

ISSN 0073-8417

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

SEKTION

BIOLOGIE

SERIE 14 · NUMMER 22 · 1981

FILM D 1179

**Fortpflanzungsverhalten des Grünen
Schwertträgers (*Xiphophorus helleri*)**



INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM · GÖTTINGEN

Angaben zum Film:

Tonfilm (Komm., deutsch), 16 mm, schwarzweiß, 124 m, 11 1/2 min (24 B/s). Hergestellt 1968–1973, veröffentlicht 1976.

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

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

Zitierform:

FRANCK, D.: Fortpflanzungsverhalten des Grünen Schwerträgers *Xiphophorus helleri*. Film D 1179 des IWF, Göttingen 1976. Publikation von D. FRANCK, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 14, Nr. 22/D 1179 (1981), 17 S.

Anschrift des Verfassers der Publikation:

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

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

Sektion BIOLOGIE

Sektion PSYCHOLOGIE · PÄDAGOGIK

Sektion ETHNOLOGIE

Sektion TECHNISCHE WISSENSCHAFTEN

Sektion MEDIZIN

NATURWISSENSCHAFTEN

Sektion GESCHICHTE · PUBLIZISTIK

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

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

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

Bestellungen und Anfragen an: Institut für den Wissenschaftlichen Film
Nonnenstieg 72 · D-3400 Göttingen
Tel. (05 51) 202202

FILME FÜR FORSCHUNG UND HOCHSCHULUNTERRICHT

DIERK FRANCK, Hamburg:

Film D 1179

**Fortpflanzungsverhalten des Grünen Schwerträgers
(Xiphophorus helleri)**

Verfasser der Publikation: DIERK FRANCK

Mit 11 Abbildungen

Inhalt des Films:

Fortpflanzungsverhalten des Grünen Schwerträgers (Xiphophorus helleri). Einführend werden Männchen und Weibchen des Grünen Schwerträgers vorgestellt, die Geschlechtsunterschiede, einschließlich der Entwicklung des männlichen Gonopodiums, erklärt und das Verbreitungsgebiet der Art dargestellt. – Ein ranghohes Alpha-Männchen vertreibt rangtiefere Männchen. Bei geringem Rangabstand bedrohen sich die Männchen häufig. Steht die Rangordnung noch nicht fest und sind zwei Männchen etwa gleich groß, so steigert sich die Aggression zu einem intensiven Kampf, der über die künftige Rangordnung entscheidet. – Die verschiedenen Balzhandlungen des Männchens und ihre Variationsmöglichkeiten werden zunächst einzeln und dann im Zusammenhang gezeigt. Bei der Kopulation verankert sich das Männchen mit dem Gonopodium in der weiblichen Geschlechtsöffnung. Abschließend ist die Geburt mehrerer Jungfische zu beobachten. – Besonders schnelle Bewegungsabläufe werden in leichter Zeitdehnung gezeigt (64 B/s).

Summary of the Film:

Reproductive Behaviour of the Swordtail (Xiphophorus helleri). As an introduction, the male and female of the Green Swordtail are presented, the sexual differences, including the development of the gonopodium, is explained and the range of the species is shown. A high-ranking alpha-male drives a lower-ranking male away. Where only slight differences in rank occur, the males threaten each other frequently. If the rank-order is not yet decided, and two males are about the same size, aggression increases until an intensive fight begins. This will decide the future rank-order. The courtship patterns of the male, including possible variations, are first shown separately and then in sequence. During copulation the male inserts the tip of his gonopodium as an holdfast-mechanism into the female's genital opening. Finally, the birth of a number of young fish is shown. Very rapid sequences of motion are shown in slow motion (64 f/s).

Résumé du Film:

Comportement reproducteur du Porte-épée vert (Xiphophorus helleri). En guise d'introduction, le film montre le mâle et la femelle du Porte-épée vert, relève les différences

sexuelles, y compris le développement du gonopode du mâle, et décrit l'aire de distribution de l'espèce. Un mâle alpha occupant un rang élevé chasse des mâles de rang inférieur. Les mâles de rang hiérarchique voisin se menacent fréquemment. Lorsque la hiérarchie entre deux mâles de taille plus ou moins équivalente n'est pas déterminée, l'agression culmine dans un combat intensif qui décide du rapport hiérarchique ultérieur. Les différents comportements de parade du mâle sont d'abord montrés isolément, puis dans leur ensemble. Lors de l'accouplement, le mâle accroche son gonopode dans l'orifice génital de la femelle. On montre pour terminer la naissance de quelques alevins. – Les mouvements à déroulement trop rapide sont repris au ralenti (64 images/sec.).

Allgemeine Vorbemerkungen

1. Systematik, geographische Verbreitung, Lebensraum

Der Grüne Schwertträger (*Xiphophorus helleri*) gehört zu den Lebendgebärenden Zahnkärpflingen (Poeciliidae), eine artenreiche Gruppe kleiner bis sehr kleiner Fische, deren Verbreitung auf die tropischen und subtropischen Gebiete Nord-, Mittel- und Südamerikas beschränkt ist. Während die Schwertträger und die nahe verwandten Platys früher in zwei verschiedene Gattungen gestellt wurden, *Xiphophorus* und *Platypoecilus*, werden seit 1951 alle Arten in der einzigen Gattung *Xiphophorus* zusammengefaßt (GORDON und ROSEN [13]). In einer umfassenden systematischen Bearbeitung der Gattung unterscheidet ROSEN ([23]) 8 verschiedene Arten, die größtenteils wiederum in eine Reihe von Unterarten unterteilt werden (vgl. hierzu auch ROSEN und BAILEY [24]). Die Abgrenzung der Arten und Unterarten ist jedoch schwierig und deshalb teilweise bis heute umstritten (ZANDER [28], FRANCK [8]).

Obwohl Schwertträger und Platys erst seit Anfang dieses Jahrhunderts als Aquarienfische eingeführt wurden, gibt es heute ähnlich wie bei anderen Haustieren eine große Anzahl von Zuchtrassen, die sich durch auffällige Farbmuster und Flossenform auszeichnen (JAKOBS [16]). Der schnelle züchterische Erfolg hat in diesem Falle zwei Gründe: 1) Die Arten *helleri*, *maculatus* und *variatus* zeigen bereits in der Wildform ungewöhnlich große Färbungsunterschiede, und zwar sowohl innerhalb einer Population als auch zwischen den in verschiedenen Flüssen vorkommenden Populationen. 2) Es ist verhältnismäßig leicht möglich, unter Aquarienbedingungen die verschiedensten Arten miteinander zu kreuzen. Die im Handel angebotenen roten Schwertträger sind keine artreinen Tiere, sondern gehen auf das Einkreuzen roter *maculatus* zurück. Soweit die Tiere *helleri*-artigen Habitus haben, zeigen sie jedoch ein qualitativ gleiches Verhalten wie ihre artreinen *helleri*-Vorfahren.

Die Gattung *Xiphophorus* kommt ausschließlich in den zum Atlantik fließenden Flüssen und Flußsystemen Mexikos und der angrenzenden mittelamerikanischen Länder vor. Die eigentlichen Schwertträger sind vorwiegend in den klaren Fließgewässern des Hochlandes zu finden, die Platys dagegen mehr in den ruhigeren, pflanzenreichen Gewässern des Tieflandes.

Bei den im Film gezeigten Tieren handelt es sich um Nachkommen von Wildtieren, die 1949 von GORDON im Belize River/Belize gefangen wurden (HB-Stamm des Zoologischen Instituts und Zoologischen Museums der Universität Hamburg).

2. Allgemeine Angaben zur Fortpflanzungsbiologie

Wie bei allen Lebendgebärenden Zahnkärpflingen wird das Spermium während der Begattung auf das Weibchen übertragen. Die Afterflosse des Männchens ist zu einem komplizierten Begattungsorgan, das Gonopodium, umgebildet (Abb. 1). Die Spitze

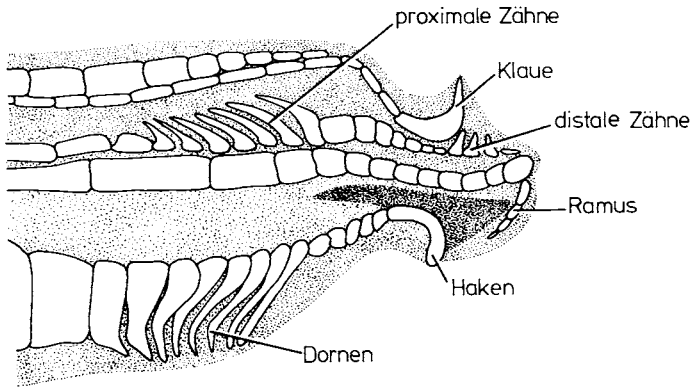


Abb. 1. Gonopodium

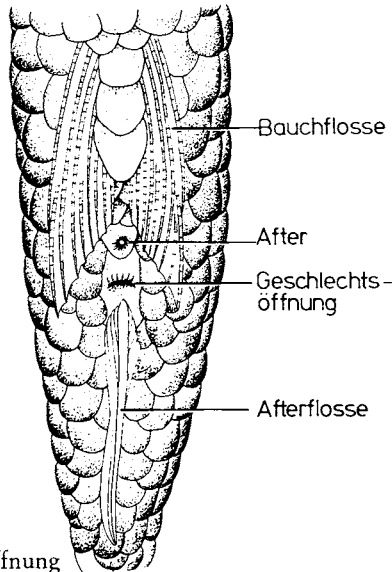


Abb. 2. Lage der weiblichen Geschlechtsöffnung

bildet einen Festhaltemechanismus, der das nach vorne geschwenkte Gonopodium in der weiblichen Geschlechtsöffnung (Abb. 2) verankert. Entfernt man mit Hilfe einer Schere die Gonopodiumspitze, so ist das Männchen nicht mehr zu einer erfolgreichen Kopulation in der Lage (CLARK, ARONSON und GORDON [2]). Der Eileiter jungfräulicher Weibchen ist durch Gewebsschichten verschlossen, die eine Genitalpapille bilden. Bei der Begattung wird sie von der Gonopodiumspitze durchstoßen (G. PETERS und MÄDER [21]). Im Laufe von etwa einer Woche verschließt sie sich wieder. Das Gonopodium wird bei der Kopulation gemeinsam mit der zum Weib-

chen gewandten Bauchflosse nach vorne geschwenkt, wodurch eine nach oben offene Rinne gebildet wird, durch die das Spermia in Form von Samenpaketen (Spermiozeugmen) auf das Weibchen übertragen wird (CLARK und KAMRIN [3]). Im Eileiter zerfallen die Samenpakete rasch, und die freiwerdenden Spermien wandern aktiv in den Eierstock ein, wo die Befruchtung der Eier innerhalb der Follikel erfolgt. Überschüssige Spermien können in den Falten des Eileiters bis zu 9 Monaten gespeichert werden. Die Trächtigkeitsdauer beträgt 4 Wochen. Kurz vor der Geburt wandern die entwickelten Eier in den erweiterten Eileiter, während gleichzeitig ein schmaler Spalt in der bisher verschlossenen Genitalpapille entsteht. Die Geburt erfolgt meistens nachts. Dabei werden die Jungen einzeln in kürzeren oder längeren Abständen ausgestoßen. Die Eihülle platzt entweder noch im Eileiter oder unmittelbar nach der Geburt. Das neugeborene Junge sucht möglichst bald die Wasseroberfläche auf, um seine Schwimmblase mit Luft zu füllen. Damit es den Verfolgungen, z. B. durch die eigene Mutter, entgeht, versteckt es sich zwischen Wasserpflanzen. Die Mutter wird nach der Geburt etwa 3 Tage lang von den Männchen besonders intensiv angebalzt (PARZEFALL [18], GOLDENBOGEN, unveröffentlicht), so daß mit großer Wahrscheinlichkeit eine erneute Begattung erfolgt. Vermutlich wird die besondere sexuelle Attraktivität während dieser Zeit durch ein Sexualpheromon vermittelt, das im Eileiter gebildet wird. Etwa eine Woche nach der Geburt bzw. nach der darauffolgenden Begattung wird die Öffnung des Eileiters wieder verschlossen.

Die Geschlechtsreife von Männchen und Weibchen tritt frühestens im Alter von etwa 3 Monaten ein. Bei den Weibchen ist sie an der Ausbildung eines dunklen Reifeflecks vor und oberhalb der Geschlechtsöffnung erkennbar, der fälschlicherweise auch als Trächtigkeitsfleck bezeichnet wird, aber in Wirklichkeit auch schon bei jungfräulichen Weibchen auftritt. Im Gegensatz zu den Männchen wachsen die Weibchen auch nach Eintritt der Geschlechtsreife noch weiter. Die Männchen bilden während der Reifezeit schlankere Körperproportionen aus, die Afterflosse bildet sich allmählich zum Gonopodium um, und die unteren Schwanzflossenstrahlen verlängern sich zu einem körperlangen, auffällig gefärbten Schwertfortsatz. Das Gonopodium wird aus dem dritten, vierten und fünften Flossenstrahl der Afterflosse gebildet, die beim Männchen schon lange vorher deutlich kleiner ist als beim Weibchen. Die im Film gezeigten Trickaufnahmen wurden nach Fotos von SCHIEFFER-DECKER ([25]) angefertigt. Die Entwicklung des Gonopodiums wird mit der Ausbildung der kompliziert gebauten Spitze abgeschlossen (Abb. 1), womit das Männchen begattungsfähig und damit geschlechtsreif wird. Das Schwert wächst noch einige Zeit weiter. Das allgemeine Körperwachstum kommt allmählich unter dem Einfluß der männlichen Geschlechtshormone zum Stillstand.

Die biologische Bedeutung des Schwertes hat den Biologen lange Zeit Rätsel aufgegeben. Schon DARWIN ([4]) vermutete, daß es Signalbedeutung für das Weibchen haben könnte. NELSON ([17]) entfernte bei erwachsenen Männchen das Schwert und heftete ihnen ein Plastikschwert an, das entweder farbig oder farblos war. Trächtige Weibchen machten keinen Unterschied zwischen diesen beiden Männchen-Typen, jungfräuliche Weibchen oder Weibchen kurz nach einem Abwurf reagierten dagegen bevorzugt auf Männchen mit einem farbigem Plastikschwert, besonders wenn es die

natürliche Länge hatte. Daneben hat das Schwert auch die Bedeutung eines Aggressionsauslösers (HEMENS [15], FRANCK und HENDRICKS [11]) und verhindert bei sexueller Triebstauung homosexuelles Verhalten (FRANCK [7]).

In der Literatur ist die Meinung weit verbreitet, daß Schwertträger zu häufigem Geschlechtswechsel neigen, indem sich Weibchen nach einigen Geburten „spontan“ zu funktionsfähigen Männchen umwandeln. Solche Fälle mögen gelegentlich tatsächlich vorkommen (ESSENBERG [5]), sind aber nach G. PETERS ([20]) extreme Ausnahmen. In den meisten Fällen ist nicht erwiesen, daß die „umgewandelten“ Weibchen vorher wirklich Junge zur Welt gebracht hatten. Oft dürfte es sich um sog. „Spät-Männchen“ gehandelt haben, die von G. PETERS ([20]) beschrieben wurden. Das sind Männchen, die zu einem viel späteren Zeitpunkt als normale Männchen geschlechtsreif werden. Da die männlichen Geschlechtshormone erst später wirksam werden, wachsen solche Tiere ähnlich wie die Weibchen zu besonders stattlichen Tieren heran. Zudem sind sie nicht so schlank wie die normalen „Früh-Männchen“ und ähneln auch in dieser Beziehung den Weibchen. Wie bei allen anderen Männchen differenzieren sich auch bei den „Spät-Männchen“ die Keimdrüsen schon 14 Tage nach der Geburt zu eindeutig diagnostizierbaren Hoden aus. „Spät-Männchen“ durchlaufen also in ihrer Entwicklung keine weibliche Phase. Andererseits konnte G. PETERS ([20]) zeigen, daß „Spät-Männchen“ im Rahmen des polyfaktoriellen Geschlechtsbestimmungstypus von *Xiphophorus helleri* genetisch schwächere Männchen sind, indem sie weniger männliche Geschlechtsrealisatoren besitzen als „Früh-Männchen“. Welche Selektionsvor- und -nachteile zur Ausbildung zweier Männchen-Typen geführt haben, ist bisher noch nicht systematisch untersucht worden. Tatsache ist, daß die auffällig großen „Spät-Männchen“ auch im natürlichen Lebensraum auftreten und daß sie gegenüber ihren früher geschlechtsreif werdenden Brüdern eine bevorzugte Position in der sozialen Rangordnung einnehmen.

3. Fortpflanzungsverhalten

Das mit der Fortpflanzung zusammenhängende aggressive und sexuelle Verhalten der verschiedenen Schwertträger- und Platy-Arten wurde von FRANCK ([6], [8]) beschrieben. Eine Praktikumsanleitung sowie Hinweise auf Zucht und Haltung finden sich in dem von STOKES und IMMELMANN herausgegebenen Buch „Praktikum der Verhaltensforschung“ (FRANCK [10]). Die praktische Arbeit mit Schwertträgern wird durch die Tatsache erleichtert, daß die Fortpflanzungsvorgänge und das damit zusammenhängende Aggressionsverhalten keine Jahresperiodik aufweisen. Die Männchen sind ständig bereit, ein paarungswilliges Weibchen zu begatten.

a) Aggressionsverhalten

Die Männchen des Grünen Schwertträgers bilden in Gefangenschaft, auch wenn sie in sehr großen Aquarien gehalten werden, soziale Rangordnungen aus. Das Aggres-

sionsverhalten der Weibchen ist dagegen schwächer ausgebildet, kann aber, besonders in kleinen Gruppen und unter beengten Raumbedingungen, auch zur Bildung von Rangordnungsbeziehungen führen. Zwischen den Geschlechtern sind Aggressionshandlungen nur ausnahmsweise zu beobachten. Die Männchen rivalisieren in erster Linie um Weibchen. Zwar ist auch in Abwesenheit von Weibchen Aggressionsverhalten zu beobachten und dieses führt auch zur Bildung einer Rangordnung, aber die Aggressivität nimmt nach dem Einsetzen von Weibchen zu, und zwar besonders deutlich, wenn es sich um jungfräuliche Weibchen handelt oder wenn die Weibchen frisch abgeworfen haben (GÖTZE [14]). Daneben kann auch Futter die Aggression verstärken (BRUNNER [1]). Da das Aggressionsverhalten der Grünen Schwertträger im Labor unter weitgehend natürlichen Bedingungen das ganze Jahr über leicht beobachtbar und quantifizierbar ist, hat die Art in der Aggressionsforschung eine beträchtliche Bedeutung erlangt (FRANCK [9], WILHELMI [26], GOLDENBOGEN [12], RÖHRS [22], ZAYAN [29]–[33]).

Schon wenige Stunden nach dem Einsetzen einer gemischtgeschlechtlichen Gruppe von Schwertträgern hat sich unter den Männchen eine soziale Rangordnung eingestellt, die über lange Zeit stabil bleiben kann. Die Rangordnung wird durch Drohen, rasche Annäherungen und gelegentliche Bisse aufrechterhalten. Das S-Drohen sagt wenig über die Rangordnung aus, weil bei geringem Rangabstand auch ein unterlegenes Männchen gegenüber einem überlegenen sehr häufig drohen kann. Bisse dagegen werden fast nur gegen unterlegene Männchen gerichtet. Oft flüchtet ein unterlegenes Männchen schon auf die bloße Annäherung des überlegenen Männchens hin. Die Rangordnung läßt sich also entweder als eine Beiß- oder noch besser als eine Fluchtordnung charakterisieren.

Der Bildung einer Rangordnungsbeziehung geht nicht immer auch ein Rangordnungskampf voraus. Treffen zwei Männchen zusammen, die sich deutlich in der Größe unterscheiden, so flüchtet das kleinere Männchen oft sofort, ohne daß es zu einem Kampf kommen kann.

Intensive Rangordnungskämpfe treten regelmäßig auf, wenn zwei etwa gleich große einander unbekannte Männchen zusammentreffen. Um das zu beobachten, wird ein Aquarium mittels einer undurchsichtigen Trennscheibe in zwei Abteile unterteilt, und in jedem Abteil wird ein Männchen 24 Stunden lang eingewöhnt. Nach dem Entfernen der Trennscheibe entwickelt sich meistens ein intensiver Kampf, der über die künftige Rangordnung entscheidet. Die Auseinandersetzung läßt sich ziemlich scharf in zwei Phasen einteilen. In einer ersten Drohphase bedrohen sich die Tiere einseitig oder wechselseitig in S-Stellung. Es treten erste Bisse oder Rammstöße auf, die sich schließlich soweit häufen, daß beide Tiere gleichzeitig versuchen, sich gegenseitig zu beißen. Dies wird als Kreisen bezeichnet, womit die Phase des aktuellen Kampfes beginnt. Auch in dieser zweiten Kampfphase werden Beißen und Rammen immer wieder durch S-Drohen unterbrochen. Der Höhepunkt des Kampfes wird schließlich mit dem Auftreten von Maulkampf erreicht.

Verhaltensweisen:

S-Drohen (Abb. 3–4)

Der Körper ist S-förmig gekrümmt, und zwar bei *belleri* stets mit dem Kopf vom Gegner abgewandt. Rücken- und Schwanzflosse sind gespreizt, die Bauchflossen werden dem Körper angelegt. Schon eine rasche Annäherung kann beim Gegner S-Drohen auslösen. Oft reagiert der Angreifer seinerseits mit S-Drohen, so daß beide Gegner parallel oder antiparallel einander wechselseitig androhen.

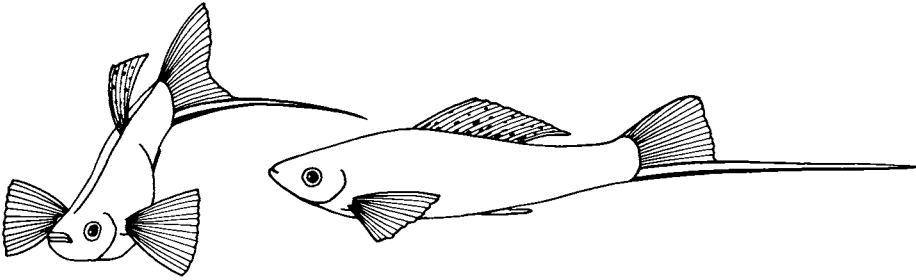


Abb. 3. Einseitiges S-Drohen. Das rechte Männchen schwimmt rasch auf das linke zu, worauf dieses mit S-Drohen reagiert

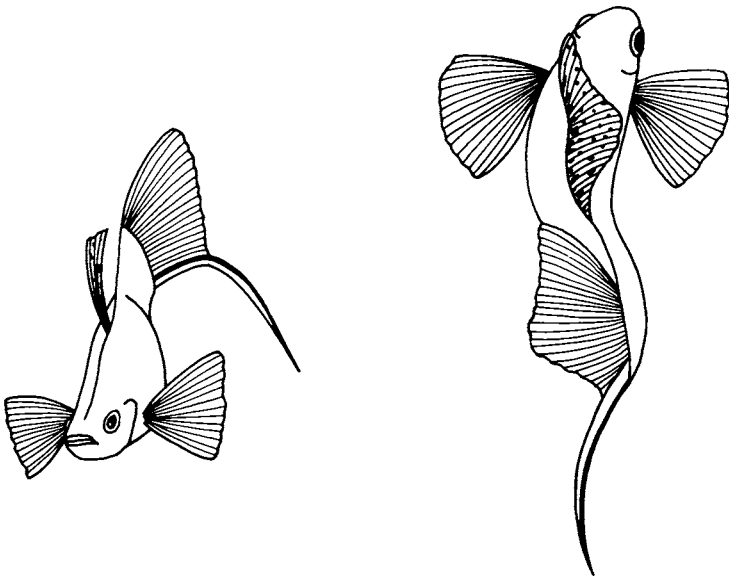


Abb. 4. Wechselseitiges S-Drohen (antiparallel)

Beißen oder Rammstoß (Abb. 5)

Bisse werden mit weit geöffnetem Maul ausgeführt, was besonders in den zeitgedehnten Aufnahmen gut erkennbar ist. Oft wird der Biß mit einem heftigen Rammstoß verbunden. Eine scharfe Unterscheidung von Beißen und Rammen ist nicht möglich.

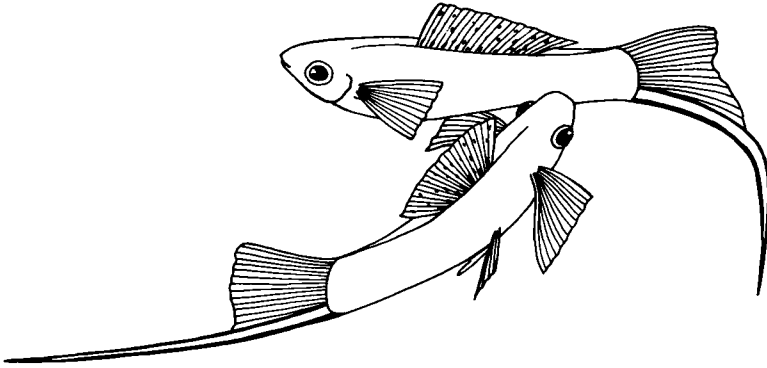


Abb. 5. Beißen

Kreisen (Abb. 6)

Die Gegner versuchen, sich gleichzeitig wechselseitig in den Schwanzabschnitt zu beißen und wirbeln dabei umeinander herum

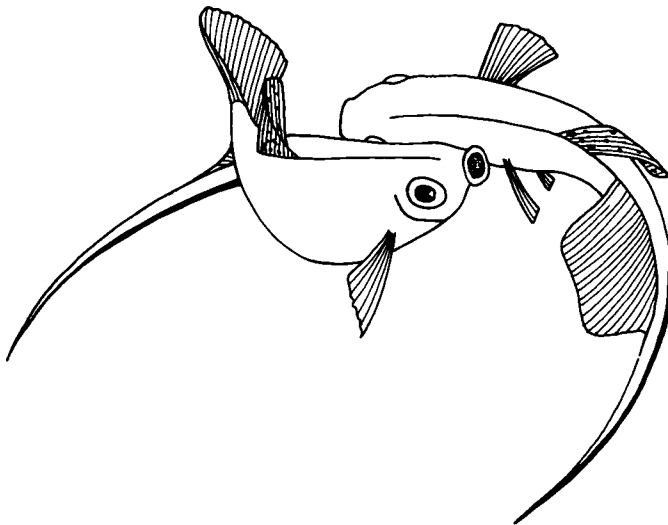


Abb. 6. Kreisen

Maulkampf (Abb.7)

Die Männchen verbeißen sich gegenseitig wenige Sekunden lang im Maul und schlagen dabei wild mit dem Schwanzabschnitt hin und her.

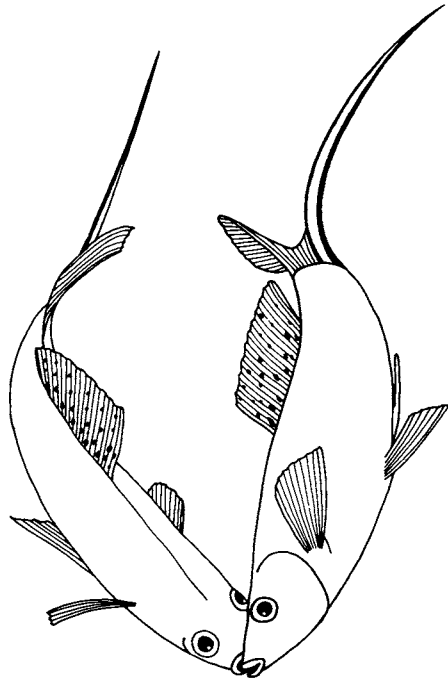


Abb. 7. Maulkampf

b) Balz, Begattung

In einer gemischtgeschlechtlichen Gruppe zeigen die Männchen ständig Balzhandlungen, auch wenn alle Weibchen trächtig sind. Sogar Kopulationsversuche sind gegenüber trächtigen Weibchen zu beobachten. Erfolgreiche Kopulationen dagegen sind in der Regel nur mit jungfräulichen Weibchen oder mit Weibchen, die kurz vorher abgeworfen haben, zu beobachten. Die Balzhandlungen treten weder in einer festen Folge noch nach dem reinen Zufallsprinzip auf. Es gibt vielmehr typische Verhaltensfolgen, die wahrscheinlicher sind als andere, z. B. Folgen – Nippen – Wiegen – Kopulationsversuch – Kopulation.

Verhaltensweisen:

Nippen (Abb. 8)

Das Männchen nähert sich dem Weibchen, berührt es sanft mit dem Maul und zieht sich wieder zurück. Das bei Poeciliiden weit verbreitete Nippen ist meist gegen die Genitalgegend gerichtet und vermittelt dem Männchen wahrscheinlich chemische Information über Artzugehörigkeit, Geschlecht und Paarungsbereitschaft des Partners (ZEISKE [34], PARZEFALL [19]).

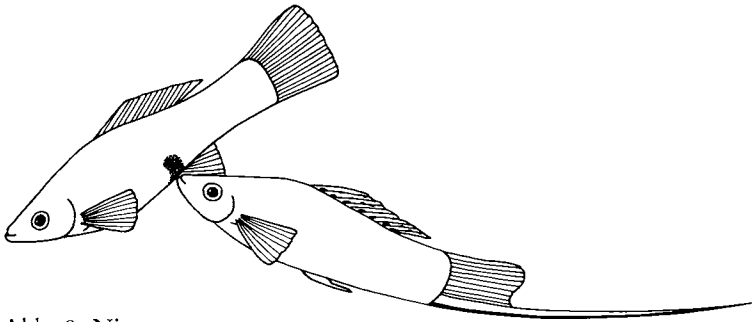


Abb. 8. Nippen

Wiegen (Abb. 9)

Das Männchen schwimmt rasch vor das Weibchen (Vorwärtsphase), schwimmt sogleich rückwärts gegen das Weibchen (Rückwärtsphase) und wiederholt mehrfach Vorwärts- und Rückwärtsbewegung, wodurch ein wiegender Bewegungsablauf zustandekommt. Im Film werden verschiedene Variationsmöglichkeiten der Wiege-

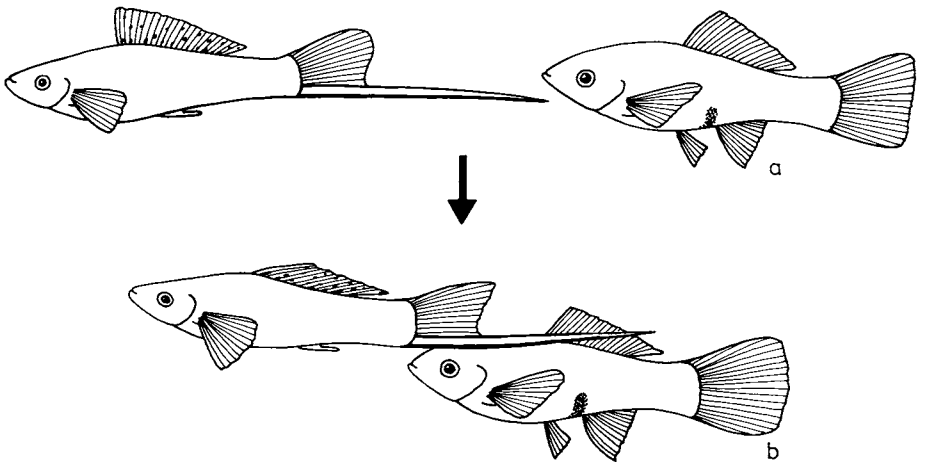


Abb. 9. Wiegen. (a) Vorwärtsphase und (b) Rückwärtsphase

balz gezeigt, die durch unterschiedliche Orientierung und durch die ausweichenden Fluchtbewegungen des Weibchens zustandekommen (Wiegen von hinten, Rückwärts-Nachschwimmen). Das Wiegen signalisiert dem Weibchen die Paarungsbereitschaft des Männchens.

Lauern

Rangtiefe Männchen werden oft verjagt, so daß sie es schwerer haben, ein Weibchen anzubalzen. Solche Männchen sieht man manchmal zwischen den Wasserpflanzen auf eine günstige Gelegenheit lauern. Deckungssuchend schleichen sie sich allmählich an ein Weibchen heran, bis sie sich schließlich blitzschnell auf das Weibchen „stürzen“ und zur Wiegebalz ansetzen.

Balztanz

Der Balztanz ist eine vergleichsweise seltene Verhaltensweise, die vor allem in größeren Aquarien zu beobachten ist. Das Männchen schwimmt blitzschnell im Zick-Zack rund um das Weibchen herum und setzt immer wieder zur Wiegebalz an. Dadurch werden wahrscheinlich sowohl das Weibchen als auch ranghöhere Männchen irritiert. Der Balztanz tritt bei rangtieferen Männchen häufiger auf als beim Alpha-Männchen.

Kopulationsversuch (Abb. 10)

Das Männchen schwimmt an das Weibchen heran und schwingt sein Gonopodium sowie die zum Weibchen gerichtete Bauchflosse nach vorn. Es kommt jedoch nicht zur Verankerung der Gonopodiumspitze in der weiblichen Geschlechtsöffnung.

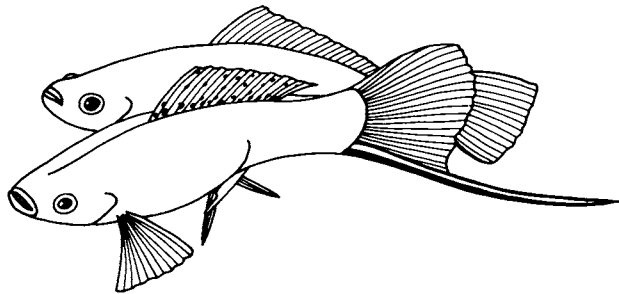


Abb. 10. Kopulationsversuch

Kopulation

Erfolgreiche Kopulationen sind leicht daran zu erkennen, daß Männchen und Weibchen einige Sekunden lang fest miteinander verbunden sind. Das Männchen löst sich mit einigen ruckartigen Bewegungen wieder vom Weibchen.

Gonopodialschwimmen (Abb. 11)

Das Gonopodium und eine der beiden Bauchflossen können auch nach vorne geschwungen werden, ohne daß die Verhaltensweise auf eines der anwesenden Weibchen gerichtet ist. Weniger häufig ist Gonopodialschwimmen auch in Abwesenheit von Artgenossen zu beobachten. Das Gonopodialschwimmen scheint zwar sexuell motiviert zu sein, hat aber offensichtlich keine Signalfunktion. Die biologische Bedeutung der Verhaltensweise ist noch ungeklärt.

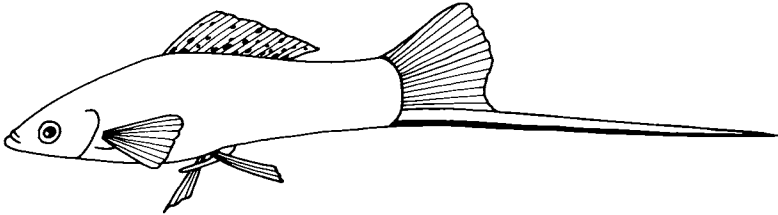


Abb. 11. Gonopodialschwimmen

Erläuterungen zum Film

Wortlaut des gesprochenen Kommentars¹

1. In den Liebhaberaquarien ist der Grüne Schwertträger, *Xiphophorus helleri*, ein häufig anzutreffender Fisch. Die Männchen fallen durch das leuchtende, körperlange Schwert auf.
2. Der Schwertträger ist in den zum Atlantik fließenden Flüssen Mexikos und den angrenzenden mittelamerikanischen Ländern weit verbreitet.
3. Wie alle Vertreter der Familie Poeciliidae ist die Art lebendgebärend. Das geschlechtsreife Weibchen ist am dunklen Reifefleck zu erkennen. Zwischen Afterflosse und After liegt die Geschlechtsöffnung.
4. Das Begattungsorgan des Männchens entsteht aus der Afterflosse. Beim noch nicht geschlechtsreifen Männchen läßt sie nichts von dem komplizierten Bau des späteren Begattungsorgans, dem Gonopodium, ahnen.
5. Vor Beginn der Geschlechtsreife streckt sich die Flosse, aus dem 3., 4. und 5. Flossenstrahl entsteht das Gonopodium. An seiner Spitze bildet sich ein Festhalte-mechanismus aus, der besteht aus einer Klaue, distalen Zähnen und einem Haken. Damit ist das Männchen geschlechtsreif.

Aggressionsverhalten

6. Die Männchen bilden eine Rangordnung aus. Das ranghöchste Männchen ver- treibt die unterlegenen.
7. Oft bedrohen sich die Männchen mit gespreizten Flossen und S-förmiger Kör- perkrümmung.

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

8. Kämpfe um die Rangordnung beginnen gewöhnlich mit gegenseitigem S-Drohen. Schon bald werden die ersten Bisse und Rammstöße ausgetauscht. Schließlich wirbeln die Männchen immer schneller umeinander. Auf dem Höhepunkt des Kampfes tritt als weiteres Element der Maulkampf auf.
9. Nun Einzelheiten des Kampfes in Zeitdehnung. Links im Bild die S-Krümmung des Männchens.
10. Dem Drohen folgen gegenseitige Angriffe mit weit geöffnetem Maul, die sich oft gegen Gonopodium oder Schwanzwurzel richten.
11. Bei intensiven Kämpfen kommt als letztes Element Maulkampf hinzu.
12. Schließlich färbt sich das unterlegene Männchen dunkel und flüchtet.

Balz, Begattung, Geburt

13. In der Balz folgt das Männchen dem Weibchen und betupft es mit dem Maul. Häufig ist dieses Nippen gegen die Region der weiblichen Geschlechtsöffnung gerichtet.
14. Hier das gleiche in Zeitdehnung.
15. Die auffälligste Balzbewegung des Männchens ist das Wiegen. Dabei führt es vor dem Weibchen alternierende Vorwärts- und Rückwärtsbewegungen aus.
16. In Zeitdehnung ist zu erkennen, daß das Männchen beim Rückwärtsschwimmen Rücken- und Bauchflossen anlegt, dagegen in der Vorwärtsphase die Rückenflosse und die zum Weibchen gewandte Bauchflosse aufrichtet.
17. Meistens flüchtet das Weibchen vor dem balzenden Männchen. Dieses folgt ihm und setzt erneut zum Wiegen an.
18. Gelegentlich schwimmt das Männchen mit gefalteten Flossen rückwärts hinter dem Weibchen her.
19. Die Balzansätze des Männchens können verschieden sein:
 - a) hier Wiegen von hinten,
 - b) von vorne,
 - c) wieder von hinten,
 - d) und von vorne.
20. Manchmal bezieht das Männchen eine Lauerstellung, um dann plötzlich auf das Weibchen zuzuschwimmen und erneut zu wiegen.
21. Eine seltene Verhaltensweise ist der Balztanz.
22. Dem Wiegen können schließlich Begattungsversuche folgen, indem das Männchen rückwärts in die geeignete Position einschwimmt.
23. Beim Begattungsversuch schwimmt das Männchen an die Seite des Weibchens und versucht, mit vorwärtsstoßenden Bewegungen die Spitze des Gonopodiums in der weiblichen Geschlechtsöffnung zu verankern.
24. Bei jeder Vorwärtsbewegung schwenkt das Männchen sein Gonopodium und die auf der Seite des Weibchens befindliche Bauchflosse nach vorn.
25. Bei der erfolgreichen Kopulation ist die Fluchtbereitschaft des paarungsbereiten Weibchens gehemmt, so daß dem Männchen schließlich die Verankerung des Gonopodiums gelingt.
26. Mit einem Ruck löst sich das Männchen wieder vom Weibchen.

27. Oft führt das Männchen die Bewegungen der Begattung aus, ohne sie auf ein Weibchen zu richten. Das wird als Gonopodialschwingen bezeichnet. Die Bedeutung ist noch unbekannt.
28. Nun noch einmal die wichtigsten Elemente des männlichen Sexualverhaltens im Zusammenhang: Folgen und Nippen, Übergang zur Wiegebalz, Begattungsversuch und erfolgreiche Begattung.
29. Die Embryonen entwickeln sich im Ovar. Erst beim Geburtsvorgang platzen die Eihüllen, und das Junge wird frei. Die erste Gefahr im Leben eines Schwertträgers geht von der eigenen Mutter aus. Bringt sich das Junge nicht rechtzeitig in Sicherheit, so kann es schon in den ersten Sekunden nach der Geburt von der Mutter gefressen werden.

Literatur

- [1] BRUNNER, T.: Versuche zum Aggressionsverhalten von Schwertträgermännchen (*Xiphophorus helleri*) in Abhängigkeit von Nahrungsangebot und Hungerzustand. Staatsexamensarbeit, Hamburg 1980, 67 S.
- [2] CLARK, E., L. R. ARONSON and M. GORDON: The role of the distal tip of the gonopodium during the copulatory act of the viviparous teleost, *Platypoecilus maculatus*. *Anat. Rec.* **105** (1949), 506–507.
- [3] CLARK, E., and R. P. KAMRIN: The role of the pelvic fins in the copulatory act of certain poeciliid fishes. *Am. Mus. Novitates* **1509** (1951), 1–14.
- [4] DARWIN, C.: The descent of man and selection in relation to sex. New York 1883, 338 S.
- [5] ESSENBERG, J. M.: Complete sex reversal in the viviparous teleost *Xiphophorus helleri*. *Biol. Bull.* **51** (1926), 98–111.
- [6] FRANCK, D.: Vergleichende Verhaltensstudien an lebendgebärenden Zahnkarpfen der Gattung *Xiphophorus*. *Zool. Jb. Physiol.* **71** (1964a), 117–170.
- [7] FRANCK, D.: Versuche zur Frage der Schwertfunktion bei *Xiphophorus helleri*. *Zool. Anz.* **173** (1964b), 315–325.
- [8] FRANCK, D.: Weitere Untersuchungen zur vergleichenden Ethologie der Gattung *Xiphophorus*. *Behaviour* **30** (1968), 76–95.
- [9] FRANCK, D.: Gibt es wirklich keinen Aggressionstrieb? *Umschau* **76** (1976), 309–314.
- [10] FRANCK, D.: Das soziale Verhalten des Grünen Schwertträgers. In: STOKES, A. W., and K. IMMELMANN (Ed.): *Praktikum der Verhaltensforschung*, 2. Aufl., Stuttgart 1978, 90–95.
- [11] FRANCK, D., und R. HENDRICKS: Zur Frage der biologischen Bedeutung des Schwertfortsatzes von *Xiphophorus helleri*. *Behaviour* **44** (1973), 167–185.
- [12] GOLDENBOGEN, I.: Über den Einfluß sozialer Isolation auf die aggressive Handlungsbereitschaft von *Xiphophorus helleri* und *Haplochromis burtoni*. *Z. Tierpsychol.* **44** (1977), 25–44.
- [13] GORDON, M., and D. E. ROSEN: Genetics of species differences in the morphology of the male genitalia of xiphophorin fishes. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* **95** (1951), 409–464.
- [14] GÖTZE, C.: Einfluß von Weibchenreizen auf das Aggressionsverhalten von Schwertträgermännchen (*Xiphophorus helleri*). Staatsexamensarbeit, Hamburg 1980, 77 S.
- [15] HEMENS, J.: The ethological significance of the swordtail in *Xiphophorus helleri*. *Behaviour* **27** (1966), 290–315.
- [16] JAKOBS, K.: Die lebendgebärenden Fische der Süßgewässer. Frankfurt a. M. 1969, 526 S.

- [17] NELSON, J. L.: Sexual selection and the swordtail fish, *Xiphophorus helleri*. D. Phil. Thesis, University of California, Santa Cruz 1976, 162 S.
- [18] PARZEFALL, J.: Attraction and sexual cycle of poeciliids. In: SCHRÖDER, J. H. (Ed.): Genetics and mutagenesis of fish. Berlin 1973a, 177–183.
- [19] PARZEFALL, J.: Modifications du comportement de *Poecilia sphenops*, consécutives a son passage a la vie cavernicole. Ann. Spéléol. 28 (1973b), 283–290.
- [20] PETERS, G.: Vergleichende Untersuchungen an drei Subspecies von *Xiphophorus helleri*. Z. zool. Syst. u. Evolut. f. 2 (1964), 185–271.
- [21] PETERS, G., und B. MÄDER: Morphologische Veränderungen der Gonadenausführgänge sich fortpflanzender Schwerträgerweibchen (*Xiphophorus helleri*). Zool. Anz. 173 (1964), 243–257.
- [22] RÖHRS, W.-H.: Veränderungen der sexuellen und aggressiven Handlungsbereitschaft des Schwerträgers *Xiphophorus helleri* unter dem Einfluß sozialer Isolation. Z. Tierpsychol. 44 (1977), 402–422.
- [23] ROSEN, D. E.: Middle-American poeciliid fishes of the genus *Xiphophorus*. Bull. Florida State Mus., Biol. Sci. 5 (1960), 57–242.
- [24] ROSEN, D. E., and R. M. BAILEY: The poeciliid fishes, their structure, zoogeography and systematics. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 126 (1963), 1–176.
- [25] SCHIEFFERDECKER, W.: Untersuchungen zur Entwicklung und kreuzungsbedingten Mißbildung des Gonopodiums von *Xiphophorus*. Staatsexamensarbeit, Hamburg 1969, 40 S.
- [26] WILHELMI, U.: Über den Einfluß sozialer Isolation auf die Rangordnungskämpfe männlicher Schwerträger (*Xiphophorus helleri*). Z. Tierpsychol. 38 (1975), 482–504.
- [27] ZANDER, C. D.: Künstliche Befruchtung bei lebendgebärenden Zahnkarpfen. Zool. Anz. 166 (1961), 81–87.
- [28] ZANDER, C. D.: Ökologische und morphologische Beiträge zur Systematik und geographischen Verbreitung der Gattung *Xiphophorus*. Mitt. Zool. Mus. Inst. Hamburg 64 (1967), 87–125.
- [29] ZAYAN, R. C.: Le rôle de la reconnaissance individuelle dans la stabilité des relations hiérarchiques chez *Xiphophorus*. Behaviour 49 (1974a), 268–312.
- [30] ZAYAN, R. C.: Modification des effets liés a la priorité de résidence chez *Xiphophorus*: Le rôle de l'expérience immédiate de dominance et de soumission. Rev. Comportement Anim. 8 (1974b), 296–311.
- [31] ZAYAN, R. C.: Modification des effets liés a la priorité de résidence chez *Xiphophorus*: le rôle des manipulations expérimentales. Z. Tierpsychol. 39 (1975a), 463–491.
- [32] ZAYAN, R. C.: Défense du territoire et reconnaissance individuelle chez *Xiphophorus*. Behaviour 52 (1975b), 266–312.
- [33] ZAYAN, R. C.: Modification des effets liés a la priorité de résidence chez *Xiphophorus*: le rôle de l'isolement et des différences de taille. Z. Tierpsychol. 41 (1976), 142–190.
- [34] ZEISKE, E.: Prädispositionen bei *Mollinnesia sphenops* für einen Übergang zum Leben in subterranean Gewässern. Z. vergl. Physiol. 58 (1968), 190–222.

Abbildungsnachweis

Abb. 1: Nach GORDON und ROSEN ([13]); Abb. 2: Nach CLARK, ARONSON und GORDON, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 103 (1954), 135–226; Abb. 3–11: Zeichnungen von MONIKA HANEL (Hamburg) nach Fotos von ROLAND DÖRFFER (Hamburg).