

ISSN 0073-8417

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

SEKTION

BIOLOGIE

SERIE 14 · NUMMER 7 · 1981

FILM D 1282

**Bewegungsweisen, Nahrungserwerb und
Fortpflanzungsverhalten des Schlammpringers
Periophthalmus kalolo (Freilandaufnahmen)**



INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM · GÖTTINGEN

Angaben zum Film:

Tonfilm (Komm., deutsch od. engl.), 16 mm, farbig, 123 m, 11 1/2 min (24 B/s). Hergestellt 1968 und 1970, veröffentlicht 1978.

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

Die Aufnahmen erfolgten während zweier mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführten Forschungsreisen durch Prof. Dr. D. B. E. MAGNUS, Zoologisches Institut der Technischen Hochschule Darmstadt. Bearbeitet und veröffentlicht durch das Institut für den Wissenschaftlichen Film, Dr. H. KUCZKA; Schnitt: H. WITTMANN.

Zitierform:

MAGNUS, D. B. E.: Bewegungsweisen, Nahrungserwerb und Fortpflanzungsverhalten des Schlammpringers *Periophthalmus kalolo* (Freilandaufnahmen). Film D 1282 des IWF, Göttingen 1978. Publikation von D. B. E. MAGNUS, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 14, Nr. 7/D 1282 (1981), 19 S.

Anschrift des Verfassers der Publikation:

Prof. Dr. D. B. E. MAGNUS, Fachbereich Biologie (10) – Zoologie – Technische Hochschule Darmstadt, Schnittspahnstr. 3, D-6100 Darmstadt.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

Sektion BIOLOGIE

Sektion ETHNOLOGIE

Sektion MEDIZIN

Sektion GESCHICHTE · PUBLIZISTIK

Sektion PSYCHOLOGIE · PÄDAGOGIK

Sektion TECHNISCHE WISSENSCHAFTEN

NATURWISSENSCHAFTEN

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

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

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

Bestellungen und Anfragen an: Institut für den Wissenschaftlichen Film
Nonnenstieg 72 · D-3400 Göttingen
Tel. (0551) 21034

FILME FÜR FORSCHUNG UND HOCHSCHULUNTERRICHT

DIETRICH B. E. MAGNUS, Darmstadt:

Film D 1282

**Bewegungsweisen, Nahrungserwerb und Fortpflanzungsverhalten
des Schlammpringers *Periophthalmus kalolo*
(Freilandaufnahmen)**

Verfasser der Publikation: DIETRICH B. E. MAGNUS

Mit 9 Abbildungen

Inhalt des Films:

Bewegungsweisen, Nahrungserwerb und Fortpflanzungsverhalten des Schlammpringers *Periophthalmus kalolo* (Freilandaufnahmen). Der Film zeigt den Schlammpringer *Periophthalmus kalolo* im Uferbereich eines Ästuars an der ostafrikanischen Küste. Die Fische, außerhalb des Wassers lebende tagaktive Räuber, jagen bei Ebbe auf dem Watt Borstenwürmer und junge Winkerkrabben. Die Flut treibt sie ans Ufer zurück. Beim Gehen sind nur die zu Armchen faltbaren Brust- und die zu einem unvollkommenen Trichter verwachsenen Bauchflossen in Aktion, während der Schwanzstiel am Boden nachschleift. Zum Springen wird der Schwanz weit nach vorn geschlagen, so daß seine Flosse flach dem Boden aufliegt. Das Strecken des Schwanzstiels schleudert den Fisch hoch und vorwärts. Zur Befeuchtung der Haut rollen sich die Tiere über die Seite auf den Rücken. Nach heftigen Kämpfen erobern sich zur Paarungszeit Männchen Nestterritorien, auf denen sie mit dem Maul senkrechte Neströhren mit gegabelten Ausgängen ausheben. Durch auffällige Balzsprünge am Nestplatz locken sie dann Weibchen herbei und führen sie ins Nest. Das Männchen bewacht hernach die Brut. Die Jungfische, von normaler Fischgestalt und mit seitlich am Kopf sitzenden Augen, leben bis zur Metamorphose unter Wasser.

Summary of the Film:

Typical Movements, Feeding and Mating Behaviour of the Mudskipper *Periophthalmus kalolo* (Open Air Shots). The film shows the *Periophthalmus kalolo* on the banks of an estuary on the East African coast. The fish, active by day and living on mud-flats, prey on worms and young crabs during ebttide. The flood tide drives them back to the banks. During movements only the pectoral fins, folded like arms, and the ventral fins, shaped like an imperfect funnel, are in action, whilst the tail appendage is trailed along the ground. In order to spring, the tail is projected forward, so that the caudal fin is flat on the ground. With stretching the tail stem, the fish is projected up and forward. To moisten their skin, the fish roll sideways onto their backs. After violent fights, the males conquer nesting space at mating

time, where they scoop out vertical nesting holes with their mouths. These burrows have forked entries. The males attract the females with conspicuous jumps at the nesting place and lead these into the nests. The male guards the spawn. The young fish, of normal fish shape and eyes located at the sides of their heads, live under water until metamorphosis takes place.

Résumé du Film:

Modes de mouvement, quête de nourriture et comportement lors de la reproduction du poisson *Periophthalmus kalolo*. Le film montre le *Periophthalmus kalolo* sur la rive d'un estuaire de la côte est-africaine. Les poissons, carnassiers actifs le jour qui vivent hors de l'eau, chassent à marée basse, sur le bas-fonds, des polychètes et de jeunes crevettes sémaphores. La marée montante les ramène vers le rivage. Lors de la locomotion, seules les nageoires pectorales, qui peuvent se replier à la manière de petits bras, et la nageoire ventrale soudée en un entonnoir incomplet, sont en action, tandis que la queue traîne en arrière sur le sol. Pour sauter, le poisson propulse loin en avant sa queue, si bien que la nageoire caudale repose à plat sur le sol. L'extension de la queue projette le poisson en hauteur et en avant. Pour humecter leur peau, les poissons se mettent sur le dos en se roulant sur le côté. A l'époque de l'accouplement, les mâles font la conquête, à l'issue de combats violents, de territoires sur lesquels ils creusent des conduits avec des issues bifurquées. Ils attirent ensuite la femelle vers l'emplacement du nid, par des sauts spectaculaires de parade amoureuse, et la conduisent vers le nid. Le mâle surveille ensuite le frai. Les jeunes poissons, qui ont l'allure de poissons normaux et des yeux placés de chaque côté de la tête, vivent sous l'eau jusqu'à la métamorphose.

Allgemeine Vorbemerkungen

Die wenigen zu einem längeren oder dauernden Aufenthalt auf dem Land außerhalb des Wassers befähigten Fischarten gehören zum größten Teil den beiden Familien der Schleimfische (Blenniidae) und Schlammpringer (Periophthalmidae) an. Während erstere, die sog. Felsenspringer, als Algenfresser der Brandung ausgesetzte Klippen an tropischen Meeresküsten bewohnen, leben die Schlammpringer-Arten als tagaktive Räuber vor allem auf feinschlickigen Wattböden in tropischen Ästuaren.

Längerer Aufenthalt an der Luft bedingt eine Reihe auffälliger Spezialisierungen für Fische. So müssen sie unter anderem ihre Atmung auf die Aufnahme atmosphärischer Luft einstellen, sie müssen dafür Sorge tragen, ihre Haut feucht zu halten, da diese über keine ausreichenden anatomischen Schutzeinrichtungen gegen ein Austrocknen verfügt, und sie müssen in ihrer Fortbewegungsweise auf das tragende Element des Wassers verzichten.

Das Problem der Atmung wurde derart gelöst, daß sie zwar Luft in die Mundhöhle einatmen, ihre Kiemen den Sauerstoff daraus jedoch über einen im Mundraum aufbewahrten Wasservorrat aufnehmen. Während des Nahrungserwerbs geht dieses Atemwasser leicht verloren, und die Fische sind dann gezwungen, es aus Tümpeln zu ergänzen. Als weitere im Zusammenhang mit der Atmung stehende spezifische Bewegungsfolgen treten bei *Periophthalmus* ein meist alternierend erfolgreiches Einziehen der den Kopf überragenden Augenbulben in den Mundraum und ein Aufblähen des Kiemenkorbs in Erscheinung.

Das Ausbleiben von Brandungsspritzwasser oder längerer Aufenthalt im Wind oder Sonnenschein zwingen die Fische zu aktiver Hautbefeuchtung. Sowohl die Felsen- wie die Schlammpringer konnten hierzu auf eine allen Fischen gemeinsame alte Bewegungsverhaltensweise zurückgreifen und mußten diese nur ein wenig intensivieren. Es ist die sog. Scheuerbewegung, ein meist aus dem Schwimmen heraus erfolgendes Vorbeistreichen an Bodenstrukturen oder Pflanzenteilen, das ursprünglich dazu dient, Verunreinigungen oder Parasiten von der Haut abzustreifen. Zur Hautbefeuchtung dreht sich der landlebende Fisch auf nassem Grund oder, wenn in der Nähe vorhanden, in flachen Pfützen, die er dazu aufsucht, bis zu 180° um seine Längsachse, so daß meist die Rückenflosse in fast ganzer Länge dem Boden aufliegt. Die Wälzbewegung verläuft schraubenförmig, beginnend am Kopf, und dauert in der Regel insgesamt nur 1/2 Sekunde. Es wird etwa gleich häufig nach rechts oder links gedreht. In Abhängigkeit von Untergrundnäse, Luftfeuchte, Wind und Sonneneinstrahlung erfolgt das Wälzen verschieden oft in der Zeiteinheit, und seine Häufigkeit stellt geradezu ein Maß der Störwirkung dieser Faktoren dar. Die Fähigkeit zu dieser aktiven Hautbefeuchtung muß als eine der wichtigsten Verhaltensweisen zum Überleben dieser Fische außerhalb des Wassers angesehen werden.

Bei der Umstellung vom Schwimmen zur Fortbewegung auf dem festen Land haben Felsen- und Schlammpringer unterschiedliche Lösungen entwickelt. Erstere verwenden Afterflosse, Schwanzstiel und Bauchflossen zu einem hüpfenden Kriechen, während die Schlammpringer nur Brust- und Bauchflossen dazu einsetzen. Zum Abstemmen beim Springen benützen beide den Schwanzstiel.

Das Gehen geschieht bei *Periophthalmus* ruckweise. Brust- und Bauchflossen sind dabei abwechselnd in Aktion. Zuerst werden die starken, mit den zusammengeklappten Flossenstrahlen fast armartig wirkenden Brustflossen zugleich auf den Boden aufgestützt. Sie heben dann den Vorderkörper hoch, schieben ihn vorwärts und setzen ihn auf die bei den einzelnen Arten unterschiedlich vollkommen zu einem Trichter verwachsenen Bauchflossen ab. Danach schwenken sie zur Einleitung des nächsten Schrittes wieder nach vorn. Der Lauf verläuft also in einzelnen Schritten. Der Bauch wird dabei eingezogen und bleibt vom Boden abgehoben, die Schwanzflosse zusammengefaltet schräg aufwärts gehalten, und nur die Schwanzwurzel schleift auf dem Boden nach oder stützt beim Stehen ab. Diese Laufweise kann auch zu kleinen Sprüngen zum schnellen Packen einer Beute verstärkt werden (Abb. 1).

Rascher Ortswechsel über kürzere oder weitere Distanzen, wie ihn die Gezeiten, in deren Einflußbereich sie leben, gelegentlich bedingen, eine schnelle Flucht oder ein Angriff erfolgen häufig durch Hüpfen. Der Fisch schlägt dazu den Schwanzstiel weit nach vorn und verdreht ihn so, daß die Schwanzflosse dicht neben dem Vorderkörper flach auf den Boden kommt, und schleudert sich dann durch plötzliches Strecken des vorgebogenen Hinterleibes nach vorwärts oder nach oben vom Boden ab. Ein normaler Sprung führt über mindestens eine Körperlänge weit vor. Bei Bedarf können jedoch weit größere Sprünge ausgeführt werden.

Während des Nahrungserwerbs auf den Wattflächen, wo der ostafrikanische *Periophthalmus kalolo* in erster Linie auf dicht unter oder auf der Schlickoberfläche dahinkriechende Polychäten, wie Nereiden, Nephtyiden und Capitelliden, Jungtiere

der Winkerkrabben *Uca annulipes albimana* (Kossmann) und *U. urvillei* (Milne-Edwards) sowie andere Krebse Jagd macht, sind die Tiere aggressiv und halten durch Drohen mit aufgestellten Rückenflossen oder direkten Angriff gegen konkurrierende Artgenossen eine Art Freßterritorium um sich herum frei. Sie tragen dabei Sorge,



Abb. 1. *Periophtalmus kalolo*. Packen eines Beutetieres

auf dem nassen Schlick möglichst auch noch eine Pfütze in ihrer Nähe zu haben, in der sie sich durch Eintauchen, wenn es ein genügend tiefer Tümpel ist, oder Wälzen befeuchten können (Abb. 2). Aber auch Wälzen auf nassem Boden allein genügt zum Befeuchten.

Bei auflaufender Flut wandern sie vor dem Wassersaum wieder gegen das Ufer zu und ruhen dort schließlich nebeneinander mit mindestens etwa einer Körperlänge Individualabstand, bis das Wasser wieder abläuft und ihnen die Freßplätze freigibt (Abb. 3). Ihre Aggressivität ist hier am Ufer auf ein Minimum reduziert. Abends weichen sie ebenfalls vor der Flut zum Ufer hin aus, folgen jedoch während der Nacht dem fallenden Wasser nicht. Sie bleiben schlafend an oder in kleinen Wasserlachen sitzen und verbreiten sich erst wieder bei Tagesanbruch oder später, sobald die Wattflächen wasserfrei werden, über diese.

P. kalolo verfügt offensichtlich über die Fähigkeit zu guter Ortskenntnis. Ebenso wie man mehrere Tage hindurch die gleichen Individuen bei Ebbe am selben Platz zur Nahrungsaufnahme finden kann, so findet man auch die gleichen Tiere während der unfreiwilligen Inaktivität bei Hochwasser über einige Tage am selben Platz am Ufer.

Die Fortpflanzungsperiode von *P. kalolo* beginnt mit der Anlage einer Neströhre durch das Männchen, und zwar in der Zeit zwischen einer Spring- und einer Nipptide. Während für die tägliche Nahrungssuche die gesamte wasserfreie Gezeitenfläche aufgesucht wird, beschränken sich die nestbauenden Tiere auf eine bedeutend schmalere Zone, nämlich einen ein wenig unterhalb der mittleren Nippochwasserlinie gelegenen Streifen. In dieser Zone wählen sie Stellen, auf denen auch noch wäh-

rend der Ebbezeit Sickerwasser aus dem Boden heraustritt und über die trockengefallene Fläche läuft. Die Nestbauphase wird durch heftige Kämpfe um die begehrten Nistterritorien eingeleitet. Bei diesen Auseinandersetzungen kommt es häufig zu Schuppenverlust und blutenden Bißwunden, vor allem an den Körperseiten, da hier-



Abb. 2. *Periophthalmus kalolo*. Hautbenetzen durch Wälzen in flacher Gezeitenpfütze

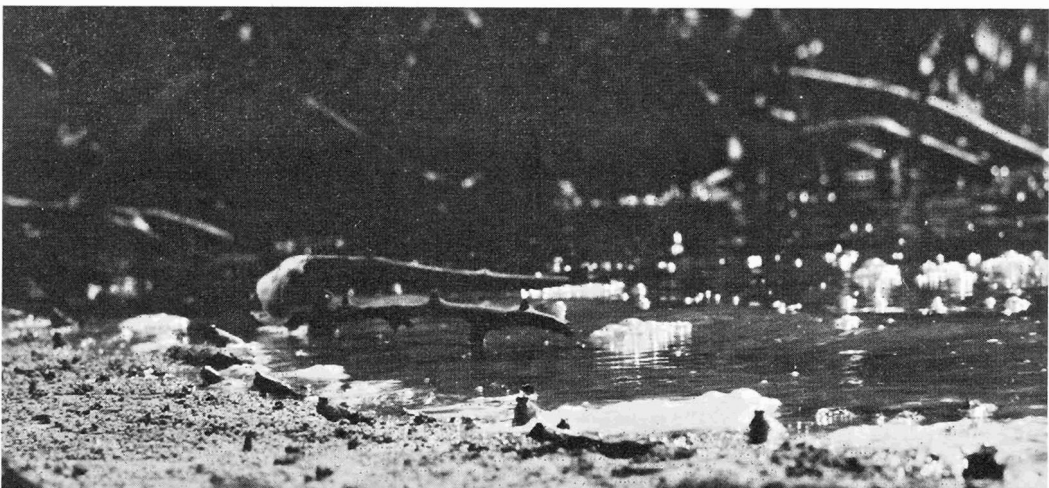
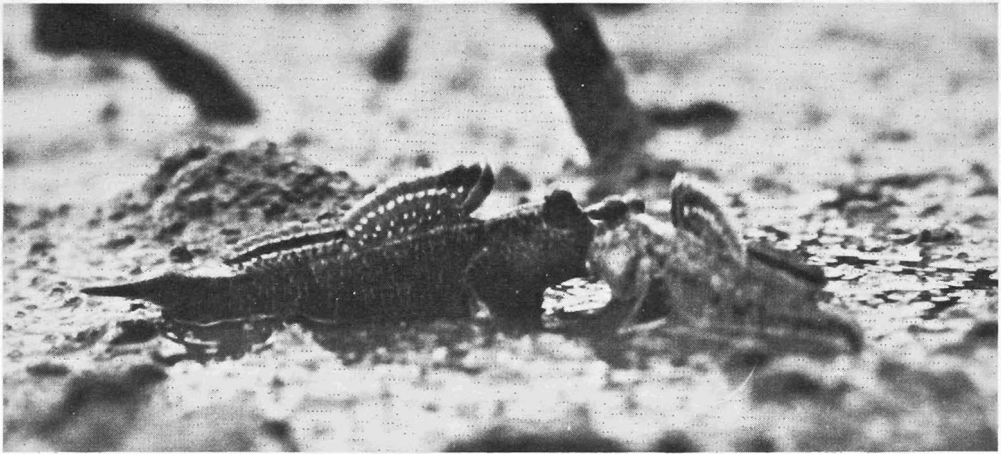
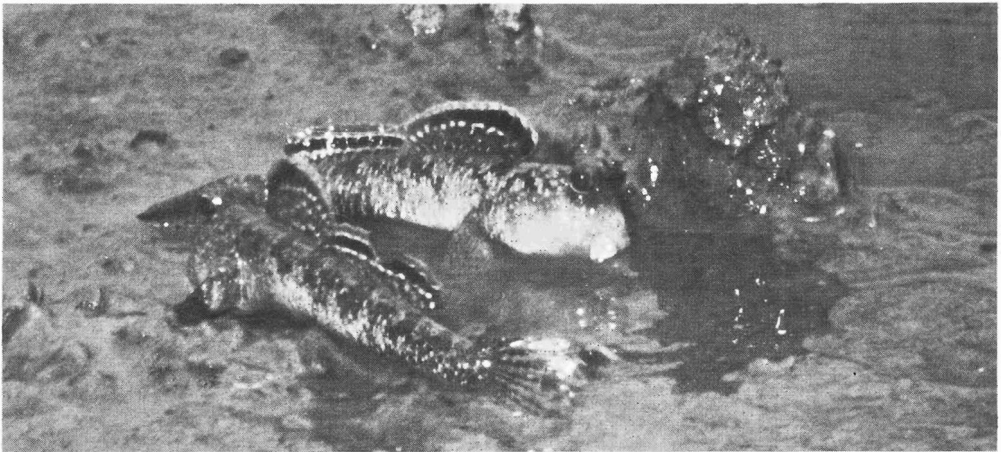


Abb. 3. *Periophthalmus kalolo*. Ausweichen zum Ufer vor auflaufender Flut

hin die Rammstöße der Kämpfenden erfolgen. Auch die Rückenflossen werden oft verletzt, weil die Gegner sich darin verbeißen. Der Kampf verläuft im übrigen in der für Gobiiden üblichen Weise (Abb. 4).



a



b

Abb. 4. *Periophthalmus kalolo*. Um Nestterritorien kämpfende Männchen

a. Frontalbeißen

b. Seitwärtsdrohen während Kampfpause

Nach Inbesitznahme beginnt der Revierbesitzer mit dem Ausheben der Neströhre, indem er an einer bestimmten Stelle mit dem Maul Schlick entnimmt und bis zu einer Körperlänge weit wieder ablegt. Flache wassergefüllte Pfützen werden als Kern einer solchen Anlage bevorzugt. Da die aus dem Boden gebissenen Schlammklümpchen wahllos rings um das Loch abgelegt werden, bildet sich schon nach kurzer Zeit um die entstehende Röhre ein geschlossener Ringwall abgelegten Schlicks (Abb. 5). Der Beginn dieser Bautätigkeit geht in der Regel konform mit einer Gezeitenkonstellation, in der das Hochwasser in den frühen Vormittagsstunden abläuft. Die Tiere nehmen während ihrer Grabtätigkeit nur wenig Nahrung zu sich. Sie können sich daher, abgesehen von Kämpfen mit Reviernachbarn, meist ununterbrochen bis in

den Nachmittag dem Höhlenbau hingeben, bis die nächste Flut aufläuft. Eine solche Neströhre kann daher schon am folgenden Tag fertiggestellt werden. Die Röhre verläuft senkrecht und endet in 40–50 cm Tiefe mit einer seitlichen ovalen Kammer mit flacher, glatter Decke. Sie ist wassergefüllt. Die frische Röhre hat etwa doppelten Körperdurchmesser des Erbauers. In der letzten Bauphase wird neben dem Eingang



a



b

Abb. 5. *Periophthalmus kalolo*. Ausgraben der Neströhre durch das Männchen. Der Aushub wird im Abstand von etwa einer Körperlänge rings um den Eingang abgelegt

a. Beginn einer Nestanlage

b. Fortgeschrittener Zustand

eine schräg verlaufende zweite Röhre gegraben, die auf die erste trifft, so daß die fertige Röhre Y-förmig aussieht. Die beiden Eingangsöffnungen und die gegabelten Röhrenabschnitte sind schmaler als der tiefere Röhrenteil und messen etwa nur einen reichlichen Körperdurchmesser. Das um die Eingänge gehäufte Aushubmaterial bil-

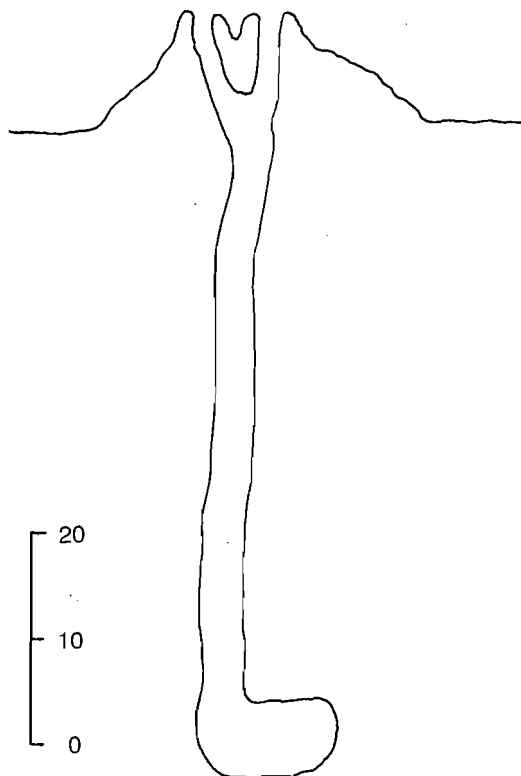


Abb. 6. Schematische Darstellung einer Neströhre von *Periophthalmus kalolo*

det bei einer neu angelegten Neströhre schließlich einen kompakten flachen Hügel von durchschnittlich 5–8 cm Höhe (Abb. 6). Bei Hochwasser werden die Baustellen verlassen und erst bei ablaufendem Wasser vom Nestinhaber wieder aufgesucht. Nach Fertigstellung der Röhre beginnt das Männchen zu balzen, d. h. es führt auffällige Sprünge um den Nesteingang herum auf. In dieser Phase wirkt das Tier wie aufgebläht, da es seine Stamm-Muskulatur kontrahiert. Der Kopf verfärbt sich gelblich, die Augenbulben werden schwärzlich. Das Tier sucht erhöhte Stellen zu ersteigen, z. B. den Nesthügel, krümmt dort den Schwanzstiel fast rechtwinklig zum Körper aufwärts und führt mit ihm heftige, ruckende und kreisende Bewegungen aus. Dann spreizt es plötzlich beide Rückenflossen maximal und springt zugleich senkrecht in die Höhe, indem es sich mit einem Schwanzflossenschlag vom Boden abdrückt. Anschließend erfolgen weitere Sprünge, aber in der Regel neben dem Nest-

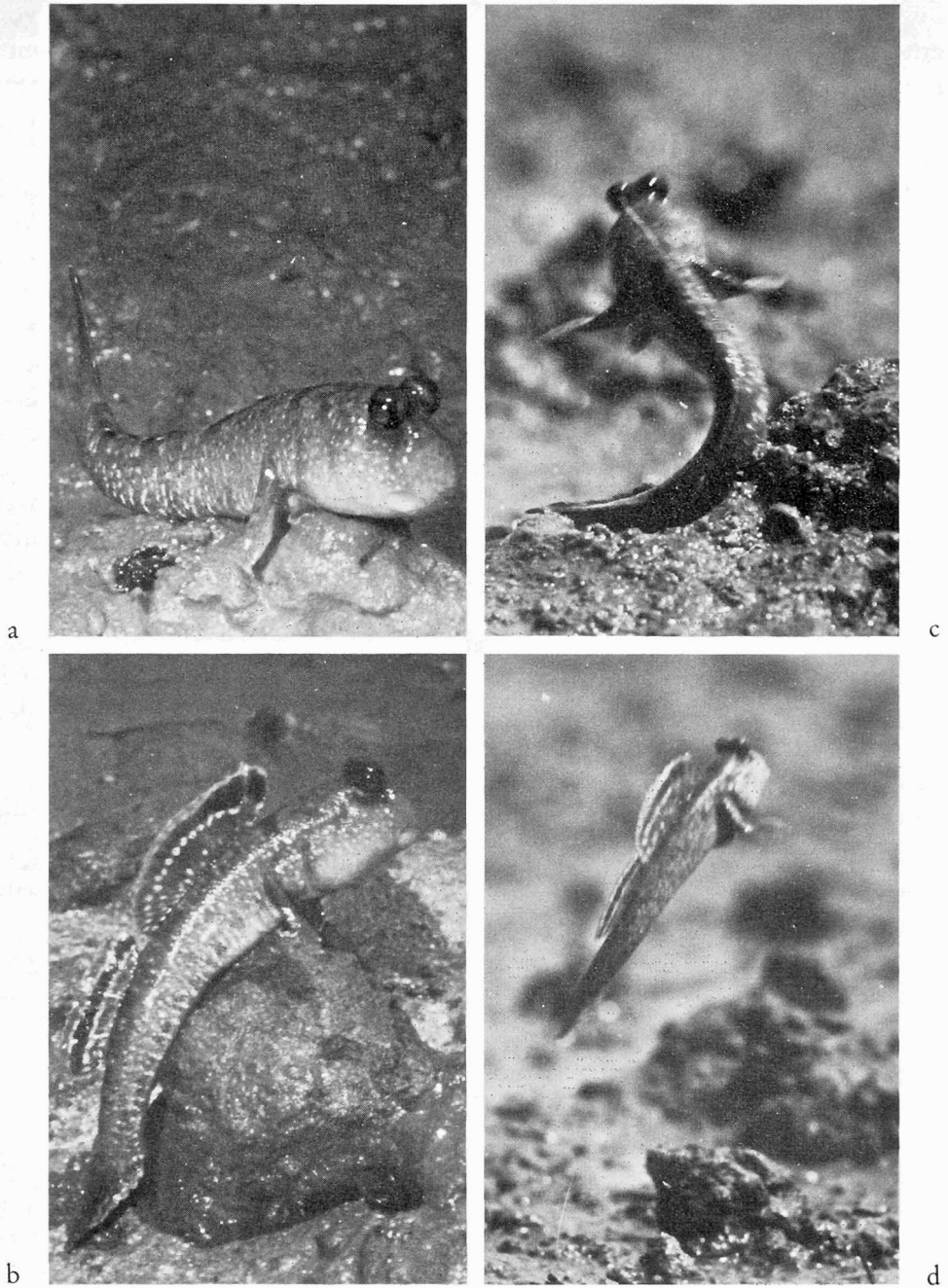


Abb. 7. *Periophthalmus kalolo*. Balzverhalten des Männchens. Augenbulben dunkel, Vorderkopf hellgelb

- a. Schwanzwedeln bei kontrahierter Körpermuskulatur
- b. Aufrichten der Rückenflossen vor dem Abspringen von einer Bodenerhebung
- c. Abstemmen mit dem Schwanzstiel
- d. Springen

hügel und kreuz und quer um ihn herum. Nach einer Pause wird wieder von einem erhöhten Punkt gestartet. Je nach Absprungsituation und Bodenbeschaffenheit führen die Sprünge senkrecht in die Höhe oder schräg nach vorn, hinten oder zur Seite. Sie können bis zu etwa 15 cm hoch sein. Die Gegenwart von Weibchen ist zur Auslösung der Sprünge anscheinend nicht erforderlich (Abb. 7).

Beim Springen gelangt ein Tier leicht in ein fremdes Revier und löst dadurch Kämpfe aus. Die Brutreviere sind oft nur etwas über 1 m² groß. Die springenden Männchen sind auf den offenen Schlickflächen weithin sichtbar. Legereife Weibchen sehen sie und werden dadurch angelockt. Normalerweise verläuft die Paarung wie folgt: Ein Weibchen geht auf das Männchen zu und spreizt neben ihm seine beiden Rückenflossen. Sein Kopf wird dabei dunkel und die Oberseiten der Augenbulben hell. Das Männchen springt daraufhin nicht weiter, sondern stellt ebenfalls seine Rückenflossen auf, geht auf kürzestem Weg zu seinem Nesthügel und schlüpft in eines der beiden Eingangslöcher. Das Weibchen folgt dicht hinter ihm und schlüpft in dasselbe Loch. Beide Tiere halten meist die Rückenflossen bis zum Einschlüpfen aufrecht. Nach wenigen Minuten strecken die beiden Partner ihre Köpfe aus den beiden Nestöffnungen heraus und atmen heftig. Nach kurzer Zeit ziehen sich beide wieder in das Höhleninnere zurück, um nach einer Weile wieder aufzutauchen. Zwischen jedem Verschwinden und Wiedererscheinen dürfte eine Teil-Eiablage und Besamung in der Röhre erfolgen. Ich konnte bis zu 7 solcher Phasen pro Paar beobachten. In der Regel sind es jedoch weniger. Schließlich kriechen beide Partner aus der Röhre heraus, und das Weibchen entfernt sich vom Nest. Es wird dabei vom zurückbleibenden Männchen nicht gehindert oder angegriffen (Abb. 8).

In vielen Fällen wird die Eiablage einmal oder mehrere Male dadurch unterbrochen, daß einer oder beide Partner vorübergehend die Neströhre verlassen, um sich im Wasser einer nahe gelegenen Pfütze zu wälzen. Anschließend gehen sie wieder in die Höhle zurück.

Die Paarung verläuft nicht immer so störungsfrei. Das sich nähernde Weibchen kann von einem anderen Männchen fortgelockt werden, durch dessen Revier es wandert, oder das zum Nest führende Männchen wird von einem Nachbarn attackiert, währenddessen das Weibchen fortgeht. Das Weibchen kann aber auch vor dem balzenden Männchen plötzlich fliehen, worauf es von diesem sofort angegriffen und verjagt wird.

Die Eiablage erfolgt in der Tiefe der Höhle und kann daher nicht beobachtet werden. Ein Hinweis für tatsächliche Ablage ist daher nur der vorher dicke und anschließend normale Bauchumfang des Weibchens. Aber das Indiz ist unsicher, weil nur selten deutlich. Beim Ausgraben einer Neströhre konnte ich 1970 einmal wenige Eier finden, die an Stielchen an der Decke der unteren Nestkammer hingen. Da die Röhren wassergefüllt sind, ist ein Ausgraben wenig erfolgreich.

Anschließend bewacht und versorgt ausschließlich das Männchen die Bruthöhle. Gegen männliche Artgenossen oder sich dem Nesthügel nähernde Winkerkrabben verhält es sich außerordentlich aggressiv. Oft wird die Röhre durch Austragen von Schlickklümpchen später noch vertieft. Nach erfolgter Eiablage verlassen die Männchen bei der nächsten Überflutung die Nester nicht sofort, sondern bleiben längere



Abb. 8. *Periophthalmus kalolo*, Paarung

- a. Männchen hat ein Weibchen (helle Augenbulben, dunkler Vorderkopf) zum Nest geführt und ist im Begriff in die Neströhre zu gehen
- b. Die Eiablage erfolgt in Etappen. Dazwischen ruhen die Partner in den beiden Nesteingängen. Weibchen vorn im Bild
- c. Zwischen weiteren Teilablagen ruhen beide außerhalb der Eingänge

Zeit unter Wasser innerhalb des Nestes, bis das Wasser etwa 20–30 cm hoch darüber steht. Dann erst verlassen sie es und schwimmen zum Ufer. Die Bewachung des Nestes erfolgt bis in die folgende Springtidenzeit, während der jedoch niemals Balzverhalten zu beobachten ist. Eine erneute Balzperiode beginnt erst wieder mit Beginn der folgenden Nipptide.

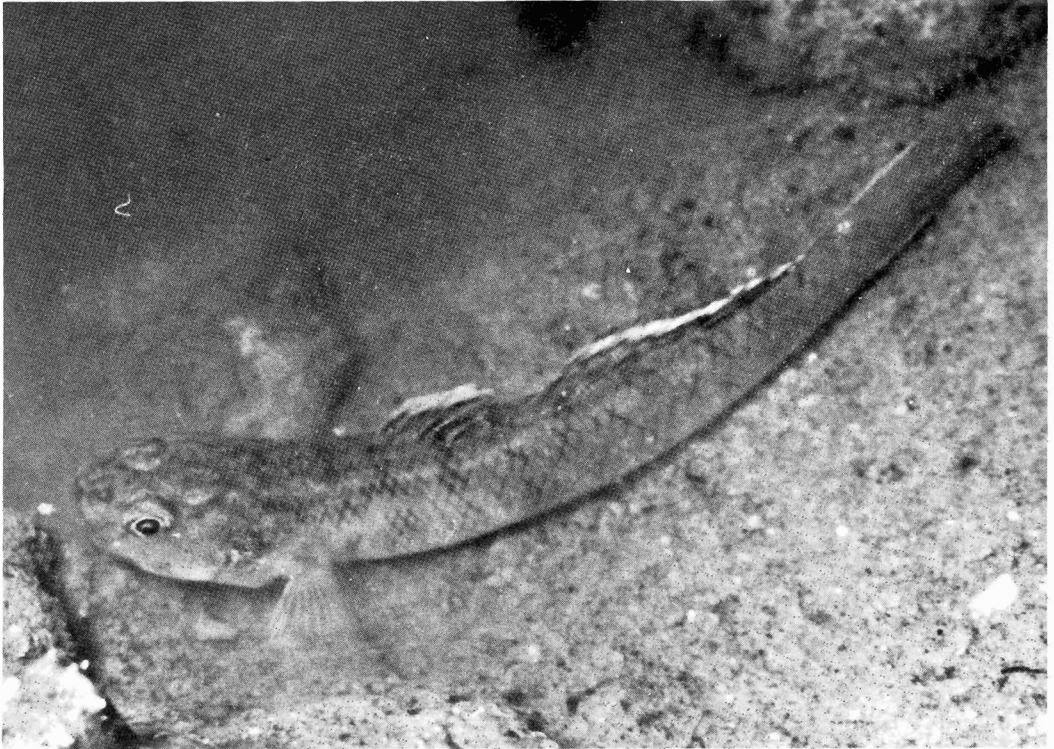


Abb. 9. *Periophthalmus kalolo*. Noch nicht metamorphosierter Jungfisch von 13 mm Länge

Das feine Schlickmaterial der Nesthügel wird durch das Austrocknen bei Ebbe recht fest und widersteht den im Ästuar fast wellenfreien Überflutungen lange Zeit. Die Höhlen werden daher oft über mehrere Fortpflanzungsperioden hin benutzt und dabei durch vielfach erneute Ablage von ausgehobenem Schlick an geschützten Stellen manchmal bis zu 25 cm hoch.

Der biologische Wert einer Teilung der Fortpflanzungsperiode in 6–7 Tage dauernde und an die Nipptide integrierte Phasen liegt unter anderem offensichtlich in der Tatsache einer ununterbrochenen Wasserfüllung und Durchströmung der Neströhren infolge der geringeren Wasserstandsschwankungen. Die Springtiden-Wasserstandsdifferenz beträgt am Untersuchungsplatz etwa 3,80 m. Infolgedessen sinkt der Wasserstand auch im Boden dann während der Ebbezeit so tief ab, daß die Nesthöhlen kein Wasser mehr enthalten und daher eine Brutentwicklung unmöglich wäre.

Die Jungfische von *P. kalolo* leben zunächst wie andere Fische unter Wasser (Abb. 9). Wenn sie etwa 2 cm lang geworden sind, machen sie eine Metamorphose durch, während der ihre vorher seitlich am Kopf sitzenden Augen auf die Oberseite rücken, und beginnen danach ihr Dasein über dem Wasser.

Zur Entstehung des Films

Wissenschaftliche Daten: Schlammpringer *Periophthalmus kalolo* Lesson (= *P. koelreuteri* PALLAS), (Pisces, Percomorphi, Gobioidae, Periophthalmidae).

Die Aufnahmen erfolgten auf 16-mm-Ektachrome-Commercial-Negativ-Film auf der Gezeitenzone im Ästuar des Mtwapa-Creeks nördlich Mombasa (Kenya) jeweils im August 1968 und 1970. Kamera: Bolex H 16. Aufnahmefrequenz: 24 B/s.

Erläuterungen zum Film

Wortlaut des gesprochenen Kommentars

1. Mit Mangroven bewachsene Flußmündungsgebiete – vor allem in der Indo-West-Pazifischen Region – werden von Schlammpringern bewohnt. Bedingt durch die Stauwirkung der in den Fluß eindringenden Gezeitenströme, ist das Wasser brackig. An den Ufern dieser Ästuar lagern sich breite Bänke von Feinschlack ab, die den eigentlichen Lebensraum dieser amphibischen, mit den Meergrundeln verwandten Fische darstellen. *Periophthalmus kalolo* lebt an der ostafrikanischen Küste; er wird bis 8 cm groß. Wie alle Schlammpringer ist er ein tagaktiver Räuber. Die Tiere folgen dem bei Ebbe ablaufenden Wasser, verteilen sich dabei über die trockengefallenen Uferbänke, und erbeuten mit schnellem Zubeißen aus der Schlickoberfläche vorwiegend Borstenwürmer und junge Winkerkrabben.
2. Beim Laufen heben die zu Ärmchen zusammengefalteten Brustflossen den Körper hoch und schieben ihn vorwärts.
3. Während des Vorschwingens der Ärmchen wird der Körper von den zu einem unvollkommenen Trichter verschmolzenen Bauchflossen und vom Schwanzstiel abgestützt.
4. Von Zeit zu Zeit werden die Augenbulben – gleichzeitig oder einzeln – eingezo-gen, ein unter anderem der Atmung dienendes Verhalten.
5. Zur Hautbefeuchtung wälzen sich die Schlammpringer ab und zu in Pfützen oder auf dem nassen Boden.
6. Bei auflaufender Flut wandern die Schlammpringer vor dem Wassersaum her wieder landwärts.
7. Ist der höchste Wasserstand erreicht, versammeln sich die Schlammpringer schließlich auf dem Uferstreifen.
8. Hier ruhen sie nebeneinander, den Kopf wasserwärts gerichtet, bis das Wasser abläuft und ihnen die Wattfläche wieder freigibt. Ihre Aggression ist – im Gegensatz zur Zeit der Nahrungsaufnahme – auf die Wahrung eines Individualabstandes von etwa einer reichlichen Körperlänge eingeschränkt.
9. Bei Bedrohung fliehen sie auf der Wasseroberfläche hüpfend durch rasche Schwimmstöße der Schwanzflosse zunächst auf das offene Wasser und kehren dann auf Mangrovenwurzeln oder einen anderen Uferabschnitt zurück.
10. In dieser Situation ist ihre innerartliche Aggressivität ausgeschaltet, und es wird auch kein Individualabstand eingehalten.

11. Während der Nipptidenzeit erkämpfen sich paarungsbereite Männchen auf dem Schlickwatt Nestterritorien.
12. Die Auseinandersetzungen der Männchen – hier eine Einstellung in leichter Zeitdehnung – sind in der Regel sehr heftig und führen häufig zu blutenden Hautbeschädigungen. Im Gegensatz zu den Weibchen besitzen die Männchen am Außenrand der zweiten Rückenflosse eine rote Binde.
13. Das Männchen hebt mit dem Maul in ein bis zwei Tagen eine etwa 50 cm tiefe, senkrecht nach unten verlaufende Neströhre aus. Nur ein relativ schmaler, etwas unter der Nippochwasserlinie liegender Uferstreifen ist für diese Nestanlagen geeignet; hier werden die Nesthöhlen während des Hochwassers nicht lange überflutet und bleiben bei Niedrigwasser im Innern wassergefüllt.
14. Eine Höhle im Längsschnitt. In der letzten Bauphase wird im oberen Teil ein zweiter Eingang angelegt, so daß die fertige Röhre Y-förmig aussieht. Das untere Ende ist zu einer seitlichen Brutkammer mit waagerechter Decke erweitert, an die später vom Weibchen die gestielten Eier aufgehängt werden.
15. Die Nestbesitzer werben um legebereite Weibchen durch optische Signale, und zwar durch auffällige Balzsprünge. Schon bei beginnender Ebbe, wenn die Männchen auf ihre trockenfallenden Nesthügel zustreben, springen sie von Zeit zu Zeit in die Höhe, wenn möglich von Bodenerhebungen aus. Sie kontrahieren ihre Körperstamm-Muskulatur, so daß sie wie aufgebläht aussehen, führen mit dem aufwärts gekrümmten Schwanzstiel zuckende und kreisende Bewegungen aus, spreizen dann plötzlich die beiden Rückenflossen und schnellen sich mit der Schwanzflosse bis 15 cm vorwärts oder senkrecht nach oben ab. Hier einige solcher Balzsprünge in leichter Zeitdehnung.
16. Wenn die Männchen ihre Nesthügel erreicht haben, springen sie von diesen aus kreuz und quer um sie herum. Durch diese, auf den offenen Schlickflächen weithin sichtbaren Signale werden legereife Weibchen angelockt.
17. Ein Weibchen nähert sich, wird umworben und zum Nest geführt.
18. Durch eine Attacke des Männchens gegen einen hinzukommenden Rivalen wird der Vorgang unterbrochen. Erneute Balzsprünge des Männchens.
19. Ein anderes Weibchen hat sich genähert. Es wird ebenfalls umworben und zum Nest geführt.
20. Beide Tiere schlüpfen hinein.
21. Kurze Zeit später erscheinen beide an den Nesteingängen. Sie atmen heftig. Eiablage und Besamung erfolgen in Etappen und werden durch mehrere Erholungspausen unterbrochen.
22. Das Männchen bewacht allein das Nest und betreut die Brut.
23. Eine Winkerkrabbe, die zufällig bei ihrem Weidegang zu nahe an den Nesteingang geraten ist, wird vom Nestinhaber angedroht. Sie droht zurück, wird dann angegriffen und durch Rammstoß vertrieben.
24. Bei Bedarf bringt das Männchen mit dem Maul Luft in die Brutkammer hinunter.
25. Bei jeder auflaufenden Flut schlüpft das Männchen ins Nestinnere und verbleibt meist längere Zeit darin.

26. Die Jungfische der Schlammpringer haben bis zu dieser Größe von etwa 12 mm normale Fischgestalt und leben in Gezeitentümpeln. Erst nach einer Metamorphose verlassen sie das Wasser, und ihre Augen rücken auf die Kopfoberseite.

English Version of the Spoken Commentary

1. Estuaries overgrown with mangroves – particularly in the Indo-West-Pacific regions are the haunt of the mudskipper. The tidal flow into the river mouth causes the backwater to become brackish. Broad mud-flats are deposited on the banks of such estuaries. These provide the proper habitat of this amphibian fish, a relative of the Gobiids. *Periophthalmus kalolo* is native to the East African coast. It attains a length of up to eight centimetres. Like all mudskippers it is a day-active predator. The fish follow the retreating ebbtide water, disperse themselves over the exposed mud-banks and capture mainly bristle worms and young fiddler crabs by snapping at them close beneath the muddy surface.
2. The fish supports itself and moves forward by means of its pectoral fins, which are folded in resemblance to miniature arms.
3. During the forward stroke of the “arm”, the body is further supported by the ventral fins, which are fused into an imperfect funnel shape, and by the pointed caudal fin.
4. From time to time the eye-bulbs are retracted – either simultaneously or singly – a performance which assists the process of breathing.
5. In order to moisten their skin the mudskippers occasionally roll over in a small pool or on the wet mud with quick corkscrew motions.
6. At floodtide the mudskippers again migrate inshore before the encroaching waters.
7. Finally, at high water, the mudskippers congregate on the shore.
8. Together they rest here with their heads pointing in the direction of the water, until the turn of the tide exposes the mud-flats once more. In contrast to the period of predation, their agonistic behaviour is now confined to an individual distance of about one body length.
9. When threatened, they first flee into the open, skimming the surface of the water with rapid strokes of their caudal fins, before again returning to mangrove roots or some other part of the shore.
10. In such situations their intraspecific aggression is suspended and the social distance ignored.
11. At neap tide, couring males fight for nesting territories on the mud-banks.
12. The disputes between males – shown here in a slow-motion shot – are generally very violent, frequently resulting in injuries. In contrast to the female, the male has a reddish stripe along the edge of its second dorsal fin.
13. With its mouth the male digs a vertical nest burrow to a depth of about 50 cm, taking a day or two to do so. Pellets of mud are deposited around the tube. Only a relatively narrow strip of shoreline below the neap-tide highwater mark is suitable

for nesting operations. The burrows are not submerged for long at high tide, and at low tide their interiors remain flooded.

14. A burrow in longitudinal section. During the final stage of building, a second entrance is constructed in the upper portion, so that the completed burrow is Y-shaped. The lower end is enlarged to form a lateral brood chamber with a smooth horizontal roof to which the female later attaches the stalked eggs.

15. The nest-owners visually court females that are ready to spawn by a display of conspicuous jumps. At the onset of low tide, when the males migrate towards their re-exposed nest hummocks, they already make occasional jumps into the air, if possible from a slight elevation. They contract their body musculature, which gives them a distended appearance, they twitch and revolve their upturned caudal spike, abruptly elevating both dorsal fins and leaping anything up to 15 cm either forwards or vertically by means of their tail fin. A number of these courtship jumps are shown in slight slow motion.

16. When the males reach their nest hummocks, they jump from them in all directions. These signals attract spawning females from a great distance across the open mudflats.

17. A female approaches, is courted and accompanied to the nest.

18. The proceedings are interrupted while the male wards off an encroaching rival. Again the male carries out courtship jumps.

19. Another female has approached. She, too, is courted and led to the nest.

20. Both fish slip inside.

21. Shortly afterwards, they each appear at one of the entrance holes to the nest. They breathe heavily. Spawning and fertilization take place in easy stages, interspersed with several rest periods.

22. Only the male guards the nest and rears the brood.

23. A browsing fiddler crab has chanced too close to the nest hole and is threatened by its occupant. It returns the threat. It is attacked and is butted away.

24. When required, the male fish brings air down to the brood chamber in its mouth.

25. At each high tide the male glides into the nest and usually spends a considerable time inside.

26. Up to this length of about 12 mm the fry of the mudskipper resemble normal fish and live in tidal pools. They don't leave the water until they have undergone a metamorphosis, and their eyes move round to the upper surface of the head.

Literatur

- [1] ABEL, E. F.: Zur Öko-Ethologie des amphibisch lebenden Fisches *Alticus saliens* (Forster) und von *Entomacrodus vermiculatus* (Val.) (Blennioidea, Salariidae), unter besonderer Berücksichtigung des Fortpflanzungsverhaltens. Sitz.ber. Österr. Akad. Wiss., Math.-Naturw. Kl., Abt. I, 181 (1973), 137-153.
- [2] BRILLET, Ch.: Relations entre comportement sexuel, territoire et agressivité chez le périophthalmes. C. R. Acad. Sci. (Paris) Sér. D, 270 (1970), 1507-1510.

- [3] DIJK, D. E. van: Locomotion and attitudes of the mudskipper, *Periophthalmus*, a semi-terrestrial fish. *S. Afr. J. Sci.*, **56**, 7 (1960), 158–162.
- [4] DÜPPING, A.: Zum Augeneinziehen und Körperrollen bei *Periophthalmus*-Arten (Pisces, *Periophthalmidae*). Unveröff. Staatsexamensarbeit, Zool. Inst. Techn. Hochsch. Darmstadt 1977, 1–68.
- [5] HARRIS, V. A.: On the locomotion of the mud-skipper, *Periophthalmus koelreuteri* (Pallas). *Proc. zool. Soc. Lond.*, **134**, 1 (1960), 107–135.
- [6] MACNAE, W.: A general account of the fauna and flora of Mangrove swamps and forests in the Indo-West-Pacific region. *Adv. mar. Biol.*, **6** (1968), 73–270.
- [7] MAGNUS, D. B. E.: *Alticus saliens*, ein amphibisch lebender Fisch. *Natur und Museum*, **93**, 4 (1963), 128–132.
- [8] MAGNUS, D. B. E.: Bewegungsweisen des amphibischen Schleimfisches *Lophalticus kirkii magnusi* Klausowitz (Pisces, *Salariaeidae*) im Biotop. *Verh. dtsh. zool. Ges. Jena* 1965. *Zool. Anz. Suppl.* **29** (1966), 542–555.

Abbildungsnachweis

Abb. 1–9: D. B. E. MAGNUS.