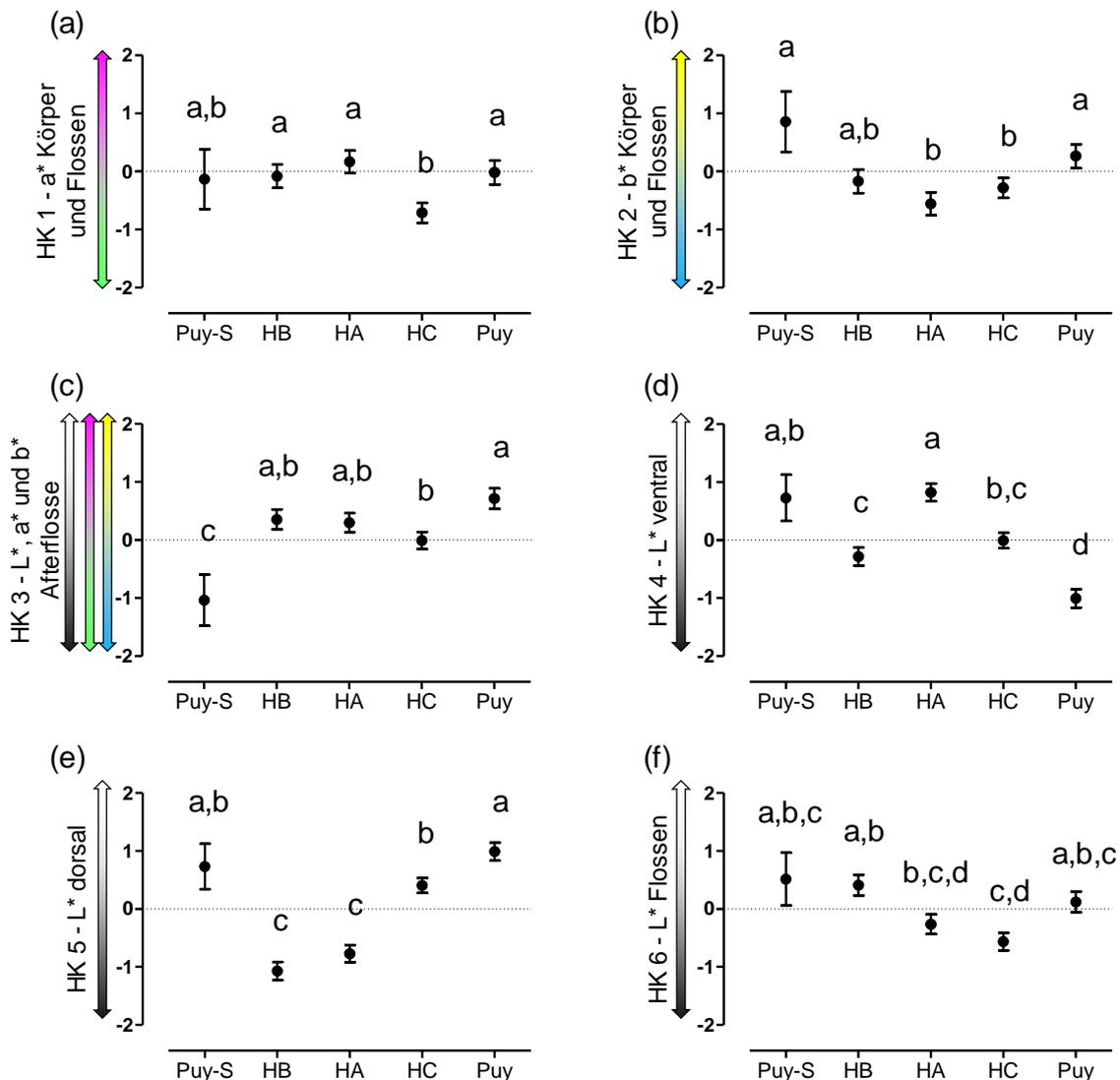


Abbildung 19: Schätzwerte (EMMs mit $SL = 39,6$ mm) für Hauptkomponenten von Weibchen aus Fangjahr 2015. Buchstaben markieren signifikant unterschiedliche Gruppen.

Die *posthoc* Analyse des Zusammenhangs zwischen der Färbung der Afterflosse (HK 3) und der Helligkeit der Flossen (HK 6) mit der Standardlänge ergab, dass größere Weibchen dunklere Flossen haben (vor allem die Weibchen aus den Hybridzonen, vgl. Term ‚Fangzone \times SL‘; Spearman-Rang-Korrelation: $r_{sp} = -0,292$, $P = 0,001$; Abb. 20a) und eine hellere und weniger gelb und rot gefärbte Afterflosse ($r_{sp} = -0,472$, $P < 0,0001$; Abb. 20b).

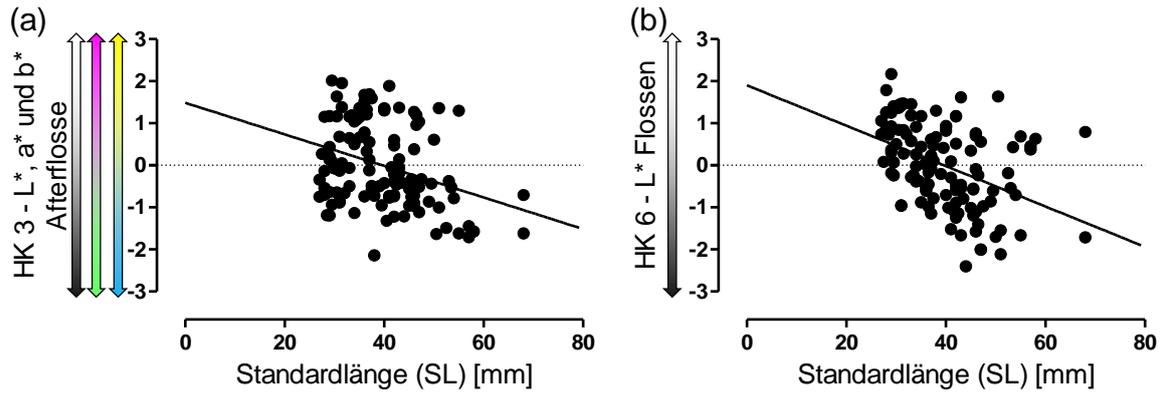


Abbildung 20: Abhängigkeit der Hauptkomponenten 3 (a) und 6 (b) von der Standardlänge. Lineare Regression: (a) $r^2 = 0,11$; (b) $r^2 = 0,18$.

Für Männchen ergaben die Hauptkomponentenanalysen für die beiden Fangjahre 2014 und 2015 sieben Hauptkomponenten, die jeweils 92,4% und 85,2% der Gesamtvarianz erklärten. Diesen HK konnten anhand der Ladungen Körperregionen zugeordnet werden (Tab. 11, varimax-rotierte Ladungstabelle für Fangjahr 2014: Tab. A8 im Anhang; für Fangjahr 2015: Tab. A9 im Anhang).

Tabelle 11: Ergebnis der PCA für Männchen aus dem Flusssystem Puyacatengo. Die 7 Hauptkomponenten für Fangjahr 2014 (a) und Fangjahr 2015 (b) mit einem Eigenvalue > 1 ergeben sich aus den L*-, a*- und b*-Werten der zehn Messpunkte und lassen sich als Farbwerte bestimmter Körperregionen zusammenfassen (ID).

	Hauptkomponente	Eigenvalue	% Varianz erklärt	Ladung durch Messpunkte	ID
a)	1	9,06	30,2	b* 1, 2, 3, 4, 5, 7, 9	b* Körper
	2	5,2	17,33	a* 1, 2, 3, 4, 5, 7	a* Körper
	3	4,8	15,98	a* 6, 10, b* 6, 10	a* und b* Flossen
	4	3,1	10,32	L* 2, 5, 7, 9	L* dorsal
	5	2,78	9,25	L* 3, 4, 8	L* ventral
	6	1,55	5,18	L* 1	L* Kopf
	7	1,23	4,1	a* 8	a* Gonopodium
b)	1	7,99	26,64	b* 1, 2, 3, 4, 5, 7	b* Körper
	2	5,35	17,83	a* 2, 4, 5, 7, 9	a* Körper
	3	4	13,35	L* 1, 3, 4	L* ventral
	4	3,4	11,33	a* 6, 10, b* 6, 10	a* und b* Flossen
	5	1,8	6,01	L* 2, 5, 7	L* dorsal
	6	1,53	5,09	L* 6, 9	L* Flossen
	7	1,49	4,97	L* 9, b* 9	L* und b* Flossenansatz

Im Fangjahr 2014 wurden lediglich Männchen aus dem Schwefelhabitat und der Hybridregion HA gefangen. Die MANCOVA zeigte einen signifikanten Effekt des Interaktionsterms ‚Fangzone × SL‘ und der Standardlänge (Tab. 12a). Die anschließend durchgeführte ANCOVA führte beide Effekte auf eine signifikante Abhängigkeit der Helligkeit am Rücken von der Standardlänge (HK 4) zurück (Tab. 12b).

4 Ergebnisse

Tabelle 12: Ergebnisse aus der globalen MANCOVA (a) und *posthoc* ANCOVA (b) für Männchen aus Fangjahr 2014.

a) Effekt	<i>F</i>	Freiheitsgrade der Hypothese und des Fehlers	<i>P</i>	Effektstärke <i>partial eta</i> ²
Fangzone	5,32	7, 4	0,063	0,9
SL	20,94	7, 4	0,005	0,97
Fangzone × SL	6,76	7, 4	0,042	0,92
b) Effekt	<i>F</i>	Freiheitsgrade der Statistik und des Fehlers	<i>P</i>	Effektstärke <i>partial eta</i> ²
SL				
HK 4 (L* dorsal)	3,58	1, 10	0,041	0,35
Fangzone × SL				
HK 4 (L* dorsal)	3,64	1, 10	0,040	0,36

Eine *posthoc* Analyse (Spearman Rangkorrelation) zeigte keine signifikante Korrelation zwischen der dorsalen Helligkeit der Männchen und ihrer Körperlänge, jedoch ließ sich ein Trend beschreiben, nach dem größere Männchen einen dunkleren Rücken zeigten ($r_{sp} = -0,273$, $P = 0,345$; Abb. 21a). Dieser Trend scheint vor allem von Männchen aus dem Schwefelhabitat getragen zu sein, obwohl auch Analysen getrennt nach Fangzone aufgrund der kleinen Stichprobe keine gesicherte Aussage treffen konnten (Puy-S: $r_{sp} = -0,657$, $P = 0,156$; HA: $r_{sp} = 0,214$, $P = 0,610$; Abb. 21b). Zwischen Männchen aus dem Schwefelhabitat und denjenigen aus Hybridzone HA wurden keine Unterschiede in der Färbung festgestellt (Abb. A2 im Anhang).

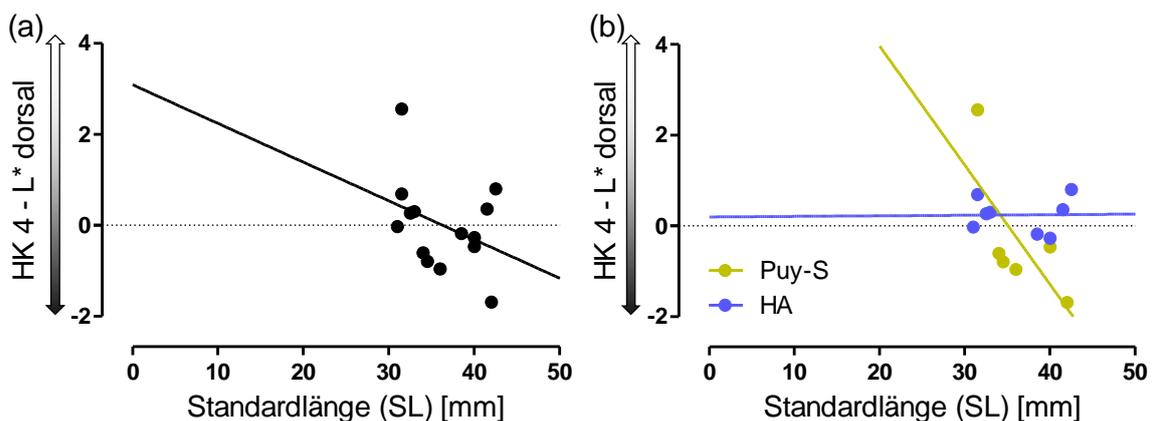


Abbildung 21: Abhängigkeit von Hauptkomponente 4 von der Standardlänge (a) sowie aufgeteilt nach Fangzone (Puy-S: Schwefelhabitat; HA: Hybridzone A). Lineare Regression: (a) $r^2 = 0,13$; (b) Puy-S $r^2 = 0,49$, HA $r^2 < 0,001$.

Der globale Test der MANCOVA zeigt für Männchen aus Fangjahr 2015, dass sowohl Fangzone als auch Standardlänge einen signifikanten Effekt auf die Färbung hatten (Tab. 13a). Die anschließend durchgeführte ANCOVA zeigte einen signifikanten Einfluss der Hauptkomponenten 1, 3, 4 und 5 auf die unterschiedliche Färbung in den verschiedenen Fangzonen (Tab. 13b).

Tabelle 13: Ergebnisse aus der globalen MANCOVA (a) und *posthoc* ANCOVA (b) für Männchen aus Fangjahr 2015.

a) Effekt	<i>F</i>	Freiheitsgrade der Hypothese und des Fehlers	<i>P</i>	Effektstärke <i>partial eta</i> ²
Fangzone	6,62	28, 110	<0,0001	0,59
SL	5,06	7, 30	0,001	0,54
b) Effekt	<i>F</i>	Freiheitsgrade der Statistik und des Fehlers	<i>P</i>	Effektstärke <i>partial eta</i> ²
Flusslauf				
HK 1 (b* Körper)	15,79	4, 36	<0,0001	0,5
HK 3 (L* ventral)	19,09	4, 36	<0,0001	0,48
HK 4 (a* und b* Flossen)	10,94	4, 36	0,001	0,4
HK 5 (L* dorsal)	15,77	4, 36	0,001	0,39
SL				
HK 4 (a* und b* Flossen)	13,54	1, 36	<0,0001	0,46

Ein paarweiser Vergleich mit Schätzwerten (SL standardisiert auf 34,05 mm) ergab, dass schwefelangepasste Männchen eine gelbe Körperfärbung zeigten (HK 1), jedoch Tiere aus dem Klarwasserhabitat schwächer gelb gefärbt waren und Individuen aus den Hybridzonen HA und HB sogar eine eher bläuliche Körperfärbung aufwiesen (Abb. 22a). Die Helligkeit der Färbung in der Ventralregion (HK 3) teilte die gemessenen Männchen in zwei Gruppen, Individuen aus dem Schwefelhabitat sowie aus den Hybridzonen HA und HB zeigten helle Bäuche, während Männchen aus dem Klarwasserhabitat und der Hybridzone HC einen dunklen Bauch besaßen (Abb. 22c). Bei der Gelb- und Rotfärbung der Flossen (HK 4) lag der größte Unterschied zwischen schwefelangepassten und nicht –angepassten Männchen, wobei Schwefelmännchen eine stärkere Gelb-/Rotfärbung zeigten als Männchen aus dem Klarwasserhabitat. Die Individuen aus den Hybridzonen lagen auf dieser Skala dazwischen, mit denjenigen aus Hybridzone HC, die eher den schwefelangepassten Tieren ähnelten, und denjenigen aus Hybridzone HB, deren Flossenfärbung eher der des Klarwasserhabitats glich (Abb. 22d). Bei der Helligkeit in der Dorsalregion (HK 5) hatten Männchen aus der Hybridzone HB die dunkelste Färbung, alle anderen Individuen wiesen eine hellere Rückenfärbung auf (Abb. 22e).

4 Ergebnisse

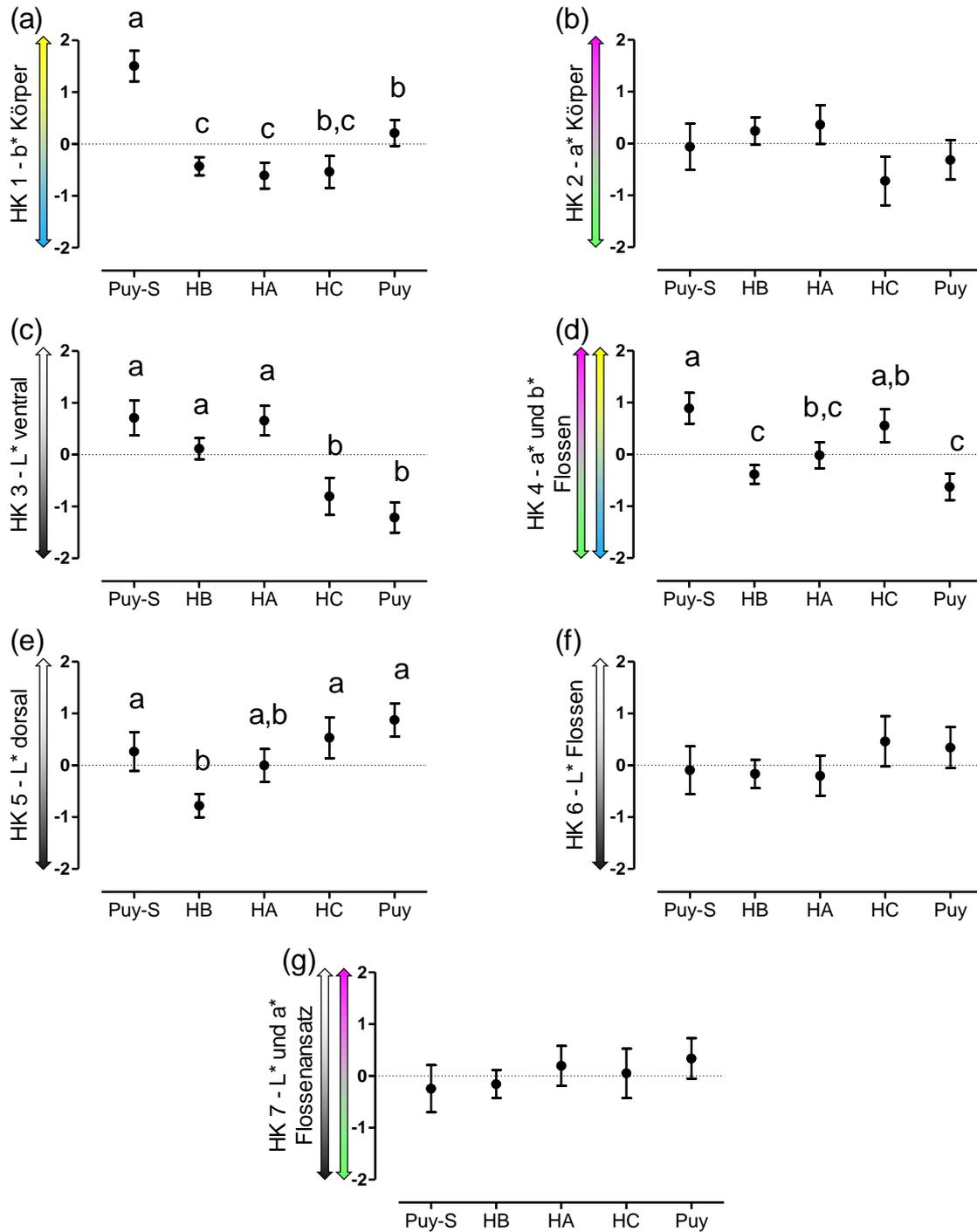


Abbildung 22: Schätzwerte (EMMs mit SL = 34,05 mm) für Hauptkomponenten von Männchen aus Fangjahr 2015. Buchstaben markieren signifikant unterschiedliche Gruppen.

Für die Abhängigkeit der Flossenfärbung fand auch die *posthoc* Spearman-Rang-Korrelation einen Zusammenhang zwischen HK 4 und der Standardlänge ($r_{sp} = 0,49$, $P = 0,001$). Größere Männchen hatten demnach stärker rot und gelb gefärbte Flossen (Abb. 23).

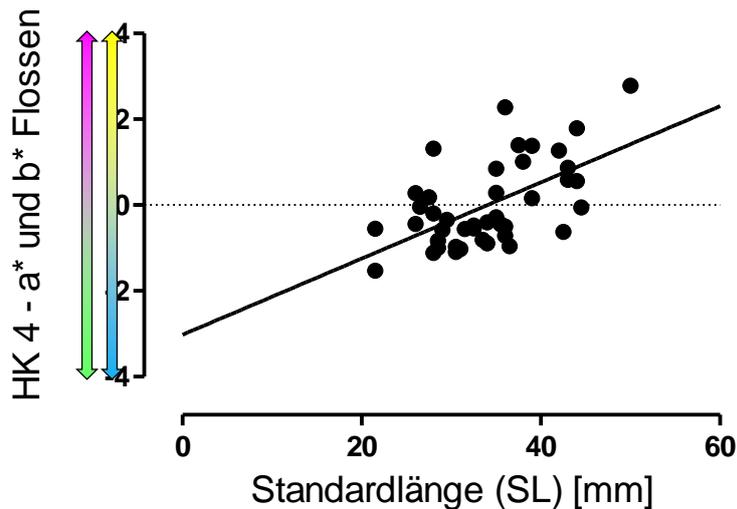


Abbildung 23: Abhängigkeit der Hauptkomponente 4 von der Standardlänge, lineare Regression: $r^2 = 0,34$.

Ein qualitativer Vergleich zwischen den Ergebnissen für die Färbung von Weibchen und Männchen im Flusssystem Puyacatengo aus dem Datensatz von 2012 (vgl. Kapitel 4.1) und den neuen Datensätzen von 2014 und 2015 war nur für die Fangzonen Puy und Puy-S möglich, zeigte aber sowohl Gemeinsamkeiten als auch Unterschiede. Schwefeladaptierte Weibchen aus dem Puyacatengosystem zeigten im alten Datensatz einen helleren Bauch als klarwasseradaptierte Individuen. Dieser Effekt wurde auch in den neuen Datensätzen bestätigt (2014, HK 5: paarweiser Vergleich signifikant; 2015, HK 4: paarweiser Vergleich signifikant). Dagegen konnte die signifikant hellere Flossenfärbung von Schwefelfischen aus dem alten Datensatz mit den neuen Daten nicht bestätigt werden (2014 und 2015, jeweils HK 7: nicht signifikant). Für die grünlichere Bauch- und Flossenfärbung von schwefeladaptierten Weibchen aus dem alten Datensatz fand sich im Fangjahr 2014 eine Bestätigung (HK 1: paarweiser Vergleich signifikant), während die Hauptkomponente verantwortlich für die gleiche Körperregion und den gleichen Farbwert im Datensatz von 2015 keinen signifikanten Unterschied zeigte (HK 1: nicht signifikant).

Da im Fangjahr 2014 keine Männchen aus dem Klarwasserhabitat Puy gefangen wurden, war der qualitative Vergleich nur zwischen Fangjahr 2012 und 2015 möglich. Der 2012 gefundene Effekt einer dunkleren Dorsalregion bei schwefeladaptierten Männchen konnte im neuen Datensatz nicht bestätigt werden (2015, HK 5: paarweiser Vergleich nicht signifikant), jedoch fanden sich die helleren Bäuche und gelberer Körper von Schwefelmännchen auch im Fangjahr 2015 wieder (HK 3 und HK 1: paarweise Vergleiche signifikant).

4.4 Weibliche Partnerwahl aufgrund von Färbung

Das Modell der ANCOVA schloss alle Interaktionsterme ein, die jedoch sukzessive aus dem Modell entfernt wurden, da sie keine signifikanten Effekte zeigten. Das finale Modell beinhaltete die beiden festen Faktoren Population und Population des Stimulismännchens und die Kovariate Standardlänge (Tab. 14; aus dem Modell entfernte Effekte Tab. A10 im Anhang).

4 Ergebnisse

Tabelle 14: Ergebnisse der ANCOVA zur Analyse der Partnerwahl von Weibchen mit farbveränderten Stimuluss Männchen. Signifikante Effekte sind fett markiert.

	<i>F</i>	Freiheitsgrade der Statistik und des Fehlers	<i>P</i>	Effektstärke <i>partial eta</i> ²
Population	1,92	2, 48	0,158	0,07
Population Stimuluss Männchen	6,85	1, 48	0,012	0,13
Standardlänge	5,83	1, 48	0,020	0,11

Die ANCOVA fand keinen signifikanten Effekt der Population auf den SOP-Wert. Ein *t*-Test gegen 0 zeigt, dass keine der Populationen einen SOP-Mittelwert zeigt, der sich signifikant von 0 unterscheidet (Abb. 24a; *t*-Test gegen 0, Tac: $t_{21} = 0,14$, $P = 0,854$; Tac-S: $t_{11} = 0,564$, $P = 0,584$; *P. limia*: $t_{18} = 0,386$, $P = 0,704$). Daher kann man keine der Partnerwahlentscheidungen auf Populationsebene als Präferenz bezeichnen.

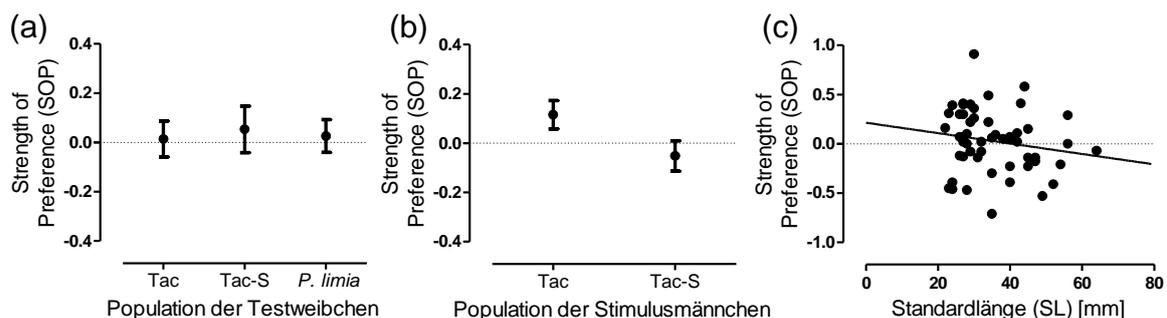


Abbildung 24: Zusammenfassung der Ergebnisse zur weiblichen Partnerwahl aufgrund von Färbung. (a) SOP der Weibchen aus den drei Testpopulationen; (b) signifikanter Effekt „Population der Stimuluss Männchen“ bei der weiblichen Partnerwahl mit farbveränderten animierten Männchen der Populationen Tac und Tac-S; (c) signifikanter Effekt ‚SL‘, lineare Regression: $r^2 = 0,03$.

Die Population des Stimuluss Männchens hatte einen signifikanten Einfluss auf die Partnerwahl der Weibchen (Tab. 14). Bei Männchen der Population Tac-S haben die Weibchen etwas mehr Zeit bei den farbloseren („drab“) Männchen verbracht, wohingegen bei Tac-Männchen die stärker gefärbten Männchen („colorful“) häufiger angeschwommen wurden (Abb. 24b). Dieser Unterschied ist statistisch nachweisbar, jedoch erreichen beide Gruppen keinen Mittelwert, der sich signifikant von 0 unterscheiden lässt (*t*-Test gegen 0, Tac: $t_{24} = 2,02$, $P = 0,055$; Tac-S: $t_{27} = 0,85$, $P = 0,404$), daher kann man diese Tendenzen nicht als Präferenz bezeichnen.

Auch bei der Standardlänge zeigt die ANCOVA eine signifikante Abhängigkeit (Abb. 24c), bei der kleinere Weibchen die stärker gefärbten Männchen („colorful“) häufiger anschwimmen, jedoch ist auch diese Korrelation nicht stark und ein *posthoc* Spearman-Rangsummentest fand keine signifikante Abhängigkeit (Spearman Rangsummentest: $r_{sp} = -0,19$, $P = 0,163$).

4.5 Konditionsabhängige weibliche Partnerwahl

Um die Reaktion von Weibchen auf die körperliche Fitness von Männchen und die Abhängigkeit dieser Partnerwahlentscheidung von dem eigenen Sättigungszustand zu untersuchen, wurden den wählenden Weibchen Animationen und Videos von gesättigten und hungernden Männchen gezeigt. Dabei wurde angenommen, dass hungernde Weibchen ihre Präferenz für das wohlgenährt aussehende Männchen verstärken würden. Dieser Effekt war in der statistischen Analyse nur als Trend nachweisbar (Term „Messungen“; Tab. 15). Vor allem bei Videos als Stimuli stieg die Präferenz für das wohlgenährte Männchen an, wenn das wählende Weibchen hungerte (Abb. 25). Nachdem das Weibchen ausreichend Nahrung erhalten hatte, fiel die Präferenz wieder ab. Dieser Trend war nicht sichtbar, wenn dem Weibchen animierte Bilder präsentiert wurden. Darüber hinaus zeigten die Weibchen im Videotest eine generell stärkere Präferenz für das Video mit dem wohlgenährten Männchen (Term „Stimulus“; Tab. 15). Dieses Ergebnis deutet darauf hin, dass Aspekte des Videos, die in der Animation nicht vorhanden sind (z. B. Verhalten), eine Rolle bei der Partnerwahl spielen.

Tabelle 15: Ergebnisse der *repeated measurements* GLM (rmGLM) zur konditionsabhängigen weiblichen Partnerwahl. Signifikante Effekte sind fett markiert.

	<i>F</i>	Freiheitsgrade der Statistik und des Fehlers	<i>P</i>	Effektstärke <i>partial eta</i> ²
Effekte zwischen Messungen (<i>within subjects</i> , Greenhouse-Geisser)				
Messungen	2,88	2, 201	0,063	0,03
Messungen × Population	0,83	2, 201	0,194	0,02
Messungen × Stimulus	1,66	2, 201	0,429	0,01
Effekte zwischen Gruppen (<i>between subjects</i>)				
Population	6,82	1, 109	0,010	0,06
Stimulus	19,16	1, 109	< 0,001	0,15

Bei der Fragestellung, ob es einen Unterschied zwischen Weibchen des extremen Habitats (d. h. schwefelangepasste Weibchen der Population Tac-S) und des Klarwasserhabitats gab, wurden deutliche Unterschiede zwischen den Populationen sichtbar. Schwefelangepasste Weibchen hatten eine deutlich stärkere Präferenz für das wohlgenährte Männchen (Term „Population“, Tab. 15).

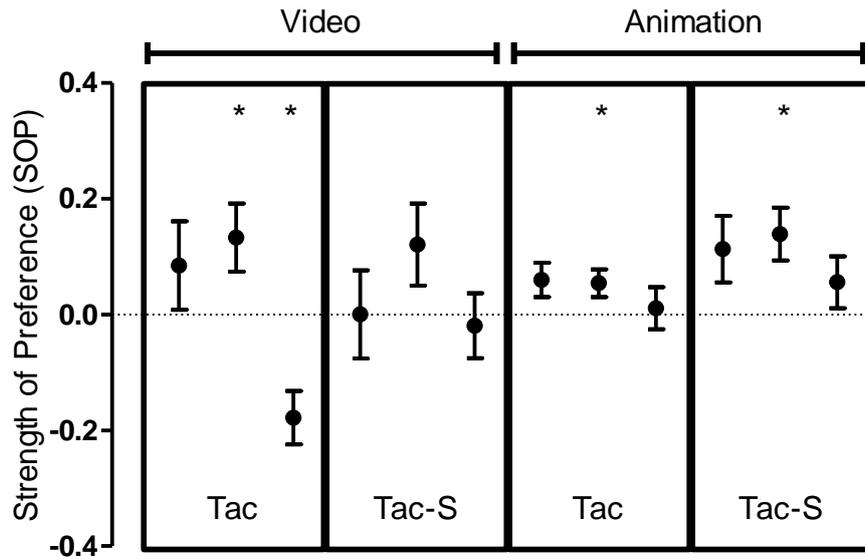


Abbildung 25: Strength of Preference (SOP) der Fokusweibchen für wohlgenährte Männchen mit den Stimulusarten Video und Animation. Die jeweils drei Messungen erfolgten vor und nach einer fünftägigen Hungerphase sowie nach zwei Tagen normaler Fütterung. * markiert signifikante Abweichung von 0 (*t*-Test Einzelstichproben gegen 0, $P < 0,05$).

5 Diskussion

5.1 Färbung bei *Poecilia spec.*

Eine der zentralen Fragen meiner Arbeit war, ob die Färbung, ähnlich wie viele andere morphologische Merkmale (Riesch et al. 2015b), eine Veränderung zeigt, wenn Poeciliiden Schwefelhabitate bewohnen. Dazu habe ich zunächst eine große Anzahl von Männchen und Weibchen aus dem gesamten Studiengebiet (Versuch „Färbung bei *Poecilia spec.*“) und auch spezifisch aus verschiedenen Habitaten im Puyacatengosystem (Versuch „Färbung und Genetik in Hybridzonen“) untersucht und die Färbung analysiert. Die Ergebnisse aus beiden Ansätzen sollen hier zusammengefasst betrachtet werden. Zunächst sollen globale, also systemübergreifende Effekte diskutiert werden und später auf flusssystemspezifische Ergebnisse eingegangen werden.

Die Analysen der Färbung von schwefelangepassten Poeciliiden zeigten sowohl gemeinsame Anpassungen als auch Veränderungen, die flusssystemspezifisch waren. Eine Gemeinsamkeit von fast allen schwefeladaptierten Fischen stellte die hellere Bauchfärbung im Vergleich zu Individuen aus Klarwasserhabitaten des gleichen Flusssystemes dar. Die einzige Ausnahme stellten Männchen aus dem Puyacatengosystem dar, deren dunklere ventrale Färbung auch über mehrere Fangjahre hinweg konsistent nachweisbar war. Die hellere ventrale Färbung war bei Männchen auch mit der Körpergröße korreliert, wodurch größere Männchen eine stärkere Aufhellung des Bauches zeigten als kleinere.

Die Helligkeit von lateral sichtbaren Körperregionen spielt im *countershading* eine wichtige Rolle (Kiltie 1988; Ruxton et al. 2004). Um die Sichtbarkeit für Prädatoren zu reduzieren, kann der Kontrast zwischen dorsaler und ventraler Färbung eines Beutetiers je nach Hintergrund verstärkt oder verringert sein. Dabei ist die Färbung an der Oberseite grundsätzlich dunkler als an der Unterseite (Thayer und Thayer 1909); im Fall der Atlantikkärpflinge also die Dorsal- und Ventralregionen. Bleibt die Färbung am Rücken unverändert, führt eine hellere Bauchfärbung zu einer Verstärkung des *countershading*. Dies ist zu erwarten in Habitaten mit starkem Lichteinfall von oben, durch den Schatten auf der Bauchseite von Fischen entstehen, und Habitaten mit hellem Hintergrund, da die bauchseitige Verdunkelung durch Lichteinfall von oben vor dem hellen Hintergrund auffälliger wäre. Die Schattenbildung kann durch die Körpergröße und die damit verbundene Zunahme nicht nur der hier gemessenen Körperlänge, sondern auch der damit einhergehenden Körperhöhe und des -volumens, beeinflusst sein. Größere Objekte bilden besonders bei diffusem Licht einen optisch dunkleren Schatten (diffuses Licht verursacht graduelle Verdunkelung/Halbschatten auf Objekten, Flächen von Halb- und Vollschatten erscheinen bei größeren Objekten anteilig größer; Lythgoe 1979; Meschede 2010). Die Abhängigkeit der Aufhellung des Bauches von der Körpergröße bei Männchen stimmt damit mit der Verringerung des Helligkeitskontrastes gegenüber der Umgebung überein (sog. *background matching*; Poulton 1890; Cott 1940; Ruxton et al. 2004). Eine Aufhellung der Bauchfärbung würde also den Kontrast zwischen Individuum und Hintergrund verringern und Schutz vor Entdeckung bieten. Ein extremes Beispiel für die aktive Aufhellung des Bauches zur Tarnung ist der Schwarze Laternenhai (*Etmopterus spinax*), der im östlichen Atlantik vorkommt. Diese Spezies ist in der Lage, durch Lumineszenz an der Ventralseite Licht zu emittieren, das dem von oben scheinenden Sonnenlicht in der Intensität ähnelt (Claes et al. 2010). Auch andere aquatische Organismen, die ihre Färbung beeinflussen können, passen sich den

aktuellen Lichtverhältnissen an (z. B. Sepia: Ferguson und Messenger 1991). Eine dauerhafte Anpassung wie die Aufhellung des Bauches bietet Schutz vor Entdeckung von unten und der Seite. Selbst ohne starken Lichteinfall bietet eine helle Ventralregion in den milchigen Schwefelhabitaten einen Vorteil, da die blasse, weißliche Färbung sich kaum vom weißen Hintergrund des Wassers abhebt. Die Aufhellung des Bauches kann also als generelle Anpassung an Schwefelhabitate interpretiert werden, die allen untersuchten Individuen gemein ist. Die natürliche Selektion durch Prädation durch Raubfische könnte diese Anpassung aufrechterhalten oder verstärken.

Weibchen aus allen Flusssystemen wiesen mit zunehmender Körpergröße einen dunkleren Rücken auf. Diese Beobachtung berücksichtigt sowohl schwefelangepasste als auch Klarwasserfische. Weibliche Poeciliiden werden in der Regel größer als Männchen (Riesch et al. 2013). Studien an Fischen in Korallenriffen haben gezeigt, dass ein Beutefisch sein Verhalten an die Größe des Raubfisches anpassen kann (Hurley und Hartline 1974). Ist der Räuber nicht in der Lage, die angestrebte Beute in sein Maul zu kriegen, löst seine Anwesenheit keine Prädationsreaktion aus. Poeciliiden im Studiengebiet erfahren eine Prädationsbedrohung aus dem Wasser vor allem von Cichliden, die eine besondere Gefahr für juvenile und kleinere Fische darstellen (Bierbach et al. 2011c), sowie von anderen Poeciliiden, die kannibalistisch sind (Magurran 2005; Tobler et al. 2006; Riesch et al. 2006; Riesch et al. 2009). Möglicherweise gelten Molly-Weibchen mit zunehmender Größe für immer weniger Prädatoren als Beute und sind somit vor Mortalität geschützt, obwohl sie mit einer dunkleren Rückenfärbung leichter erkennbar sind. Eine andere Erklärung könnte die erfolgreiche Krypsis von bestimmten Mustern auf unregelmäßigem Untergrund sein. Während ein dunkler Rücken in Habitaten mit hellem oder milchigem Hintergrund einen Nachteil darstellt, dient er in Habitaten mit dunklem oder komplexem Untergrund der Tarnung (Cott 1940; Endler 1978). Je komplexer der Untergrund ist, desto wichtiger ist das Vorhandensein von effektiver Tarnung (Merilaita 2003). Ein Untergrund bestehend aus unterschiedlich farbigen Steinen, Wasserpflanzen und Algen kann als komplexer beschrieben werden als das milchige Wasser, das in Schwefelhabitaten die Sichtbarkeit des Untergrunds verhindert. Je größer ein Individuum ist, je größer also seine Oberfläche ist, desto leichter ist es zu erkennen. Andererseits brechen Farbmuster die sichtbare Kontur auf (Merilaita 2003), womit es größeren Tieren mit dunklen Regionen in der Färbung leichter fällt, sich vor einem komplexen Hintergrund zu tarnen. In beiden Fällen spielt der Schutz vor Prädation und damit die natürliche Selektion in der Ausbildung der Färbung eine wichtige Rolle.

Eine weitere gemeinsame Anpassung von schwefelangepassten Weibchen in allen Flussläufen war eine Reduzierung von gelber Färbung an den Flossen. Dazu zeigten schwefelangepasste Männchen in allen Flussläufen eine Reduzierung der Rotfärbung in der Dorsalregion, ein Ergebnis, das sich auch bei Weibchen aus dem Tacotalpasystem wiederfand. Schwefelangepasste Weibchen aus dem Puyacatengo zeigten über mehrere Fangjahre eine konsistent weniger starke Rotfärbung in der Ventralregion und an den Flossen. Sowohl die Ausbildung von Gelb- als auch Rotfärbung benötigt eine erhöhte Aufnahme von Karotinoiden, welche die Tiere nicht selbst bilden können (Goodwin 1984). Die Reduzierung von Gelb- und Rotfärbung bei Individuen aus Schwefelhabitaten könnte auf ein geringeres Angebot an karotinoidreicher Nahrung in diesen Habitaten hinweisen. Der Wechsel von überwiegend pflanzlicher Nahrung in Klarwasserhabitaten zu einer detritivoren Lebensweise in Schwefelhabitaten

(Kramer und Bryant 1995; Tobler 2008) kann bei Poeciliiden zu einer geringeren Aufnahme von Karotinoiden führen. Diese Verringerung kann direkt zu einem verringerten Ausbilden von Gelb- und Rottönen in der Färbung führen (Kodric-Brown 1989; Grether 2000). Jedoch können Karotinoide auch indirekt verloren gehen. Karotinoide haben neben der Ausbildung von Färbung auch eine antioxidative Funktion, indem sie reaktive Sauerstoffspezies (sog. freie Radikale, ROS) im Körper abfangen und damit unschädlich machen können (von Schantz et al. 1999). Am Zitronenbuntbarsch wurde nachgewiesen, dass Individuen bei zu geringen Mengen an Karotinoiden in der Nahrung einen *trade-off* zwischen Färbung und Immunantwort erfahren, also die wenigen Nährstoffe entweder in das sekundäre sexuelle Merkmal oder das Abfangen von freien Radikalen investieren können (Lin et al. 2010). Schwefelhabitate unterliegen als Extremhabitate einem verstärkten Einfluss von Hypoxie (Townsend et al. 2003; Bagarinao 1992). Entgegen der Annahme, dass nur ein verstärktes Angebot an Sauerstoff bei aquatischen Organismen die Bildung von ROS begünstigt, wurde bei zahlreichen Fischen die Hochregulierung der Immunantwort gegen ROS bei Hypoxie beobachtet, bei der auch Karotinoide eine Rolle spielen (Antwort auf oxidativen Stress; Goldfisch: Lushchak et al. 2001; Karpfen: Lushchak et al. 2005; Medaka: Oehlers et al. 2007; zusammengefasst in Lushchak 2011). Selbst bei ausreichendem Angebot von Karotinoiden im Habitat könnte dieser erhöhte Bedarf dazu führen, dass die aufgenommenen Karotinoide nicht zur Ausbildung von Färbung in der Haut eingelagert werden können.

Dass die Verringerung der gelben Flossenfärbung nur bei Weibchen aus Schwefelhabitaten anzutreffen ist, nicht aber bei Männchen, könnte mit einem Unterschied in der Stärke der sexuellen Selektion für farbige Ornamente erklärt werden. Die Gelbfärbung der Flossen sorgt dafür, dass Individuen größer erscheinen und auffälliger für Artgenossen und Prädatoren sind (Houde 1997). Während bei Männchen ein Einfluss von sexueller Selektion in Form von weiblicher Präferenz für gelbe Flossen zu vermuten ist, ist der Einfluss von weiblicher Flossenfärbung auf die männliche Partnerwahl unbekannt. Eine starke männliche Präferenz für große Weibchen (Dosen und Montgomerie 2004; Bierbach et al. 2011b) legt die Vermutung nahe, dass die Flossenfärbung bei Weibchen vor allem der optischen Vergrößerung dient. Eine Verringerung von Gelb- und Rottönen in der Färbung von sowohl Männchen als auch Weibchen in Schwefelhabitaten führt also zu der Annahme, dass sexuelle Selektion die Aufrechterhaltung von auffälliger Färbung nicht mehr leisten kann. Vielmehr sorgen Kräfte der natürlichen Selektion in Form von Nahrungsangebot und Prädation für die Verringerung von Gelb- und Rottönen in der Färbung.

Eine Gemeinsamkeit von Männchen und Weibchen aus allen Flusssystemen ist die Abhängigkeit der Flossenfärbung von der Körpergröße. Grundsätzlich haben größere Fische eine dunklere Färbung an den Flossen als kleinere. Diese Beobachtung deckt sich mit früheren, qualitativen Beschreibungen von *Poecilia spec.*, laut derer eine dunklere Flossenfärbung ein Merkmal von Dominanz darstellt, das vor allem größere Tiere ausbilden (Parzefall 1969, 2001). Der hier gefundene Zusammenhang zwischen dunkleren Flossen und der Körpergröße bestätigt, was bisher nur angenommen wurde: das Merkmal Flossenfärbung kann eine Funktion in intrasexuellen Auseinandersetzungen haben und dem Gegner die eigene Dominanz und Aggressivität signalisieren (Senar 2006) oder Weibchen von der Qualität als dominantes Männchen überzeugen (Bierbach et al. 2012). Es besteht also eine Verbindung zwischen den Attributen groß, dominant und aggressiv, die hier um das Attribut der dunklen Flossen erweitert werden kann. Eine Betrachtung der Unterschiede

zwischen schwefelangepassten und nicht -angepassten Fischen zeigt jedoch, dass bei Männchen dieser generelle Zusammenhang zwischen dunklerer Flossenfärbung und Größe nur in Klarwasserhabitaten nachweisbar ist, in den Schwefelhabitaten aber fehlt. Während bekannt ist, dass Schwefelfische ihre Aggressivität verringern (Parzefall 1974), wurden bisher noch keine Studien über eine mögliche Veränderung des Dominanzverhaltens bei Schwefelfischen angefertigt. Da eine Korrelation zwischen dunkler Flossenfärbung und Größe bei Schwefelmännchen nicht nachweisbar ist, wäre die Untersuchung des Größe-Dominanz-Aggressivitäts-Komplexes in Schwefelfischen besonders interessant. Es ist anzunehmen, dass aufgrund der Reduzierung von kostspieligen Merkmalen in energielimitierten Habitaten ein solcher Komplex insgesamt weniger stark ausgeprägt wäre als in Klarwasserhabitaten. Die Ausbildung von dunkleren Flossen bei größeren Fischen kann also auf sexuelle Selektion zurückgeführt werden, während das Fehlen des Zusammenhangs bei Schwefelfischen auf natürlicher Selektion basiert, die hier den Einfluss der sexuellen Selektion aufhebt.

Neben den systemweiten Effekten wurden auch flusssystemspezifische Anpassungen beobachtet. Schwefelangepasste Weibchen aus dem Tacotalpa zeigten eine stärkere Rot-Färbung an Bauch und Flossen. Diese Beobachtung stellt in Frage, ob einzig Karotinoide für Gelb- und Rotfärbung verantwortlich sind. Die Autoren der früheren Studie zur Untersuchung von Färbung höhlenangepasster Mollys vermuteten in einer Verstärkung der Rotfärbung in der Bauchregion ein Durchscheinen von rötlichen Blutgefäßen durch die am Bauch sehr dünne Haut (Bierbach et al. 2013c). Dieses Durchscheinen kann durch den Verlust von Pigmentierung noch verstärkt sein (Culver 1982). Der mögliche genetische Einfluss aus der Höhle bei schwefelangepassten Tieren aus dem Tacotalpa kann hier eine Rolle spielen (Plath und Tobler 2010). Dieser Einfluss legt die Vermutung nahe, dass die Färbung am Bauch bei schwefelangepassten Fischen im Tacotalpasystem keinen selektiven Kräften unterliegt.

Eine weitere signifikante Besonderheit zeigen schwefelangepasste Männchen aus dem Puyacatengo durch eine Verstärkung der Gelbfärbung am ganzen Körper im Vergleich zu den Klarwasserökotypen des gleichen Systems. Diese Anpassung zeigt sich auch über mehrere Fangperioden hinweg. Der Erhalt von Gelbfärbung im Schwefelhabitat des Puyacatengo widerspricht der Annahme, dass schwefelbelastete Habitate grundsätzlich eine Karotinoidlimitierung aufweisen oder Schwefelanpassungen zu einer verminderten Aufnahme und Einlagerung von Karotinoiden führen. Da in dieser Studie keine quantitativen Habitatparameter aufgenommen wurden und insbesondere Daten über die primäre Produktion durch Algen und Pflanzen in den einzelnen Habitaten für die Aufklärung der Karotinoidverfügbarkeit fehlen, kann diese Hypothese nicht geprüft werden. Die Ausbildung von gelber Körperfärbung bei Männchen kann durch die weibliche Partnerwahl positiv selektiert sein (Grether 2000; Bierbach et al. 2013c). Digital manipulierte Stimulismännchen mit verstärkter Farbsättigung am ganzen Körper riefen in einem früheren Experiment mit Weibchen des Tacotalpasystems eine Verstärkung der Partnerwahlpräferenz hervor (Bierbach et al. 2013a). Die damit einhergehende Verstärkung der Gelbfärbung vorher gelb gefärbter Körperregionen war in dieser Studie inbegriffen. Als mögliches Einzelsignal könnte gelbe Färbung eine ähnliche Reaktion bei Weibchen auslösen, zumal die Farbe Gelb für Poeciliiden auch bei der Nahrungsaufnahme bevorzugt wird (Houde 1997) und die Retina von Mollys gleich zwei Rezeptoren für Licht mit einer Wellenlänge im gelben Bereich besitzen (Körner et al. 2006). Sollte eine weibliche

Präferenz für ein solches, isoliertes Signal bestehen, könnte sexuelle Selektion das Signal bei Männchen erhalten und verstärken. Die Isolation von einzelnen Merkmalen und deren Effekt auf die Partnerwahl soll weiter unten (Kapitel 5.4 „Weibliche Partnerwahl aufgrund von Färbung“) diskutiert werden. Im Fall der Gelbfärbung schwefelangepasster Puyacatengomännchen kann mit den hier erhobenen Daten keine belastbare Aussage über die Ursachen getroffen werden.

Eine spezifische Anpassung an Schwefel konnte im Flusssystem Tacotalpa sowohl bei Männchen als auch bei Weibchen beobachtet werden: die Dorsalregion war bei schwefeladaptierten Fischen deutlich heller als bei Klarwasserfischen aus dem gleichen Flusssystem. Diese Anpassung war bei Fischen aus den anderen Systemen nicht so stark ausgeprägt oder, im Fall der Männchen der Population Puy-S, sogar umgekehrt (was jedoch nicht in den späteren Fangjahren nachweisbar war). Eine naheliegende Erklärung stellen die Besonderheiten des Habitats der schwefelangepassten Population im Tacotalpa dar, in dem, anders als bei den Schwefelhabitaten der anderen Flusssysteme, ein Großteil der Schwefelquellen unterirdisch liegen. Diese Höhlen werden von höhlenangepassten Ökotypen des Atlantikkärpflings bewohnt, dessen Anpassung an das lichtlose Habitat eine Reduzierung der Pigmentierung am ganzen Körper einschließt (Bierbach et al. 2013c). Auch bei den Fischen im benachbarten Oberflächenhabitat könnte der genetische Einfluss von Höhlentieren zu einer Aufhellung der Dorsalregion im Populationsmittelwert führen. Eine weitere Erklärung für die besonders hellen dorsalen Zonen bei Tacotalpa-Fischen könnte die intensive und ausgedehnte Milchigkeit der Fangstelle sein. Nach Austreten des Schwefelbaches aus der Höhle bleibt der Bach trotz Zuflüssen durch Klarwasserbäche über eine lange Strecke und die volle Breite milchig und trüb. Dies unterscheidet die Schwefelfangstelle des Tacotalpasystems von denen in den anderen Flusssystemen. Auch hier spielt möglicherweise der Kontrast der eigenen Körperfärbung mit der Helligkeit des Hintergrunds – also das *background matching* – eine Rolle. In Habitats mit teilweise nicht-extremen Bedingungen können prädatorische Fische aus Klarwasserregionen kurzzeitig einwandern und eine große Bedrohung darstellen. Tarnung gegenüber lateral angreifenden Feinden führt zur Selektion von an die Umgebung angepasster lateraler Färbung (siehe oben). Im Tacotalpa jedoch wurde das Eindringen von Prädatoren aus Klarwasserhabitaten nur selten beobachtet (Bierbach et al. 2011c), vielmehr spielt die Prädation von oben durch Vögel eine viel größere Rolle (Riesch et al. 2010a). Ein verstärkter Aufenthalt an der Wasseroberfläche (durch die Notwendigkeit der aquatischen Oberflächenrespiration, ASR; Kramer und McClure 1982; Tobler et al. 2009a) macht schwefelangepasste Fische besonders anfällig für diese Art der Prädation. Vor dem Hintergrund des milchigtrüben Wassers dient die Aufhellung des Rückens möglicherweise der Verringerung des Kontrastes für Beobachter von oben. Während ein Einfluss von genetischer Introgression aus der Höhlenpopulation keiner selektiven Kraft zugeordnet werden kann, wäre die Aufhellung des Rückens bei Tacotalpafischen aufgrund von Vogelprädation eindeutig auf natürliche Selektion zurückzuführen.

Die Unterschiede zwischen Schwefel- und Klarwasserfischen sowie Individuen aus den Hybridzonen aus dem Puyacatengo ergaben kein leicht erklärbares Bild. Die Analysen zeigten, dass manche Farbmerkmale tatsächlich einen Unterschied zwischen Schwefel- und Klarwasserpopulation aufweisen und Individuen aus der Hybridzone eine intermediäre Merkmalsausprägung zeigen. Jedoch wurden auch Merkmale gefunden, in denen sich Schwefel- und Klarwasserindividuen von denen aus den Hybridzonen unterscheiden. Ein klar erkennbares Muster lässt sich hauptsächlich in

den zahlreichen Korrelationen der Färbung mit der Standardlänge erkennen. So zeigen große Weibchen aus allen Habitaten eine dunklere Flossenfärbung als kleine, was, wie oben diskutiert, vermutlich mit der differentiellen Gefahr für große und kleine Individuen durch Prädatoren wie Cichliden erklärt werden kann. Auch die farbigeren Flossen größerer Männchen aus Fangjahr 2015 lassen sich durch die bereits erwähnte Korrelation zwischen Flossenfärbung und Attributen dominanter Männchen erklären. Insgesamt zeigen die Ergebnisse also keine Anzeichen dafür, dass Individuen aus Hybridzonen als echte F1-Hybriden an der Färbung erkennbar sind. Erst eine erfolgreiche Identifizierung genetischer Hybriden hätte an dieser Stelle Aufschluss darüber geben können. Was bleibt, ist ein Vergleich von Individuen, die ein bestimmtes Habitat bewohnen, ohne dass es Informationen über die genetische Ausstattung gibt. Für einen so anzustellenden Vergleich lagen die einzelnen Fangstellen sehr nah beieinander (etwa 50 m; vgl. Abb. 5). Obwohl angenommen werden kann, dass Atlantikkärpflinge ähnlich wie Guppys standorttreu sind (Houde 1997) und einzelne Pools in den Fließgewässern von den meisten Individuen nicht verlassen werden (Magurran et al. 1995), kann doch nicht ausgeschlossen werden, dass Migration zwischen so nah beieinander liegenden Habitaten stattfindet. Wenn Migration stattfindet, kann ohne eine genetische Zuordnung jedes Individuums zu Schwefel- oder Klarwasserhabitat, bzw. die Identifikation als Hybrid, keine Aussage über die Ausprägung von Färbung in den Hybridzonen getroffen werden.

Zusammenfassend stellen die Anpassungen der Färbung an die verschiedenen Schwefelhabitate ein breites Spektrum dar, das vornehmlich von natürlicher Selektion und auch, aber seltener, von sexueller Selektion geformt wird. Bei der natürlichen Selektion spielen vor allem die Tarnung vor Prädation und die belastende Umweltvariable Schwefelwasserstoff mit den einhergehenden Faktoren der begrenzten Nährstoffverfügbarkeit und Hypoxie eine Rolle. Wenn Färbung von der Umgebung substanziell abhängig ist, ist sie als Qualitätsanzeiger von besonderer Bedeutung. Die sexuelle Selektion wird vornehmlich durch Partnerwahl und die intrasexuelle Kommunikation repräsentiert. Insgesamt sind die Anpassungen an Schwefelhabitate so generell, dass einzelne Merkmale zur Ökotypbestimmung und somit im Rahmen der assortativen Partnerwahl genutzt werden können. Besonders in Schwefelhabitaten spielt die Partnerwahl anhand von qualitätsanzeigenden *indicator traits* und damit die vom Habitat beeinflussten und limitierten Merkmale der Färbung eine große Rolle.

5.2 Vererbung der männlichen Färbung

Um einen Hinweis darauf zu bekommen, wie stark die Färbung von männlichen Atlantikkärpflingen von der Umgebung abhängt oder über mehrere Generationen ähnlich bleibt, wurden zwei statistische Methoden angewendet, die im weiteren Sinne auf Erbllichkeit testen. Dazu wurde die Färbung von schwefelangepassten und Klarwassermännchen aus dem Tacotalpasystem analysiert. Bei der Diskriminanzfunktionsanalyse (DFA) prüfte das Modell, wie gut sich die Herkunft von laborgeborenen Männchen vorhersagen lässt, wenn als Trainingsdatensatz wildgefangene Männchen genutzt wurden. Eine hohe Zuordnungsrates würde eine hohe Ähnlichkeit der Färbung zwischen wilden und Labortieren anzeigen. Nur ein Fünftel aller untersuchten Klarwasserfische konnte korrekt zugeordnet werden, was auf deutliche Unterschiede zwischen wildgefangenen und laborgeborenen Männchen hindeutet. Dagegen konnten mehr als 63% der schwefeladaptierten Labormännchen der Schwefelpopulation zugeordnet werden. Der Grad der Erbllichkeit von Färbung ist also in schwefelangepassten Männchen höher. Dieses Ergebnis deutet an, dass es sich bei

Färbung in Klarwasserpopulationen um ein plastisches Merkmal handelt, das eine große Varianz zwischen einzelnen Männchen aufweist. Umgebungsvariablen wie Ernährung, Position in der Hierarchie der lokalen Gruppe, Partnerwahlstrategie und Gesundheitszustand haben möglicherweise einen stärkeren Einfluss auf die Ausprägung des Merkmals Färbung als die genetische Ausstattung des jeweiligen Individuums. Als Gründe für eine hohe Varianz eines Merkmals kommen die Abwesenheit von direktonaler Selektion oder die Anwesenheit von einem Selektionsdruck auf Varianz infrage. Direktionale Selektion verkleinert die Varianz innerhalb der Population für gewöhnlich (Mitchell-Olds et al. 2007). Dagegen wurde gerade bei Färbung als sexuellem Merkmal auch schon die weibliche Selektion auf Varianz in der männlichen Färbung beschrieben (Brooks 2002; Eakley und Houde 2004). Der Mechanismus der weiblichen Präferenz für besondere und selten vorkommenden Farbmuster kann dafür sorgen, dass sich die Färbung einzelner Männchen stark unterscheidet und dieser Zustand stabil bleibt (Eakley und Houde 2004). Dagegen weist die hohe Zuordnungsrates bei Schwefelfischen darauf hin, dass hier möglicherweise ein stabilisierender Selektionsdruck auf die Anpassung von Färbung an das Schwefelhabitat wirkt. Dies legt die Vermutung nahe, dass Gemeinsamkeiten zwischen Schwefelfischen tatsächlich auf die Umgebungsparameter des Schwefelhabitats zurück zu führen sind. Nur ein kleiner Teil der Farbmerkmale bei Schwefelmännchen scheint von plastischer Natur zu sein.

Um herauszufinden, welche Merkmale sich zwischen wildgefangenen und laborgeborenen Männchen unterscheiden, wurde eine Intraklassenkoeffizienzanalyse (ICC) durchgeführt. Lediglich ein Merkmal, die Gelbfärbung der Flossen, zeigte hier eine signifikante Ähnlichkeit zwischen den Datensätzen. Betrachtet man die unterschiedliche Herkunft der getesteten Individuen, scheint dieses Ergebnis überraschend. Im Labor steht den Tieren ein großes Angebot an Nahrung zur Verfügung, es besteht keine Bedrohung durch Prädatoren und der Zugang zu Fortpflanzungspartnern ist nahezu unbeschränkt, da die Gruppengrößen in den Populationsaquarien groß gehalten werden, um Inzucht zu vermeiden. Dagegen sind Individuen in natürlichen Habitaten ständig auf Nahrungssuche; nimmt man an, dass Schwefelhabitate ein begrenztes Angebot an Nährstoffen haben und schwefeladaptierten Fischen nur eine begrenzte Zeit für Nahrungsaufnahme zur Verfügung steht (Tobler et al. 2008b), gewinnt die Nahrungssuche zusätzlich an Brisanz. Prädation sollte die Anzahl besonders auffällig gefärbter Individuen langfristig reduzieren und die Partnerwahlentscheidung der Weibchen könnte von der Individuendichte beeinflusst sein (Kokko und Rankin 2006). Vor dem Hintergrund dieser Habitatunterschiede gewinnt die offenbar erblich bedingte Gelbfärbung der Flossen von Männchen zusätzlich an Signifikanz. Ungeachtet des Nährstoffangebots sind Tacotalpa-Männchen in der Lage, genügend Pigmente für die Färbung an den Flossen einzusetzen, um eine ähnlich starke Gelbfärbung auszubilden. Dies ist ein Hinweis auf einen starken Einfluss von Selektion. Unter der Annahme, dass gelbe Flossen eine größere Gefahr durch Prädation bedeuten, muss somit die sexuelle Selektion das Merkmal aufrechterhalten. Dabei kommt, wie in Kapitel 5.1 „Färbung bei *Poecilia spec.*“ diskutiert, eine Bedeutung in der inter- oder intrasexuellen Kommunikation infrage. Die starke Färbung der Flossen kann anderen Männchen Dominanz und Aggressivität signalisieren (Senar 2006) und den Status in der Hierarchie der lokalen Gruppe aufrechterhalten (Bierbach et al. 2012; Bierbach et al. 2014). Als potentieller *indicator trait* ist auch das Merkmal als Fokus weiblicher Präferenz für die Qualität und Angepasstheit denkbar (Rios-Cardenas et al. 2007).

Die Untersuchung der Erbllichkeit von männlicher Färbung war in dieser Arbeit auf Populationen des Tacotalpasystems beschränkt, da Individuen anderer Flusssysteme zum Zeitpunkt der Anfertigung nicht als Labortiere zur Verfügung standen. Die Beschränkung auf ein Flusssystem, das, wie die vorherigen Farbanalysen gezeigt haben, eine Besonderheit im Studiengebiet darstellt, bringt die Herausforderung mit sich, dass Ergebnisse hieraus möglicherweise nicht auf andere Gebiete übertragbar sind. Als größten Unterschied schätze ich die im Tacotalpa so wichtige Höhle ein, deren Einfluss auf die Färbung von schwefelangepassten Männchen sich schon in Kapitel 5.1 abgezeichnet hat. Sowohl die Unterschiede zwischen schwefeladaptierten und Klarwasserfischen im Tacotalpasystem als auch die Hinweise auf erbliche Merkmale in der Färbung von Schwefelmännchen könnten durch Introgression von Genen für höhlenspezifische Farbanpassungen beeinflusst sein. Die Ausweitung der Analysen war in dieser Arbeit nicht möglich, ist aber von großer Bedeutung, um die hier beschriebenen Ergebnisse in einem breiteren Kontext überprüfen, anpassen und erweitern zu können.

Die Erbllichkeit von Merkmalen, also wie stark die Ausprägung von Merkmalen genetisch festgelegt ist, wird klassischerweise durch Vaterschaftsanalysen untersucht. In standardisierten *common garden* Experimenten können Nachkommen eines Elternpaares z. B. unter unterschiedlichen Nährstoffregimes aufgezogen werden und der Einfluss auf Färbung untersucht werden. Ein Bezug zur Färbung der Eltern gibt dann Aufschluss über den Anteil der erblichen Aspekte bei der Ausprägung des Merkmals (z. B. Trexler und Travis 1990; Kolluru et al. 2007; Araújo und Monteiro 2013). Die hier getesteten Individuen waren nicht näher miteinander verwandt, da die Labortiere schon seit mindestens zehn Generationen in der Tierhaltungseinrichtung der Goethe-Universität gehalten wurden. Gelegentliches Einbringen von wildgefangenen Tieren in Abständen von etwa 12 Monaten sollte die Laborpopulationen gesund halten und vor den Folgen von Inzest schützen. Die Verwandtschaftsverhältnisse sind dadurch nicht nachvollziehbar. Daher können die hier verwendeten statistischen Methoden nur einen Hinweis darauf geben, wie groß die Erbllichkeit im Merkmal Färbung sein kann.

5.3 Färbung und Genetik in Hybridzonen

In einem Versuch, die Ausbildung von Färbung mit genetischen Daten in Verbindung zu bringen, wurde eine Mikrosatellitenanalyse mit Individuen durchgeführt, deren Färbung ebenfalls untersucht wurde. Die Auswahl hochpolymorpher Mikrosatelliten führte dazu, dass die Gesamtheit der Daten keine genetischen Cluster zeigte. Eine weiterführende Untersuchung der vorhandenen Gewebeproben war aufgrund von beschränkten Finanzmitteln nicht möglich, hätte aber Mikrosatellitenprimer einschließen müssen, die in vorherigen Studien eine Auftrennung in Schwefel- und Klarwasserfische möglich gemacht hatte (Tiedemann et al. 2005; Slattery et al. 2012).

Das Ergebnis der hier vorliegenden Analyse konnte keinen Hinweis liefern, dass im Puyacatengosystem reproduktive Isolation vorliegt. Dies hätte die Implikation, dass alle gefundenen Unterschiede zwischen den Schwefel- und Klarwasserpopulationen sowie Individuen aus den Hybridzonen keine genetische Ursache haben und somit plastisch sind. In einer früheren Studie haben Plath und Kollegen (2013) unter Verwendung der besser geeigneten Mikrosatellitenprimer jedoch nachweisen können, dass im Puyacatengo reproduktive Isolation zwischen Individuen des Schwefelhabitats und Klarwasserfischen von einer weiter entfernten Fangstelle flussabwärts im Río

Puyacatengo vorliegt. Meine Ergebnisse stehen also im Widerspruch zu vorher gefundenen Erkenntnissen.

Der geografische Abstand zwischen der dort genutzten Fangstelle und der Fangstelle in meiner Arbeit kann für einen Teil der gefundenen Ähnlichkeit zwischen Schwefel- und Klarwasserpopulation verantwortlich sein, jedoch halte ich das Problem der hochpolymorphen Primer für entscheidender. Die frühere Studie fand ein gewisses Maß an Hybridisierung im Puyacatengosystem (Plath et al. 2013), was mich zu der Anfertigung der vorliegenden Experimente motiviert hat. Die nahezu vollständige reproduktive Isolation in den Flussläufen des Río Tacotalpa und des Río Pichucalco (Plath et al. 2013) ließ eine Untersuchung von Fischen aus Mischzonen zwischen Schwefel- und Klarwasserhabitat nicht vielversprechend erscheinen. Dagegen war zu erwarten, dass genetische Hybriden im Puyacatengo zu einem gewissen Prozentsatz aufzufinden wären.

Ungeachtet des methodischen Fehlers der vorliegenden Analyse können die Ergebnisse als Hinweis darauf interpretiert werden, dass im Puyacatengo keine vollständige reproduktive Isolation herrscht und Hybriden auffindbar sind. Diese Interpretation macht dieses Flusssystem zu einem spannenden Ort für weitere Untersuchungen. Die Bildung von Hybriden ermöglicht die Erforschung von postzygotischen Mechanismen der reproduktiven Isolation. Verringert sich die Anzahl der genetischen Hybriden im Zeitraum von der Fertilisation über das Heranwachsen der Jungtiere bis zum Erreichen des fortpflanzungsfähigen Alters, würde dies auf *hybrid inviability*, also die schlechtere Überlebensrate von Hybriden, hindeuten (Sturtevant 1920). Gerade bei Systemen, in denen das Leben in unterschiedlichen Habitaten nur durch spezielle Anpassungen möglich wird, ist zu erwarten, dass hybride Individuen an keines der Habitate ausreichend angepasst sind und dort geringe Überlebens- und Fortpflanzungschancen haben (Hatfield und Schluter 1999). Werden Hybride bei der Wahl der Fortpflanzungspartner diskriminiert, wäre dies ein Zeichen für *reinforcement*, also die Verstärkung der präzygotischen Reproduktionsbarriere der Partnerwahl durch eine zusätzliche postzygotische Barriere (Servedio und Noor 2003).

5.4 Weibliche Partnerwahl aufgrund von Färbung

Im vorigen Versuch über die Erbllichkeit von Färbung bei Männchen zeigte die Gelbfärbung der Flossen den deutlichsten Hinweis auf Erbllichkeit. Im darauffolgenden Test sollte untersucht werden, ob es auch das Merkmal ist, das Weibchen für ihre Partnerwahl nutzen. Dazu wurde die natürliche Gelbfärbung an den Flossen von Männchen aus dem Tacotalpasystem verstärkt oder abgeschwächt und den Testweibchen präsentiert. Keine der Populationen zeigte eine Präferenz für weder das stark gefärbte noch das schwächer gefärbte Männchen. Damit drängt sich der Schluss auf, dass dieses Merkmal nicht Ziel einer Partnerwahlpräferenz ist.

Eine frühere Studie von Bierbach und Kollegen (2013a) beinhaltete einen Versuch zum weiblichen Partnerwahlverhalten mit dem gleichen technischen Aufbau, jedoch mit anderen Stimulusanimationen. Hier wurde die Färbung der gesamten lateralen Fläche der Männchen (d. h. die Farbsättigung) erhöht oder verringert. Dadurch erschienen die Farbwerte (Skalen a^* und b^* im $L^*a^*b^*$ -System) verstärkt, die Helligkeit (L^*) blieb dagegen gleich. Weibchen aus dem Tacotalpasystem zeigten eine Präferenz für die stärker gefärbten Männchen (Bierbach et al. 2013a). Die Begrenzung der Farbveränderung im vorliegenden Experiment auf den b^* -Wert der Flossen

scheint der einzige Unterschied im Versuchsaufbau zu sein. Somit ist anzunehmen, dass die Farbintensität durchaus eine Rolle in der weiblichen Partnerwahl spielt, jedoch nicht begrenzt ist auf die Flossenspitzen.

Ein interessantes Ergebnis aus diesem Versuch war jedoch, dass die Population, aus der die Stimulismännchen stammten, einen Einfluss hatte. Weibchen aller Populationen zeigten eine Präferenz für das stärker gefärbte Männchen, wenn es aus der Schwefelpopulation stammte, aber keine Präferenz, wenn das Männchen nicht schwefelangepasst war. Dieser Unterschied könnte ein Hinweis darauf sein, dass nicht die Färbung allein die weibliche Partnerwahl beeinflusst, sondern ein Zusammenhang zwischen anderen morphologischen Merkmalen und der Färbung bestehen könnte.

Eine methodische Herausforderung, die in der Vorbereitung dieses Versuchs aufkam, war die Schwierigkeit, die Gelbfärbung der Flossen zu verstärken, wenn in der Fotografie keine starke Ausprägung der b^* -Werte vorhanden war. Daher wurden aus beiden Populationen nur solche als Stimulismännchen ausgewählt, die bereits eine Gelbfärbung der Flossen zeigten. Beobachtungen zeigen, dass eher große oder dominante Männchen eine Gelbfärbung der Schwanz- und Rückenflossen aufweisen, während kleinere Männchen häufiger die Färbung und das Verhalten von Weibchen annehmen (Parzefall 1969; Bierbach et al. 2013c). Eine Verbindung zwischen der Färbung und einer bestimmten Morphologie ist also denkbar, sodass die künstlich herbeigeführte Kombination von einem stark gefärbten Männchen mit der Morphologie eines schwach gefärbten Männchens zur Irritation führen kann. Um diese These zu testen, wäre eine Studie über die Korrelation zwischen Morphologie (z. B. über die Methode der Landkartenmorphometrie; Tobler et al. 2008a; Tobler et al. 2011b) und Färbung nötig. Ebenso wäre denkbar, dass die Kombination von stark/schwach gefärbten Flossen mit der übrigen Körperfärbung zu einer Irritation führen könnte. Wie die bereits beschriebene Studie von Bierbach et al. (2013) zeigte, führt die Verstärkung der Farbintensität auf der gesamten lateralen Fläche zu einer Präferenz. Die Konzentration der Farbveränderung auf die Flossen könnte also eine Diskrepanz auslösen, die darin resultiert, dass Weibchen keine Partnerwahl ausführen.

Warum aber löste die Verstärkung der Gelbfärbung an den Flossen bei Männchen aus Schwefelhabitaten eine Präferenz bei allen Weibchen aus? Die Theorie der Evolution von Partnerwahlpräferenzen geht davon aus, dass Merkmal und Präferenz sich immer zusammen entwickeln (Rios-Cardenas et al. 2007; Grether und Kolluru 2011). Dabei wird angenommen, dass in Habitaten mit begrenzenden Umwelteinflüssen die Bedeutung eines Merkmals und damit die Präferenz dafür sich ändern können. So würde beispielsweise in Habitaten mit verminderten Sichtverhältnissen ein mechanosensorisches oder chemisches Merkmal für die Qualität eines Männchens an Bedeutung gewinnen und gleichzeitig die Präferenz für dieses Merkmal bei Weibchen ausgebildet werden. Weibchen, die nicht unter diesem Umwelteinfluss leben, sollten jedoch diesem Merkmal weniger Beachtung schenken, da in ihrem Lebensraum visuelle Merkmale für die Beurteilung der männlichen Qualität ausreichen. Ein solcher Zusammenhang kann die Präferenz für stärker gefärbte Flossen besonders bei den Weibchen der Art *P. limia* nicht erklären.

Wahrscheinlicher ist ein Zusammenhang zwischen der Färbung und bestimmten morphologischen Merkmalen bei Schwefelfischen. Die Anpassung an Schwefel zeigt sich in Poeciliiden vor allem in der Vergrößerung des Kopfes (Tobler et al. 2011b; Palacios et al. 2013) und

einer Verringerung der abdominalen Ausdehnung (Plath et al. 2005). Die Tiere sind im natürlichen Habitat grundsätzlich schlanker, was auf eine erschwerte Nahrungsaufnahme hindeutet (Tobler et al. 2011b). Diese Merkmale könnten bei Weibchen benachbarter Populationen für die Ökotypidentifikation herangezogen werden. Die *cross-drainage* Versuche aus Zimmer et al. (2018) zeigten, dass Weibchen aus Klarwasserhabitaten aus allen Flussläufen ihre Präferenz für den eigenen Ökotyp verlieren, wenn ihnen Männchen aus dem Tacotalpasystem präsentiert werden. Hierbei handelte es sich um lebende Stimulustiere, deren Verhalten, Morphologie und Färbung nicht im Widerspruch standen. Die Autoren vermuteten, dass die besondere Färbung der schwefelangepassten Männchen aus dem Tacotalpa für die Umkehr der Präferenz verantwortlich ist. Dies lässt den folgenden Schluss zu: Für die Bestimmung der männlichen Qualität und damit der Partnerwahl wird eine Kombination von Merkmalen genutzt; sollten einzelne Merkmale in dieser Kombination fehlen oder sollte ein einzelnes, nicht korreliertes Merkmal diese Qualitätsbestimmung verfälschen, kann die weibliche Partnerwahlentscheidung verändert sein.

Männliche Merkmale werden in den meisten Studien für Partnerwahl einzeln betrachtet, meistens gründet eine Präferenz aber auf einem Komplex aus einer Vielzahl von Merkmalen (Candolin 2003). Es wurden drei Theorien formuliert, die die Entwicklung von weiblichen Partnerwahlpräferenzen anhand von mehreren Merkmalen erklären (zusammengefasst in Rios-Cardenas und Morris 2011). 1) Die *Multiple-message*-Theorie (Møller und Pomiankowski 1993; Johnstone 1996) nimmt an, dass Weibchen mehrere nichtverbundene Merkmale nutzen, die jedes einen anderen Aspekt der männlichen Qualität signalisieren und für jedes dieser Merkmale eine feste Präferenz haben. Die Partnerwahlentscheidung ist damit die Summe aller Beurteilungen und es können konfliktäre Entscheidungen getroffen werden, die von Mal zu Mal anders ausfallen. So könnte ein Merkmal die Partnerwahlentscheidung derart beeinflussen, dass Präferenzen für andere Merkmale überlagert werden können. 2) Die *Backup-signal*-Theorie (Johnstone 1996; auch *Redundant-signal*-Theorie, Møller und Pomiankowski 1993) dagegen geht davon aus, dass jedes einzelne Merkmal nur einen Teil der Gesamtqualität des Männchens signalisiert und sie nur zusammen eine Beurteilung möglich machen. Dies würde auch bedeuten, dass Weibchen eine Präferenz für die Gesamtheit der Merkmale ausbilden und einzelnen Merkmalen, die möglicherweise zu einem anderen Schluss führen würden, keine Beachtung schenken würden. 3) Die *Unreliable-signal*-Theorie (Møller und Pomiankowski 1993) geht noch einen Schritt weiter und nimmt an, dass kein Merkmal für sich allein eine aussagekräftige Qualitätsbestimmung möglich macht und Weibchen immer zahlreiche Merkmale zusammen beurteilen müssen. Auch hier könnte ein einzelnes Merkmal die Partnerwahlentscheidung nicht beeinflussen.

Die Ergebnisse dieser Arbeit zusammen mit den früheren Schlussfolgerungen (Bierbach et al. 2013a; Zimmer et al. 2018) deuten darauf hin, dass Flossenfärbung zusammen mit anderen morphologischen Merkmalen nach der *Multiple-message*-Theorie zu Partnerwahlentscheidungen führt. Präsentiert mit lebenden Männchen aus dem Tacotalpa zeigten Weibchen aller Flusssysteme im Studiengebiet entweder Unentschlossenheit oder bevorzugten den schwefelangepassten Ökotyp (Zimmer et al. 2018). Dies lässt den Schluss zu, dass im Tacotalpa die Schwefelmännchen attraktiver sind als ihre Nachbarn im Klarwasser. Die für diese Partnerwahlentscheidung genutzten Merkmale sind unbekannt, schließen aber sicher Verhalten, Morphologie und Färbung ein. Lässt man den Faktor des Verhaltens weg und konzentriert sich auf die Färbung, reagieren Weibchen auf das

stärker gefärbte Männchen (Bierbach et al. 2013a). Reduziert man das unterscheidende Merkmal weiter auf die Flossenspitzen, zeigen Weibchen keine Präferenz, außer es handelt sich um schwefelangepasste Männchen (die vorliegende Arbeit). Die Färbung an den Flossen scheint also für sich genommen nur in einem Fall Ziel der weiblichen Partnerwahlpräferenz zu sein, in anderen Fällen (bei Klarwasserfischen) jedoch keine Partnerwahl auszulösen. Dieser bedingte Einfluss des Merkmals deutet darauf hin, dass es ein konfliktäres Verhältnis zwischen der Flossenfärbung und anderen visuellen Merkmalen gibt. Ein solcher Konflikt kann dazu führen, dass Partnerwahlentscheidungen von Mal zu Mal anders ausfallen (Johnstone 1996).

Beispiele für ähnliche Ergebnisse finden sich vor allem bei Arten, bei denen Merkmale für die Ökotypidentifikation mit Merkmalen für die Qualität des Männchens interferieren. Merkmale, die zwischen Ökotypen unterscheiden lassen, werden generell sexuell selektiert (Ryan und Rand 1993). Zusammen mit Qualitätsmerkmalen wirken sie verstärkend in der Partnerwahl (Anderson et al. 2005). Diese beiden Komponenten der Partnerwahl können jedoch zu Entscheidungskonflikten führen, wenn Weibchen eine Präferenz besitzen, die auch auf Merkmale von heterospezifischen Individuen zutrifft (Pfennig 1998). Die Präferenz für große Männchen befähigt Weibchen des Zwergschwertträgers (*Xiphophorus pygmaeus*) Männchen mit guter reproduktiver Fitness zu wählen (Ryan und Wagner 1987), kann jedoch beim Zusammentreffen mit den generell größeren Cortez-Schwertträgermännchen (*X. cortezi*) zu heterospezifischen Verpaarungen führen (Hankison und Morris 2002). Eine generelle Präferenz für stark gefärbte Männchen kann somit in *Poecilia*-Weibchen dazu führen, dass die stärker gefärbten Tac-S-Männchen bevorzugt werden, auch wenn sie nicht dem eigenen Ökotyp angehören. Die Färbung der Flossen allein ist jedoch nicht generell für eine solche Präferenz für Färbung ausschlaggebend. Sie gewinnt erst an Bedeutung, wenn andere Merkmale, die eine Partnerwahlentscheidung stärker beeinflussen, fehlen oder wenn andere Merkmale bereits eine Entscheidung in Richtung des anderen Ökotyps verschieben. Alle morphologischen Merkmale, die klarwasser- und schwefelangepasste Männchen voneinander unterscheiden, könnten hierbei eine Rolle spielen. Die Beschränkung der erfahrbaren Eigenschaften auf visuelle Merkmale im vorliegenden Versuch und die Tatsache, dass außer der Flossenfärbung kein anderer Aspekt der Erscheinung des Stimulismännchen verändert wurde, lässt darauf schließen, dass die unveränderten Eigenschaften des Männchens den Fokus der Partnerwahlpräferenz bei schwefelangepassten Männchen auf die Flossenfärbung lenken. Bei klarwasserangepassten Männchen scheint dieser Aspekt nicht vorhanden zu sein. Es sind weitere Studien nötig, um diese Hypothese zu überprüfen und diesen möglichen Aspekt zu identifizieren.

5.5 Konditionsabhängige weibliche Partnerwahl

Der abschließende Test dieser Arbeit befasste sich mit der Abhängigkeit der Partnerwahlentscheidung vom eigenen körperlichen Zustand. Nahrungsmangel ist in *Poeciliiden*-Männchen leicht daran zu erkennen, dass der Bauch sich einstülpt und die Abdominalausdehnung geringer wird (Plath et al. 2005). Dieser unmittelbare Effekt rührt aus der Verwertung von Nährstoffreserven, die vor allem im Gewebe am Bauch eingelagert werden (Plath et al. 2005). Tatsächlich zeigten die Männchen im Versuch nach bereits fünf Tagen ohne Fütterung deutliche körperliche Zeichen von Ernährungsmangel. Dieses Ergebnis stimmt mit früheren Versuchen überein, bei denen eine siebentägige Hungerphase bei laborgeborenen, schwefeladaptierten Mollys zu einer ähnlich drastischen Reduktion der Abdominalausdehnung führte, sodass diese von der im

natürlichen (energielimitierten) Habitat gefundenen Ausdehnung nicht mehr zu unterscheiden war (Plath et al. 2005).

Die quantitative Bewertung von Veränderungen im Verhalten bei Hunger lag außerhalb der Möglichkeiten dieses Versuchs, jedoch konnte ich beobachten, dass Männchen im hungernden Zustand weniger aktiv waren. Das Schwimmverhalten der hungernden Weibchen unterschied sich nicht merklich von gesättigten Weibchen. Studien an Dreistachligen Stichlingen (*Gasterosteus aculeatus*) beobachteten, dass hungernde Tiere für gewöhnlich aktiver sind als gesättigte und zu verringertem Schwarmverhalten neigen, was auf die gesteigerte Motivation zur Nahrungssuche ohne Konkurrenz zurückgeführt wird (Keenleyside 1955; Arber et al. 1995). Ein dauerhafter Mangel eines ausreichenden Nahrungsangebots kann zur Reduktion von energieintensiven Verhaltensweisen führen (z. B. Aggressionsverhalten, Schwarmverhalten, sexuelle Belästigung; Parzefall 1974; Plath et al. 2004; Plath et al. 2006; Riesch et al. 2009; Köhler et al. 2011) und letztendlich gehören morphologische und Lebenszyklusanpassungen zu Reaktionen auf Habitate mit eingeschränkten Ressourcen (Riesch et al. 2010b; Riesch et al. 2011a; Riesch et al. 2018).

Der hier durchgeführte Versuch sollte den Einfluss von Hunger auf die Partnerwahlentscheidung der Weibchen untersuchen. Hungernde Weibchen verstärkten ihre Präferenz für gut genährte Männchen nur leicht, die statistische Analyse zeigte einen Trend, jedoch keinen belastbaren Effekt. Dieser Trend war eher bei Weibchen zu beobachten, denen Videos von Männchen präsentiert wurden. Weibchen, die zwischen animierten Männchen wählen sollten, zeigten keine Veränderung der Präferenz im Hungerzustand. Die Annahme, dass der Ernährungszustand die Partnerwahlpräferenz hin zu Merkmalen verschiebt, die körperliche Fitness signalisieren, kann also nicht völlig ausgeschlossen werden. Der stärkere Effekt mit Videos lässt annehmen, dass die für die Partnerwahl genutzten Merkmale sich nicht auf die Morphologie beschränken, sondern Unterschiede im Verhalten zwischen hungernden und gesättigten Männchen einschließen (siehe unten). Weibchen, die nach zwei Tagen normaler Fütterung nochmals getestet wurden, zeigten ähnliche Ergebnisse im Partnerwahltest wie vor der Hungerphase, was darauf hinweist, dass die Präferenzverstärkung umkehrbar ist.

Neben der Interpretation, dass die Assoziation mit einem der Männchen als Partnerwahl verstanden werden kann, besteht außerdem die Möglichkeit, dass die Assoziation als Schwarmbildung verstanden werden kann. Während Dreistachlige Stichlinge bei Nahrungsmangel ihr Schwarmverhalten reduzieren (Keenleyside 1955; Arber et al. 1995), kann die Assoziation mit gut genährten Individuen, die offenbar in der Lage sind, Futter zu finden, die Wahrscheinlichkeit für zukünftige Erfolge bei der Futtersuche erhöhen (Krause et al. 1999). Hier handelt es sich dann nicht um eine sexuelle Präferenz, sondern um eine Suchstrategie. Diese Interpretation kann nicht grundsätzlich ausgeschlossen werden, ich konzentriere mich jedoch in der weiteren Diskussion auf die Auslegung dieses Verhaltens als Partnerwahl.

Der evolutive Vorteil, die Partnerwahlentscheidung von der eigenen Kondition abhängig zu machen, liegt in den Kosten, die für das wählende Individuum entstehen (Veen und Otto 2015). Theoretische Modelle haben gezeigt, dass hohe Kosten bei der Partnersuche die Entstehung einer plastischen Präferenz begünstigen (Schindler et al. 2013; Veen und Otto 2015). In natürlichen und Laborumgebungen konnte beobachtet werden, dass Habitate, die natürliche Schwankungen in

Nährstoffangebot, Prädation und belastenden Umgebungsvariablen zeigen, die Ausbildung von flexibler Partnerwahl begünstigen, wohingegen diese Flexibilität in stabileren Habitaten fehlt (z. B. Zebrafinken: Burley und Foster 2006; Dreistachlige Stichlinge: Tinghitella et al. 2013; Kozak et al. 2013; Kozak und Boughman 2015). In stabilen Habitaten sind die Kosten für die Partnersuche meist gering, ein ausreichendes Nahrungsangebot bringt die Individuen selten in die Lage eines Nahrungsdefizits. In Habitaten mit schwankenden Bedingungen sehen sich sowohl Männchen als auch Weibchen dagegen häufigen Hungerperioden ausgesetzt. Obwohl die Schwefelhabitate des Studiensystems als stabil bezeichnet werden können, indem sie wenigen saisonalen Schwankungen in Nahrungsangebot und Schwefelkonzentration unterliegen, stellen sie doch als Extremhabitate hohe Anforderungen an die darin lebenden Individuen. Dies zeigt sich vor allem darin, dass schwefelangepasste Poeciliiden häufig schlecht genährt sind (Plath et al. 2005; Tobler et al. 2006). In solchen Habitaten sollte ein Weibchen wenig Zeit mit der Partnersuche verbringen, um die übrige Zeit nach Nahrung zu suchen. Diese Zeitallokation spiegelt sich in der erhöhten *strength of preference*, also der relativen Assoziationszeit bei dem wohlgenährten Männchen, wider. Während die Ergebnisse nur einen Trend aufzeigen, dass Weibchen aus dem Schwefelhabitat des Río Tacotalpa ihre Partnerwahlentscheidung entsprechend ihrer eigenen Kondition verändern, stimmen sie mit der Vorhersage überein, dass das Schwefelhabitat als energielimitierte Umgebung die Entstehung flexibler Partnerwahlpräferenzen begünstigt.

Die Herkunft der Weibchen hatte einen Effekt auf die Partnerwahlentscheidung. Weibchen aus dem Schwefelhabitat des Flusssystems Tacotalpa zeigten eine deutlich stärkere Präferenz für gut genährte Männchen als die Tiere aus dem Klarwasserhabitat. Dieses Ergebnis bestätigt die Ergebnisse einer früheren Studie mit Weibchen aus Populationen desselben Flusssystems (Plath et al. 2005). Während dort die klarwasserangepassten Weibchen ebenfalls keine Präferenz zeigten, wählten Weibchen aus der schwefelangepassten Population häufiger wohlgenährte Männchen, wenn ihnen diese visuell präsentiert wurden (d. h. lebende Stimulusmännchen hinter einer Glasscheibe). Wurden den Weibchen lediglich nicht-visuelle Signale gegeben (d. h. lebende Männchen in einem Drahtkorb in Dunkelheit, sodass chemische und mechanosensorische Signale aufgenommen werden konnten), bestand diese verstärkte Präferenz für gut genährte Männchen bei schwefelangepassten Weibchen nicht. Dagegen bestand bei Höhlentieren aus der benachbarten Population, die ebenfalls schwefelangepasst sind, eine Präferenz sowohl mit visuellen als auch nicht-visuellen Signalen (Plath et al. 2005). Die Autoren vermuteten, dass visuelle Merkmale, die den Ernährungszustand signalisieren, zu *indicator traits* gehören, also ein ehrliches Signal für die Qualität des Fortpflanzungspartners darstellen (Rios-Cardenas et al. 2007). Der Unterschied zwischen den Weibchen aus verschiedenen Populationen bestehe darin, dass der Ernährungszustand des potentiellen Fortpflanzungspartners in energielimitierten Habitaten eine größere Rolle bei der Partnerwahlentscheidung spiele, also einen höheren *indicator value* habe. Merkmale mit einem höheren *indicator value* haben eine höhere Wahrscheinlichkeit, dass sie Ziel einer Partnerwahlpräferenz werden (Grether und Kolluru 2011). Die Autoren vermuteten weiter, dass in Klarwasserhabitaten mit kontinuierlich großem Nahrungsangebot nur eine geringe Varianz des Ernährungszustandes zwischen Männchen besteht, womit die Ausbildung einer Präferenz für gut genährte Männchen keinen Vorteil bringen würde (Plath et al. 2005). Erst mit ausreichend großen Unterschieden zwischen Männchen, also einer hohen Merkmalsvarianz, kann eine Präferenz für

einen Merkmalszustand entstehen und zur Diskriminierung gegen den gegenteiligen Merkmalszustand führen. Männchen, die im energielimitierten (bzw. energetisch sehr anspruchsvollen) Schwefelhabitat einen guten Ernährungszustand erreichen, zeigen eine gute Qualität und sind damit für Weibchen mit einer Präferenz für gut genährte Männchen attraktiver. Damit ist die Entstehung einer Präferenz für den Ernährungszustand in Extremhabitaten wahrscheinlicher als in Klarwasserhabitaten. Die Ergebnisse des vorliegenden Experiments sind durch die gleiche Argumentation erklärbar. Die Verwendung von visuellen Signalen in Populationen mit Tageslicht und eine Verschiebung auf zusätzliche nicht-visuelle Signale führten die Autoren auf eine Anpassung an die konstante Dunkelheit der Höhle zurück (Plath et al. 2005).

Die Frage, welche Signale für eine Partnerwahl zur Verfügung stehen, scheint auch im hier durchgeführten Experiment eine Rolle zu spielen. Der Vergleich zwischen weiblicher Partnerwahl mit animierten Männchen mit der Partnerwahl bei Präsentation von Videoaufnahmen ergab, dass die Videosequenzen eine stärkere Präferenz für wohlgenährte Männchen auslösten. Die verwendeten Stimulussmännchen waren die gleichen, die Videos und Fotografien wurden direkt nacheinander angefertigt, sodass es keine Unterschiede im Ernährungszustand der Männchen zwischen Video- und Animationsmethode gab. Unterschiede zwischen den Weibchen in den Video- und Animationsgruppen können also durch die Art der Präsentation erklärbar sein. Die Animation bestand aus einer Fotografie, die künstlich in einer Linie bewegt wurde, sodass zwar eine Bewegung des gesamten Körpers auf der Projektionsfläche erfolgte, aber keine Schwimmbewegung sichtbar war. Dagegen zeigten die Videoaufnahmen die natürlichen Bewegungen des Stimulussmännchens im dreidimensionalen Raum. Dazu wurde dem Männchen während der Anfertigung des Videos direkt neben der Kamera (außerhalb des Aufnahmewinkels) ein Weibchen präsentiert, damit das Männchen möglichst natürliches Verhalten in Richtung Kamera zeigen würde. Obwohl Atlantikkärpflinge kein Balzverhalten zeigen (Parzefall 1969) ist davon auszugehen, dass sich das männliche Verhalten ändert, wenn Weibchen in der Nähe sind. Dieses Verhalten unterscheidet somit die Animationen von den Videoaufnahmen. Der Aspekt Verhalten wird in Animationen zur Gänze ausgeklammert, sodass nur morphologische Signale für eine Partnerwahlentscheidung genutzt werden können.

Für Experimente, die die Partnerwahlentscheidung eines Individuums untersuchen sollen, stehen als Stimuli vier unterschiedliche Methoden zur Verfügung: 1) ein lebendes Stimulustier; 2) eine computergesteuerte, auf das wählende Tier reagierende Animation; 3) eine Videoaufnahme; 4) ein stehendes oder sich bewegendes (animiertes) Foto. Das lebende Stimulustier kann entweder direkt mit dem Fokusindividuum interagieren (Vollkontakt, z. B. Ziege et al. 2012) oder durch eine Barriere am Kontakt gehindert werden. Die Form der Barriere bestimmt die Signale, die für eine Partnerwahl zugelassen werden. So beschränkt der Aufenthalt in einem separaten Aquarium die verfügbaren Signale auf visuelle Aspekte (z. B. Riesch et al. 2010b; Zimmer et al. 2018), während ein Drahtkorb als Barriere auch chemische und mechanosensorische Signale zulässt (z. B. Plath et al. 2005). Ein Vergleich zwischen Vollkontaktsetups und Experimenten mit einer Barriere hat ergeben, dass die gezeigte Präferenz, gemessen als Assoziationszeit nahe des Stimulusindividuum, bei beiden Methoden in die gleiche Richtung zeigte (Ziege et al. 2012). Männchen, die in einem Partnerwahlexperiment vom wählenden Weibchen präferiert wurden und im Anschluss die Gelegenheit des Vollkontakts mit dem wählenden Weibchen hatten, hatten einen höheren

Paarungserfolg (Walling et al. 2010). Zudem verändern Mollyweibchen ihr Verhalten, wenn die Möglichkeit des Vollkontakts besteht: Mollymännchen, ebenso wie andere Poeciliidenarten, betreiben sexuelle Belästigung (Magurran und Seghers 1994; Bisazza et al. 1996; Köhler et al. 2011), wodurch Weibchen veranlasst werden, die Nähe der Männchen zu meiden oder regungslos am Boden zu bleiben (Köhler et al. 2011). Ein Experiment, das den Kontakt zwischen Individuen verhindert, ist also eher geeignet, die Partnerwahlentscheidung wiederzugeben.

Neueste computeranimierte Fischmodelle und Roboter sind in der Lage, das Erscheinungsbild nahezu jeder Fischart anzunehmen und können programmiert werden, auf die Reaktionen des lebenden Fokusindividuum zu reagieren (Rosenthal und Ryan 2005; Krause et al. 2011; Ingleby et al. 2015; Gierszewski et al. 2017; Chouinard-Thuly et al. 2017). Somit kann ein Stimulus erzeugt werden, dessen Verhalten eine Interaktion eher zulässt, als es eine Videoaufnahme könnte. Die weitere Reduktion auf ein animiertes Bild, das entweder nur einer Bewegung folgt oder in vorbestimmten Abständen bestimmte Verhaltensweisen zeigt (z. B. Nippen als Zeichen sexueller Aktivität oder Gonopodiumschwimmen; Parzefall 1969; Bierbach et al. 2013a; Bretträger 2015), ermöglicht den Fokus auf Merkmale, deren Ausprägung nicht anders beeinflussbar ist (Polverino et al. 2013). Ein Problem, das bei computeranimierten Fischen und Videoaufnahmen jedoch diskutiert wird, ist die Wahrnehmung von Tieren von Computerbildschirmen, die für das menschliche Auge entwickelt wurden (Oliveira et al. 2000; Rosenthal 2000; Powell und Rosenthal 2017). Faktoren wie emittierte Wellenlängen, Bildaufbauzeit und künstliche Bewegungen machen den videoanimierten Stimulus schlechter als lebende und können im Fokusindividuum eine Reaktion auslösen, die nicht mit der Partnerwahl im Zusammenhang steht und möglicherweise fehlinterpretiert wird (Powell und Rosenthal 2017). Die Annahme, dass Tiere im Allgemeinen und Mollys im Besonderen die Farben und Formen auf einem Bildschirm erkennen können, beruht auf der Forschung der Augen: *Poecilia spec.* besitzen sechs Rezeptoren in der Retina, die sich auf die Absorptionsmaxima des sichtbaren Lichts und den oberen UV-Bereich aufteilen (Körner et al. 2006), womit sie alle von einem Computerbildschirm emittierten Farben sehen können sollten. Ob und wie künstliche Bilder im tierischen Gehirn verarbeitet werden, ist jedoch noch nicht genauer erforscht (Tedore und Johnsen 2017).

Die Ergebnisse des hier beschriebenen Experimentes zeigen, dass eine Partnerwahlentscheidung aufgrund von animierten Fotografien in vielen Fällen nicht möglich war. Die Weibchen zeigten keine Präferenz für eine der Animationen. Dagegen fiel die Partnerwahl bei Videoaufnahmen stärker aus. In einer früheren Studie (Plath et al. 2005) wurden lebende Stimulustiere genutzt, um Partnerwahl durch visuelle und nicht-visuelle Merkmale zu untersuchen. Die Autoren beschreiben das Verhalten des hungernden Männchenschwarms als aktiver, die Tiere schwammen energisch auf und ab (Plath et al. 2005). Um diesem Verhaltensunterschied zwischen hungernden und genährten Männchen entgegenzuwirken, führte ich Animationsversuche durch, in denen die Komponente Verhalten ausgeschlossen wurde. Der Vergleich zu den Videoversuchen mit den gleichen Männchen hingegen fügt diese Komponente wieder hinzu und lässt einen Vergleich zwischen den Untersuchungsmethoden zu. Die Ergebnisse deuten darauf hin, dass das Verhalten eines hungernden Individuum sich von dem eines gesättigten unterscheidet, allerdings konnten qualitative Beobachtungen die Erkenntnis der früheren Studie nicht bestätigen: Männchen nach fünf Tagen Hungerphase schwammen weniger aktiv. Dennoch ist anzunehmen, dass die morphologische

Veränderung eines hungrigen Männchens nicht ausreicht, um die Partnerwahlentscheidung des Weibchens zu beeinflussen, vielmehr ist das Verhalten als weiterer Faktor nötig, um die Präferenz für gut genährte Männchen sichtbar zu machen. Erst eine detaillierte Beschreibung der spezifischen Verhaltensweisen, die ein hungriges Individuum zeigt, verspricht eine erfolgreiche Fortführung technisch fortschrittlicherer Methoden. Bis dahin werden Partnerwahlversuche mit z. B. computergesteuerten Stimulusfischen ähnliche Ergebnisse liefern wie die hier durchgeführten Versuche mit animierten Fotografien. Beide Ansätze sind jedoch wegen der hohen Stressbelastung für die Stimulustiere den Versuchsaufbauten mit lebenden Individuen vorzuziehen, da Interaktionen (auch mit Barrieren) wie Aggressionsverhalten oder Zeichen von Stress Auswirkungen auf das Verhalten des Fokusindividuum haben können.

5.6 Schlussfolgerungen

Ziel meiner Arbeit war es, die Mechanismen reproduktiver Isolation anhand der Merkmale Färbung und Kondition an Poeciliiden im Studiengebiet des südlichen Mexiko zu untersuchen. Zunächst habe ich die Färbung von schwefelangepassten und Klarwasserfischen untersucht und sowohl generelle Anpassungen an die Umweltvariable Schwefelwasserstoff als auch flusssystemspezifische Anpassungen gefunden. Schwefelwasserstoff ist der wahrscheinlichste Auslöser für eine Reduzierung von gelber und roter Färbung sowie für eine Aufhellung der Körperfärbung. Da die Umgebung in Schwefelhabitaten durch milchiges Wasser charakterisiert ist, ist davon auszugehen, dass die Anpassungen der Tarnung dienen. Vor einem weißlichen, milchigen Hintergrund stechen dunkle und farbige Körperregionen besonders heraus, somit dient die Reduzierung solch auffälliger Merkmale der Tarnung durch Angleichung an den Hintergrund (*background matching*) und Schutz vor Prädation durch Fische (Poulton 1890). Auch die Aufhellung dorsaler Körperregionen in Habitaten mit starker Vogelprädation zählt dazu. Die meisten Färbungsmerkmale in Schwefelhabitaten werden also durch natürliche Selektion geformt. Milchige Habitate mit schlechter Sicht könnten auch dazu führen, dass sekundäre sexuelle Merkmale stärker ausgeprägt werden, um ihre Sichtbarkeit im jeweiligen Habitat zu erhöhen. Die Anpassung an Schwefelhabitate, um vom Sexualpartner besser gesehen und gewählt zu werden, wie es im Mechanismus des *sensory drives* beschrieben wird (Endler 1992), scheint hier für die meisten Farbmerkmale nicht zuzutreffen. Jedoch können einige flusssystemspezifische Merkmale wie die Ausbildung von gelben Flossen und kräftige Farben mit zunehmender Körpergröße auf den Einfluss von sexueller Selektion zurückgeführt werden.

Die generellen, in allen Flusssystemen gefundenen Unterschiede zwischen Schwefel- und Klarwasserfischen machen eine Ökotypidentifizierung möglich. Die Partnerwahl anhand von ökotypspezifischen Merkmalen kann eine reproduktive Barriere sein, wenn das wählende Geschlecht Individuen des eigenen Ökotyps bevorzugt, wenn also assortative Partnerwahl besteht. Zusammen mit weiteren morphologischen oder physiologischen Merkmalen dienen habitatspezifische Anpassungen dem Überleben und der Erhöhung der Fitness im jeweiligen Habitat. Weibchen können bei der Partnerwahl jedes dieser Merkmale oder eine Kombination dieser Merkmale nutzen, um sich assortativ zu verpaaren. Eine Entscheidung anhand dieser ökotypspezifischen Merkmale gehört dann in den Bereich der Artbestimmung, der als erster Schritt in der Partnerwahl beschrieben wird, nach dem der Schritt der Geschlechtsbestimmung und die Beurteilung der Qualität folgen. Wird ein Individuum nicht als Vertreter der eigenen Art erkannt, kommt es als Fortpflanzungspartner nicht

infrage. Studien an Fischen geben Beispiele für Merkmale, die im Verlauf der Entstehung einer Art vorhanden waren und anschließend verloren gingen, bei Schwesterarten jedoch vorhanden sind (vgl. Kapitel 2.3 „Weibliche Partnerwahl, Paarungspräferenzen und *indicator traits*“). Färbung kann bei der Ökotypidentifikation bei *Poecilia spec.* eine ähnliche Rolle spielen. Partnerwahlversuche mit lebenden Männchen haben ergeben, dass Schwefelmännchen aus dem Tacotalpasystem die Partnerwahl von Weibchen aus allen Flusssystemen beeinflussen (Zimmer et al. 2018). Die besondere Färbung, vor allem der Flossen, bei Tacotalpamännchen wurde als mögliche Ursache angenommen. Die Ergebnisse der Partnerwahlversuche dieser Arbeit deuten jedoch darauf hin, dass nicht die Färbung allein der Auslöser der veränderten Partnerwahl ist. Vielmehr scheinen weitere Merkmale, die möglicherweise mit der Färbung korrelieren, schwefelangepasste Tacotalpamännchen attraktiver zu machen als ihre Nachbarn aus dem Klarwasser.

Auch die weibliche Partnerwahl anhand von Konditionsmerkmalen kann zu einer Präferenz des angepassten Ökotyps in einem Habitat führen. Hier bestimmen die Anpassungen die maximale Fitness eines Individuums im jeweiligen Habitat; habitatspezifische Anpassungen sorgen dafür, dass Männchen eine durchschnittlich bessere Kondition haben als Migranten aus anderen Habitaten ohne diese Anpassungen. Die weibliche Partnerwahl kann also entweder spezifische Habitatanpassungen fokussieren oder auf konditionsabhängigen Merkmalen beruhen. Die Ergebnisse der generellen Hinweise auf Erbllichkeit der Färbung deuten darauf hin, dass ein Großteil der Färbung plastisch ist; ähnlich wie andere Merkmale, die bereits in diesem und anderen Systemen beschrieben wurden (Kaeuffer et al. 2012; Riesch et al. 2016; Oke et al. 2017). Solche plastischen Merkmale, die also von der Fähigkeit des Individuums abhängen, genügend Nährstoffe aufzunehmen und mit den ökologischen Bedingungen im Habitat zurechtzukommen, haben einen hohen *indicator value* (Rios-Cardenas et al. 2007). Fortpflanzungspartner sind durch die Berücksichtigung dieser Merkmale in der Lage, die Qualität des potentiellen Partners zu beurteilen. Da bei vielen Tierspezies Färbung für die Qualitätsbestimmung genutzt wird (z. B. Guppys: Kodric-Brown 1989; Grether 2000; Zebrafinken: Hill und Montgomerie 1994; Hill 2000; Hill et al. 2002), kann auch beim Atlantikkärpfling die Beurteilung der Färbung diesem Zweck dienen. Die häufigste Eigenschaft, die als *indicator trait* gilt, ist Färbung, die durch Karotinoide gebildet wird, also die Gelb- und/oder Rotfärbung (Hill und Montgomerie 1994; Grether 2000). Die Analyse der Erbllichkeit bei Männchen aus dem Tacotalpa ergab jedoch, dass die Gelbfärbung der Flossen ungeachtet des Nahrungsangebots über mehrere Generationen hinweg gleich stark ausgeprägt blieb und damit nicht von der Fähigkeit zur Aufnahme von Karotinoiden beeinflusst wird. Vielmehr scheint hier die Partnerwahl eine wichtige Rolle zu spielen und sexuelle Selektion das Merkmal zu fixieren. Die Partnerwahlversuche mit künstlich veränderten Stimuluss Männchen ergaben jedoch, dass dieses Merkmal nicht ausreicht. Offenbar geht die Gelbfärbung der Flossen mit weiteren Merkmalen einher, die gemeinsam die Ökotypzugehörigkeit und/oder Qualität des Männchens signalisieren. Erst wenn Weibchen das gesamte Spektrum an Merkmalen zur Verfügung haben, treffen sie eine messbare Partnerwahlentscheidung.

Aus der gemeinsamen Betrachtung der bisher veröffentlichten Studien und der vorliegenden Arbeit lassen sich Rückschlüsse auf die wahrscheinlichen Mechanismen bei der Artbildung im System ziehen. Zunächst zeigen nur Weibchen – und dort auch nur die an Klarwasser angepassten Weibchen – eine Partnerwahlentscheidung, die nicht als zufällig bezeichnet werden kann (Plath et al. 2013). Diese nicht-zufällige Partnerwahl fällt in fast allen Fällen zugunsten von Klarwassermännchen aus,

wenn die Weibchen vor die Wahl zwischen schwefel- und klarwasseradaptierten Individuen gestellt werden. Die weibliche Partnerwahl bildet hier also eine reproduktive Barriere in Form von Ökotypdiskriminierung und assortativer Verpaarung. Eine Ausnahme stellt das Flusssystem Tacotalpa dar. Die Autoren nahmen an, dass eine Korrelation zwischen natürlicher und sexueller Selektion für diese Besonderheit verantwortlich ist (Plath et al. 2013). In einem Flusslauf wie dem Tacotalpa, wo die natürliche Selektion – in diesem Fall die hohe Mortalität bei Migration – einen starken Einfluss auf die Begegnungswahrscheinlichkeit hat, sind Mechanismen der sexuellen Selektion weniger von Bedeutung. Eine starke Ökotypdiskriminierung, und damit eine entscheidende weibliche Partnerpräferenz, ist nicht notwendig, um die reproduktive Barriere aufrecht zu halten (Plath et al. 2013). Werden Weibchen anderer Flusssysteme mit dem Männchenpaar aus dem Tacotalpa konfrontiert, fällt die Partnerwahlentscheidung jedoch ähnlich aus: Weibchen aus den Flusssystemen Pichucalco und Puyacatengo zeigen ebenfalls keine Präferenz für den Klarwasser-Ökotyp oder bevorzugen sogar schwefelangepasste Männchen (Zimmer et al. 2018). Es ist also auszuschließen, dass die fehlende Ökotypdiskriminierung im Tacotalpa durch die verringerte oder fehlende Präferenz der Tacotalpaweibchen verursacht wird, vielmehr scheinen die Merkmale der Männchen eine Diskriminierung schwierig zu machen. Ziel der vorliegenden Arbeit war es, zu untersuchen, ob eine besondere oder auffällige Färbung von schwefelangepassten Männchen aus dem Tacotalpa zu diesen Merkmalen gehören. Tatsächlich konnte nur ein Merkmal – die besonders helle dorsale Färbung – als Alleinstellungsmerkmal von schwefelangepassten Tacotalpamännchen identifiziert werden. Zusätzlich hat ein Vergleich zwischen wildgefangenen und laborgeborenen Männchen gezeigt, dass die meisten Aspekte der Färbung plastisch sind, also von der Nährstoffzufuhr abzuhängen scheinen. Lediglich die Gelbfärbung der Flossen ist von dem Angebot an Karotinoiden unabhängig. Ein Partnerwahltest, der dieses Merkmal fokussierte, ergab keine signifikanten Unterschiede in der Partnerwahl der Weibchen, was zu zeigen scheint, dass die Färbung der Flossen allein nicht ausreicht, um die besondere Stellung der schwefelangepassten Tacotalpamännchen zu erklären. Vielmehr ist die Färbung als Anpassung an das Habitat zu verstehen, da die meisten Färbungsmerkmale der Tarnung vor dem besonderen Hintergrund des Schwefelhabitats dienen. Offenbar muss also die Arbeitshypothese, dass die Färbung einen entscheidenden Einfluss auf das außerordentliche Muster der Partnerwahl im Studiensystem hat, zumindest teilweise verworfen werden. Vielmehr ist anzunehmen, dass Färbung in Korrelation mit anderen Merkmalen die Partnerwahl beeinflussen kann. Diese neue Fragestellung kann die Grundlage für weitere Studien an schwefelangepassten Poeciliiden aus dem Studiengebiet bilden.

Der letzte Teil meiner Arbeit sollte einen vorläufigen Schlussstein in den umfangreichen Wissensschatz über die weibliche Partnerwahl anhand von konditionsabhängigen Merkmalen setzen. Während Klarwasserweibchen Merkmalen, die die Kondition eines Männchens anzeigen, keine Bedeutung schenken, nutzen schwefelangepasste Weibchen diese Merkmale, um die Qualität eines potentiellen Fortpflanzungspartners zu bestimmen (Plath et al. 2005). Eine Abhängigkeit der Präferenzstärke vom Hungerzustand konnte nicht eindeutig nachgewiesen werden, jedoch gibt es Hinweise darauf, dass die Entscheidung für oder gegen einen potentiellen Partner anhand der Morphologie allein (d. h. anhand von animierten Fotografien) nur selten messbar ist. Vielmehr zeigen Weibchen keine oder nur eine schwache Präferenz für das besser genährte Männchen. Mit Einbeziehung des Verhaltens mithilfe von Videos ergibt sich ein etwas deutlicheres Ergebnis, das

jedoch nicht statistisch signifikant ist. Es muss also davon ausgegangen werden, dass Weibchen mit zunehmendem Hunger ihre Präferenz für das wohlgenährte Männchen nur leicht oder gar nicht verändern. Eine kontext- oder konditionsabhängige weibliche Partnerwahl macht dann Sinn, wenn das wählende Individuum einen direkten oder indirekten Vorteil bei der Verpaarung mit einem Partner hat. In Schwefelhabitaten, in denen ein grundsätzlicher Nährstoffmangel angenommen wird, sind Atlantikkärpflinge durchschnittlich weniger gut genährt als ihre Nachbarn im Klarwasser (Plath et al. 2005; Tobler et al. 2006). Die reproduktive Barriere der weiblichen Präferenz für konditionsabhängige Merkmale ist also schon aktiv und verhindert die Verpaarung von Schwefelweibchen mit schlecht angepassten Männchen. Die zusätzliche Verstärkung dieser Barriere durch eine Abhängigkeit der Präferenz vom eigenen Ernährungszustand scheint nicht nötig zu sein.

Beide Untersuchungen der weiblichen Partnerwahl haben gezeigt, dass das Merkmal im Fokus (Färbung im Versuch „Weibliche Partnerwahl aufgrund von Färbung“ und Kondition im Versuch „Konditionsabhängige weibliche Partnerwahl“) nicht allein ausreicht, um eine eindeutige, vorhersagbare Partnerwahl zu treffen. Die Populationsmittelwerte können Trends aufzeigen, waren aber nicht statistisch eindeutig nachweisbar. Ungeachtet methodischer Fehler weist dies darauf hin, dass die Partnerwahlentscheidung eines Weibchens komplexer ist, als es sich in den methodischen Ansätzen darstellen ließ. Weibchen treffen ihre Entscheidung nach Begutachtung zahlreicher Merkmale, die unabhängig oder in Korrelation miteinander vom Männchen ausgebildet werden. So könnte die Färbung der Flossen als Dominanzmerkmal untrennbar mit der Körpergröße, dem Dominanzverhalten und der Position in der Hierarchie verbunden sein und Abweichungen von dieser Norm – etwa eine starke Gelbfärbung der Flossen bei einem untergeordneten, kleinen Männchen – könnten irreführende Signale senden, die das Weibchen nicht interpretieren kann. Vielmehr trifft das Weibchen eine Entscheidung anhand der Mehrheit der übereinstimmenden Signale und ignoriert ein isoliertes, irreführendes Signal. Dies stimmt mit der *Multiple-message*-Theorie (Møller und Pomiankowski 1993; Johnstone 1996) überein.

Meine Arbeit wirft neue Fragen auf, die in der Zukunft Ziel weiterer Studien sein könnten. Dazu gehört der Hinweis auf mit der Färbung korrelierte weitere Merkmale wie Verhalten, Morphologie oder Position in der Hierarchie in der lokalen Gruppe. Besonders diejenigen Färbungsmerkmale, die möglicherweise eine optische Vergrößerung erzeugen können oder auffällig sind (gelbe Flossen, dunkle Körperfärbung), könnten mit der hierarchischen Rolle des Individuums oder seinem Dominanzverhalten korrelieren. Ein weiteres Feld stellt die Fragestellung dar, ob die Färbung des Weibchens eine Rolle bei der weiblichen Partnerwahl spielt. Folgt man der Erklärung des *phenotype matching* (McKinnon et al. 2004), können Weibchen assortative Partnerwahl anhand ihres eigenen Phänotyps betreiben und so eine reproduktive Barriere aufrechterhalten. Die Verbindung zwischen genetischen Unterschieden zwischen Populationen und äußerlichen Merkmalen wie der Färbung ist zumeist noch zu komplex, als dass die Gene, die verantwortlich für einzelne Merkmale sind, leicht identifiziert werden können. Dennoch können populationsgenetische Informationen und die Sequenzierung des Genoms von Individuen Hinweise darauf liefern, welche Genregionen bei der Ausprägung einzelner Merkmale eine Rolle spielen könnten. Die daraus gewonnenen Erkenntnisse sollten Forscher in Zukunft in die Lage versetzen, immer mehr Abhängigkeiten zwischen einzelnen Teilen des Artbildungsprozesses zu verstehen und möglicherweise vorsichtige Voraussagen treffen zu können, wie Arten während des Artbildungsprozesses auf Veränderungen in der Umwelt

reagieren könnten. Solche Vorhersagen sind gerade für die sich immer schneller verändernden Umweltbedingungen in der heutigen Zeit von großer Bedeutung

6 Literaturverzeichnis

- Allen, W. L.; Baddeley, R.; Cuthill, I. C.; Scott-Samuel, N. E. (2012): A quantitative test of the predicted relationship between countershading and lighting environment. In: *The American Naturalist* 180(6), S. 762–776. DOI: 10.1086/668011.
- Anderson, R. C.; Searcy, W. A.; Nowicki, S. (2005): Partial song matching in an eastern population of song sparrows, *Melospiza melodia*. In: *Animal Behaviour* 69(1), S. 189–196. DOI: 10.1016/j.anbehav.2004.02.019.
- Andersson, M. B. (1986): Evolution of condition-dependent sex ornaments and mating preferences: sexual selection based on viability differences. In: *Evolution* 40(4), S. 804–816. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1986.tb00540.x.
- Andersson, M. B. (1994): *Sexual selection*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Araújo, L. G. B. R.; Monteiro, L. R. (2013): Growth pattern and survival in populations of *Poecilia vivipara* (Teleostei; Poeciliidae) inhabiting an environmental gradient: a common garden study. In: *Environmental Biology of Fishes* 96(8), S. 941–951. DOI: 10.1007/s10641-012-0089-z.
- Arber, B.; Huntingford, F. A.; Crompton, D. W. T. (1995): The effect of hunger and cestode parasitism on the shoaling decisions of small freshwater fish. In: *Journal of Fish Biology* 47(3), S. 524–536. DOI: 10.1111/j.1095-8649.1995.tb01919.x.
- Armienta, M. A.; La Cruz-Reyna, S. de (1995): Some hydro-geochemical fluctuations observed in Mexico related to volcanic activity. In: *Applied Geochemistry* 10(2), S. 215–227. DOI: 10.1016/0883-2927(94)00044-7.
- Arnqvist, G.; Rowe, L. (2005): *Sexual conflict*. Princeton u.a.: Princeton University Press.
- Aspbury, A. S.; Gabor, C. R. (2004): Discriminating males alter sperm production between species. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101(45), S. 15970–15973. DOI: 10.1073/pnas.0405653101.
- Bagarinao, T. (1992): Sulfide as an environmental factor and toxicant: tolerance and adaptations in aquatic organisms. In: *Aquatic Toxicology* 24(1-2), S. 21–62. DOI: 10.1016/0166-445X(92)90015-F.
- Bagemihl, B. (1999): *Biological exuberance: animal homosexuality and natural diversity*. London: Profile.
- Bailey, N. W.; Zuk, M. (2009): Same-sex sexual behavior and evolution. In: *Trends in Ecology & Evolution* 24(8), S. 439–446. DOI: 10.1016/j.tree.2009.03.014.
- Bakker, T. C. M.; Milinski, M. (1993): The advantages of being red: sexual selection in the stickleback. In: *Marine Behaviour and Physiology* 23(1-4), S. 287–300. DOI: 10.1080/10236249309378870.
- Baldauf, S. A.; Bakker, T. C. M.; Kullmann, H.; Thünken, T. (2011): Female nuptial coloration and its adaptive significance in a mutual mate choice system. In: *Behavioral Ecology* 22(3), S. 478–485. DOI: 10.1093/beheco/arq226.
- Bank, C.; Bürger, R.; Hermisson, J. (2012): The limits to parapatric speciation: Dobzhansky-Muller incompatibilities in a continent-island model. In: *Genetics* 191(3), S. 845–863. DOI: 10.1534/genetics.111.137513.
- Bartko, J. J. (1966): The intraclass correlation coefficient as a measure of reliability. In: *Psychological Reports* 19(1), S. 3–11. DOI: 10.2466/pr0.1966.19.1.3.
- Basolo, A. L. (1990a): Female preference for male sword length in the green swordtail, *Xiphophorus helleri* (Pisces: Poeciliidae). In: *Animal Behaviour* 40, S. 332–338. DOI: 10.1016/S0003-3472(05)80928-5.
- Basolo, A. L. (1990b): Female preference predates the evolution of the sword in swordtail fish. In: *Science* 250(4982), S. 808–810. DOI: 10.1126/science.250.4982.808.
- Basolo, A. L. (1995): Phylogenetic evidence for the role of a pre-existing bias in sexual selection. In: *Proceedings of the Royal Society B - Biological sciences* 259(1356), S. 307–311. DOI: 10.1098/rspb.1995.0045.
- Bay, R. A.; Arnegard, M. E.; Conte, G. L.; Best, J.; Bedford, N. L.; McCann, S. R.; Dubin, M. E.; Chan, Y. F.; Jones, F. C.; Kingsley, D. M.; Schluter, D.; Peichel, C. L. (2017): Genetic Coupling of Female Mate Choice with Polygenic Ecological Divergence Facilitates Stickleback Speciation. In: *Current Biology* 27(21), 3344–3349.e4. DOI: 10.1016/j.cub.2017.09.037.

- Begon, M.; Townsend, C. R.; Harper, J. L. (2003): Ecology. Individuals, populations and communities. 3th ed.: Blackwell Publishers.
- Bierbach, D.; Arias-Rodriguez, L.; Plath, M. (2017): Intrasexual competition enhances reproductive isolation between locally adapted populations. In: *Current Zoology* 64(1), S. 125–133.
- Bierbach, D.; Girndt, A.; Hamfler, S.; Klein, M.; Mücksch, F.; Penshorn, M.; Schwinn, M.; Zimmer, C.; Schlupp, I.; Streit, B.; Plath, M. (2011a): Male fish use prior knowledge about rivals to adjust their mate choice. In: *Biology Letters* 7(3), S. 349–351. DOI: 10.1098/rsbl.2010.0982.
- Bierbach, D.; Jung, C. T.; Hornung, S.; Streit, B.; Plath, M. (2013a): Homosexual behaviour increases male attractiveness to females. In: *Biology Letters* 9(1), S. 20121038. DOI: 10.1098/rsbl.2012.1038.
- Bierbach, D.; Klein, M.; Saßmannshausen, V.; Schlupp, I.; Riesch, R.; Parzefall, J.; Plath, M. (2012): Divergent evolution of male aggressive behaviour: another reproductive isolation barrier in extremophile poeciliid fishes? In: *International Journal of Evolutionary Biology* 2012, S. 148745. DOI: 10.1155/2012/148745.
- Bierbach, D.; Kronmarck, C.; Hennige-Schulz, C.; Stadler, S.; Plath, M. (2011b): Sperm competition risk affects male mate choice copying. In: *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65(9), S. 1699–1707. DOI: 10.1007/s00265-011-1177-3.
- Bierbach, D.; Makowicz, A. M.; Schlupp, I.; Geupel, H.; Streit, B.; Plath, M. (2013b): Casanovas are liars: behavioral syndromes, sperm competition risk, and the evolution of deceptive male mating behavior in live-bearing fishes. In: *F1000Research* 2, S. 75. DOI: 10.12688/f1000research.2-75.v3.
- Bierbach, D.; Oster, S.; Jourdan, J.; Arias-Rodriguez, L.; Krause, J.; Wilson, A. D. M.; Plath, M. (2014): Social network analysis resolves temporal dynamics of male dominance relationships. In: *Behavioral Ecology and Sociobiology* 68(6), S. 935–945. DOI: 10.1007/s00265-014-1706-y.
- Bierbach, D.; Penshorn, M.; Hamfler, S.; Herbert, D. B.; Appel, J.; Meyer, P.; Slattery, P. A.; Charaf, S.; Wolf, R.; Völker, J.; Berger, E. A. M.; Dröge, J.; Wolf, K.; Riesch, R.; Arias-Rodriguez, L.; Indy, J. R.; Plath, M. (2013c): Gradient evolution of body colouration in surface- and cave-dwelling *Poecilia mexicana* and the role of phenotype-assortative female mate choice. In: *BioMed Research International* 2013, S. 148348. DOI: 10.1155/2013/148348.
- Bierbach, D.; Saßmannshausen, V.; Streit, B.; Arias-Rodriguez, L.; Plath, M. (2013d): Females prefer males with superior fighting abilities but avoid sexually harassing winners when eavesdropping on male fights. In: *Behavioral Ecology and Sociobiology* 67(4), S. 675–683. DOI: 10.1007/s00265-013-1487-8.
- Bierbach, D.; Schulte, M.; Herrmann, N.; Tobler, M.; Stadler, S.; Jung, C. T.; Kunkel, B.; Riesch, R.; Klaus, S.; Ziege, M.; Indy, J. R.; Arias-Rodriguez, L.; Plath, M. (2011c): Predator-induced changes of female mating preferences: innate and experiential effects. In: *BMC Evolutionary Biology* 11, S. 190. DOI: 10.1186/1471-2148-11-190.
- Bisazza, A.; Pilastro, A.; Palazzi, R.; Marin G. (1996): Sexual behaviour of immature male eastern mosquitofish: a way to measure intensity of intra-sexual selection? In: *Journal of Fish Biology* 48, S. 726–737.
- Bischoff, R. J.; Gould, J. L.; Rubenstein, D. I. (1985): Tail size and female choice in the guppy (*Poecilia reticulata*). In: *Behavioral Ecology and Sociobiology* 17(3), S. 253–255. DOI: 10.1007/BF00300143.
- Bonduriansky, R.; Rowe, L. (2005): Intralocus sexual conflict and the genetic architecture of sexually dimorphic traits in *Prochyliza xanthostoma* (Diptera: Piophilidae). In: *Evolution* 59(9), S. 1965–1975.
- Bonferroni, C. B. (1936): *Teoria statistica delle classi e calcolo delle probabilita*. Firenze: Libreria Internazionale Seeber (Pubblicazioni - Istituto Superiore di Scienze Economiche e Commerciali di Firenze, no 8).
- Boughman, J. W. (2001): Divergent sexual selection enhances reproductive isolation in sticklebacks. In: *Nature* 411(6840), S. 944–948. DOI: 10.1038/35082064.
- Boughman, J. W. (2002): How sensory drive can promote speciation. In: *Trends in Ecology & Evolution* 17(12), S. 571–577. DOI: 10.1016/S0169-5347(02)02595-8.
- Boughman, J. W. (2006): Divergence and speciation in sticklebacks. In: Sara Östlund-Nilsson, I. Mayer und Felicity A. Huntingford (Hg.): *Biology of the three-spined stickleback*. Boca Raton, Fla: CRC Press, S. 83–126.
- Boughman, J. W. (2007): Condition-dependent expression of red colour differs between stickleback species. In: *Journal of Evolutionary Biology* 20(4), S. 1577–1590. DOI: 10.1111/j.1420-9101.2007.01324.x.

- Brauner, C. J.; Ballantyne, C. L.; Randall, D. J.; Val, A. L. (1995): Air breathing in the armoured catfish (*Hoplosternum littorale*) as an adaptation to hypoxic, acidic, and hydrogen sulphide rich waters. In: *Canadian Journal of Zoology* 73(4), S. 739–744. DOI: 10.1139/z95-086.
- Bretträger, B. (2015): Einfluss des Gonopodialschwingens auf die weibliche Partnerwahl beim Atlantikkärpfling (*Poecilia mexicana*). Bachelorarbeit. Johann-Wolfgang-Goethe Universität, Frankfurt am Main. Institut für Ökologie, Evolution und Diversität.
- Brooks, R. (2002): Variation in female mate choice within guppy populations: Population divergence, multiple ornaments and the maintenance of polymorphism. In: W. J. Etges und M. A. F. Noor (Hg.): *Genetics of Mate Choice: From Sexual Selection to Sexual Isolation*, Bd. 9. Dordrecht: Springer Netherlands; Imprint; Springer (Contemporary Issues in Genetics and Evolution, 0929-712X, 9), S. 343–358.
- Brooks, R.; Endler, J. A. (2001): Female guppies agree to differ: phenotypic and genetic variation in mate-choice behavior and the consequences for sexual selection. In: *Evolution* 55(8), S. 1644–1655. DOI: 10.1111/j.0014-3820.2001.tb00684.x.
- Burley, N. T.; Foster, V. S. (2006): Variation in female choice of mates: condition influences selectivity. In: *Animal Behaviour* 72(3), S. 713–719. DOI: 10.1016/j.anbehav.2006.01.017.
- Candolin, U. (2003): The use of multiple cues in mate choice. In: *Biological Reviews* 78(4), S. 575–595. DOI: 10.1017/S1464793103006158.
- Chapman, T.; Bangham, J.; Vinti, G.; Seifried, B.; Lung, O.; Wolfner, M. F.; Smith, H. K.; Partridge, L. (2003): The sex peptide of *Drosophila melanogaster*: female post-mating responses analyzed by using RNA interference. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100(17), S. 9923–9928. DOI: 10.1073/pnas.1631635100.
- Chouinard-Thuly, L.; Gierszewski, S.; Rosenthal, G. G.; Reader, S. M.; Rieucan, G.; Woo, K. L.; Gerlai, R.; Tedore, C.; Ingley, S. J.; Stowers, J. R.; Frommen, J. G.; Dolins, F. L.; Witte, K. (2017): Technical and conceptual considerations for using animated stimuli in studies of animal behavior. In: *Current Zoology* 63(1), S. 5–19. DOI: 10.1093/cz/zow104.
- Claes, J. M.; Aksnes, D. L.; Mallefet, J. (2010): Phantom hunter of the fjords: Camouflage by counterillumination in a shark (*Etmopterus spinax*). In: *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 388(1-2), S. 28–32. DOI: 10.1016/j.jembe.2010.03.009.
- Cline, J. D.; Richards, F. A. (1969): Oxygenation of hydrogen sulfide in seawater at constant salinity, temperature and pH. In: *Environmental Science and Technology* 3(9), S. 838–843. DOI: 10.1021/es60032a004.
- Cooper, C. E.; Brown, G. C. (2008): The inhibition of mitochondrial cytochrome oxidase by the gases carbon monoxide, nitric oxide, hydrogen cyanide and hydrogen sulfide: chemical mechanism and physiological significance. In: *Journal of Bioenergetics and Biomembranes* 40(5), S. 533–539. DOI: 10.1007/s10863-008-9166-6.
- Cott, H. B. (1940): *Adaptive coloration in animals*. London: Methuen & Co. Ltd.
- Coyne, J. A.; Orr, H. A. (1997): "Patterns of speciation in *Drosophila*" revisited. In: *Evolution* 51(1), S. 295–303. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1997.tb02412.x.
- Coyne, J. A.; Orr, H. A. (2004): *Speciation*. Sunderland, Mass.: Sinauer.
- Crapon de Caprona, M.-D.; Ryan, M. J. (1990): Conspecific mate recognition in swordtails, *Xiphophorus nigrensis* and *X. pygmaeus* (Poeciliidae): olfactory and visual cues. In: *Animal Behaviour* 39(2), S. 290–296. DOI: 10.1016/S0003-3472(05)80873-5.
- Culumber, Z. W.; Bautista-Hernández, C. E.; Monks, S.; Arias-Rodriguez, L.; Tobler, M.; Koenig, W. (2014): Variation in melanism and female preference in proximate but ecologically distinct environments. In: *Ethology* 120(11), S. 1090–1100. DOI: 10.1111/eth.12282.
- Culver, D. C. (1982): *Cave Life*. Cambridge u.a.: Harvard University Press.
- Darwin, C. (1859): *On the Origin of Species by means of Natural Selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: John Murray.
- Davies, N. B. (1978): Ecological questions about territorial behaviour. In: J. R. Krebs und N. B. Davies (Hg.): *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. 1st edn. London: Blackwell Scientific Publications, S. 317–350.

- Dawkins, M. S.; Guilford, T. (1996): Sensory Bias and the Adaptiveness of Female Choice. In: *The American Naturalist* 148(5), S. 937–942.
- Deacon, A. E.; Jones, F. A. M.; Magurran, A. E. (2018): Gradients in predation risk in a tropical river system. In: *Current Zoology* 64(2), S. 213–221. DOI: 10.1093/cz/zoy004.
- Diamond, S. E.; Chick, L. D. (2018): The Janus of macrophysiology: stronger effects of evolutionary history, but weaker effects of climate on upper thermal limits are reversed for lower thermal limits in ants. In: *Current Zoology* 64(2), S. 223–230. DOI: 10.1093/cz/zox072.
- Dill, L. M.; Fraser, A. H. G. (1984): Risk of predation and the feeding behavior of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). In: *Behavioral Ecology and Sociobiology* 16(1), S. 65–71. DOI: 10.1007/BF00293105.
- Dodd, D. M. B.; Powell, J. R. (1985): Founder-flush speciation: an update of experimental results with *Drosophila*. In: *Evolution* 39(6), S. 1388–1392. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1985.tb05704.x.
- Donohue, I.; Garcia Molinos, J. (2009): Impacts of increased sediment loads on the ecology of lakes. In: *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 84(4), S. 517–531. DOI: 10.1111/j.1469-185X.2009.00081.x.
- Dosen, L. d.; Montgomerie, R. (2004): Female Size Influences Mate Preferences of Male Guppies. In: *Ethology* 110(3), S. 245–255. DOI: 10.1111/j.1439-0310.2004.00965.x.
- Dugatkin, L. A. (1992): Sexual Selection and Imitation: Females Copy the Mate Choice of Others. In: *The American Naturalist* 139(6), S. 1384–1389. DOI: 10.1086/285392.
- Dugatkin, L. A. (1996): Interface between culturally based preferences and genetic preferences: female mate choice in *Poecilia reticulata*. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 93(7), S. 2770–2773. DOI: 10.1073/pnas.93.7.2770.
- Dugatkin, L. A.; Godin, J.-G. J. (1993): Female mate copying in the guppy (*Poecilia reticulata*): age-dependent effects. In: *Behavioral Ecology* 4(4), S. 289–292. DOI: 10.1093/beheco/4.4.289.
- Dugatkin, L. A.; Godin, J.-G. J. (1998): Effects of Hunger on Mate-choice Copying in the Guppy. In: *Ethology* 104(3), S. 194–202. DOI: 10.1111/j.1439-0310.1998.tb00062.x.
- Eakley, A. L.; Houde, A. E. (2004): Possible role of female discrimination against 'redundant' males in the evolution of colour pattern polymorphism in guppies. In: *Proceedings Biological Sciences* 271 Suppl 5, S299–301. DOI: 10.1098/rsbl.2004.0165.
- Earl, D. A.; vonHoldt, B. M. (2012): STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. In: *Conservation Genetics Resources* 4(2), S. 359–361. DOI: 10.1007/s12686-011-9548-7.
- Elmer, K. R.; Meyer, A. (2011): Adaptation in the age of ecological genomics: insights from parallelism and convergence. In: *Trends in Ecology & Evolution* 26(6), S. 298–306. DOI: 10.1016/j.tree.2011.02.008.
- Endler, J. A. (1978): A predator's view of animal color patterns. In: Max K. Hecht, William C. Steere und Bruce Wallace (Hg.): *Evolutionary Biology*. Boston, MA: Springer US, S. 319–364.
- Endler, J. A. (1980): Natural selection on color patterns in *Poecilia reticulata*. In: *Evolution* 34(1), S. 76–91. DOI: 10.2307/2408316.
- Endler, J. A. (1992): Signals, signal conditions, and the direction of evolution. In: *The American Naturalist* 139, S125–S153. DOI: 10.1086/285308.
- Endler, J. A.; Basolo, A. L. (1998): Sensory ecology, receiver biases and sexual selection. In: *Trends in Ecology & Evolution* 13(10), S. 415–420. DOI: 10.1016/S0169-5347(98)01471-2.
- Endler, J. A.; Houde, A. E. (1995): Geographic variation in female preferences for male traits in *Poecilia reticulata*. In: *Evolution* 49(3), S. 456. DOI: 10.2307/2410270.
- Engström-Öst, J.; Candolin, U. (2007): Human-induced water turbidity alters selection on sexual displays in sticklebacks. In: *Behavioral Ecology* 18(2), S. 393–398. DOI: 10.1093/beheco/arl097.
- Espinedo, C. M.; Gabor, C. R.; Aspbury, A. S. (2010): Males, but not females, contribute to sexual isolation between two sympatric species of *Gambusia*. In: *Evolutionary Ecology* 24(4), S. 865–878. DOI: 10.1007/s10682-009-9343-z.

- Evanno, G.; Regnaut, S.; Goudet, J. (2005): Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. In: *Molecular Ecology* 14(8), S. 2611–2620. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x.
- Farr, J. A. (1980): Social Behavior Patterns as Determinants of Reproductive Success in the Guppy, *Poecilia reticulata* Peters (Pisces: Poeciliidae) an Experimental Study of the Effects of Intermale Competition, Female Choice, and Sexual Selection. In: *Behaviour* 74(1-2), S. 38–90. DOI: 10.1163/156853980X00311.
- Farr, J. A. (1989): Sexual selection and secondary sexual differentiation in poeciliids: determinants of male mating success and the evolution of female choice. In: Gary K. Meffe und Franklin F. Snelson (Hg.): *Ecology and Evolution of Livebearing Fishes (Poeciliidae)*. Englewood Cliffs, N.J.: Prentice Hall (Prentice Hall advanced reference series. Physical and life sciences), S. 91–123.
- Ferguson, G. P.; Messenger, J. B. (1991): A countershading reflex in cephalopods. In: *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 243(1306), S. 63–67. DOI: 10.1098/rspb.1991.0011.
- Fisher, R. A. (1930): *The genetical theory of natural selection*. Oxford: Clarendon Press.
- Fuller, R. C.; Houle, D.; Travis, J. (2005): Sensory bias as an explanation for the evolution of mate preferences. In: *The American Naturalist* 166(4), S. 437–446. DOI: 10.1086/444443.
- Garland, T. (2014): Trade-offs. In: *Current Biology* 24(2), R60-1. DOI: 10.1016/j.cub.2013.11.036.
- Gierszewski, S.; Müller, K.; Smielik, I.; Hütwohl, J.-M.; Kuhnert, K.-D.; Witte, K. (2017): The virtual lover: variable and easily guided 3D fish animations as an innovative tool in mate-choice experiments with sailfin mollies-II. Validation. In: *Current Zoology* 63(1), S. 65–74. DOI: 10.1093/cz/zow108.
- Godin, J.-G. J.; Briggs, S. E. (1996): Female mate choice under predation risk in the guppy. In: *Animal Behaviour* 51(1), S. 117–130. DOI: 10.1006/anbe.1996.0010.
- Godin, J.-G. J.; Sproul, C. d. (1988): Risk taking in parasitized sticklebacks under threat of predation: effects of energetic need and food availability. In: *Canadian Journal of Zoology* 66(11), S. 2360–2367. DOI: 10.1139/z88-350.
- Goodwin, T. W. (1984): *The biochemistry of the carotenoids*. Second edition. London: Chapman and Hall.
- Gordon, M. S.; Rosen, D. E. (1962): A Cavernicolous Form of the Poeciliid Fish *Poecilia sphenops* from Tabasco, Mexico. In: *Copeia* 1962(2), S. 360. DOI: 10.2307/1440903.
- Greenway, R.; Arias-Rodriguez, L.; Diaz, P.; Tobler, M. (2014): Patterns of Macroinvertebrate and Fish Diversity in Freshwater Sulphide Springs. In: *Diversity* 6(3), S. 597–632. DOI: 10.3390/d6030597.
- Greenway, R.; Drexler, S.; Arias-Rodriguez, L.; Tobler, M. (2016): Adaptive, but not condition-dependent, body shape differences contribute to assortative mating preferences during ecological speciation. In: *Evolution* 70(12), S. 2809–2822. DOI: 10.1111/evo.13087.
- Grether, G. F. (2000): Carotenoid Limitation and Mate Preference Evolution: a Test of the Indicator Hypothesis in Guppies (*Poecilia reticulata*). In: *Evolution* 54(5), S. 1712–1724. DOI: 10.1554/0014-3820(2000)054[1712:CLAMPE]2.0.CO;2.
- Grether, G. F.; Kolluru, G. R. (2011): Evolutionary and plastic responses to resource availability. In: Jonathan P. Evans, Andrea Pilastro und Ingo Schlupp (Hg.): *Ecology and evolution of poeciliid fishes*. Chicago: University of Chicago Press, S. 61–71.
- Grieshaber, M. K.; Völkel, S. (1998): Animal adaptations for tolerance and exploitation of poisonous sulfide. In: *Annual Review of Physiology* 60, S. 33–53. DOI: 10.1146/annurev.physiol.60.1.33.
- Halliday, T. R. (1983): The study of mate choice. In: Patrick Bateson (Hg.): *Mate choice*. Cambridge u.a.: Cambridge University Press, S. 3–32.
- Hamilton, W. D. (1971): Geometry for the selfish herd. In: *Journal of Theoretical Biology* 31(2), S. 295–311.
- Hamilton, W. J. (1973): *Life's Colour Code*. London, UK: McGraw-Hill.
- Hamilton, W. J.; Zuk, M. (1982): Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? In: *Science* 218(4570), S. 384–387. DOI: 10.1126/science.7123238.

- Hankison, S.; Morris, M. R. (2002): Sexual selection and species recognition in the pygmy swordtail, *Xiphophorus pygmaeus*. Conflicting preferences. In: *Behavioral Ecology and Sociobiology* 51(2), S. 140–145. DOI: 10.1007/s00265-001-0425-3.
- Harvey, P. H.; Bradbury, J. W. (1991): Sexual selection. In: J. R. Krebs und N. B. Davies (Hg.): *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. 3th edn. London: Blackwell Scientific Publications, S. 203–233.
- Hatfield, T.; Schluter, D. (1999): Ecological speciation in sticklebacks: Environment-dependent hybrid fitness. In: *Evolution* 53(3), S. 866–873. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1999.tb05380.x.
- Herbert-Read, J. E.; Rosén, E.; Szorkovszky, A.; Ioannou, C. C.; Rogell, B.; Perna, A.; Ramnarine, I. W.; Kotrschal, A.; Kolm, N.; Krause, J.; Sumpter, D. J. T. (2017): How predation shapes the social interaction rules of shoaling fish. In: *Proceedings of the Royal Society B - Biological sciences* 284(1861). DOI: 10.1098/rspb.2017.1126.
- Heubel, K. U.; Schlupp, I. (2006): Turbidity affects association behaviour in male *Poecilia latipinna*. In: *Journal of Fish Biology* 68(2), S. 555–568. DOI: 10.1111/j.0022-1112.2006.00941.x.
- Hildebrandt, T. M.; Grieshaber, M. K. (2008): Three enzymatic activities catalyze the oxidation of sulfide to thiosulfate in mammalian and invertebrate mitochondria. In: *The FEBS Journal* 275(13), S. 3352–3361. DOI: 10.1111/j.1742-4658.2008.06482.x.
- Hill, G. E. (2000): Energetic constraints on expression of carotenoid-based plumage coloration. In: *Journal of Avian Biology* 31(4), S. 559–566. DOI: 10.1034/j.1600-048X.2000.310415.x.
- Hill, G. E. (2011): Condition-dependent traits as signals of the functionality of vital cellular processes. In: *Ecology Letters* 14(7), S. 625–634. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2011.01622.x.
- Hill, G. E.; Inouye, C. Y.; Montgomerie, R. (2002): Dietary carotenoids predict plumage coloration in wild house finches. In: *Proceedings Biological Sciences* 269(1496), S. 1119–1124. DOI: 10.1098/rspb.2002.1980.
- Hill, G. E.; Montgomerie, R. (1994): Plumage colour signals nutritional condition in the house finch. In: *Proceedings of the Royal Society B - Biological sciences* 258(1351), S. 47–52. DOI: 10.1098/rspb.1994.0140.
- Hose, L. D.; Pisarowicz, J. A. (1999): Cueva de Villa Luz, Tabasco, Mexico: reconnaissance study of an active sulfur spring cave and ecosystem. In: *Journal of Cave and Karst Studies* 61, S. 13–21.
- Houde, A. E. (1987): Mate choice based upon naturally occurring color-pattern variation in a Guppy population. In: *Evolution* 41(1), S. 1–10. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1987.tb05766.x.
- Houde, A. E. (1997): *Sex, color, and mate choice in guppies*. Princeton, N.J.: Princeton University Press (Monographs in behavior and ecology).
- Houde, A. E.; Endler, J. A. (1990): Correlated Evolution of Female Mating Preferences and Male Color Patterns in the Guppy *Poecilia reticulata*. In: *Science* 248(4961), S. 1405–1408. DOI: 10.1126/science.248.4961.1405.
- Houde, A. E.; Torio, A. J. (1992): Effect of parasitic infection on male color pattern and female choice in guppies. In: *Behavioral Ecology* 3(4), S. 346–351. DOI: 10.1093/beheco/3.4.346.
- Hunt, J.; Brooks, R.; Jennions, M. D. (2005): Female mate choice as a condition-dependent life-history trait. In: *The American Naturalist* 166(1), S. 79–92. DOI: 10.1086/430672.
- Hurley, A. C.; Hartline, P. H. (1974): Escape response in the damselfish *Chromis cyanea* (Pisces: Pomacentridae): A quantitative study. In: *Animal Behaviour* 22(2), S. 430–437. DOI: 10.1016/S0003-3472(74)80041-2.
- Ingley, S. J.; Rahmani Asl, M.; Wu, C.; Cui, R.; Gadelhak, M.; Li, W.; Zhang, J.; Simpson, J.; Hash, C.; Butkowski, T.; Veen, T.; Johnson, J. B.; Yan, W.; Rosenthal, G. G. (2015): anyFish 2.0: An open-source software platform to generate and share animated fish models to study behavior. In: *SoftwareX* 3-4, S. 13–21. DOI: 10.1016/j.softx.2015.10.001.
- Jacquemyn, H.; Kort, H. D.; Broeck, A. V.; Brys, R. (2018): Immigrant and extrinsic hybrid seed inviability contribute to reproductive isolation between forest and dune ecotypes of *Epipactis helleborine* (Orchidaceae). In: *Oikos* 127(1), S. 73–84. DOI: 10.1111/oik.04329.
- Jiggins, C. D.; Naisbit, R. E.; Coe, R. L.; Mallet, J. (2001): Reproductive isolation caused by colour pattern mimicry. In: *Nature* 411(6835), S. 302–305. DOI: 10.1038/35077075.

- Johnstone, R. A. (1996): Multiple displays in animal communication: 'backup signals' and 'multiple messages'. In: *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 351(1337), S. 329–338. DOI: 10.1098/rstb.1996.0026.
- Jourdan, J.; Bierbach, D.; Riesch, R.; Schießl, A.; Wigh, A.; Arias-Rodriguez, L.; Indy, J. R.; Klaus, S.; Zimmer, C.; Plath, M. (2014): Microhabitat use, population densities, and size distributions of sulfur cave-dwelling *Poecilia mexicana*. In: *PeerJ* 2, e490. DOI: 10.7717/peerj.490.
- Jourdan, J.; Jordan, M.; Zimmer, C.; Eifert, C.; Arias-Rodriguez, L.; Plath, M. (2016): Response to conspecific chemical cues in surface- and cave-dwelling populations of Atlantic mollies, *Poecilia mexicana*. In: *Environmental Biology of Fishes* 99(8-9), S. 697–703. DOI: 10.1007/s10641-016-0510-0.
- Kaeuffer, R.; Peichel, C. L.; Bolnick, D. I.; Hendry, A. P. (2012): Parallel and nonparallel aspects of ecological, phenotypic, and genetic divergence across replicate population pairs of lake and stream stickleback. In: *Evolution* 66(2), S. 402–418. DOI: 10.1111/j.1558-5646.2011.01440.x.
- Kang, J. H.; Schartl, M.; Walter, R. B.; Meyer, A. (2013): Comprehensive phylogenetic analysis of all species of swordtails and platies (Pisces: Genus *Xiphophorus*) uncovers a hybrid origin of a swordtail fish, *Xiphophorus monticolus*, and demonstrates that the sexually selected sword originated in the ancestral lineage of the genus, but was lost again secondarily. In: *BMC Evolutionary Biology* 13, S. 25. DOI: 10.1186/1471-2148-13-25.
- Karino, K.; Haijima, Y. (2004): Algal-diet enhances sexual ornament, growth and reproduction in the Guppy. In: *Behaviour* 141(5), S. 585–601.
- Keagy, J.; Lettieri, L.; Boughman, J. W. (2016): Male competition fitness landscapes predict both forward and reverse speciation. In: *Ecology Letters* 19(1), S. 71–80. DOI: 10.1111/ele.12544.
- Keenleyside, M. H. A. (1955): Some Aspects of the schooling behaviour of fish. In: *Behaviour* 8(2/3), S. 183–248.
- Kiltie, R. A. (1988): Countershading: Universally deceptive or deceptively universal? In: *Trends in Ecology & Evolution* 3(1), S. 21–23. DOI: 10.1016/0169-5347(88)90079-1.
- Kirkpatrick, M.; Ryan, M. J. (1991): The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. In: *Nature* 350(6313), S. 33–38. DOI: 10.1038/350033a0.
- Kirkpatrick, M.; Servedio, M. R. (1999): The reinforcement of mating preferences on an island. In: *Genetics* 151(2), S. 865–884.
- Klaus, S.; Plath, M. (2011): Predation on a Cave Fish by the Freshwater Crab *Avotrichodactylus Bidens* (Bott, 1969) (Brachyura, Trichodactylidae) in a Mexican Sulfur Cave. In: *Crustaceana* 84(4), S. 411–418. DOI: 10.1163/001121611X560853.
- Kodric-Brown, A. (1989): Dietary Carotenoids and Male Mating Success in the Guppy: An Environmental Component to Female Choice. In: *Behavioral Ecology and Sociobiology* 25(6), S. 393–401. DOI: 10.1007/BF00300185.
- Kodric-Brown, A. (1993): Female choice of multiple male criteria in guppies: interacting effects of dominance, coloration and courtship. In: *Behavioral Ecology and Sociobiology* 32(6), S. 415–420. DOI: 10.1007/BF00168825.
- Kodric-Brown, A.; Brown, J. H. (1984): Truth in Advertising: The Kinds of Traits Favored by Sexual Selection. In: *The American Naturalist* 124(3), S. 309–323. DOI: 10.1086/284275.
- Kodric-Brown, A.; Nicoletto, P. F. (2001): Female choice in the guppy (*Poecilia reticulata*): the interaction between male color and display. In: *Behavioral Ecology and Sociobiology* 50(4), S. 346–351. DOI: 10.1007/s002650100374.
- 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*). In: *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65(8), S. 1513–1523. DOI: 10.1007/s00265-011-1161-y.
- Kokko, H.; Rankin, D. J. (2006): Lonely hearts or sex in the city? Density-dependent effects in mating systems. In: *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 361(1466), S. 319–334. DOI: 10.1098/rstb.2005.1784.

- Kolluru, G. R.; Grether, G. F.; Contreras, H. (2007): Environmental and genetic influences on mating strategies along a replicated food availability gradient in guppies (*Poecilia reticulata*). In: *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61(5), S. 689–701. DOI: 10.1007/s00265-006-0299-5.
- Koo, T. K.; Li, M. Y. (2016): A Guideline of Selecting and Reporting Intraclass Correlation Coefficients for Reliability Research. In: *Journal of Chiropractic Medicine* 15(2), S. 155–163. DOI: 10.1016/j.jcm.2016.02.012.
- Körner, K. E.; Schlupp, I.; Plath, M.; Loew, E. R. (2006): Spectral sensitivity of mollies: comparing surface- and cave-dwelling Atlantic mollies, *Poecilia mexicana*. In: *Journal of Fish Biology* 69(1), S. 54–65. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2006.01056.x.
- Kozak, G. M.; Boughman, J. W. (2015): Predator experience overrides learned aversion to heterospecifics in stickleback species pairs. In: *Proceedings Biological Sciences* 282(1805). DOI: 10.1098/rspb.2014.3066.
- Kozak, G. M.; Head, M. L.; Lackey, A. C. R.; Boughman, J. W. (2013): Sequential mate choice and sexual isolation in threespine stickleback species. In: *Journal of Evolutionary Biology* 26(1), S. 130–140. DOI: 10.1111/jeb.12034.
- Kramer, D. L.; Bryant, M. J. (1995): Intestine length in the fishes of a tropical stream: 2. Relationships to diet — the long and short of a convoluted issue. In: *Environmental Biology of Fishes* 42(2), S. 129–141. DOI: 10.1007/BF00001991.
- Kramer, D. L.; McClure, M. (1982): Aquatic surface respiration, a widespread adaptation to hypoxia in tropical freshwater fishes. In: *Environmental Biology of Fishes* 7(1), S. 47–55. DOI: 10.1007/BF00011822.
- Krause, J.; Hartmann, N.; Pritchard, V. L. (1999): The influence of nutritional state on shoal choice in zebrafish, *Danio rerio*. In: *Animal Behaviour* 57(4), S. 771–775. DOI: 10.1006/anbe.1998.1010.
- Krause, J.; Winfield, A. F. T.; Deneubourg, J.-L. (2011): Interactive robots in experimental biology. In: *Trends in Ecology & Evolution* 26(7), S. 369–375. DOI: 10.1016/j.tree.2011.03.015.
- Lagoutte, E.; Mimoun, S.; Andriamihaja, M.; Chaumontet, C.; Blachier, F.; Bouillaud, F. (2010): Oxidation of hydrogen sulfide remains a priority in mammalian cells and causes reverse electron transfer in colonocytes. In: *Biochimica et Biophysica Acta* 1797(8), S. 1500–1511. DOI: 10.1016/j.bbabi.2010.04.004.
- Lande, R. (1981): Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 78(6), S. 3721–3725. DOI: 10.1073/pnas.78.6.3721.
- Langecker, T. G.; Wilkens, H.; Parzefall, J. (1996): Studies on the trophic structure of an energy-rich Mexican cave (Cueva de las Sardinias) containing sulfurous water. In: *Mémoires de Biospéologie* 23, S. 121–125.
- Langerhans, R. B.; Riesch, R. (2013): Speciation by selection: a framework for understanding ecology's role in speciation. In: *Current Zoology* 59(1), S. 31–52. DOI: 10.1093/czoolo/59.1.31.
- Lemmon, E. M.; Lemmon, A. R. (2010): Reinforcement in chorus frogs: lifetime fitness estimates including intrinsic natural selection and sexual selection against hybrids. In: *Behavioral Ecology* 64(6), S. 1748–1761. DOI: 10.1111/j.1558-5646.2010.00955.x.
- Licht, T. (1989): Discriminating between Hungry and Satiated Predators: The Response of Guppies (*Poecilia reticulata*) from High and Low Predation Sites. In: *Ethology* 82(3), S. 238–243. DOI: 10.1111/j.1439-0310.1989.tb00504.x.
- Lin, S. M.; Nieves-Puigdoller, K.; Brown, A. C.; McGraw, K. J.; Clotfelter, E. D. (2010): Testing the carotenoid trade-off hypothesis in the polychromatic Midas cichlid, *Amphilophus citrinellus*. In: *Physiological and Biochemical Zoology* : PBZ 83(2), S. 333–342. DOI: 10.1086/649965.
- Linn, C.; Feder, J. L.; Nojima, S.; Dambroski, H. R.; Berlocher, S. H.; Roelofs, W. (2003): Fruit odor discrimination and sympatric host race formation in *Rhagoletis*. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100(20), S. 11490–11493. DOI: 10.1073/pnas.1635049100.
- Lorch, P. D.; Proulx, S.; Rowe, L.; Day, T. (2003): Condition-dependent sexual selection can accelerate adaptation. In: *Evolutionary Ecology Research* 5, S. 867–881.
- Losos, J. B. (2011): Convergence, adaptation, and constraint. In: *Evolution* 65(7), S. 1827–1840. DOI: 10.1111/j.1558-5646.2011.01289.x.
- Lowry, D. B.; Rockwood, R. C.; Willis, J. H. (2008): Ecological reproductive isolation of coast and inland races of *Mimulus guttatus*. In: *Evolution* 62(9), S. 2196–2214. DOI: 10.1111/j.1558-5646.2008.00457.x.

- Lushchak, V. I. (2011): Environmentally induced oxidative stress in aquatic animals. In: *Aquatic Toxicology* 101(1), S. 13–30. DOI: 10.1016/j.aquatox.2010.10.006.
- Lushchak, V. I.; Bagnyukova, T. V.; Lushchak, O. V.; Storey, J. M.; Storey, K. B. (2005): Hypoxia and recovery perturb free radical processes and antioxidant potential in common carp (*Cyprinus carpio*) tissues. In: *The International Journal of Biochemistry & Cell Biology* 37(6), S. 1319–1330. DOI: 10.1016/j.biocel.2005.01.006.
- Lushchak, V. I.; Lushchak, L. P.; Mota, A. A.; Hermes-Lima, M. (2001): Oxidative stress and antioxidant defenses in goldfish *Carassius auratus* during anoxia and reoxygenation. In: *American Journal of Physiology. Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* 280(1), R100-7. DOI: 10.1152/ajpregu.2001.280.1.R100.
- Lythgoe, J. N. (1979): *The ecology of vision*. Oxford: Clarendon Pr.
- Maan, M. E.; Seehausen, O. (2011): Ecology, sexual selection and speciation. In: *Ecology Letters* 14(6), S. 591–602. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2011.01606.x.
- MacLaren, D. R.; Rowland, W. J. (2006): Female Preference for Male Lateral Projection Area in the Shortfin Molly, *Poecilia mexicana*: Evidence for a Pre-existing Bias in Sexual Selection. In: *Ethology* 112(7), S. 678–690. DOI: 10.1111/j.1439-0310.2006.01213.x.
- MacNair, M. R.; Christie, P. (1983): Reproductive isolation as a pleiotropic effect of copper tolerance in *Mimulus guttatus*? In: *Heredity* 50(3), S. 295–302. DOI: 10.1038/hdy.1983.31.
- Magurran, A. E. (2005): *Evolutionary ecology. The Trinidadian guppy*. Oxford u.a.: Oxford University Press.
- Magurran, A. E.; Seghers, B. H. (1994): A cost of sexual harassment in the guppy, *Poecilia reticulata*. In: *Proceedings of the Royal Society B - Biological sciences* 258, S. 89–92.
- Magurran, A. E.; Seghers, B. H.; Shaw, P. W.; Carvalho, G. R. (1995): The Behavioral Diversity and Evolution of Guppy, *Poecilia reticulata*, Populations in Trinidad. In: H. Jane Brockmann (Hg.): *Advances in the study of behavior*, Bd. 24. San Diego, London: Academic Press, S. 155–202.
- Mallet, J. (1995): A species definition for the modern synthesis. In: *Trends in Ecology & Evolution* 10(7), S. 294–299. DOI: 10.1016/0169-5347(95)90031-4.
- Marcia, M.; Ermler, U.; Peng, G.; Michel, H. (2009): The structure of Aquifex aeolicus sulfide:quinone oxidoreductase, a basis to understand sulfide detoxification and respiration. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106(24), S. 9625–9630. DOI: 10.1073/pnas.0904165106.
- Martín, J.; López, P. (2008): Female sensory bias may allow honest chemical signaling by male Iberian rock lizards. In: *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62(12), S. 1927–1934. DOI: 10.1007/s00265-008-0624-2.
- Mayr, E. (1942): *Systematics and the origin of species from the viewpoint of a zoologist*. New York: Columbia University Press.
- Mayr, E. (Hg.) (1980): *The evolutionary synthesis: perspectives on the unification of biology*. Cambridge, Mass. u.a.: Harvard University Press.
- McKinnon, J. S.; Mori, S.; Blackman, B. K.; David, L.; Kingsley, D. M.; Jamieson, L.; Chou, J.; Schluter, D. (2004): Evidence for ecology's role in speciation. In: *Nature* 429(6989), S. 294–298. DOI: 10.1038/nature02556.
- McMullin, E. R.; Bergquist, D. C.; Fisher, C. R. (2000): Metazoans in extreme environments: adaptations of hydrothermal vent and hydrocarbon seep fauna. In: *Gravitational and Space Biology Bulletin* 13(2), S. 13–23.
- Merilaita, S. (2003): Visual Background Complexity Facilitates the Evolution of Camouflage. In: *Evolution* 57(6), S. 1248–1254. DOI: 10.1111/j.0014-3820.2003.tb00333.x.
- Meschede, D. (2010): *Gerthsen Physik. 24., überarbeitete Auflage*. Berlin, Heidelberg: Imprint: Springer.
- Meyer, A.; Salzburger, W.; Schartl, M. (2006): Hybrid origin of a swordtail species (Teleostei: Xiphophorus clemenciae) driven by sexual selection. In: *Molecular Ecology* 15(3), S. 721–730. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2006.02810.x.
- Milinski, M.; Bakker, T. C. M. (1990): Female sticklebacks use male coloration in mate choice and hence avoid parasitized males. In: *Nature* 344, S. 330–333. DOI: 10.1038/344330a0.
- Milinski, M.; Heller, R. (1978): Influence of a predator on the optimal foraging behaviour of sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.). In: *Nature* 275(5681), S. 642–644. DOI: 10.1038/275642a0.

- Miller, R. R.; Minckley, W. L.; Norris, S. M. (2005): Freshwater fishes of México. Chicago: University of Chicago Press.
- Mitchell, D.; Paniker, L.; Sanchez, G.; Trono, D.; Nairn, R. (2007): The etiology of sunlight-induced melanoma in *Xiphophorus* hybrid fish. In: *Molecular Carcinogenesis* 46(8), S. 679–684. DOI: 10.1002/mc.20341.
- Mitchell-Olds, T.; Willis, J. H.; Goldstein, D. B. (2007): Which evolutionary processes influence natural genetic variation for phenotypic traits? In: *Nature Reviews Genetics* 8(11), S. 845–856. DOI: 10.1038/nrg2207.
- Moan, J.; Porojnicu, A. C.; Dahlback, A. (2008): Ultraviolet radiation and malignant melanoma. In: *Advances in Experimental Medicine and Biology* 624, S. 104–116. DOI: 10.1007/978-0-387-77574-6_9.
- Møller, A. P. (1990): Fluctuating asymmetry in male sexual ornaments may reliably reveal male quality. In: *Animal Behaviour* 40(6), S. 1185–1187. DOI: 10.1016/S0003-3472(05)80187-3.
- Møller, A. P.; Pomiankowski, A. (1993): Why have birds got multiple sexual ornaments? In: *Behavioral Ecology and Sociobiology* 32(3). DOI: 10.1007/BF00173774.
- Morris, M. R.; Mussel, M.; Ryan, M. J. (1995): Vertical bars on male *Xiphophorus multilineatus*: a signal that deters rival males and attracts females. In: *Behavioral Ecology* 6(3), S. 274–279. DOI: 10.1093/beheco/6.3.274.
- Morris, M. R.; Wagner, W. E.; Ryan, M. J. (1996): A negative correlation between trait and mate preference in *Xiphophorus pygmaeus*. In: *Animal Behaviour* 52(6), S. 1193–1203. DOI: 10.1006/anbe.1996.0267.
- Nagel, L. M.; Schluter, D. (1998): Body Size, Natural Selection, and Speciation in Sticklebacks. In: *Evolution* 52(1), S. 209–218. DOI: 10.2307/2410936.
- Nosil, P. (2004): Reproductive isolation caused by visual predation on migrants between divergent environments. In: *Proceedings Biological Sciences* 271(1547), S. 1521–1528. DOI: 10.1098/rspb.2004.2751.
- Nosil, P. (2005): The Role of Selection and Gene Flow in the Evolution of Sexual Isolation in *Timema* Walking Sticks and Other Orthopteroids. In: *Journal of Orthoptera Research* 14(2), S. 247–253.
- Nosil, P. (2012): *Ecological Speciation*. Oxford: Oxford University Press.
- Nosil, P.; Harmon, L. J.; Seehausen, O. (2009): Ecological explanations for (incomplete) speciation. In: *Trends in Ecology & Evolution* 24(3), S. 145–156. DOI: 10.1016/j.tree.2008.10.011.
- O'Donald, P. (1983): Sexual selection by female choice. In: Patrick Bateson (Hg.): *Mate choice*. Cambridge u.a.: Cambridge University Press, S. 53–66.
- Oehlers, L. P.; Perez, A. N.; Walter, R. B. (2007): Detection of hypoxia-related proteins in medaka (*Oryzias latipes*) brain tissue by difference gel electrophoresis and de novo sequencing of 4-sulfophenyl isothiocyanate-derivatized peptides by matrix-assisted laser desorption/ionization time-of-flight mass spectrometry. In: *Comparative Biochemistry and Physiology. Part C, Toxicology & Pharmacology* 145(1), S. 120–133. DOI: 10.1016/j.cbpc.2006.06.005.
- Oke, K. B.; Rolshausen, G.; LeBlond, C.; Hendry, A. P. (2017): How Parallel Is Parallel Evolution? A Comparative Analysis in Fishes. In: *The American Naturalist* 190(1), S. 1–16. DOI: 10.1086/691989.
- Oliveira, R. F.; Rosenthal, G. G.; Schlupp, I.; McGregor, P. K.; Cuthill, I. C.; Endler, J. A.; Fleishman, L. J.; Zeil, J.; Barata, E.; Burford, F.; Gonçalves, D.; Haley, M.; Jakobsson, S.; Jennions, M. D.; Körner, K. E.; Lindström, L.; Peake, T.; Pilastro, A.; Pope, D. S.; Roberts, S. G. B.; Rowe, C.; Smith, J.; Waas, J. R. (2000): Considerations on the use of video playbacks as visual stimuli: the Lisbon workshop consensus. In: *Acta Ethologica* 3(1), S. 61–65. DOI: 10.1007/s102110000019.
- Olson, V. A.; Owens, I. P. F. (1998): Costly sexual signals: are carotenoids rare, risky or required? In: *Trends in Ecology & Evolution* 13(12), S. 510–514. DOI: 10.1016/S0169-5347(98)01484-0.
- Palacios, M.; Arias-Rodriguez, L.; Plath, M.; Eifert, C.; Lerp, H.; Lamboj, A.; Voelker, G.; Tobler, M. (2013): The rediscovery of a long described species reveals additional complexity in speciation patterns of poeciliid fishes in sulfide springs. In: *PLoS ONE* 8(8), e71069. DOI: 10.1371/journal.pone.0071069.
- Panhuis, T. M.; Butlin, R. K.; Zuk, M.; Tregenza, T. (2001): Sexual selection and speciation. In: *Trends in Ecology & Evolution* 16(7), S. 364–371. DOI: 10.1016/S0169-5347(01)02160-7.
- Parzefall, J. (1969): Zur vergleichenden Ethologie verschiedener *Mollinnesia*-Arten einschliesslich einer Höhlenform von *M. sphenops*. In: *Behaviour* 33(1/2), S. 1–37. DOI: 10.1163/156853969X00297.

- Parzefall, J. (1974): Rückbildung aggressiver Verhaltensweisen bei einer Höhlenform von *Poecilia sphenops* (Pisces, Poeciliidae). In: *Z Tierpsychol (Zeitschrift für Tierpsychologie)* 35(1), S. 66–84. DOI: 10.1111/j.1439-0310.1974.tb00433.x.
- Parzefall, J. (1979): Zur Genetik und biologischen Bedeutung des Aggressionsverhaltens von *Poecilia sphenops* (Pisces, Poeciliidae). In: *Z Tierpsychol (Zeitschrift für Tierpsychologie)* 50, S. 399–422.
- Parzefall, J. (1993): Schooling behaviour in population-hybrids of *Astyanax fasciatus* and *Poecilia mexicana* (Pisces, Characidae and Poeciliidae). In: Johannes H. Schröder, Johann Bauer und Manfred Scharl (Hg.): *Trends in Ichthyology, An International Perspective*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, S. 297–303.
- Parzefall, J. (2001): A review of morphological and behavioural changes in the Cave Molly, *Poecilia mexicana*, from Tabasco, Mexico. In: *Environmental Biology of Fishes* 62(1/3), S. 263–275. DOI: 10.1023/A:1011899817764.
- Passow, C. N.; Brown, A. P.; Arias-Rodriguez, L.; Yee, M.-C.; Sockell, A.; Scharl, M.; Warren, W. C.; Bustamante, C.; Kelley, J. L.; Tobler, M. (2017a): Complexities of gene expression patterns in natural populations of an extremophile fish (*Poecilia mexicana*, Poeciliidae). In: *Molecular Ecology* 26(16), S. 4211–4225. DOI: 10.1111/mec.14198.
- Passow, C. N.; Henpita, C.; Shaw, J. H.; Quackenbush, C. R.; Warren, W. C.; Scharl, M.; Arias-Rodriguez, L.; Kelley, J. L.; Tobler, M. (2017b): The roles of plasticity and evolutionary change in shaping gene expression variation in natural populations of extremophile fish. In: *Molecular Ecology* 26(22), S. 6384–6399. DOI: 10.1111/mec.14360.
- Petrie, M. (1994): Improved growth and survival of offspring of peacocks with more elaborate trains. In: *Nature* 371(6498), S. 598–599. DOI: 10.1038/371598a0.
- Pfennig, K. S. (1998): The evolution of mate choice and the potential for conflict between species and mate-quality recognition. In: *Proceedings of the Royal Society B - Biological sciences* 265(1407), S. 1743–1748. DOI: 10.1098/rspb.1998.0497.
- Pfenninger, M.; Lerp, H.; Tobler, M.; Passow, C. N.; Kelley, J. L.; Funke, E.; Greshake, B.; Erkoc, U. K.; Berberich, T.; Plath, M. (2014): Parallel evolution of *cox* genes in H₂S-tolerant fish as key adaptation to a toxic environment. In: *Nature Communications* 5, S. 3873. DOI: 10.1038/ncomms4873.
- Phelps, S. M.; Rand, A. S.; Ryan, M. J. (2006): A cognitive framework for mate choice and species recognition. In: *The American Naturalist* 167(1), S. 28–42. DOI: 10.1086/498538.
- Plath, M. (2008): Male mating behavior and costs of sexual harassment for females in cavernicolous and extremophile populations of Atlantic mollies (*Poecilia mexicana*). In: *Behaviour* 145(1), S. 73–98. DOI: 10.1163/156853908782687241.
- Plath, M.; Hauswaldt, J. S.; Moll, K.; Tobler, M.; García de León, F. J.; Schlupp, I.; Tiedemann, R. (2007a): Local adaptation and pronounced genetic differentiation in an extremophile fish, *Poecilia mexicana*, inhabiting a Mexican cave with toxic hydrogen sulphide. In: *Molecular Ecology* 16(5), S. 967–976. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2006.03212.x.
- Plath, M.; Hermann, B.; Schröder, C.; Riesch, R.; Tobler, M.; García de León, F. J.; Schlupp, I.; Tiedemann, R. (2010a): Locally adapted fish populations maintain small-scale genetic differentiation despite perturbation by a catastrophic flood event. In: *BMC Evolutionary Biology* 10, S. 256. DOI: 10.1186/1471-2148-10-256.
- Plath, M.; Heubel, K. U.; García de León, F. J.; Schlupp, I. (2005): Cave molly females (*Poecilia mexicana*, Poeciliidae, Teleostei) like well-fed males. In: *Behavioral Ecology and Sociobiology* 58(2), S. 144–151. DOI: 10.1007/s00265-005-0918-6.
- Plath, M.; Makowicz, A. M.; Schlupp, I.; Tobler, M. (2007b): Sexual harassment in live-bearing fishes (Poeciliidae): comparing courting and noncourting species. In: *Behavioral Ecology* 18(4), S. 680–688. DOI: 10.1093/beheco/arm030.
- Plath, M.; Parzefall, J.; Körner, K. E.; Schlupp, I. (2004): Sexual selection in darkness? Female mating preferences in surface- and cave-dwelling Atlantic mollies, *Poecilia mexicana* (Poeciliidae, Teleostei). In: *Behavioral Ecology and Sociobiology* 55(6), S. 596–601. DOI: 10.1007/s00265-003-0750-9.

- Plath, M.; Parzefall, J.; Schlupp, I. (2003): The role of sexual harassment in cave and surface dwelling populations of the Atlantic molly, *Poecilia mexicana* (Poeciliidae, Teleostei). In: Behavioral Ecology and Sociobiology 54(3), S. 303–309. DOI: 10.1007/s00265-003-0625-0.
- Plath, M.; Pfenninger, M.; Lerp, H.; Riesch, R.; Eschenbrenner, C.; Slattery, P. A.; Bierbach, D.; Herrmann, N.; Schulte, M.; Arias-Rodriguez, L.; Rimber Indy, J.; Passow, C. N.; Tobler, M. (2013): Genetic differentiation and selection against migrants in evolutionarily replicated extreme environments. In: Evolution 67(9), S. 2647–2661. DOI: 10.1111/evo.12133.
- Plath, M.; Riesch, R.; Oranth, A.; Dzienko, J.; Karau, N.; Schießl, A.; Stadler, S.; Wigh, A.; Zimmer, C.; Arias-Rodriguez, L.; Schlupp, I.; Tobler, M. (2010b): Complementary effect of natural and sexual selection against immigrants maintains differentiation between locally adapted fish. In: Die Naturwissenschaften 97(8), S. 769–774. DOI: 10.1007/s00114-010-0691-x.
- Plath, M.; Schlupp, I.; Parzefall, J.; Riesch, R. (2007c): Female choice for large body size in the cave molly, *Poecilia mexicana* (Poeciliidae, Teleostei): influence of species- and sex-specific cues. In: Behaviour 144, S. 1147–1160.
- Plath, M.; Seggel, U.; Burmeister, H.; Heubel, K. U.; Schlupp, I. (2006): Choosy males from the underground: male mating preferences in surface- and cave-dwelling Atlantic mollies (*Poecilia mexicana*). In: Die Naturwissenschaften 93(3), S. 103–109. DOI: 10.1007/s00114-005-0072-z.
- Plath, M.; Tobler, M. (2010): Subterranean Fishes of Mexico (*Poecilia mexicana*, Poeciliidae). In: Eleonora Trajano, Maria Elina Bichuette und B. G. Kapoor (Hg.): Biology of subterranean fishes. 1st ed. Enfield, N.H., Boca Raton: Science Publishers; CRC Press, S. 283–332.
- Plath, M.; Tobler, M.; Riesch, R.; García de León, F. J.; Giere, O.; Schlupp, I. (2007d): Survival in an extreme habitat: the roles of behaviour and energy limitation. In: Die Naturwissenschaften 94(12), S. 991–996. DOI: 10.1007/s00114-007-0279-2.
- Polverino, G.; Liao, J. C.; Porfiri, M. (2013): Mosquitofish (*Gambusia affinis*) Preference and Behavioral Response to Animated Images of Conspecifics Altered in Their Color, Aspect Ratio, and Swimming Depth. In: PLoS ONE 8(1), e54315. DOI: 10.1371/journal.pone.0054315.
- Pomiankowski, A. (1988): The evolution of female mating preferences for male genetic quality. In: Paul H. Harvey und Linda Partridge (Hg.): Oxford surveys in evolutionary biology. Oxford: OUP, S. 136–184.
- Poulton, E. B. (1890): The Colours of Animals. Their meaning and use especially considered in the case of insects. 2nd ed. S.l.: Kegan Paul Trench Trubner (International Scientific Series, vol 68).
- Powell, D. L.; Rosenthal, G. G. (2017): What artifice can and cannot tell us about animal behavior. In: Current Zoology 63(1), S. 21–26. DOI: 10.1093/cz/zow091.
- Powell, J. R. (1978): The founder-flush speciation theory: an experimental approach. In: Evolution 32(3), S. 465–474. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1978.tb04589.x.
- Price, A. R. G. (2002): Simultaneous 'hotspots' and 'coldspots' of marine biodiversity and implications for global conservation. In: Marine Ecology Progress Series 241, S. 23–27. DOI: 10.3354/meps241023.
- Pritchard, J. K.; Stephens, M.; Donnelly, P. (2000): Inference of population structure using multilocus genotype data. In: Genetics 155(2), S. 945–959.
- Rafferty, N. E.; Boughman, J. W. (2006): Olfactory mate recognition in a sympatric species pair of three-spined sticklebacks. In: Behavioral Ecology 17(6), S. 965–970. DOI: 10.1093/beheco/arl030.
- Räsänen, K.; Hendry, A. P. (2014): Asymmetric reproductive barriers and mosaic reproductive isolation: insights from Misty lake-stream stickleback. In: Ecology and Evolution 4(7), S. 1166–1175. DOI: 10.1002/ece3.1012.
- Rice, W. R.; Hostert, E. E. (1993): Laboratory experiments on speciation: What have we learned in 40 years? In: Evolution 47(6), S. 1637–1653. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1993.tb01257.x.
- Rice, W. R.; Salt, G. W. (1990): The evolution of reproductive isolation as a correlated character under sympatric conditions: Experimental evidence. In: Evolution 44(5), S. 1140–1152. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1990.tb05221.x.
- Riesch, R.; Duwe, V.; Herrmann, N.; Padur, L.; Ramm, A.; Scharnweber, K.; Schulte, M.; Schulz-Mirbach, T.; Ziege, M.; Plath, M. (2009): Variation along the shy–bold continuum in extremophile fishes (*Poecilia mexicana*,

- Poecilia sulphuraria). In: Behavioral Ecology and Sociobiology 63(10), S. 1515–1526. DOI: 10.1007/s00265-009-0780-z.
- Riesch, R.; Martin, R. A.; Langerhans, R. B. (2013): Predation's role in life-history evolution of a livebearing fish and a test of the Trexler-DeAngelis model of maternal provisioning. In: The American Naturalist 181(1), S. 78–93. DOI: 10.1086/668597.
- Riesch, R.; Oranth, A.; Dzienko, J.; Karau, N.; Schießl, A.; Stadler, S.; Wigh, A.; Zimmer, C.; Arias-Rodriguez, L.; Schlupp, I.; Plath, M. (2010a): Extreme habitats are not refuges: poeciliids suffer from increased aerial predation risk in sulphidic southern Mexican habitats. In: Biological Journal of the Linnean Society 101(2), S. 417–426. DOI: 10.1111/j.1095-8312.2010.01522.x.
- Riesch, R.; Plath, M.; Bierbach, D. (2018): Ecology and evolution along environmental gradients. In: Current Zoology 64(2), S. 193–196. DOI: 10.1093/cz/zoy015.
- Riesch, R.; Plath, M.; García de León, F. J.; Schlupp, I. (2010b): Convergent life-history shifts: toxic environments result in big babies in two clades of poeciliids. In: Die Naturwissenschaften 97(2), S. 133–141. DOI: 10.1007/s00114-009-0613-y.
- Riesch, R.; Plath, M.; Schlupp, I. (2010c): Toxic hydrogen sulfide and dark caves: life-history adaptations in a livebearing fish (*Poecilia mexicana*, Poeciliidae). In: Ecology 91(5), S. 1494–1505. DOI: 10.1890/09-1008.1.
- Riesch, R.; Plath, M.; Schlupp, I. (2011a): Speciation in caves: experimental evidence that permanent darkness promotes reproductive isolation. In: Biology Letters 7(6), S. 909–912. DOI: 10.1098/rsbl.2011.0237.
- Riesch, R.; Plath, M.; Schlupp, I. (2011b): Toxic hydrogen sulphide and dark caves: pronounced male life-history divergence among locally adapted *Poecilia mexicana* (Poeciliidae). In: Journal of Evolutionary Biology 24(3), S. 596–606. DOI: 10.1111/j.1420-9101.2010.02194.x.
- Riesch, R.; Plath, M.; Schlupp, I.; Tobler, M.; Brian Langerhans, R. (2014): Colonisation of toxic environments drives predictable life-history evolution in livebearing fishes (Poeciliidae). In: Ecology Letters 17(1), S. 65–71. DOI: 10.1111/ele.12209.
- Riesch, R.; Schlupp, I.; Langerhans, R. B.; Plath, M. (2011c): Shared and unique patterns of embryo development in extremophile poeciliids. In: PLoS ONE 6(11), e27377. DOI: 10.1371/journal.pone.0027377.
- Riesch, R.; Schlupp, I.; Tobler, M.; Plath, M. (2006): Reduction of the association preference for conspecifics in cave-dwelling Atlantic mollies, *Poecilia mexicana*. In: Behavioral Ecology and Sociobiology 60(6), S. 794–802. DOI: 10.1007/s00265-006-0223-z.
- Riesch, R.; Tobler, M.; Lerp, H.; Jourdan, J.; Dumas, T.; Nosil, P.; Langerhans, R. B.; Plath, M. (2016): Extremophile Poeciliidae: multivariate insights into the complexity of speciation along replicated ecological gradients. In: BMC Evolutionary Biology 16, S. 136. DOI: 10.1186/s12862-016-0705-1.
- Riesch, R.; Tobler, M.; Plath, M. (Hg.) (2015a): Extremophile Fishes. Cham u.a.: Springer International Publishing.
- Riesch, R.; Tobler, M.; Plath, M. (2015b): Hydrogen sulfide-toxic habitats. In: Rüdiger Riesch, Michael Tobler und Martin Plath (Hg.): Extremophile Fishes, chapter 7. Cham u.a.: Springer International Publishing, S. 137–159.
- Rios-Cardenas, O.; Morris, M. R. (2011): Precopulatory sexual selection. In: Jonathan P. Evans, Andrea Pilastro und Ingo Schlupp (Hg.): Ecology and evolution of poeciliid fishes. Chicago: University of Chicago Press, S. 187–196.
- Rios-Cardenas, O.; Tudor, M. S.; Morris, M. R. (2007): Female preference variation has implications for the maintenance of an alternative mating strategy in a swordtail fish. In: Animal Behaviour 74(3), S. 633–640. DOI: 10.1016/j.anbehav.2007.01.002.
- Roach, K. A.; Tobler, M.; Winemiller, K. O. (2011): Hydrogen sulfide, bacteria, and fish: a unique, subterranean food chain. In: Ecology 92(11), S. 2056–2062.
- Rodd, F. H.; Hughes, K. A.; Grether, G. F.; Baril, C. T. (2002): A possible non-sexual origin of mate preference: are male guppies mimicking fruit? In: Proceedings of the Royal Society B - Biological sciences 269(1490), S. 475–481. DOI: 10.1098/rspb.2001.1891.

- Rosales Lagarde, L. (2012): Investigation of karst brackish-sulfidic springs and their role in the hydrogeology, subsurface water-rock interactions, and speleogenesis at northern Sierra de Chiapas, Mexico. Ph. D. Dissertation. Socorro, NM, USA: New Mexico Institute of Mining and Technology.
- Rosales Lagarde, L.; Boston, P. J.; Campbell, A.; Stafford, K. W. (2006): Possible structural connection between Chichón Volcano and the sulfur-rich springs of Villa Luz Cave (a. k. a. Cueva de las Sardinas), Southern Mexico. In: Association of Mexican Cave Studies Bulletin 19, S. 177–184.
- Rosenthal, G. G. (2000): Design considerations and techniques for constructing video stimuli. In: Acta Ethologica 3(1), S. 49–54. DOI: 10.1007/s102110000024.
- Rosenthal, G. G.; Evans, C. S. (1998): Female preference for swords in *Xiphophorus helleri* reflects a bias for large apparent size. In: Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 95(8), S. 4431–4436. DOI: 10.1073/pnas.95.8.4431.
- Rosenthal, G. G.; Ryan, M. J. (2005): Assortative preferences for stripes in danios. In: Animal Behaviour 70(5), S. 1063–1066. DOI: 10.1016/j.anbehav.2005.02.005.
- Rowe, L.; Houle, D. (1996): The lek paradox and the capture of genetic variance by condition dependent traits. In: Proceedings of the Royal Society B - Biological sciences 263(1375), S. 1415–1421. DOI: 10.1098/rspb.1996.0207.
- Rowland, H. M. (2009): From Abbott Thayer to the present day: what have we learned about the function of countershading? In: Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 364(1516), S. 519–527. DOI: 10.1098/rstb.2008.0261.
- Rundle, H. D. (2000): Natural Selection and Parallel Speciation in Sympatric Sticklebacks. In: Science 287(5451), S. 306–308. DOI: 10.1126/science.287.5451.306.
- Rundle, H. D. (2002): A test of ecologically dependent postmating isolation between sympatric sticklebacks. In: Evolution 56(2), S. 322–329. DOI: 10.1111/j.0014-3820.2002.tb01342.x.
- Rundle, H. D.; Boughman, J. W. (2010): Behavioral ecology and speciation. In: C. W. Fox (Hg.): Evolutionary Behavioral Ecology. 1st ed. New York: Oxford University Press, S. 471–487.
- Rundle, H. D.; Nosil, P. (2005): Ecological speciation. In: Ecology Letters 8(3), S. 336–352. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2004.00715.x.
- Rundle, H. D.; Whitlock, M. C. (2001): A genetic interpretation of ecologically dependent isolation. In: Evolution 55(1), S. 198–201. DOI: 10.1111/j.0014-3820.2001.tb01284.x.
- Ruxton, G. D.; Speed, M. P.; Kelly, D. J. (2004): What, if anything, is the adaptive function of countershading? In: Animal Behaviour 68(3), S. 445–451. DOI: 10.1016/j.anbehav.2003.12.009.
- Ryan, M. J. (1993): Sexual selection on p-alleles and the evolution of mating asymmetries in swordtails (*Xiphophorus nigrensis* and *X. pygmaeus*). In: Johannes H. Schröder, Johann Bauer und Manfred Scharl (Hg.): Trends in Ichthyology, An International Perspective. Oxford: Blackwell Scientific Publications, S. 269–277.
- Ryan, M. J.; Cummings, M. E. (2013): Perceptual Biases and Mate Choice. In: Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 44(1), S. 437–459. DOI: 10.1146/annurev-ecolsys-110512-135901.
- Ryan, M. J.; Hews, D. K.; Wagner, W. E. (1990): Sexual selection on alleles that determine body size in the swordtail *Xiphophorus nigrensis*. In: Behavioral Ecology and Sociobiology 26(4), S. 231–237. DOI: 10.1007/BF00178316.
- Ryan, M. J.; Rand, A. S. (1993): Species Recognition and Sexual Selection as a Unitary Problem in Animal Communication. In: Evolution 47(2), S. 647. DOI: 10.2307/2410076.
- Ryan, M. J.; Wagner, W. E. (1987): Asymmetries in mating preferences between species: female swordtails prefer heterospecific males. In: Science 236(4801), S. 595–597. DOI: 10.1126/science.236.4801.595.
- Schemske, D. W. (2000): Understanding the origin of species. In: Evolution 54(3), S. 1069–1073. DOI: 10.1111/j.0014-3820.2000.tb00111.x.
- Schindler, S.; Breidbach, O.; Jost, J. (2013): Preferring the fittest mates: an analytically tractable model. In: Journal of Theoretical Biology 317, S. 30–38. DOI: 10.1016/j.jtbi.2012.09.018.

- Schlupp, I.; Colston, T. J.; Joachim, B. L.; Riesch, R. (2013): Translocation of cave fish (*Poecilia mexicana*) within and between natural habitats along a toxicity gradient. In: *Ecology of Freshwater Fish* 22(2), S. 228–233. DOI: 10.1111/eff.12017.
- Schluter, D. (2000): *The Ecology of Adaptive Radiation*. Oxford: Oxford University Press (Oxford series in ecology and evolution).
- Schluter, D. (2001): Ecology and the origin of species. In: *Trends in Ecology & Evolution* 16(7), S. 372–380. DOI: 10.1016/S0169-5347(01)02198-X.
- Schluter, D. (2009): Evidence for ecological speciation and its alternative. In: *Science* 323(5915), S. 737–741. DOI: 10.1126/science.1160006.
- Schluter, D.; Nagel, L. M. (1995): Parallel Speciation by Natural Selection. In: *The American Naturalist* 146(2), S. 292–301.
- Schultz, J. (2016): *Die Ökozonen der Erde*. 5. vollst. überarb. Aufl. Stuttgart: Ulmer (UTB, 1514).
- Schumer, M.; Powell, D. L.; Delclós, P. J.; Squire, M.; Cui, R.; Andolfatto, P.; Rosenthal, G. G. (2017): Assortative mating and persistent reproductive isolation in hybrids. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 114(41), S. 10936–10941. DOI: 10.1073/pnas.1711238114.
- Seehausen, O.; Terai, Y.; Magalhaes, I. S.; Carleton, K. L.; Mrosso, H. D. J.; Miyagi, R.; van der Sluijs, I.; Schneider, M. V.; Maan, M. E.; Tachida, H.; Imai, H.; Okada, N. (2008): Speciation through sensory drive in cichlid fish. In: *Nature* 455(7213), S. 620–626. DOI: 10.1038/nature07285.
- Seehausen, O.; van Alphen, J. J. M. (1998): The effect of male coloration on female mate choice in closely related Lake Victoria cichlids (*Haplochromis nyererei* complex). In: *Behavioral Ecology and Sociobiology* 42(1), S. 1–8. DOI: 10.1007/s002650050405.
- Sefc, K. M.; Brown, A. C.; Clotfelter, E. D. (2014): Carotenoid-based coloration in cichlid fishes. In: *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A, Molecular & Integrative Physiology* 173C, S. 42–51. DOI: 10.1016/j.cbpa.2014.03.006.
- Seghers, B. H. (1974): Schooling behavior in the guppy (*Poecilia reticulata*): an evolutionary response to predation. In: *Evolution* 28(3), S. 486–489. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1974.tb00774.x.
- Senar, J. C. (2006): Color displays as intrasexual signals of aggression and dominance. In: *Bird Coloration* 2, S. 87–136.
- Servedio, M. R. (2007): Male versus female mate choice: sexual selection and the evolution of species recognition via reinforcement. In: *Evolution* 61(12), S. 2772–2789. DOI: 10.1111/j.1558-5646.2007.00247.x.
- Servedio, M. R.; Boughman, J. W. (2017): The Role of Sexual Selection in Local Adaptation and Speciation. In: *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 48(1), S. 85–109. DOI: 10.1146/annurev-ecolsys-110316-022905.
- Servedio, M. R.; Noor, M. A. F. (2003): The Role of Reinforcement in Speciation: Theory and Data. In: *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34(1), S. 339–364. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132412.
- Servedio, M. R.; van Doorn, G. S.; Kopp, M.; Frame, A. M.; Nosil, P. (2011): Magic traits in speciation: 'magic' but not rare? In: *Trends in Ecology & Evolution* 26(8), S. 389–397. DOI: 10.1016/j.tree.2011.04.005.
- Shahak, Y.; Hauska, G. (2008): Sulfide Oxidation from Cyanobacteria to Humans: Sulfide–Quinone Oxidoreductase (SQR). In: Rüdiger Hell (Hg.): *Sulfur metabolism in phototrophic organisms*, Bd. 27. Dordrecht u.a.: Springer (Advances in Photosynthesis and Respiration, 27), S. 319–335.
- Sherman, P. W.; Reeve, H. K.; Pfennig, D. W. (1978): Recognition systems. In: J. R. Krebs und N. B. Davies (Hg.): *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. 1st edn. London: Blackwell Scientific Publications, S. 69–96.
- Slattery, P. A.; Eschenbrenner, C.; Arias-Rodriguez, L.; Streit, B.; Bierbach, D.; Riesch, R.; Tobler, M.; Pfenninger, M.; Feldmeyer, B.; Plath, M.; Lerp, H. (2012): Twelve new microsatellite loci for the sulphur molly (*Poecilia sulphuraria*) and the related Atlantic molly (*P. mexicana*). In: *Conservation Genetics Resources* 4(4), S. 935–937. DOI: 10.1007/s12686-012-9677-7.

- Smith, J. W.; Benkman, C. W. (2007): A coevolutionary arms race causes ecological speciation in crossbills. In: *The American Naturalist* 169(4), S. 455–465. DOI: 10.1086/511961.
- Smith, M.; Belk, M. (2001): Risk assessment in western mosquitofish (*Gambusia affinis*): do multiple cues have additive effects? In: *Behavioral Ecology and Sociobiology* 51(1), S. 101–107. DOI: 10.1007/s002650100415.
- Soares, D.; Niemiller, M. L. (2013): Sensory Adaptations of Fishes to Subterranean Environments. In: *BioScience* 63(4), S. 274–283. DOI: 10.1525/bio.2013.63.4.7.
- Sommer-Trembo, C.; Bierbach, D.; Arias-Rodriguez, L.; Verel, Y.; Jourdan, J.; Zimmer, C.; Riesch, R.; Streit, B.; Plath, M. (2016): Does personality affect premating isolation between locally-adapted populations? In: *BMC Evolutionary Biology* 16, S. 138. DOI: 10.1186/s12862-016-0712-2.
- Stoner, G.; Breden, F. (1988): Phenotypic differentiation in female preference related to geographic variation in male predation risk in the Trinidad guppy (*Poecilia reticulata*). In: *Behavioral Ecology and Sociobiology* 22(4), S. 285–291. DOI: 10.1007/BF00299844.
- Sturtevant, A. H. (1920): Genetic Studies on *Drosophila simulans*. I. Introduction. Hybrids with *Drosophila melanogaster*. In: *Genetics* 5(5), S. 488–500.
- Sundin, J.; Berglund, A.; Rosenqvist, G. (2010): Turbidity Hampers Mate Choice in a Pipefish. In: *Ethology* 8, no. no. DOI: 10.1111/j.1439-0310.2010.01787.x.
- Svedin, N.; Wiley, C.; Veen, T.; Gustafsson, L.; Qvarnström, A. (2008): Natural and sexual selection against hybrid flycatchers. In: *Proceedings Biological Sciences* 275(1635), S. 735–744. DOI: 10.1098/rspb.2007.0967.
- Tedore, C.; Johnsen, S. (2017): Using RGB displays to portray color realistic imagery to animal eyes. In: *Current Zoology* 63(1), S. 27–34. DOI: 10.1093/cz/zow076.
- Thayer, G. H.; Thayer, A. H. (1909): Concealing-coloration in the animal kingdom: an exposition of the laws of disguise through color and pattern being a summary of Abbott H. Thayer's discoveries. New York: The Macmillan Co.
- Theissen, U.; Hoffmeister, M.; Grieshaber, M. K.; Martin, W. (2003): Single eubacterial origin of eukaryotic sulfide:quinone oxidoreductase, a mitochondrial enzyme conserved from the early evolution of eukaryotes during anoxic and sulfidic times. In: *Molecular Biology and Evolution* 20(9), S. 1564–1574. DOI: 10.1093/molbev/msg174.
- Thibert-Plante, X.; Gavrillets, S. (2013): Evolution of mate choice and the so-called magic traits in ecological speciation. In: *Ecology Letters* 16(8), S. 1004–1013. DOI: 10.1111/ele.12131.
- Thornhill, R. (1976): Sexual Selection and Nuptial Feeding Behavior in *Bittacus apicalis* (Insecta: Mecoptera). In: *The American Naturalist* 110(974), S. 529–548. DOI: 10.1086/283089.
- Thornhill, R. (1980): Mate choice in *Hylobittacus apicalis* (Insecta: Mecoptera) and its relation to some models of female choice. In: *Evolution* 34(3), S. 519–538. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1980.tb04841.x.
- Tiedemann, R.; Moll, K.; Paulus, K. B.; Schlupp, I. (2005): New microsatellite loci confirm hybrid origin, parthenogenetic inheritance, and mitotic gene conversion in the gynogenetic Amazon molly (*Poecilia formosa*). In: *Molecular Ecology Notes* 5(3), S. 586–589. DOI: 10.1111/j.1471-8286.2005.00993.x.
- Tinghitella, R. M.; Weigel, E. G.; Head, M. L.; Boughman, J. W. (2013): Flexible mate choice when mates are rare and time is short. In: *Ecology and Evolution* 3(9), S. 2820–2831. DOI: 10.1002/ece3.666.
- Tobler, M. (2008): Divergence in trophic ecology characterizes colonization of extreme habitats. In: *Biological Journal of the Linnean Society* 95(3), S. 517–528. DOI: 10.1111/j.1095-8312.2008.01063.x.
- Tobler, M.; Coleman, S. W.; Perkins, B. D.; Rosenthal, G. G. (2010): Reduced opsin gene expression in a cave-dwelling fish. In: *Biology Letters* 6(1), S. 98–101. DOI: 10.1098/rsbl.2009.0549.
- Tobler, M.; Culumber, Z. W.; Plath, M.; Winemiller, K. O.; Rosenthal, G. G. (2011a): An indigenous religious ritual selects for resistance to a toxicant in a livebearing fish. In: *Biology Letters* 7(2), S. 229–232. DOI: 10.1098/rsbl.2010.0663.
- Tobler, M.; Dewitt, T. J.; Schlupp, I.; García de León, F. J.; Herrmann, R.; Feulner, P. G. D.; Tiedemann, R.; Plath, M. (2008a): Toxic hydrogen sulfide and dark caves: phenotypic and genetic divergence across two abiotic environmental gradients in *Poecilia mexicana*. In: *Evolution* 62(10), S. 2643–2659. DOI: 10.1111/j.1558-5646.2008.00466.x.

- Tobler, M.; Hastings, L. (2011): Convergent Patterns of Body Shape Differentiation in Four Different Clades of Poeciliid Fishes Inhabiting Sulfide Springs. In: *Evolutionary Biology* 38(4), S. 412–421. DOI: 10.1007/s11692-011-9129-4.
- Tobler, M.; Kelley, J. L.; Plath, M.; Riesch, R. (2018): Extreme environments and the origins of biodiversity: Adaptation and speciation in sulphide spring fishes. In: *Molecular Ecology* 27(4), S. 843–859. DOI: 10.1111/mec.14497.
- Tobler, M.; Palacios, M.; Chapman, L. J.; Mitrofanov, I.; Bierbach, D.; Plath, M.; Arias-Rodriguez, L.; García de León, F. J.; Mateos, M. (2011b): Evolution in extreme environments: replicated phenotypic differentiation in livebearing fish inhabiting sulfidic springs. In: *Evolution* 65(8), S. 2213–2228. DOI: 10.1111/j.1558-5646.2011.01298.x.
- Tobler, M.; Plath, M. (2009): Threatened fishes of the world: *Poecilia sulphuraria* (Alvarez, 1948) (Poeciliidae). In: *Environmental Biology of Fishes* 85(4), S. 333–334. DOI: 10.1007/s10641-009-9506-3.
- Tobler, M.; Plath, M. (2011): Living in extreme environments. In: Jonathan P. Evans, Andrea Pilastro und Ingo Schlupp (Hg.): *Ecology and evolution of poeciliid fishes*. Chicago: University of Chicago Press, S. 120–127.
- Tobler, M.; Riesch, R.; García de León, F. J.; Schlupp, I.; Plath, M. (2008b): A new and morphologically distinct population of cavernicolous *Poecilia mexicana* (Poeciliidae: Teleostei). In: *Environmental Biology of Fishes* 82(1), S. 101–108. DOI: 10.1007/s10641-007-9258-x.
- Tobler, M.; Riesch, R.; García de León, F. J.; Schlupp, I.; Plath, M. (2008c): Two endemic and endangered fishes, *Poecilia sulphuraria* (Alvarez, 1948) and *Gambusia eurystoma* Miller, 1975 (Poeciliidae, Teleostei) as only survivors in a small sulphidic habitat. In: *Journal of Fish Biology* 72(3), S. 523–533. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2007.01716.x.
- Tobler, M.; Riesch, R.; Plath, M. (2015): Extremophile Fishes: An integrative Synthesis. In: Rüdiger Riesch, Michael Tobler und Martin Plath (Hg.): *Extremophile Fishes*, chapter 12. Cham u.a.: Springer International Publishing, S. 279–296.
- Tobler, M.; Riesch, R.; Tobler, C. M.; Plath, M. (2009a): Compensatory behaviour in response to sulphide-induced hypoxia affects time budgets, feeding efficiency, and predation risk. In: *Evolutionary Ecology Research* 11, S. 935–948.
- Tobler, M.; Riesch, R.; Tobler, C. M.; Schulz-Mirbach, T.; Plath, M. (2009b): Natural and sexual selection against immigrants maintains differentiation among micro-allopatric populations. In: *Journal of Evolutionary Biology* 22(11), S. 2298–2304. DOI: 10.1111/j.1420-9101.2009.01844.x.
- Tobler, M.; Schlupp, I.; Heubel, K. U.; Riesch, R.; García de León, F. J.; Giere, O.; Plath, M. (2006): Life on the edge: hydrogen sulfide and the fish communities of a Mexican cave and surrounding waters. In: *Extremophiles* 10(6), S. 577–585. DOI: 10.1007/s00792-006-0531-2.
- Tobler, M.; Schlupp, I.; Plath, M. (2007): Predation of a cave fish (*Poecilia mexicana*, Poeciliidae) by a giant water-bug (*Belostoma*, Belostomatidae) in a Mexican sulphur cave. In: *Ecological Entomology* 32(5), S. 492–495. DOI: 10.1111/j.1365-2311.2007.00892.x.
- Tobler, M.; Schlupp, I.; Plath, M. (2008d): Does divergence in female mate choice affect male size distributions in two cave fish populations? In: *Biology Letters* 4(5), S. 452–454. DOI: 10.1098/rsbl.2008.0259.
- Tobler, M.; Schlupp, I.; Plath, M. (2011c): Costly interactions between the sexes: combined effects of male sexual harassment and female choice? In: *Behavioral Ecology* 22(4), S. 723–729. DOI: 10.1093/beheco/arr044.
- Townsend, C. R.; Begon, M.; Harper, J. L. (2003): *Essentials of Ecology*. 3rd ed. Malden, Mass.: Blackwell Publishers.
- Trexler, J. C.; Travis, J. (1990): Phenotypic plasticity in the sailfin molly, *Poecilia latipinna* (Pisces: Poeciliidae). I. Field experiments. In: *Evolution* 44(1), S. 143–156. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1990.tb04285.x.
- Tsurumi, M. (2003): Diversity at hydrothermal vents. In: *Global Ecology and Biogeography* 12(3), S. 181–190. DOI: 10.1046/j.1466-822X.2003.00016.x.
- van Doorn, G. S.; Edelaar, P.; Weissing, F. J. (2009): On the origin of species by natural and sexual selection. In: *Science* 326(5960), S. 1704–1707. DOI: 10.1126/science.1181661.

- Veen, T.; Otto, S. P. (2015): Liking the good guys: amplifying local adaptation via the evolution of condition-dependent mate choice. In: *Journal of Evolutionary Biology* 28(10), S. 1804–1815. DOI: 10.1111/jeb.12696.
- Via, S.; Bouck, A. C.; Skillman, S. (2000): Reproductive isolation between divergent races of pea aphids on two hosts. II. Selection against migrants and hybrids in the parental environments. In: *Evolution* 54(5), S. 1626–1637. DOI: 10.1111/j.0014-3820.2000.tb00707.x.
- von Schantz, T.; Bensch, S.; Grahn, M.; Hasselquist, D.; Wittzell, H. (1999): Good genes, oxidative stress and condition-dependent sexual signals. In: *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 266(1414), S. 1–12. DOI: 10.1098/rspb.1999.0597.
- Walker; Marshall; Rypstra, T. (1999): The effects of hunger on locomotory behaviour in two species of wolf spider (Araneae, Lycosidae). In: *Animal Behaviour* 58(3), S. 515–520. DOI: 10.1006/anbe.1999.1180.
- Walling, C. A.; Royle, N. J.; Lindström, J.; Metcalfe, N. B. (2010): Do female association preferences predict the likelihood of reproduction? In: *Behavioral Ecology and Sociobiology* 64(4), S. 541–548. DOI: 10.1007/s00265-009-0869-4.
- Watt, W.; Carter, P.; Donohue, K. (1986): Females' choice of "good genotypes" as mates is promoted by an insect mating system. In: *Science* 233(4769), S. 1187–1190. DOI: 10.1126/science.3738528.
- Weatherhead, P. J.; Robertson, R. J. (1979): Offspring Quality and the Polygyny Threshold: "The Sexy Son Hypothesis". In: *The American Naturalist* 113(2), S. 201–208. DOI: 10.1086/283379.
- Wedekind, C.; Folstad, I. (1994): Adaptive or Nonadaptive Immunosuppression by Sex Hormones? In: *The American Naturalist* 143(5), S. 936–938. DOI: 10.1086/285641.
- Weissing, F. J.; Edelaar, P.; van Doorn, G. S. (2011): Adaptive speciation theory: a conceptual review. In: *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65(3), S. 461–480. DOI: 10.1007/s00265-010-1125-7.
- West-Eberhard, M. J. (1983): Sexual Selection, Social Competition, and Speciation. In: *The Quarterly Review of Biology* 58(2), S. 155–183.
- Westneat, D. F.; Birkhead, T. R. (1998): Alternative hypotheses linking the immune system and mate choice for good genes. In: *Proceedings of the Royal Society B - Biological sciences* 265(1401), S. 1065–1073. DOI: 10.1098/rspb.1998.0400.
- Whitlock, M. C. (2000): Local drift load and the heterosis of interconnected populations. In: *Heredity* 84(4), S. 452. DOI: 10.1046/j.1365-2540.2000.00693.x.
- Whitlock, M. C.; Agrawal, A. F. (2009): Purging the genome with sexual selection: reducing mutation load through selection on males. In: *Behavioral Ecology* 63(3), S. 569–582. DOI: 10.1111/j.1558-5646.2008.00558.x.
- Winemiller, K. O. (1989): Development of Dermal Lip Protuberances for Aquatic Surface Respiration in South American Characid Fishes. In: *Copeia* 1989(2), S. 382. DOI: 10.2307/1445434.
- Winge, Ö. (1917): The chromosome. Their numbers and general importance. In: *Comptes-rendus des travaux du Laboratoire Carlsberg* 13, S. 131–175.
- Zahavi, A. (1975): Mate selection - A selection for a handicap. In: *Journal of Theoretical Biology* 53(1), S. 205–214. DOI: 10.1016/0022-5193(75)90111-3.
- Ziege, M.; Hennige-Schulz, C.; Mücksch, F.; Bierbach, D.; Tiedemann, R.; Streit, B.; Plath, M. (2012): A comparison of two methods to assess audience-induced changes in male mate choice. In: *Current Zoology* 58(1), S. 84–94. DOI: 10.1093/czoolo/58.1.84.
- Zimmer, C.; Gavalas, A. S.; Kunkel, B.; Hanisch, J.; Martin, S.; Bischoff, S.; Plath, M.; Bierbach, D. (2013): Mate choice copying in both sexes of the Guppy - the role of sperm competition risk and sexual harassment. In: Robert M. Geldani und Matthew A. Davin (Hg.): *Sexual Selection: Evolutionary Perspectives, Mating Strategies and Long-Term Effects on Genetic Variation*. Hauppauge, NY: NOVA Science Publishers, S. 69–92.
- Zimmer, C.; Riesch, R.; Jourdan, J.; Bierbach, D.; Arias-Rodriguez, L.; Plath, M. (2018): Female Choice Undermines the Emergence of Strong Sexual Isolation between Locally Adapted Populations of Atlantic Mollies (*Poecilia mexicana*). In: *Genes* 9(5). DOI: 10.3390/genes9050232.
- Zimmerer, E. J.; Kallman, K. D. (1989): Genetic basis for alternative reproductive tactics in the Pygmy Swordtail, *Xiphophorus nigrensis*. In: *Evolution* 43(6), S. 1298–1307. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1989.tb02576.x.

7 Anhang

Tabelle A1: Eigenschaften der Mikrosatellitenprimer und Fluoreszenzlabel aus dem Versuch „Färbung und Genetik in Hybridzonen“.

Primer- mix	Locus	Primersequenz (5'–3')	Fluoreszenzlabel	Wiederholungsmotiv
1	EAI2566 ¹	F: TGTTGGCCAAAGATTACATTT R: CAAAGCATGGATTTGGAAAAA	FAM	(TTCT) ₁₄
	EAI343 ¹	F: TGGTAGCGTCATGCTGAGGGGT R: CCTCACTGTCCTGTTGGAAAGTTTCGG	FAM	(TTTG) ₅
	EAI1039 ¹	F: AAGCAGGAAGCATGGCTAGA R: CAGCTGGAAAAGGGGTATGA	ROX	(TTTAG) ₅
	EAI568 ¹	F: TGAGCTGGGAGCTTCTTCAT R: CCCCTCCTGACCTCTCTAGG	HEX	(CCGT) ₈
	AB195 ¹	F: TTCGAAGCTCCACTGGCTAT R: GAAAATGTGCTGCTGTCTGC	ROX	(ATA) ₁₁
2	GA-I29A ²	F: GTCCCTGACTACACTTTGACGG R: GATTAACAGAGCCTTGCAACCC	FAM	(GA) ₆ TA(GA) ₈ TG (GA) ₄ GG(GA) ₉
	GA-V18 ²	F: GCTTGTAGACGAAAGATGATGA R: GTCAAGTTAATGGTATCTGTGG	FAM	(GA) ₂₂
	GT-II33 ²	F: GCTGTATGTATTTATGGTGTGG R: GTCTAACCTATGAGTGTGTCCA	ROX	(TG) ₁₀
	GA-I29B ²	F: GCTTGACTCTTATTCCTGCCTC G: GTGATGTTGATTTTCTCTGTGA	HEX	(AC) ₂₆
	GT-I13B ²	F: GACACTTGACGTCGATTTCCAA R: GCCACCCAAAGACAAACTAAAC	ROX	(GT) ₈ (AT) ₃

¹Slattery et al. 2012

²Tiedemann et al. 2005

Tabelle A2: Entfernte Effekte aus dem rmGLM-Modell des Versuchs „Konditionsabhängige weibliche Partnerwahl“. Das initiale Modell beinhaltet transformierte SOP-Werte als abhängige Variable und die festen Faktoren Population und Stimulusart sowie die Standardlänge (SL) als Kovariate und alle Interaktionen. Beginnend mit der niedrigsten Effektstärke (*partial eta*²) wurden Terme und Effekte entfernt, wenn sie weder einen Effekt zwischen Messungen noch zwischen Gruppen zeigten.

	<i>F</i>	Freiheitsgrade der Statistik und des Fehlers	<i>P</i>	Effektstärke <i>partial eta</i> ²
Effekte zwischen Messungen (<i>within subjects</i> , Greenhouse-Geisser)				
Messungen × SL	0,10	2, 200	0,889	0,01
Messungen × Population × Stimulus	0,19	2, 196	0,810	0,01
Messungen × Population × SL	0,34	2, 194	0,694	0,01
Messungen × Stimulus × SL	0,65	2, 198	0,513	0,01
Messungen × Population × Stimulus × SL	0,55	4, 192	0,684	0,01
Effekte zwischen Gruppen (<i>between subjects</i>)				
SL	0,65	1, 108	0,423	0,01
Population × Stimulus	2,72	1, 106	0,102	0,01
Population × SL	2,41	1, 105	0,124	0,02
Stimulus × SL	2,93	1, 107	0,090	0,03
Population × Stimulus × SL	2,19	2, 104	0,118	0,04

Tabelle A3: Ladungstabelle nach varimax-Rotation für den Datensatz der Weibchen aller Populationen im Versuch „Färbung bei *Poecilia spec.*“. Ladungen über |0,65| wurden bei der Zuordnung der Hauptkomponenten berücksichtigt und sind fett markiert.

Messpunkt	HK 1	HK 2	HK 3	HK 4	HK 5	HK 6	HK 7
L* 1	-0,001	-0,174	-0,309	-0,279	0,723	0,01	0,142
a* 1	0,067	0,714	0,282	0,202	-0,395	0,092	-0,042
b* 1	0,677	0,15	-0,305	-0,327	0,007	0,148	-0,002
L* 2	0,065	0,067	0,888	-0,128	-0,084	0,072	-0,054
a* 2	-0,109	0,219	-0,058	0,867	-0,13	0,127	-0,114
b* 2	0,856	0,027	0,267	0,069	-0,126	-0,147	0,078
L* 3	-0,116	-0,061	0,412	0,367	0,572	-0,017	-0,029
a* 3	0,163	0,813	0,033	0,186	-0,062	0,092	0,111
b* 3	0,763	0,062	-0,219	-0,149	-0,051	-0,024	0,23
L* 4	-0,013	-0,127	-0,04	-0,145	0,894	0,12	-0,042
a* 4	0,116	0,806	-0,08	0,049	-0,275	0,013	0,192
b* 4	0,65	0,208	-0,305	-0,182	-0,005	-0,018	0,265
L* 5	0,038	0,069	0,936	-0,067	-0,071	0,122	-0,073
a* 5	-0,083	0,278	-0,031	0,899	-0,101	0,117	-0,075
b* 5	0,891	0,015	0,315	0,075	-0,062	-0,042	0,105
L* 6	-0,025	-0,058	0,167	0,035	-0,139	0,729	0,005
a* 6	-0,034	0,571	0,081	0,572	0,175	-0,239	-0,074
b* 6	0,481	0,069	-0,063	-0,041	-0,082	-0,124	0,692
L* 7	-0,032	0,061	0,901	0,049	-0,001	0,212	-0,082
a* 7	-0,064	0,367	-0,096	0,844	-0,01	0,137	-0,062
b* 7	0,889	-0,07	0,192	0,037	0,049	-0,013	0,125
L* 8	-0,112	-0,022	-0,027	0,144	0,663	0,456	-0,279
a* 8	0,058	0,543	-0,014	-0,047	-0,21	-0,137	0,626
b* 8	0,144	0,059	0,008	-0,17	0,045	0,164	0,827
L* 9	-0,112	-0,1	0,296	0,149	0,224	0,771	-0,011
a* 9	0,029	0,747	-0,011	0,274	0,111	-0,255	0,086
b* 9	0,431	0,043	-0,255	0,021	0,024	-0,059	0,677
L* 10	-0,042	-0,062	-0,014	0,034	0,262	0,836	0
a* 10	-0,054	0,768	0,109	0,438	-0,007	-0,212	-0,021
b* 10	0,608	0,137	-0,269	-0,232	-0,041	-0,323	0,43

Tabelle A4: Ladungstabelle nach varimax-Rotation für den Datensatz der Männchen aller Populationen im Versuch „Färbung bei *Poecilia spec.*“. Ladungen über |0,65| wurden bei der Zuordnung der Hauptkomponenten berücksichtigt und sind fett markiert.

Messpunkt	HK 1	HK 2	HK 3	HK 4	HK 5	HK 6	HK 7
L* 1	-0,092	-0,189	-0,01	-0,115	0,852	0,095	-0,087
a* 1	0,02	0,358	0,584	0,18	-0,413	0,272	0,113
b* 1	0,7	-0,026	0,113	-0,125	-0,15	0,263	0,159
L* 2	0,008	-0,124	0,04	0,937	-0,092	-0,038	0,109
a* 2	-0,004	0,908	0,169	-0,038	-0,082	-0,026	-0,106
b* 2	0,787	-0,039	-0,004	0,329	-0,232	0,09	-0,056
L* 3	0,083	0,356	-0,18	0,382	0,444	-0,022	-0,07
a* 3	0,022	0,404	0,726	0,084	-0,151	0,062	-0,051
b* 3	0,775	-0,011	0,239	-0,03	-0,039	-0,016	-0,151
L* 4	-0,136	0,015	-0,145	0,046	0,888	0,06	0,099
a* 4	0,082	0,259	0,788	-0,066	-0,327	0,207	-0,064
b* 4	0,644	-0,072	0,258	-0,294	-0,063	0,259	0,039
L* 5	0,049	0,019	-0,009	0,945	-0,023	-0,067	0,058
a* 5	0,019	0,937	0,21	0,039	-0,027	-0,014	0,007
b* 5	0,841	0,182	-0,105	0,332	-0,155	-0,076	-0,021
L* 6	-0,103	-0,256	0,046	0,196	-0,132	-0,065	0,704
a* 6	-0,177	0,503	0,347	0,027	0,283	0,443	-0,334
b* 6	0,258	-0,32	0,06	-0,191	0,145	0,735	0,093
L* 7	0,104	0,077	-0,06	0,912	0,034	-0,071	0,144
a* 7	0,015	0,904	0,273	0,003	0,076	-0,055	0,032
b* 7	0,816	0,126	-0,171	0,237	0,061	-0,114	0,049
L* 8	-0,137	0,238	-0,26	-0,041	0,676	0,007	0,372
a* 8	0,2	0,02	0,843	-0,094	-0,027	-0,12	-0,057
b* 8	0,469	-0,189	0,302	-0,27	0,299	-0,338	0,134
L* 9	0,06	0,299	-0,081	0,433	0,259	-0,337	0,61
a* 9	0,097	0,19	0,845	-0,064	-0,002	-0,022	-0,216
b* 9	0,585	-0,285	0,358	-0,26	0,169	-0,149	0,087
L* 10	0,097	0,034	-0,249	0,017	0,209	-0,108	0,751
a* 10	-0,243	0,344	0,36	-0,039	0,016	0,551	-0,413
b* 10	0,053	0,041	-0,065	-0,057	0,024	0,841	-0,237

Tabelle A5: Ladungstabelle nach varimax-Rotation für den Datensatz der Männchen im Versuch „Vererbung der männlichen Färbung“. Ladungen über |0,65| wurden bei der Zuordnung der Hauptkomponenten berücksichtigt und sind fett markiert.

Messpunkt	HK 1	HK 2	HK 3	HK 4	HK 5	HK 6
L* 1	-0,633	-0,404	-0,375	-0,064	0,193	-0,021
a* 1	0,369	0,72	0,298	0,175	-0,149	-0,026
b* 1	0,292	0,078	0,121	0,191	0,104	0,813
L* 2	0,901	0,093	-0,276	-0,068	0,076	0,063
a* 2	-0,217	0,231	0,77	0,087	-0,115	0,33
b* 2	0,565	0,216	-0,068	0,183	0,57	0,362
L* 3	0,505	0,197	0,723	0,11	-0,059	-0,02
a* 3	0,104	0,852	0,096	0,167	0,158	-0,035
b* 3	0,229	-0,36	0,337	-0,103	0,107	0,614
L* 4	-0,184	-0,715	0,191	-0,278	-0,262	0,065
a* 4	-0,209	0,722	0,06	0,093	0,124	-0,044
b* 4	-0,058	0,122	0,173	0,322	0,356	0,693
L* 5	0,941	0,067	-0,061	-0,057	0,016	0,133
a* 5	-0,105	0,35	0,778	0,198	-0,082	0,364
b* 5	0,635	0,219	0,154	0,169	0,477	0,416
L* 6	0,596	-0,331	-0,049	0,438	0,154	-0,026
a* 6	0,042	0,548	0,301	0,606	-0,146	0,059
b* 6	0,098	0,188	-0,006	0,87	0,301	-0,006
L* 7	0,945	0,081	0,091	-0,059	-0,002	0,003
a* 7	-0,068	0,432	0,756	0,147	-0,047	0,324
b* 7	0,616	0,229	0,313	0,124	0,489	0,337
L* 8	-0,012	-0,273	0,83	0,044	0,195	-0,154
a* 8	0,074	0,707	-0,033	-0,164	0,121	0,358
b* 8	-0,125	0,141	-0,102	-0,207	0,882	0,144
L* 9	0,568	-0,094	0,558	-0,266	0,115	0,068
a* 9	0,255	0,775	0,165	0,245	0,265	0,097
b* 9	0,151	0,179	0,001	0,091	0,887	0,092
L* 10	0,363	-0,255	0,418	-0,157	-0,204	0,149
a* 10	-0,128	0,32	0,233	0,779	-0,219	0,113
b* 10	-0,059	0,068	-0,021	0,859	-0,049	0,248

Tabelle A6: Ladungstabelle nach varimax-Rotation für den Datensatz der Weibchen aus dem Jahr 2014 aus dem Puyacatengo im Versuch „Färbung und Genetik in Hybridzonen“. Ladungen über |0,65| wurden bei der Zuordnung der Hauptkomponenten berücksichtigt und sind fett markiert.

Messpunkt	HK 1	HK 2	HK 3	HK 4	HK 5	HK 6
L* 1	-0,416	-0,2	-0,203	0,195	0,576	0,109
a* 1	0,785	0,132	0,272	-0,253	-0,292	0,019
b* 1	0,309	0,488	0,336	-0,401	-0,049	-0,06
L* 2	-0,12	0,815	-0,075	-0,072	-0,328	0,215
a* 2	0,949	0,002	0,047	0,068	-0,04	-0,03
b* 2	0,06	0,881	0,116	0,092	0,259	-0,061
L* 3	-0,285	0,137	-0,116	-0,07	0,787	0,054
a* 3	0,838	-0,005	0,192	0,081	-0,14	0,069
b* 3	0,167	0,292	0,316	0,297	0,081	-0,43
L* 4	-0,147	-0,042	-0,015	-0,194	0,797	0,235
a* 4	0,867	0,114	0,227	-0,105	-0,294	-0,054
b* 4	0,168	0,522	0,425	0,022	0,046	-0,047
L* 5	0,097	0,805	0,02	-0,172	-0,346	0,178
a* 5	0,957	0,059	0,09	0,041	-0,027	-0,012
b* 5	0,276	0,839	0,146	0,062	0,189	0,093
L* 6	-0,076	0,199	-0,266	-0,207	0,186	0,601
a* 6	0,885	0,121	0,052	-0,164	0,043	-0,115
b* 6	0,119	0,075	0,876	0,117	-0,158	0,008
L* 7	-0,172	0,718	-0,155	-0,183	-0,377	0,259
a* 7	0,968	0,008	0,108	0,046	-0,046	-0,007
b* 7	0,302	0,699	0,256	0,071	0,336	0,058
L* 8	0,42	0,153	0,089	-0,754	-0,161	0,207
a* 8	0,028	-0,048	0,012	0,846	-0,102	0,045
b* 8	-0,01	0,104	0,398	0,784	-0,148	0,109
L* 9	-0,127	0,184	0,098	0,202	0,19	0,835
a* 9	0,701	0,167	0,207	-0,044	-0,213	-0,395
b* 9	0,33	0,075	0,719	0,145	-0,042	0,005
L* 10	0,051	0,135	0,068	0,044	0,008	0,871
a* 10	0,917	0,181	0,128	-0,155	-0,09	-0,064
b* 10	0,486	0,232	0,646	-0,276	-0,011	-0,214

Tabelle A7: Ladungstabelle nach varimax-Rotation für den Datensatz der Weibchen aus dem Jahr 2015 aus dem Puyacatengo im Versuch „Färbung und Genetik in Hybridzonen“. Ladungen über |0,65| wurden bei der Zuordnung der Hauptkomponenten berücksichtigt und sind fett markiert.

Messpunkt	HK 1	HK 2	HK 3	HK 4	HK 5	HK 6
L* 1	-0,11	-0,056	-0,219	0,668	-0,299	-0,276
a* 1	0,727	0,165	0,031	-0,442	0,241	0,172
b* 1	0,107	0,639	-0,145	0,094	0,375	-0,07
L* 2	-0,234	-0,07	0,029	-0,062	0,856	-0,085
a* 2	0,898	0,07	0,011	0,212	-0,228	0,124
b* 2	0,144	0,897	-0,051	0,127	0,019	0,229
L* 3	0,099	0,039	-0,061	0,852	-0,071	0,118
a* 3	0,777	0,134	0,113	-0,183	0,06	0,214
b* 3	0,047	0,566	0,32	-0,27	-0,03	0,089
L* 4	0,146	0,042	0,272	0,802	-0,147	0,135
a* 4	0,739	0,183	-0,176	-0,275	-0,026	0,044
b* 4	-0,021	0,761	-0,152	-0,254	0,165	0,148
L* 5	-0,086	0,198	-0,033	-0,195	0,869	0,246
a* 5	0,89	-0,037	0,045	0,299	-0,213	0,09
b* 5	0,124	0,914	0,009	0,129	0,041	0,222
L* 6	-0,01	0,058	-0,031	-0,132	-0,028	0,711
a* 6	0,68	0,109	0,069	0,128	0,17	-0,162
b* 6	0,036	0,62	0,667	-0,076	0,075	0,064
L* 7	-0,029	0,187	0,034	-0,276	0,822	0,321
a* 7	0,84	0,024	-0,015	0,398	-0,268	0,086
b* 7	0,122	0,894	0,142	0,169	-0,064	0,138
L* 8	0,053	0,163	-0,631	0,079	-0,057	0,433
a* 8	0,237	-0,094	0,899	-0,048	0,039	0,084
b* 8	-0,029	0,118	0,887	0,064	0,027	0,066
L* 9	0,101	0,243	0,248	0,334	0,233	0,702
a* 9	0,73	0,002	0,265	-0,101	-0,056	-0,161
b* 9	-0,044	0,383	0,661	0,165	-0,178	0,13
L* 10	0,009	0,208	0,018	0,084	0,28	0,786
a* 10	0,922	-0,002	-0,107	0,099	-0,132	-0,107
b* 10	0,029	0,781	0,373	-0,122	0,036	-0,135

Tabelle A8: Ladungstabelle nach varimax-Rotation für den Datensatz der Männchen aus dem Jahr 2014 aus dem Puyacatengo im Versuch „Färbung und Genetik in Hybridzonen“. Ladungen über |0,65| wurden bei der Zuordnung der Hauptkomponenten berücksichtigt und sind fett markiert.

Messpunkt	HK 1	HK 2	HK 3	HK 4	HK 5	HK 6	HK 7
L* 1	-0,08	-0,37	0,198	0,088	0,002	0,824	-0,188
a* 1	0,133	0,848	0,012	0,134	0,289	-0,021	0,043
b* 1	0,679	0,105	-0,147	-0,146	0,527	-0,346	0,033
L* 2	-0,055	-0,018	-0,02	0,933	0,139	0,256	-0,054
a* 2	0,4	0,789	0,053	-0,135	-0,215	-0,186	0,011
b* 2	0,904	0,301	0,117	0,187	0,079	-0,038	-0,063
L* 3	0,121	-0,109	0,229	0,169	0,786	0,478	0,007
a* 3	0,043	0,69	-0,663	-0,057	-0,002	-0,076	-0,072
b* 3	0,804	0,142	0,127	-0,062	0,289	0,009	0,45
L* 4	0,057	-0,071	-0,206	0,075	0,926	0,161	-0,162
a* 4	0,195	0,835	-0,067	0,024	-0,262	0,045	0,392
b* 4	0,841	0,16	0,17	-0,328	0,066	0,245	0,23
L* 5	0,051	0,05	0,031	0,989	0,021	0,059	-0,018
a* 5	0,365	0,862	-0,012	-0,132	-0,109	-0,145	-0,08
b* 5	0,851	0,32	0,052	0,349	-0,046	-0,012	0,029
L* 6	-0,058	0,003	-0,46	0,006	0,392	0,607	-0,349
a* 6	-0,008	-0,006	0,965	0,006	0,119	-0,045	0,062
b* 6	0,17	-0,278	0,866	-0,072	-0,139	-0,038	0,268
L* 7	0,069	-0,15	0,074	0,935	0,059	-0,034	-0,168
a* 7	0,245	0,909	0,018	-0,171	-0,102	-0,172	0,114
b* 7	0,923	0,291	-0,052	0,061	-0,027	-0,065	0,036
L* 8	0,076	0,003	-0,048	0,245	0,821	-0,192	-0,232
a* 8	0,21	0,252	-0,147	-0,136	-0,267	-0,233	0,821
b* 8	0,476	0,132	-0,299	-0,173	-0,334	-0,269	0,638
L* 9	-0,099	-0,215	-0,408	0,682	0,24	-0,292	0,111
a* 9	0,575	0,563	0,271	-0,107	0,037	0,283	0,095
b* 9	0,719	0,071	-0,118	-0,137	-0,187	-0,518	0,043
L* 10	-0,143	-0,302	-0,56	-0,129	0,564	0,063	0,247
a* 10	0,014	0,213	0,87	0,034	-0,067	0,06	-0,31
b* 10	0,006	-0,005	0,879	-0,109	-0,113	0,273	-0,307

Tabelle A9: Ladungstabelle nach varimax-Rotation für den Datensatz der Männchen aus dem Jahr 2015 aus dem Puyacatengo im Versuch „Färbung und Genetik in Hybridzonen“. Ladungen über |0,65| wurden bei der Zuordnung der Hauptkomponenten berücksichtigt und sind fett markiert.

Messpunkt	HK 1	HK 2	HK 3	HK 4	HK 5	HK 6	HK 7
L* 1	0,117	0,054	0,893	0,055	-0,088	-0,026	0,033
a* 1	0,144	0,513	-0,75	0,031	0,128	-0,135	0,05
b* 1	0,849	-0,15	-0,075	-0,082	0,096	-0,105	-0,042
L* 2	0,288	-0,294	-0,082	-0,151	0,806	0,023	0,029
a* 2	-0,184	0,948	-0,054	0,02	-0,115	-0,02	0,024
b* 2	0,922	-0,078	0,17	0,121	0,127	0,143	-0,028
L* 3	0,08	0,126	0,869	-0,034	-0,049	0,151	-0,008
a* 3	0,047	0,625	-0,526	-0,112	0,005	-0,207	-0,245
b* 3	0,751	0,013	-0,234	-0,067	0,262	-0,012	0,277
L* 4	-0,029	0,032	0,843	-0,036	-0,216	0,222	0,063
a* 4	-0,007	0,674	-0,618	0,082	0,133	-0,03	0,166
b* 4	0,876	-0,11	-0,181	0,023	0,226	0,099	0,077
L* 5	0,32	-0,423	-0,306	-0,002	0,707	0,161	0,033
a* 5	-0,163	0,942	0,149	0,021	-0,13	-0,046	-0,012
b* 5	0,941	-0,086	0,182	0,043	0,028	0,094	-0,003
L* 6	0,017	-0,101	0,187	0,032	-0,025	0,901	0,118
a* 6	-0,056	0,374	-0,099	0,736	-0,069	-0,224	-0,21
b* 6	0,333	-0,259	0,136	0,809	-0,159	0,084	0,12
L* 7	0,219	-0,333	-0,373	0,045	0,763	0,175	0,012
a* 7	-0,143	0,919	0,198	-0,076	-0,199	-0,066	-0,11
b* 7	0,907	-0,173	0,159	0,007	-0,133	0,167	0,044
L* 8	0,069	-0,295	-0,008	-0,109	-0,542	0,445	-0,035
a* 8	-0,298	0,468	-0,074	-0,032	0,128	-0,132	0,784
b* 8	0,339	-0,128	0,069	-0,082	0,005	-0,038	0,797
L* 9	0,074	-0,154	0,226	-0,337	0,112	0,801	-0,15
a* 9	-0,107	0,809	-0,15	0,087	-0,239	-0,035	0,303
b* 9	0,308	0,016	0,241	-0,172	-0,441	0,397	0,458
L* 10	0,313	0,106	0,037	-0,383	0,094	0,616	-0,187
a* 10	-0,246	0,212	-0,078	0,829	0,124	-0,168	-0,143
b* 10	0,097	-0,164	0,025	0,907	0,054	-0,145	0,013

Tabelle A10: Entfernte Effekte aus dem ANCOVA-Modell des Versuchs „Weibliche Partnerwahl aufgrund von Färbung“. Das initiale Modell beinhaltete transformierte SOP-Werte als abhängige Variable und die festen Faktoren Population und Population des Stimulusmännchens sowie die Standardlänge (SL) als Kovariate und alle Interaktionen. Beginnend mit der höchsten Interaktion und der niedrigsten Effektstärke (*partial eta*²) wurden Terme und Effekte entfernt, wenn sie keinen signifikanten Einfluss auf das Modell hatten.

	<i>F</i>	Freiheitsgrade der Statistik und des Fehlers	<i>P</i>	Effektstärke <i>partial eta</i> ²
Population × SL	1,56	2, 46	0,222	0,06
Population × Population Stimulusmännchen	0,55	2, 44	0,581	0,02
Population Stimulusmännchen × SL	0,63	1, 43	0,433	0,01
Population × Population Stimulusmännchen × SL	1,91	2, 41	0,160	0,09

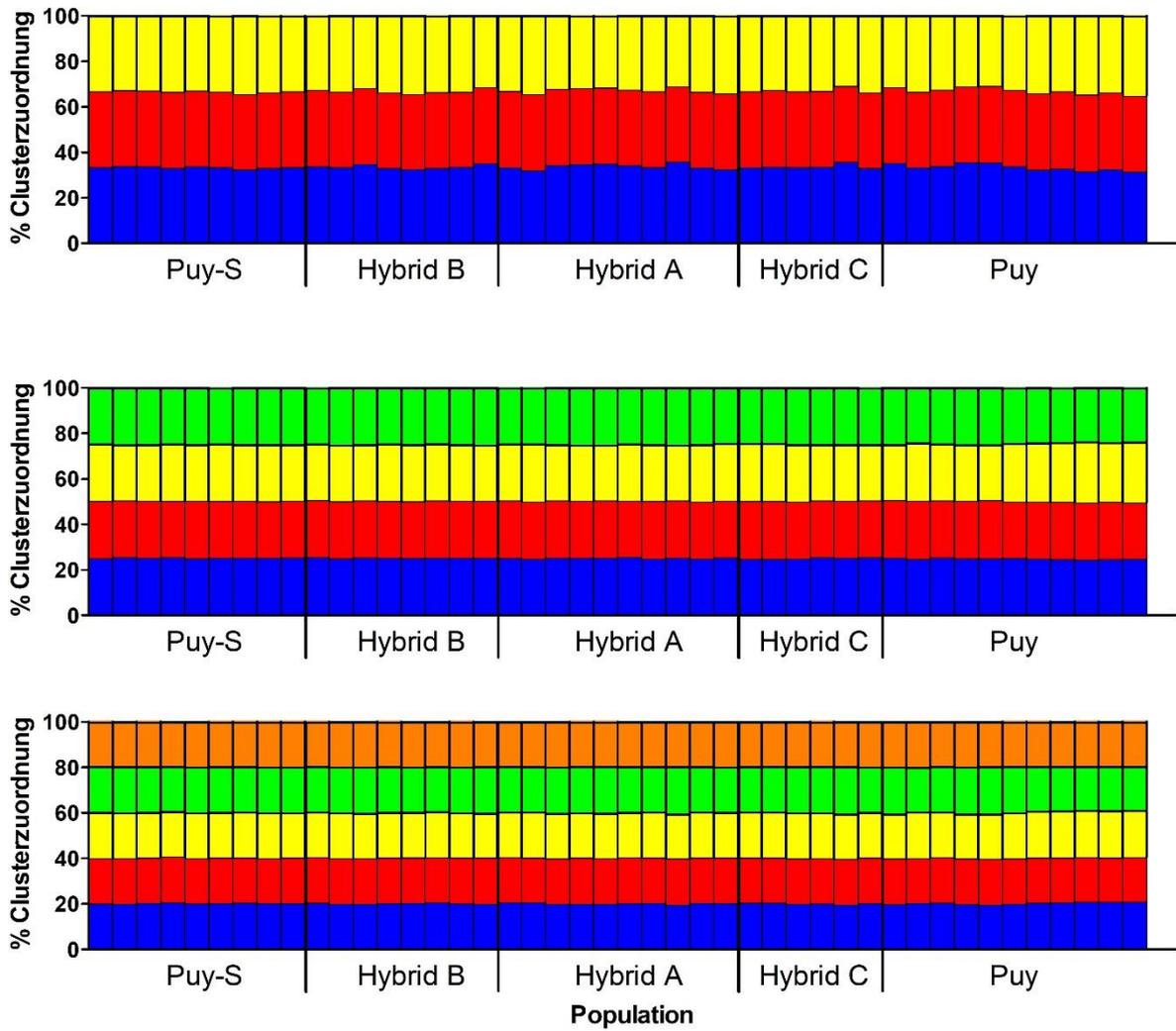


Abbildung A1: Clusterzuordnung der Individuen aus dem Flusssystem Puyacatengo für (a) $K = 3$, (b) $K = 4$, (c) $K = 5$.

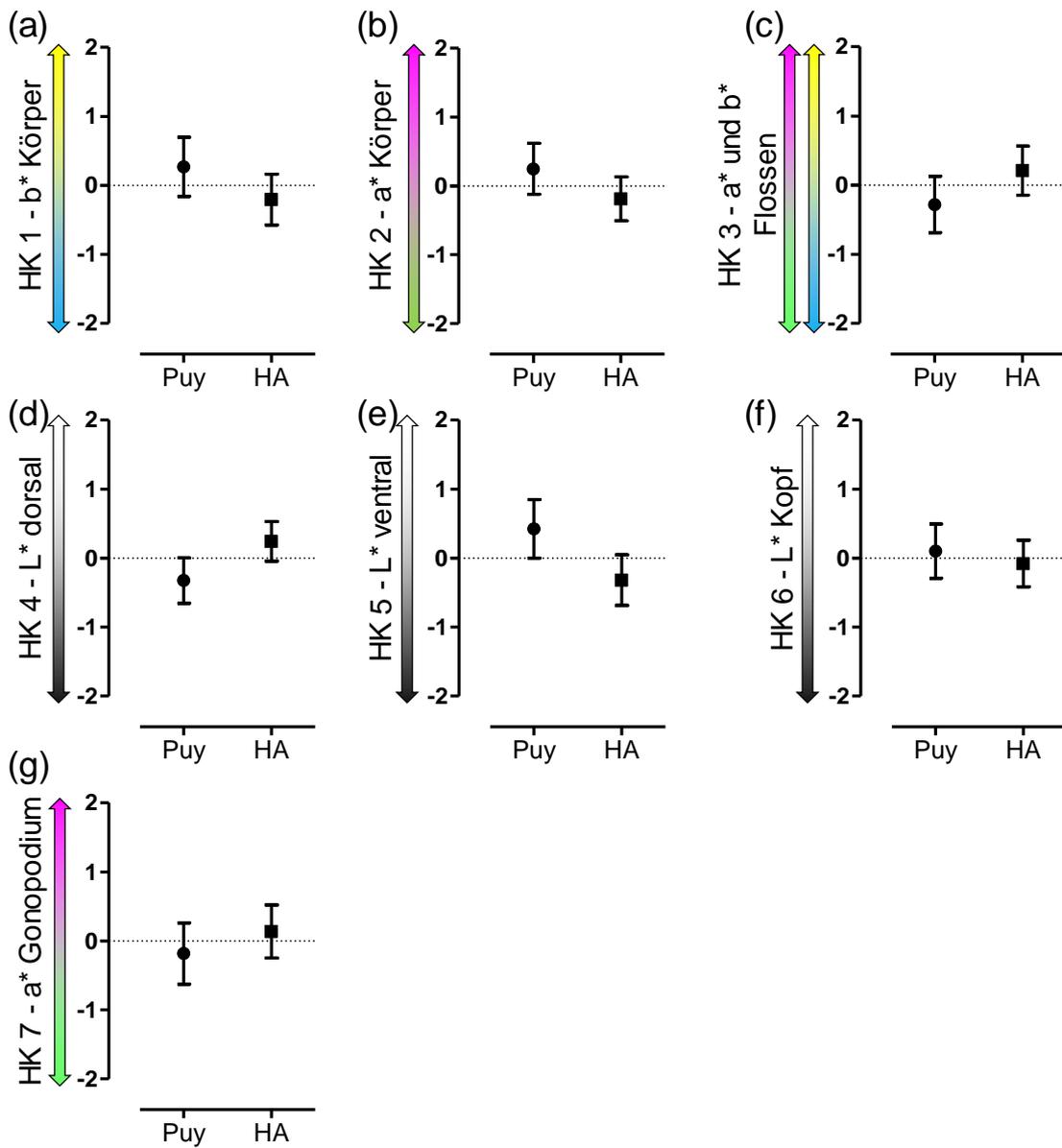


Abbildung A2: Schätzwerte (SL = 36,32 mm) für Männchen aus Fangjahr 2014.