

ENCYCLOPAEDIA CINEMATOGRAPHICA

Editor: G. WOLF

E 470/1963

Haplochromis burtoni (Cichlidae)

Balz und Ablaihen

Mit 2 Abbildungen

GÖTTINGEN 1965

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM

Der Film ist ein Forschungsdokument und wurde zur Auswertung in Forschung und Hochschulunterricht veröffentlicht
Länge der Kopie (16-mm-Stummfilm, schwarz-weiß): 120 m
Vorföhrdauer: 11 Min. — Vorföhrgeschwindigkeit: 24 B/s

Der Film zeigt Aquarienaufnahmen von der Balz und dem ungewöhnlichen Abblanchvorgang dieser maublütenden Fischart.

Die Aufnahme des Films erfolgte im Jahre 1962 mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft im Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie Seewiesen und Erling-Andechs (Abt. Prof. Dr. Dr. K. LORENZ)

Wissenschaftliche Leitung: Dr. W. WICKLER

Aufnahme: H. KACHER

Bearbeitet und veröffentlicht durch
das Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen

(Direktor: Dr.-Ing. G. WOLF)

Sachbearbeitung: Dr. H. KUCZKA

Haplochromis burtoni (Cichlidae)

Balz und Abbläichen

W. WICKLER, Seewiesen

Allgemeine Vorbemerkungen

Der Film belegt eine neu entdeckte Form der Ei-Besamung bei Fischen, die wegen ihrer besonderen Umstände außerdem für die Systematik der *Cichlidae* (Buntbarsche), für die Erforschung der Entstehung von Auslösern, des Funktionswechsels von Verhaltensweisen sowie für das Mimikry-Problem bedeutsam ist. Neben diesem Film, der die Bewegungseinheiten besonders gut zeigt, gibt es einen Farbfilm über das Abbläichen derselben Art (in Vorbereitung) und einen Farbfilm über das Abbläichverhalten einer anderen Art, *H. wingatii* (E 523), die beide die hier wichtigsten Farbvergleiche erlauben.

Innerhalb der Familie der *Cichlidae* ist mindestens viermal unabhängig das Maulbrüten entstanden, nämlich bei der amerikanischen Gattung *Geophagus* sowie den afrikanischen Gattungen *Pelmatochromis*, *Tilapia* und *Haplochromis*. Bei *Haplochromis* und den spezialisierten Vertretern der Gattung *Tilapia* nehmen jeweils die Weibchen die Eier ins Maul und bebrüten sie dort bis zum Schlüpfen der Jungen.

Aus Gründen, die andernorts ausführlich erläutert sind [1], nehmen manche *Haplochromis*-Weibchen die Eier, die schubweise gelegt werden, jedesmal so schnell ins Maul, daß dem Männchen keine Zeit zum Besamen bleibt. Die Eier werden dann nachträglich im Maul des Weibchens besamt. Das Weibchen nimmt dabei die Spermien aktiv auf, und zwar optisch gelenkt, obwohl es sie nicht sehen kann. Es reagiert aber auch gar nicht auf die Spermien selbst, sondern auf Ei-Nachahmungen:

Wenn das Weibchen von *H. burtoni* (GÜNTHER) alle eben abgelegten Eier aufgesammelt hat, setzt das Männchen zum Besamen an. Es gleitet dazu über die Stelle am Boden, an der die Eier lagen. Dabei spreizt das Männchen seine Afterflosse (Abb. 1). Auf ihr sieht man ganz auffällige, runde, orangefarbene Flecke, die in Größe und Färbung ziemlich genau den Eiern gleichen, die das Weibchen gelegt und aufgesammelt hat. Das Weibchen behandelt dann auch diese Flecken wie Eier, d.h. es

versucht, sie ins Maul zu sammeln (Schematische Darstellung des Ab-
 laich- und Besamungsvorgangs vgl. Abb. 2). Bei diesem vergeblichen
 Bemühen geraten durch die auf die Ei-Attrappen gerichteten auf-
 schlüpfenden Mundbewegungen, sozusagen „aus Versehen“, die Spermien,
 die das Männchen ausstößt, ins Maul des Weibchens. Genauer beschrieben
 ist der Vorgang bei WICKLER [1], [2], [3]. Es spielt sich — wie zu er-
 warten — in freier Natur ebenso ab, wie hier im Film gezeigt. Ich konnte



Abb. 1. *H. burtoni*-♂ beim Rütteln
 Man beachte die Stellung der Afterflosse

ihn in diesem Jahr an einer noch nicht bestimmten *Haplochromis*-Art
 in den Mzima-Springs, südlich Mtito Andei im Tsavo-Nationalpark
 (Kenya, Ostafrika) gut beobachten¹⁾.

Diese Form des Abblaus unter Benutzung farbiger Ei-Attrappen
 auf der Afterflosse des Männchens ist charakteristisch für die Gattung
Haplochromis und viele von ihr abgeleitete Gattungen, die alle zumindest
 im männlichen Geschlecht deutliche Eifelleck haben und im weiblichen
 Geschlecht maulbrüten.

¹⁾ Der Max-Planck-Gesellschaft danke ich für das Reisestipendium.

Abb. 2.
9 Phasen aus dem Ablaichvorgang
von *H. burtoni*

(Zeichnung: H. KACHER)

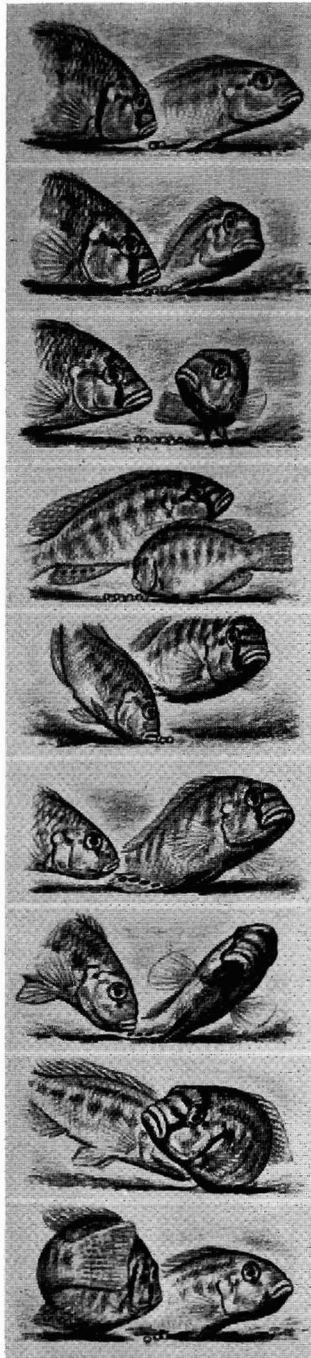
1 bis 3: Ablaichen (links das ♂);

4 und 5: das ♀ sammelt die Eier auf,
während das ♂ abwartet;

6 bis 8: das ♀ versucht, auch die Ei-Attrappen
von der Afterflosse des besamenden ♂
aufzunehmen

9: das ♀ beginnt die nächste Portion Eier
zu legen

E 470—5



Die Ei-Attrappen am Männchen sind noch in anderer Hinsicht höchst ungewöhnlich. Denn hier ahmt eine Art sich selbst nach, nämlich mit den Farbflecken die Eier. Eine solche „innerartliche Mimikry“ (Mimikry im weitesten Sinne des Wortes [4]) bietet aber die günstigsten Voraussetzungen, das Problem täuschender Signalnachahmung zu untersuchen. Denn die in allen Mimikry- und Mimese-Diskussionen umstrittene Frage, ob die Nachahmung wirklich einen Vorteil biete, ist hier von vornherein bejaht — die Selektion kann ja nicht an einer Art etwas fördern, was gegen die Erhaltung dieser Art ist. Überdies wechseln hier die Täuschung des Weibchens durch die Ei-Attrappe und das ursprüngliche „richtige“ Ansprechen des Weibchens auf die Eier in kürzesten Zeitabständen miteinander ab und bilden zusammen ein funktionelles Ganzes; nur so kann das Weibchen wirklich besamte Eier bebrüten [1], [3].

Durch die Ei-Attrappen wird ferner eine auf Eier gerichtete Reaktion des Weibchens in neuen Situationen ausgelöst, nämlich:

1. wenn es darum geht, das Weibchen zur Aufnahme des Spermias zu veranlassen,
2. wenn es für das Männchen darum geht, das Weibchen zu sich zu locken.

Das Männchen stellt nämlich schon vor dem Laichen mit einer besonderen Balzbewegung, dem „Rütteln“, die Ei-Attrappen dem Weibchen zur Schau und lockt dieses mit der Reaktion auf Eier hinter sich her zur Laichgrube. Die Brutpflegereaktion des Weibchens wird also in anderen Funktionskreisen sozusagen „mißbraucht“, zweckentfremdet. Die Natur löst das Problem, eine passende Reaktion für eine neue Situation zu „erfinden“ dadurch, daß sie eine geeignete und vorhandene Reaktion in diesen neuen Funktionszusammenhang bringt, indem sie sie mit einer Nachbildung der zugehörigen normalen Schlüsselreize dort auslöst. Diese Form der Zweckentfremdung von Reaktionen scheint bei der Höherentwicklung von Arten recht häufig zu sein.

Vor dem eigentlichen Ablaihvorgang und der Balz zeigt der Film noch, wie ein Männchen eine Laichgrube am Boden aushebt, die jedoch flacher als normal bleibt. Um die Filmaufnahmen leichter durchführen zu können, wurde in dem Becken nur ein Männchen gehalten; normalerweise gründen die Männchen ihre Reviere in Kolonien, und die Weibchen wechseln während des Ablaihvorgangs ab und zu zu einem anderen Männchen über.

Die gefilmten Tiere waren knapp 10 cm lang; ausgewachsen erreichen sie die doppelte Länge. Einige unserer *H. burtoni* stehen als Belegexemplare unter der Register-Nr. 1962.1.18.1 und 1962.2.13.18—19 im British Museum of Natural History in London, weitere unter der Nummer SMF 5841/42 im Senckenberg-Museum, Frankfurt am Main.

Vergleich mit anderen Filmen

Der vorliegende Film gehört zu einer Film-Serie, die das übereinstimmende Ablaichverhalten einer Gruppe afrikanischer maulbrütender Cichliden zeigt und genauere Vergleiche erlauben soll. Dabei ergeben sich zunächst überraschende Übereinstimmungen bei entfernteren Verwandten, aber auch Unterschiede zwischen engsten Verwandten. Die bislang veröffentlichten Filme zeigen folgende Arten und Gattungen:

<i>Hemihaplochromis spec.</i>	(Film E 122)
<i>Haplochromis burtoni</i>	(Film E 470)
<i>Haplochromis wingatii</i>	(Film E 523)
<i>Tropheus duboisi</i>	(Film E 602)
<i>Tropheus moorei</i>	(Film E 767)

Von *Hemihaplochromis* und *Tropheus duboisi* ist zwar das Scheinlaichen gezeigt, das sich jedoch — außer durch seine Kürze — kaum vom echten Laichen unterscheidet, wie der Vergleich etwa des Scheinlaichens von *T. duboisi* mit dem normalen Laichen von *T. moorei* lehrt; außerdem zeigt auch der Film E 767 vor dem echten Laichen kurz ein Scheinlaichen von *T. moorei*.

Überraschend war die Übereinstimmung zwischen dem Ablaichen von *Tropheus* und dem von *Haplochromis*, aus der man schließen mußte, daß *Tropheus* nahe mit *Haplochromis* verwandt ist [5], ein Schluß, der inzwischen von Anatomen bestätigt wurde; bislang galt *Tropheus* als Mitglied einer anderen Unterfamilie der *Cichlidae*.

Verhaltensunterschiede legten es andererseits nahe, die Arten der neuen Gattung *Hemihaplochromis* von der Gattung *Haplochromis* abzutrennen [5].

Feinere, bislang funktionell unerklärte Verschiedenheiten bei nächst verwandten Arten zeigen sehr deutlich die Filme E 470 und E 523 an zwei *Haplochromis*-Arten. Beide Filme zeigen ein vollständiges Ablaichen (mit der Einschränkung, daß im Freien jedes ♀ zwischendurch zu einem anderen ♂ überwechselt, was hier unmöglich war):

H. burtoni balzt ausgiebig mit Rütteln und klar davon getrenntem Führungsschwimmen, *H. wingatii* fährt beim Führungsschwimmen oft mit dem Kopf schräg abwärts heftig schwanzwedelnd vor dem ♀ hin und her, das Rütteln ist etwas weniger ausgeprägt. — Beim „Stößeln“ mit dem Maul an der Flanke des ablaichenden Partners klappt das *burtoni*-♂ die Kiemendeckel heftig auf und zu, das *wingatii*-♂ ebenso heftig die Rückenflosse. — Das *burtoni*-♂ wartet, während das ♀ die Eier aufammelt, und setzt erst zum Besamen an, wenn das ♀ fertig ist (diese Pause ist für Cichliden ganz ungewöhnlich); das *wingatii*-♂ setzt oft schon zum Besamen an, während das ♀ noch mit Eieraufsammlung beschäftigt ist. — Bei beiden Arten werden die schwarzen („Augen“) Flecken auf den Kiemendeckeln während des Ablaichens weiß.

Filminhalt

1. Ein ♂ steht zwischen zwei ♀♀ im freien Wasser und schwimmt dann führend von da zu einem Wasserpflanzenbusch am Boden.

2. Von da aus schwimmt es einem ♀ wieder nach oben entgegen, steht ruhig vor ihm und versucht mehrmals, durch Zurückschwimmen ihm den Weg zu verlegen; dabei zeigt es dem ♀ seine Afterflosse.

3. Ein ♀ kommt dem über der Laichgrube balzenden ♂ näher.

4. Führungsschwimmen des ♂ zur Laichgrube; das ♀ folgt jedoch nicht.

5. Großaufnahmen des ♂, das mit dem Maul die Laichgrube weitergräbt; einige Kiesel trägt es zum Grubenrand und spuckt sie da aus.

6. Das ♂ schwimmt zu einer zweiten geeigneten Laichstelle (die es hier im Filmbecken aus Mangel an Rivalen ebenfalls benutzte), von da zurück zur ersten, wo sich inzwischen ein ♀ eingefunden hat. Führungsschwimmen und Rütteln wechseln mehrmals ab.

7.—10. Immer wieder rüttelt das ♂ und stellt dabei seine Afterflosse vor dem abgebalzten ♀ zur Schau.

11. u. 12. Übersichtsaufnahmen vom Beginn des Abläichens in der Laichgrube.

13.—15. Großaufnahmen vom Laichen. Man sieht zuerst deutlich, wie das stark auf die Seite geneigte ♀ die Eier legt, sich dann umdreht und sie ins Maul sammelt, während das ♂ danebensteht und wartet. Das ♂ stößt mit dem Maul in die Flanke des abläichenden ♀. Was das ♀ in der entsprechenden Situation am ♂ tut, ist vorerst noch nicht zu sehen. Man beachte die Bewegungen des Mauls, mit denen das ♀ die Eier einsammelt! Einige Male sieht man gegen den hellen Hintergrund die Spermienwolken, die das ♂ ausstößt, wenn es ebenfalls auf der Seite liegend über den Boden streicht. Schließlich ändert das ♂ seine Drehrichtung und man sieht, wie das ♀ die Ei-Attrappen von der Afterflosse des besamenden ♂ aufzunehmen versucht.

14.—16. Schub um Schub werden die Eier gelegt und aufgesammelt. Das ♀ behandelt ganz deutlich die Ei-Attrappen genau wie die echten Eier; man sieht das zuletzt in Nahaufnahme.

17. Das ♀ ist fertig und schwimmt weg, das ♂ folgt ihm nochmals balzend.

18. Die abschließende Großaufnahme des ♂ zeigt seine Eierflecke.

Literatur

- [1] WICKLER, W., Zur Stammesgeschichte funktionell korrelierter Organ- und Verhaltensmerkmale: Ei-Attrappen und Maulbrüten bei afrikanischen Cichliden. *Z. Tierpsychol.* **19** (1962), S. 129—164.
- [2] WICKLER, W., Egg-dummies as natural releasers in mouthbreeding cichlids. *Nature* **194** (1962), S. 1092—1093.

- [3] WICKLER, W., Das Problem der stammesgeschichtlichen Sackgassen. *Naturwissenschaft und Medizin, Mannheim* 1 (1964), S. 16—29.
- [4] WICKLER, W., Natürliche Attrappen, Signalfälschung und Mimikry. *Die Umschau* 19 (1964), S. 581—585.
- [5] WICKLER, W., Zur Klassifikation der Cichlidae, am Beispiel der Gattungen *Tropheus*, *Petrochromis*, *Haplochromis* und *Hemihaplochromis* n. gen. *Senck. biol.* 44 (1963), S. 83—96.