

Beobachtungen zur Balz und Paarung von *Dermogenys pusilla* VAN HASSELT, 1837 (Hemiramphidae, Teleostei)

Observations on courtship and mating in *Dermogenys pusilla* VAN HASSELT, 1837 (Hemiramphidae, Teleostei)

Hartmut Greven & Norbert Nehrig

Institut für Zoomorphologie und Zellbiologie der Heinrich-Heine-Universität, Universitätsstr. 1, D-40225 Düsseldorf, grevenh@uni-duesseldorf.de

Zusammenfassung: Männchen des Halbschnabelhechtes *Dermogenys pusilla*, die eine Zeitlang sexuell isoliert waren, zeigten bei der Balz und Paarung zehn (Beobachten in Ruheposition, Nähern, verschiedene Formen des Anschwimmens, Sperren, Nippposition [hinten und vorn], Nippen, Kopulation(sversuch), Auftauchen, Entfernen, Flucht), Weibchen vier (Ruheposition, Ausweichen, Flucht und Drohen) deutlich sichtbare Verhaltensweisen. Die Flossen können während des Anschwimmens beim Sperren und in beiden Nipppositionen vom Körper abgespreizt sein. Während des Anschwimmens sowie beim Sperren wurden häufig noch die Kiemendeckel abgespreizt, die Brustflossen angehoben und das Maul geöffnet. Dieses Verhalten kann von einer schlängelnden Körperbewegung begleitet sein. Auf das Anschwimmen und die Nippposition hinten reagierte das Weibchen oft mit Flucht, bei der Nippposition vorn und vor der Kopulation war das Weibchen meist ruhig. Zur Kopulation krümmten sich Männchen und Weibchen für einen kurzen Augenblick, kippten dann so um ihre Achse, dass sie ihre Genitalregionen aufeinander bringen konnten ($< 1/25$ s). Dieser Vorgang entwickelte sich stets aus einer Nippposition, bei der das Männchen hinter dem Weibchen schwamm (Nippposition hinten). In nahezu allen Balzabläufen wurden am häufigsten die Verhaltenssequenzen „Anschwimmen, Nippposition hinten, Auftauchen“ mit oder ohne Sperren sowie mit oder ohne Kopulation vor dem Auftauchen beobachtet. Anschwimmkombinationen wurden nur gezeigt, wenn das Weibchen relativ ruhig war. Aggressive (dominante) Weibchen drohten häufiger. Je nach Intensität dieses Drohens floh das Männchen oder steigerte das Anschwimmen und Sperren. Übereinstimmungen mit dem Balzverhalten mancher balzender Poeciliiden sind unverkennbar.

Schlüsselwörter: *Dermogenys pusilla*, Balz, Kopulation, Verhaltens Elemente, Handlungskette

Summary: Males of the half beak *Dermogenys pusilla* sexually isolated for a while showed ten discrete behavioural elements (watching at rest, approaching, various patterns of swimming to the female, checking, nipping positions (in front or behind the female), nipping, copulation or copulation attempt, emerging, leaving and retreating). In females at least four elements could be distinguished (rest, evading, retreating, threatening). Fins were spread sporadically when the male swam towards the female, during checking and in both nip positions. When males directly swam towards the female and during checking they often spread opercula and pectoral fins and opened the mouth. This behaviour was sometimes accompanied by sigmoid movements. Reactions of the female considerably affected the courtship behaviour of the male. The female often escaped when the male swam directly to her or when he attempted to nip in the posterior position. During the nip position in front of the female, especially, however, immediately before copulation the female was largely immobile. When copulating the mates doubled up, turned round their axes partially obviously to bring together their genitals. This event lasted less than $1/25$ s and was always preceded by the posterior nip position. The most frequent behavioural sequences within five out of six courtships more thoroughly analysed were “swimming towards the female, nipping position behind, emerging” with and without checking and with and without a copulation or a copulation attempt. Swimming towards the female could be performed only, when the female was relatively immobile. Aggressive (dominant) females threatened more often; depending on the intensity of threatening the male intensified swimming towards the female and checking or escaped. Behavioural elements of the courtship show many parallels to those seen in courting poeciliids.

Key words: *Dermogenys pusilla*, courtship, copulation, behavioral elements, action chain

1. Einleitung

Über das Fortpflanzungsverhalten der auch in Aquarien häufiger gehaltenen viviparen Hemiramphidae (Gattungen *Dermogenys*, *Nomoramphus*, *Hemiramphodon*) ist erstaunlich wenig bekannt. Angaben aus dem Freiland beschränken sich meist auf die Feststellung, dass die Tiere in großen „Schwärmen“ leben und die Männchen die Weibchen ununterbrochen belästigen. Die namentlich in der aquaristischen Literatur gelegentlich zur Balz und Paarung publizierten Beobachtungen vermitteln nur ein ganz grobes Bild (vgl. u.a. HARTL 1983, STERBA 1987).

Die Männchen und Weibchen unterscheiden sich in der Größe – bei *Dermogenys* und *Nomoramphus* sind die Weibchen größer, bei *Hemiramphodon* offenbar die Männchen (BREMBACH 1991) –, aber auch in der Färbung; zudem balzen die Männchen und eine solche Balz wird generell als Hinweis darauf gewertet, dass die Weibchen ihre Männchen auswählen („female choice“, vgl. FARR 1989). Probleme der sexuellen Selektion sind aber unseres Wissens bei Hemiramphiden bisher überhaupt noch nicht untersucht worden (vgl. dazu die Anmerkungen bei GREVEN 1999).

Im Rahmen unserer Verhaltensstudien an einigen der häufiger gehaltenen Vertreter der Hemiramphidae haben wir uns zunächst eingehender mit dem agonistischen Verhalten des in z.T. sehr großen Verbänden lebenden Halbschnabelhechtes *Dermogenys pusilla* und seines Verwandten *D. ebrardtii* (= *Nomoramphus ebrardtii* (s. DOWNING MEISNER 2001) befasst (BERTEN & GREVEN 1991, GREVEN & BERTEN 1992, GREVEN 1998; KOSTRZEWA & GREVEN 1998), uns dann aber auch der Fortpflanzungsbiologie dieser Tiere zugewandt (GREVEN 1995, 1999, GREVEN et al. 1999).

Balz und Paarung, namentlich von *D. pusilla* bzw. von Halbschnabelhechten, die dafür gehalten wurden – die Abgrenzung der Arten innerhalb der Gattung *Dermogenys* ist nicht ganz unproblematisch (vgl. MEISNER & BURNS 1997, DOWNING MEISNER 2001) –, sind vor allem in der aquaristischen Literatur öfter erwähnt worden, doch ist die Balz offenbar nie vollständig erfasst worden. Die Kopulation selbst läuft in Bruchteilen von Sekunden ab. Nach übereinstimmenden Be-

obachtungen befindet sich hierbei das Männchen zunächst unterhalb des Weibchens und hält sein Maul, vor allem den verlängerten Unterkiefer, in Höhe der Anals des Weibchens. Dann folgt eine blitzschnelle Bewegung, bei der sich beide Partner axial drehen und die Schwänze der Tiere aneinander schlagen (u.a. PINTER 1966, WISCHNATH 1977, HARTL 1983, STERBA 1987). Wie die Spermiozeugmen mit Hilfe der zum Begattungsorgan umgewandelten Afterflosse, von einigen Autoren Andropodium genannt (BREMBACH 1976), tatsächlich übertragen werden, ist unklar. Offensichtlich wird das Andropodium selbst nicht in die Geschlechtsöffnung des Weibchens eingeführt. MEISNER & BURNS (1997) vermuten, dass es eher dazu dient, die Genitalpapille des Männchens auf die weibliche Geschlechtsöffnung auszurichten..

Wir beschreiben im Folgenden Balz und Paarung von *D. pusilla* so ausführlich wie möglich, und zwar bei einzelnen Paaren, da manche Verhaltensweisen im „Schwarm“ nicht so deutlich gezeigt werden. Von elf Balzabläufen, die wir mit der Videokamera aufzeichnen konnten, werden zudem sechs etwas näher analysiert, um exaktere Angaben über Abfolge und Struktur der Balz zu erhalten. Die Daten sollen unter anderem Grundlage für vergleichende Untersuchungen zur sexuellen Selektion bei lebendgebärenden Hemiramphiden sein.

2. Material und Methoden

2.1. Die Tiere und ihre Haltung

Für die Beobachtungen standen fünf adulte Männchen (Gesamtlänge 4–6 cm) und vier adulte Weibchen (Gesamtlänge 7–8 cm) zur Verfügung. Die Tiere stammten aus dem Handel. Ihre Herkunft ist unbekannt. Das Andropodium, das innerhalb der Gattung *Dermogenys* sehr variabel ist, ähnelt sehr stark dem von *D. pusilla*, so dass im Folgenden die Tiere auch so bezeichnet werden. Da *Dermogenys* ein Femininum ist, wurde das Art-epitheton „*pusillus*“ in „*pusilla*“ geändert (vgl. dazu KOTTELAT 1992; DOWNING MEISNER 2001).

Die Fische wurden in einem bepflanzten Aquarium (60 × 60 × 25 cm) bei 26–27°C gehalten

und mit vitaminisierten *Drosophila*, Daphnien, gefrorenen Mückenlarven und gelegentlich mit Tetramin-Trockenfutter gefüttert. Das Aquarium wurde zwölf Stunden pro Tag beleuchtet.

Als Beobachtungsbecken dienten zwei Vollglasaquarien (60 × 60 × 25 cm), deren Boden mit einer ca. 2 cm hohen Kiesschicht bedeckt war und die mit verschiedenen Wasserpflanzen (*Hygrophila*, *Egeria* etc.) bepflanzt waren. Auf der Wasseroberfläche schwammen einige *Lemna minor*.

2.2. Haltungsbedingungen während der Beobachtungen

Die beiden Aquarien wurden mit grauen, undurchsichtigen 40 × 23 cm großen perforierten Trennwänden so halbiert, dass insgesamt vier Beckenhälften mit einer Grundfläche von 30 × 40 cm und einer Höhe von 25 cm für die Beobachtungen zur Verfügung standen. Sichtkontakt hatten die Tiere nicht.

Vor Beginn der Beobachtungen wurden die Tiere mindestens fünf Tage in einer der Aquarienhälften einzeln gehalten. Stets wurden die Weibchen zu den Männchen gesetzt, ein Verfahren, das sich bei Poeciliiden bewährt hat, um Balz und Paarung zu beobachten (vgl. CLARK et al. 1954).

Während der Untersuchungen wurde jedes Männchen mit jedem Weibchen kombiniert, so dass sich insgesamt 20 verschiedene Kombinationen ergaben:

Männchen 1	×	Weibchen 1, 2, 3, 4
Männchen 2	×	Weibchen 1, 2, 3, 4
Männchen 3	×	Weibchen 1, 2, 3, 4
Männchen 4	×	Weibchen 1, 2, 3, 4
Männchen 5	×	Weibchen 1, 2, 3, 4

Die Fische konnten anhand der unterschiedlichen Rotfärbung ihrer Rückenflossen und an der Körpergröße eindeutig auseinandergehalten werden.

Das Verhalten aller Paare wurde genau beobachtet, protokolliert und z.T. fotografiert (Canon EOS 650, Objektiv 28/70, Beleuchtung 500 bis 1000 W Halogenlampe; ohne Blitzlicht). Elf Balzabläufe wurden mit einer Videokamera (Panasonic WVP-F-10E, Recorder NV-180, 12-fach 200 mm-Objektiv, 25 Bilder/s) mit digitaler Zeitein-

blendung aufgezeichnet. Dazu wurde die Kamera auf einem Stativ befestigt und die Aquarienhälften mit einer 30 × 25 cm großen durchsichtigen Glasscheibe so verkleinert, dass den Paaren ein Raum mit der Grundfläche 30 × 20 cm und der Höhe von ca. 22 cm zur Verfügung stand. Die Verkleinerung der Beckenhälfte wirkte sich auf das Verhalten der Tiere nicht aus. Die Kamera wurde jedesmal dann abgeschaltet, wenn die Balzaktivität des Männchens sichtbar nachließ.

Die Beobachtungen fanden stets unter gleichen Bedingungen in den späten Vormittagsstunden statt. Die Tiere wurden eine Stunde vor Beobachtungsbeginn gefüttert.

Zur genaueren Analyse des Verhaltens der Männchen dienten sechs mit der Videokamera (s.o.) aufgezeichnete Balzabläufe, an denen vier Männchen und vier Weibchen in verschiedenen Kombinationen beteiligt waren (vgl. Tab. 1, 2). Die Tiere waren leicht anhand ihrer Körperform und Färbung voneinander zu unterscheiden.

Für die Auswertung der Videofilme haben wir Verhaltensweisen und konstante Abfolgen von Verhaltenselementen (= Sequenzen) zu zehn Einheiten (I-X) gruppiert, unter anderem auch, weil einige Elemente weniger als eine Sekunde dauerten, der kleinste auszuwertende Zeitabschnitt des Zählwerks der Kamera jedoch nur 1 s betrug (für Einzelheiten s. 3.4.).

Die Anzahl der Einheiten wurde dann noch einmal auf vier Gruppen reduziert (I, II, VII, X zu Gruppe A; VIII, IX zu Gruppe B; IV, VI zu Gruppe C; III, V zu Gruppe D), jeder Balzablauf in 5 min-Abschnitte eingeteilt und der prozentuale Anteil, den diese Gruppen an den 5-min-Intervallen hatten, bestimmt. In Balz 1 dauerten beispielsweise die Sequenzen III und V (Gruppe D) in den ersten 5 min 186 s; ihr prozentualer Anteil betrug also 62 % (s. Tab. 2).

3. Ergebnisse

3.1. Verhalten des Männchens

3.1.1. Beobachten in der Ruheposition (BR)

Das Männchen steht unter der Wasseroberfläche. Schwanz- und Brustflossen schlagen ruhig,

Rücken-, After- und Bauchflossen sind angelegt. Die Atemfrequenz (=Bewegung der Kiemendeckel) kann erhöht sein, falls bereits vorher Balzhandlungen stattgefunden haben. Das Weibchen befindet sich meist ebenfalls in Ruheposition; es kann aber auch umherschwimmen, ohne das Männchen zu beachten. Die Positionen der Tiere zueinander sind vor allem am Beginn sehr variabel. Im typischen Fall stehen sie jedoch so, dass sie sich gegenseitig beobachten können. Die Distanz zwischen beiden beträgt mindestens eine Körperlänge des Männchens, also etwa 5 cm, meist jedoch wesentlich mehr (bis zu 15 cm).

3.1.2. Nähern (N)

Ist die Entfernung zwischen Männchen und Weibchen größer als 5 cm, nähert sich das Männchen dem Weibchen. Schwimmt das Weibchen davon, folgt das Männchen solange, bis der Abstand zwischen beiden Tiere etwa 5 cm beträgt. Während des Näherns sind Rücken-, After- und Bauchflossen des Männchens angelegt.

3.1.3. Anschwimmen (As)

Hat sich das Männchen dem Weibchen auf weniger als 5 cm genähert, beginnt das gezielte Anschwimmen. Dies ist auch vorher möglich, wenn die Entfernung zwischen beiden Tieren kurz genug ist. Entfernt sich das Weibchen während des Anschwimmens, folgt das Männchen, ohne die Distanz zum Weibchen zu vergrößern. Es gibt eine Reihe von Möglichkeiten, das Weibchen anzuschwimmen:

As-hinten (As_h): Das Männchen schwimmt hinter oder seitlich der Schwanzregion des Weibchens an (Abb. 1 a, 2 a), kann dann parallel zum

Weibchen schwimmen (As_p) oder dieses sogar überholen (Abb. 1 b, 2b).

As-von vorn (As_v): Das Männchen schwimmt von vorn an das Weibchen heran. Auch hier schwimmt es am Weibchen vorbei, so dass es zunächst antiparallel zu diesem steht (As_{ap}), und es dann überholt (Abb. 1 c, 2 c).

As-senkrecht (As_s): Das Männchen schwimmt im rechten Winkel auf das Weibchen zu und taucht kurz vor dem Weibchen im Bereich zwischen Genitalregion und Unterkiefer ab. Das Weibchen bleibt dabei auf der Stelle stehen. Während dieses Vorgangs kann das Männchen das Weibchen berühren. As_s ist beendet, sobald das Männchen auf der anderen Seite des Weibchens auftaucht. Dieses Anschwimmen kann mehrmals wiederholt werden. Das Männchen wendet sich dann jeweils wieder um 180° und schwimmt das Weibchen erneut an (Abb. 1 d, e, 2 d).

Beim As_s sind die Flossen immer am Körper angelegt; ansonsten können sie angelegt (Abb. 1 c) oder mehr oder weniger weit abgespreizt sein. Beim As_p und As_{ap} ist mitunter auch das Maul geöffnet und die Brustflossen sind so weit abgehoben, dass sie über den Rücken ragen. Außerdem wird manchmal der Schwanz heftig und in kurzen Intervallen hin und her geschlagen, so dass der Körper eine S-förmige Gestalt annimmt (Abb. 2 e). Das Männchen kann sich auch parallel oder antiparallel seitlich versetzt unterhalb des Weibchens bewegen.

3.1.4. Sperren (Sp)

Das Sperren entwickelt sich aus der Parallelstellung zum Weibchen, die sich aus dem Anschwimmen von hinten ergibt. Das Männchen schwimmt um das Weibchen herum; dabei stehen die Körperlängsachsen der beiden Fische

Abb. 1 a-j: Balzelemente bei *Dermogenys pusilla*; Männchen (a-i), Weibchen (j); **a** Anschwimmen-hinten (As_h ; Abb. 2 a); **b** Anschwimmen-parallel (As_p ; Abb. 2 b); **c** Anschwimmen-antiparallel (As_{ap} ; Abb. 2 c); **d**, **e** Anschwimmen-senkrecht (As_s ; Abb. 2 d); **f** Sperren (Sp; Abb. 3); **g**, **h** Nippposition- und Nippen-hinten ($Nipp_h$); **i** Nippposition- und Nippen-vorn ($Nipp_v$, Ni_v); **j** Drohendes (D) Weibchen (links).

Fig. 1 a-j: Courtship elements in *Dermogenys pusilla*; male (a-i); female (j); **a** swimming towards the female from behind (As_h ; Fig. 2 a); **b** parallel swimming (As_p ; Fig. 2 b); **c** antiparallel swimming (As_{ap} ; Fig. 2 c); **d**, **e** vertical swimming (As_s ; Fig. 2 d); **f** checking (Sp; Fig. 3); **g**, **h** nibbling behind the female ($Nipp_h$); **i** nibbling in front of the female ($Nipp_v$); **j** threatening (D) female (left side).



etwa im rechten Winkel zueinander („T-Stellung“), so dass das Weibchen gehindert wird, vorwärts zu schwimmen (Abb. 1 f, 3, 1-3). Beim Sperren sind meist Rücken-, After- und die Ventralflossen weit abgespreizt; die Brustflossen ragen über den Rücken. Das Maul wird langsam weit geöffnet und wieder geschlossen. Beim Öffnen werden die Kiemendeckel abgespreizt; bisweilen führt der Fisch dabei Schlängelbewegungen aus (Abb. 3, 4-5). Das Männchen sperrt unter kräftigen Schwanzschlägen für einen Moment und schwimmt dann weiter. In Ausnahmefällen sperrt das Männchen auch mit angelegten Flossen. Dabei werden weder die Brustflossen angehoben, noch das Maul geöffnet, noch die Kiemendeckel abgespreizt; auch die Sigmoid-Stellung unterbleibt.

3.1.5. Nipposition (Nipp)

Die Nipposition kommt in zwei Varianten vor: Nipposition hinten (Nipp_h): Das Männchen befindet sich nach hinten versetzt parallel unterhalb des Weibchens; der verlängerte Unterkiefer wird in Höhe der weiblichen Genitalregion gehalten und ist meist weniger als 1 cm von dieser entfernt (Abb. 1 g, h). Rücken-, After- und Bauchflossen sind fast immer vom Körper abgespreizt. Brustflossen und Schwanzflosse des Männchens schlagen vermehrt; auch die Atemfrequenz kann steigen. Das Weibchen ist ruhig oder bewegt sich fort.

Nipposition vorne (Nipp_v): Das Männchen schwimmt von vorne unter das Weibchen und bleibt dort stehen (Abb. 1 i). Das Weibchen bleibt ruhig stehen; die Flossen des Männchen sind gespreizt oder angelegt. Die Brustflossen schlagen mit erhöhter Frequenz.

3.1.6. Nippen (Ni)

Als Nippen wird das rhythmische Öffnen und Schließen des Mauls in den beiden Nippositionen bezeichnet (Ni_h und Ni_v). Dabei berührt das Männchen häufiger entweder die Genitalregion oder den Kopf des Weibchens. Bei Ni_v wird das Maul nur leicht geöffnet und relativ langsam wieder geschlossen; bei Ni_h ist diese Vorgangs variabler. Im Extremfall wird das Maul sehr rasch geöffnet und

wieder geschlossen. Dabei zittert der verlängerte Unterkiefer. Die schnellen, ruckartigen Bewegungen werden durch Auf- und Abbewegungen der Schwanzregion ausbalanciert, so dass das Männchen in eine leichte Schaukelbewegung fällt. Zudem spreizt es Rücken- und Afterflosse sowie die Bauchflossen und steigert die Schlagfrequenz der Brustflossen und der Schwanzflosse (vgl. Abb. 1 h).

3.1.7. Kopulation (Kop)

Während der Balz gibt es nur ganz kurze Momente, in denen sich die Tiere so nahe kommen, dass eine Übertragung von Spermiozeugmen möglich ist (Abb. 4). Diese Annäherung geschieht ausschließlich aus der Nipp_h, und meist unter starkem Nippen (Abb. 4 a). Nur einmal konnten wir beobachten, dass ein Männchen eine Kopulation aus der Nipp_v versuchte. Wir nennen, auch im weiteren Text, diesen im einzelnen nicht aufzulösenden Vorgang Kopulation, unabhängig davon, ob es sich um eine tatsächliche Kopulation mit Spermiozeugmentransfer handelte oder einen letztlich erfolglosen Kopulationsversuch.

Kurz vor der Kopulation verharren Männchen und Weibchen auf der Stelle. Das Männchen beschleunigt aus der Nipp_h, bis es sich seitlich versetzt parallel unterhalb des Weibchens befindet (Abb. 4 b). Beide krümmen ihre Körper so, dass sich Kopf- und Schwanzregion aufeinander zu bewegen und drehen sich dann so um ihre Längsachsen, dass sich ihre Genitalregionen gegenüberliegen und offenbar auch berühren (Abb. 4 c). Dieser Vorgang dauert < 1/25 s; er war daher zu schnell, um ihn mit der verwendeten Aufnahmetechnik adäquat aufzulösen. Nach der Kopulation strecken sich beide Tiere wieder und kehren in die normale Schwimmlage zurück (Abb. 4 c). Das Weibchen entfernt sich rasch, das Männchen taucht nach oben auf.

3.1.8. Auftauchen (A)

Der Vorgang, der das Männchen nach der Nipp_h oder nach einer Kopulation wieder in Höhe des Weibchens oder darüber bringt, wird als Auftauchen bezeichnet. Aus dieser Position kann das Männchen die Balz fortsetzen.

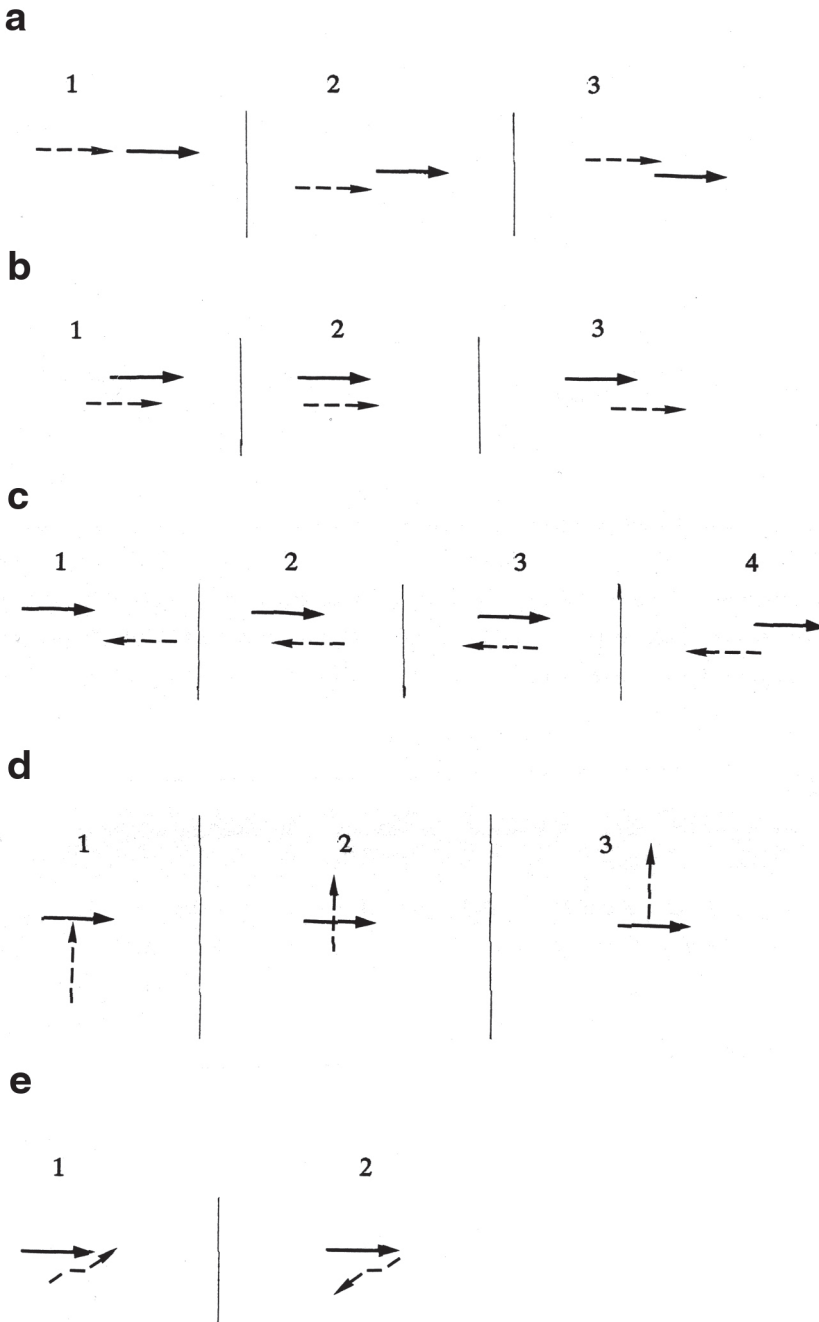


Abb. 2 a-e: Unterschiedliche Formen des Anschwimmens (As) von *Dermogenys pusilla*-Männchen während der Balz. **a** As -hinten (As_h); **b** As -parallel (As_p); **c** As -antiparallel (As_{ap}); **d** As -senkrecht (As_s); **e** sigmoide Körperhaltung des Männchens beim As_p oder As_{ap} . Männchen (unterbrochener Pfeil), Weibchen (durchgezogener Pfeil). Pfeilspitze = Kopf der Tiere.

Fig. 2 a-e: Variations of the swimming towards the female (As) of males of *Dermogenys pusilla* during courtship. **a** As -from behind (As_h); **b** As -parallel (As_p); **c** As -antiparallel (As_{ap}); **d** As -vertical (As_s); **e** sigmoid posture of the male during As_p or As_{ap} . Male (broken arrow), female (unbroken arrow). Arrow head = head of animals.

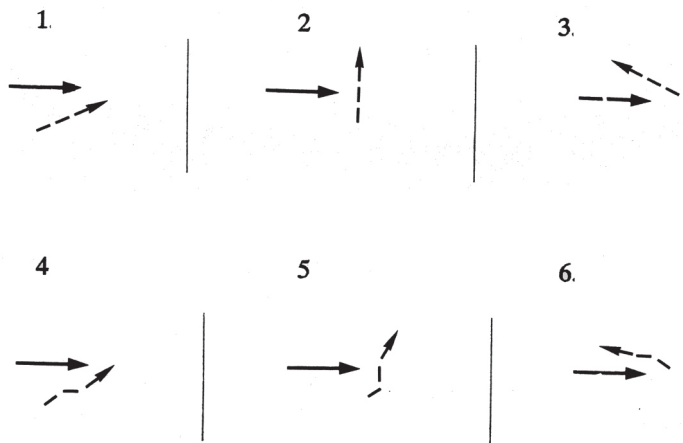


Abb. 3: Sperren (Sp) bei Männchen von *Dermogenys pusilla* ohne (1-3) und mit (4-6) Sigmoidstellung. Symbole s. Abb. 1.

Fig. 3: Checking (Sp) of male *Dermogenys pusilla* without (1-3) and with (3-6) sigmoid posture. Symbols see Fig. 1.

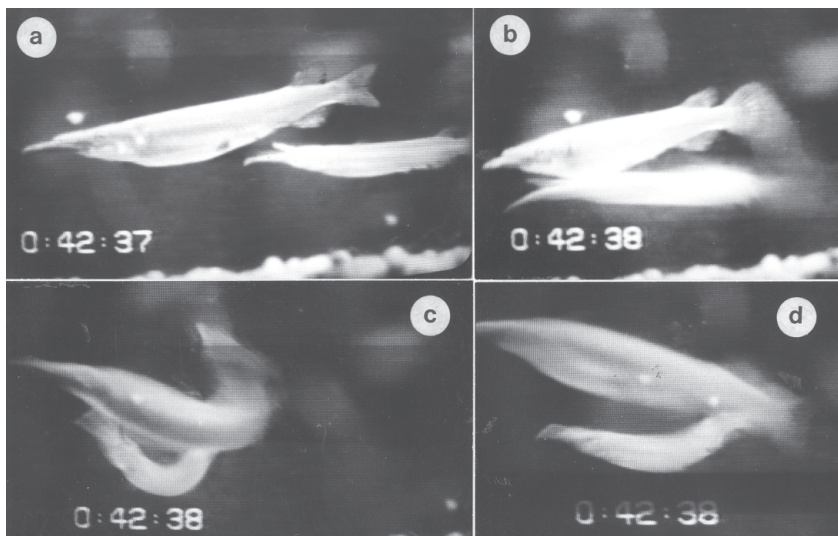


Abb. 4 a-d: Paarung von *Dermogenys pusilla*. **a** Männchen und Weibchen stehen auf der Stelle; das Männchen (rechts) nippt sehr stark; **b** Das Männchen beschleunigt aus der Nippposition und gelangt so unter das Weibchen; **c** Kopulation. Man beachte die Krümmung und Drehung der Fische; **d** Nach der Kopulation strecken sich die Tiere wieder.

Fig. 4 a-d: Copulation of *Dermogenys pusilla*. **a** Male and female are largely immobile; the male (right side) is intensely nipping; **b** the male accelerates from the nip-position to come under the female; **c** copulation, note the curvature and the axial turning of the mates; **d** after copulation the mates stretch again.

3.1.9. Entfernen (E)

Ein Männchen hat sich entfernt, wenn nach einer Balzhandlung der Abstand vom Weibchen mehr als 5 cm beträgt. Dauert diese Phase länger

schwimmt das Männchen auch an der Wasseroberfläche oder in tieferen Wasserschichten umher, ohne sich zunächst dem Weibchen wieder zu nähern. Ist diese Phase nur kurz, wird eine wesentlich geringere Distanz zum Weibchen eingehalten.

3.1.10. Flucht (Fl)

Aggressive (nicht rezeptive ?) Weibchen können die Balz unterbrechen und das Männchen in die Flucht schlagen. Entweder nähert sich dieses unmittelbar nach der blitzartigen Flucht dem Weibchen wieder oder taucht in tiefere Wasserschichten ab und versteckt sich. Im Versteck nimmt es zunächst die Ruheposition ein, bevor die Balzhandlungen wieder aufgenommen werden.

3.2. Verhalten des Weibchens

Im Vergleich zum Männchen nimmt das Weibchen bei der Balz eine eher passive Rolle ein. Dennoch sind Reaktionen auf die Balz des Männchens zu beobachten.

3.2.1. Ruheposition (R)

Die Ruheposition des Weibchens unterscheidet sich von der des Männchens. Die Flossen – vor allem die Bauchflossen – sind angelegt oder abgespreizt. Es kommt, wie beim Männchen, zu keiner Ortsveränderung; die Brustflossen und die Schwanzflosse schlagen ruhig. Auf die Verhaltensweisen N, As (mit Ausnahme von As_h), Sp und Nipp_h des Männchens kann das Weibchen mit abgespreizten Flossen reagieren.

3.2.2. Ausweichen (Aw)

Das Ausweichen ist eine Reaktion des Weibchens auf As (ausgenommen As_h) und vor allem auf Nipp_h des Männchens. Es ändert blitzschnell seine Richtung oder schwimmt sprunghaft vorwärts. Dabei sind Richtungsänderungen z.T. im Zick-Zack bis zu 180° möglich, und zwar aus der Vorwärtsbewegung (> 45°) oder aus dem Stand (<45°).

3.2.3. Flucht (Fl)

Die Fluchtreaktion unterscheidet sich erheblich von der des Männchens. Sie ist in erster Linie eine Reaktion auf As (mit Ausnahme von As_h) und Nipp_h. Das Weibchen versucht, sich lang-

sam vom Männchen zu entfernen. Es taucht dann häufig in tiefere Wasserschichten ab. Richtungsänderungen wie beim Ausweichen kommen hier nicht vor.

3.2.4. Drohen (D)

Aggressive, dominante Weibchen drohen auch während der Balz (Abb. 1 j). Sie schwimmen auf das Männchen zu, öffnen das Maul und krümmen dabei ein wenig den Körper, indem Kopf- und Schwanzregion nach unten gebogen werden. Die Flossen werden abgespreizt. Gedroht wird besonders bei BR, As, Sp und Fl. Im Extremfall führt das Drohen zum Beißen (vgl. BERTEN & GREVEN 1991).

3.2.5. Übersprungshandlungen (Ü)

Wenn sich das Männchen in Nipp_h befindet, sucht das Weibchen manchmal die Wasseroberfläche nach Nahrung ab oder schnappt nach Schwimmpflanzen. Das Männchen balzt jedoch weiter. Gelegentlich „gähnen“ Männchen und Weibchen während der Balz.

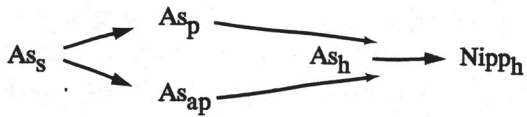
3.3. Ablauf der Balz

Während der Balz lassen sich verschiedene, relativ konstante Abfolgen von Verhaltensweisen (=Verhaltensfolge, Sequenz) beobachten, die unmittelbar unter der Wasseroberfläche, aber auch in tieferen Wasserschichten gezeigt und während einer Balz mehrmals wiederholt werden können. Am Anfang der Balz, meist nach der Beobachtungsphase, versucht das Männchen zunächst sich dem Weibchen so weit zu nähern (N), dass es direkt zum Anschwimmen (As) in all seinen Varianten übergehen kann (Abb. 5 a). Schwimmt das Männchen von hinten an (As_h), taucht es von hier aus ruckartig in Nipp_hposition (Nipp_h), während nach einem As_{ap} zunächst eine Drehung um 180° notwendig ist. Nimmt das Männchen nicht unmittelbar nach einem As_{ap} die Nipp_h ein, schwimmt es entweder von hinten im Halbkreis um das Weibchen herum oder es dreht sich um 180° und schwimmt dann parallel an. Ein As_s kann niemals direkt, sondern nur über ein As_p

a

BR $\longrightarrow$ N $\longrightarrow$ As (As_h, As_p, As_{ap}, As_s)

b



c

As_p $\longrightarrow$ Sp $\longrightarrow$ As_{ap} $\longrightarrow$ Nipp_h

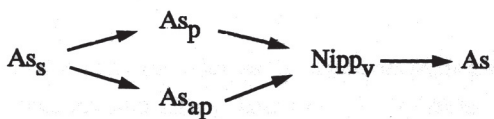
d

Nipp_h $\longrightarrow$ At $\longrightarrow$ (BR $\longrightarrow$ N) $\longrightarrow$ As

e

Nipp_h (Ni) $\longrightarrow$ Kop $\longrightarrow$ At $\longrightarrow$ (BR $\rightarrow$ N) $\longrightarrow$ As

f



g

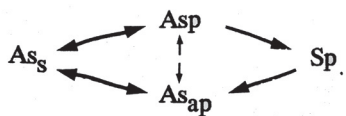


Abb. 5 a-g: Verschiedene Sequenzen von Verhaltenselementen der Männchen von *Dermogenys pusilla* bei der Balz. At = Auftauchen; Kop = Kopulation; weitere Abkürzungen s. Abb. 1. Erklärungen s. Text.

Fig. 5 a-g: Different sequences of behavioural elements of male *Dermogenys pusilla* during courtship. At = emerging; Kop = copulation Further abbreviations see Fig. 1, further explanation see text.

oder As_{ap} in eine $Nipp_h$ führen. Insofern kann die Anschwimmphase vor Einnahme der $Nipp_h$ durch Kombinationen mehrerer As verlängert sein. Hieraus ergeben sich verschiedene mögliche Folgen (Abb. 5 b, c).

Weicht ein Weibchen aus oder ergreift es die Flucht, dauert die Anschwimmphase zwangsläufig länger; zudem ist die Beibehaltung der $Nipp_h$ erschwert. Das Männchen hat aber die Möglichkeit, solche Weibchen zu sperren, d.h. am Weiterschwimmen zu hindern, und zwar unmittelbar nach einem As_p . Nach einem As_{ap} und einer Drehung um 180° schwimmt das Männchen in die $Nipp_h$ (Abb. 5 c).

Weicht das Weibchen aber nach dem Sperren aus oder flieht, versucht das Männchen aus der $Nipp_h$ heraus zu folgen oder taucht auf (At) und startet über As eine neue Verhaltensfolge, um in die $Nipp_h$ zu gelangen. Dabei kann einem As ein BR mit N vorausgehen (Abb. 5 d). Die $Nipp_h$ kann unterschiedlich lange eingehalten werden. Stark erregte Männchen sind in der Lage, ausweichenden oder fliehenden Weibchen für eine längere Zeit in der $Nipp_h$ zu folgen. Die $Nipp_h$ kann mit einem mehr oder weniger kräftigen Nippen verbunden sein. Bei langen Verfolgungen steigt die Atemfrequenz des Männchens stark an. Auf die $Nipp_h$ kann At oder auch eine Kopulation folgen. Vor der Kopulation stehen beide Tiere

auf der Stelle; das Männchen öffnet meist das Maul weit und erhöht die Frequenz des Nippens. Rücken-, After- und Bauchflossen sind weit abgespreizt, die Brustflossen und die Schwanzflosse schlagen mit hoher Frequenz. Nach der Kopulation taucht das Männchen auf; das Weibchen schwimmt meist mit einer 90° -Drehung nach vorne weg. Nach dem Auftauchen schwimmt das Männchen das Weibchen meist wieder an; dem Anschwimmen geht oft eine kurze Beobachtungs- und Annäherungsphase voraus (Abb. 5 e).

Neben der $Nipp_h$ kann auf das Anschwimmen (antiparallel oder parallel) auch die $Nipp_v$ folgen. Beim As_p dreht das Männchen sich um 180° und schwimmt dann in die $Nipp_v$. Dem As_p und As_{ap} kann ein As_s vorausgehen, während ein As_h nur in die $Nipp_h$, niemals in die $Nipp_v$ führt. Nach der $Nipp_v$ schwimmt das Männchen meist erneut an und zeigt dann meist eine andere, selten die gleiche Abfolge von Verhaltens-elementen wie vorher (Abb. 5 f). Da sich das Weibchen während der $Nipp_v$ in Ruheposition befindet, kann das Männchen relativ lange diese Stellung beibehalten. Weitere Verhaltens-elemente sind Anschwimmkombinationen, die in keine der beiden Nipp-positionen führen. Mit Ausnahme des As_h können hierbei alle As -Arten miteinander kombiniert und mehrmals wiederholt werden, wobei As_s am häufigsten auf-

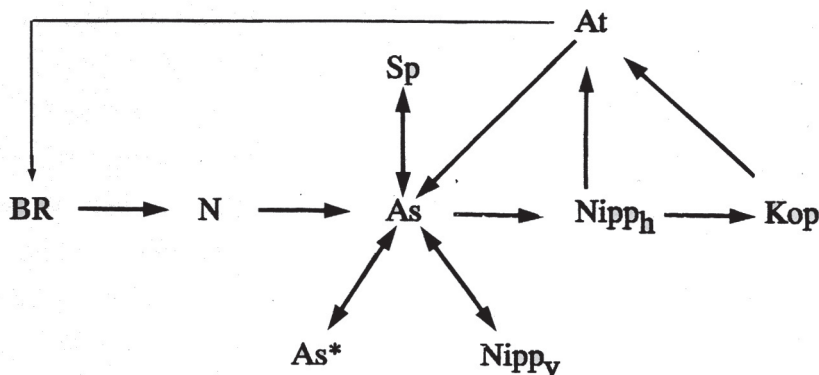


Abb. 6: Idealisierte Abfolge von Verhaltens-elementen bei der Balz und Paarung des Männchens von *Dermogenys pusilla*. As = Anschwimm-möglichkeiten; * As Anschwimmkombinationen. Weitere Erklärungen s. Text.

Fig. 6: Idealized sequences of behavioural elements during the courtship and copulation of the male *Dermogenys pusilla*. As = modes of swimming towards the female; * As combinations of swimming towards the female. For further explanation see text.

tritt. Gelegentlich sperrt das Männchen innerhalb einer Anschwimmkombination (Abb. 5 g). Im Anschluss an eine Anschwimmkombination wählt das Männchen die gleiche, oder eine andere Kombination, oder aber eine andere Verhaltensfolge.

Eine idealisierte Abfolge der Verhaltens Elemente balzender Männchen zeigt Abbildung 6.

Die Endhandlung der Balz ist die Kopulation, die nur über As und Nipp_h innerhalb der Balzfolge erreicht werden. Sp, As* (Anschwimmkombinationen) und die Nipp_v werden vor dem As eingefügt oder können ganz fehlen. Oft werden BR und N als einleitende Verhaltens Elemente dem As vorgeschaltet. Da sich die Tiere während der Balz durchaus mehrmals paaren oder die Männchen zumindest Kopulationen versuchen, wird über das Abtauchen nach einer Kopulation die Balzfolge wiederholt. Wird die Balzfolge während der Nipp_h unterbrochen, dient ebenfalls das At dazu, die Balzfolge über As oder ein einleitendes Verhaltens Element wieder aufzunehmen.

Entfernen (E) ist ein die Balz unterbrechendes Element. Es folgt meist auf At, also nach Abschluß einer Balzfolge. Danach kann das Männchen die Balzfolge über BR und N wieder aufnehmen.

Ein konsequent drohendes Weibchen beendet die Balzaktivität des Männchens. Die ersten Drohungen, die häufig während des Sperrens gezeigt werden, bewirken lediglich, dass ein Sperrvorgang beschleunigt oder abgebrochen wird. Danach schwimmt das Männchen das Weibchen sofort wieder an und erwidert die Drohungen des Weibchens mit weit ab gespreizten Flossen und Kiemendeckeln, geöffnetem Maul, angehobenen Brustflossen und schlängelnden Körperbewegungen. Droht das Weibchen weiter, lässt die Balzaktivität des Männchens nach. Hat das Männchen einmal die Flucht ergriffen, werden seine darauf folgenden Balzaktivitäten immer wieder vom Weibchen durch Drohen unterdrückt. Allerdings sind auch dann noch kurze Verhaltenssequenzen (BR→N→As_h→Nipp_h→At→E) zu beobachten. Männchen die unter diesen Bedingungen nicht fliehen, werden manchmal

auch vom Weibchen gebissen. Die gesamte Handlungskette während der Balz und Paarung ist in Abbildung 7 dargestellt.

3.4. Häufigkeit einzelner Verhaltensweisen und Sequenzen

Die zehn Einheiten (s. 2.2) enthielten folgende Verhaltens Elemente und Sequenzen: **I** BR; **II** N; **III** As/Nipp_h, At; **IV** AS/Nipp_h, Kop, At; **V** AS/Sp/As/Nipp_h/At; **VI** As/Sp/As/Nipp_h/Kop/At; **VII** E; **VIII** As; **IX** As/Nipp_v/As, **X** Flucht (Abkürzungen s. 3.1.). In III, IV, V und VI dauerte die Nipp_h meist am längsten, das Anschwimmen war sehr kurz. Das Auftauchen nahm etwa 1 s in Anspruch. BR und N wurden bei der Auswertung nur dann berücksichtigt, wenn sie mindestens eine Sekunde dauerten. VIII und IX wurden nicht mehr gewertet, sobald sie in III, IV, V oder VI übergingen. Eine Flucht war beendet, wenn das Männchen seine Ruheposition eingenommen hatte oder eine neue Balzfolge begann..

Tabelle 1 gibt die gesamte Dauer der sechs näher analysierten Balzabläufe an sowie Dauer, absolute Anzahl und prozentualen Anteil der Gruppierungen I-X. Wenn man die einzelnen Parameter betrachtet, wird deutlich, dass eine Reihung (jeweils beginnend mit dem höchsten Wert) für die Dauer und für den prozentualen Anteil an der Gesamtzeit übereinstimmt, nicht immer aber für die absolute Anzahl, die daher zunächst nicht berücksichtigt wird.

In den Balzabläufen 1, 2, 3 und 5 dominiert die Sequenz III mit den höchsten prozentualen Werten (34-62,2 %); in 4 und 6 sind dies immer noch 15,7 % und 20,6 %. Die Sequenz V – wie II ebenfalls nicht mit einer Kopulation, doch mit dem Sperren gekoppelt – erreicht in 4 und 6 aber höhere Anteile als in den übrigen Balzabläufen.

Unterschiede sind auch bei den Sequenzen IV und VI zu erkennen, die beide mit einer Kopulation gekoppelt sind. Sequenz IV erreicht hohe Anteile in den Balzabläufen 1 und 2 (> 20 %), relativ niedrige in den Balzabläufen 3 und 5 (< 20 %) und besonders niedrige in Balz 4 (<10 %). In Balz 6 war diese Sequenz überhaupt nicht zu beobachten. Sequenz VI erreicht in Balz 4

Männchen

Weibchen

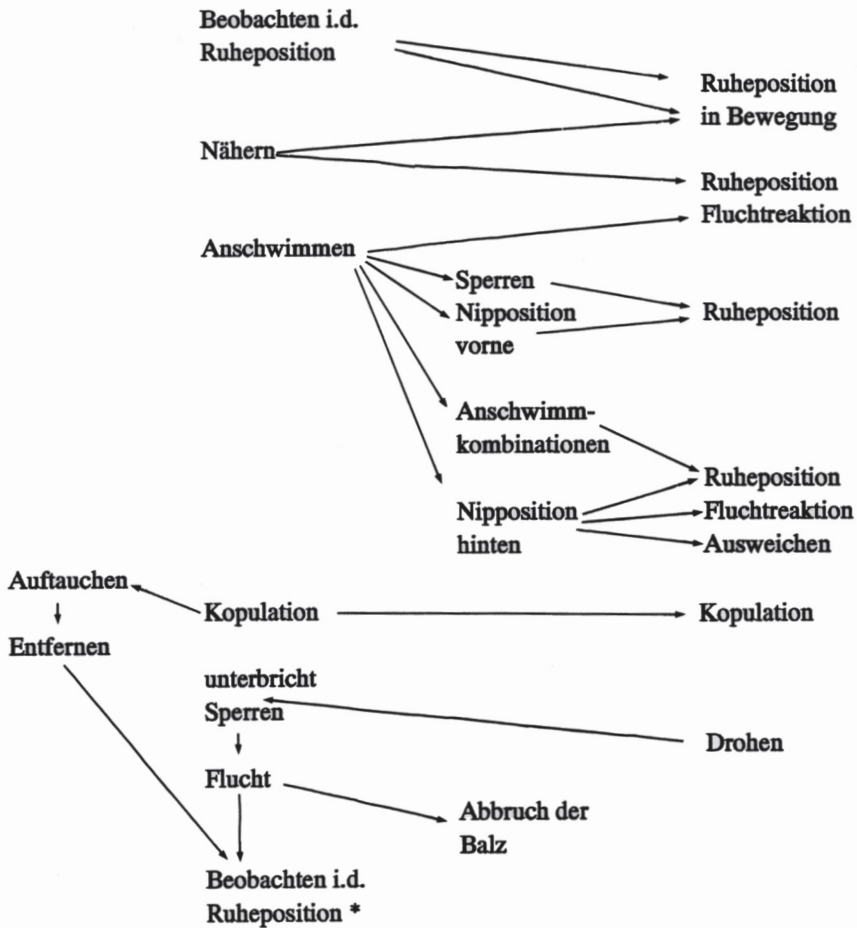


Fig. 7: Handlungskette während der Balz und Paarung von *Dermogenys pusilla*. * Beginn einer neuen Handlungskette.

Fig. 7: Action chain during courtship and mating of *Dermogenys pusilla*. *start of a new action chain.

mit > 25 % einen im Vergleich zu den Balzabläufen 1,2,3 und 5 (maximal 2,2 %) ungewöhnlich hohen Wert.

Sequenz VIII (Anschwimmkombinationen) fällt vor allem in Balz 2 (13 %) auf, Sequenz IX (Anschwimmen und Nipposition vorn) in Balz 1. Beobachten (I) erreicht in den Balzabläufen 4 und 6 bis 6,9 % und Nähern (II) in 3 und 6 Werte bis 5,5 %. Entfernen (VII) schwankt zwi-

schen 0 und 9,6 %. Flucht (X) war nur in Balz 4 (10,8 %) und vor allem in Balz 6 (38,5 %) zu beobachten..

Die Anzahl der Kopulationen oder Kopulationsversuche (Summe von IV und VI) ist in Balz 1 mit 14 am höchsten. Dann folgen Balz 5 mit 12, Balz 3 mit 10, Balz 2 mit 7, Balz 4 mit 6 und Balz 6 mit einer Kopulation oder einem Kopulationsversuch.

Tab. 1: Häufigkeit (n), Dauer (s) und prozentualer Anteil (%) an der Gesamtdauer von Verhaltenselementen und Verhaltenssequenzen (I-X) im Verlauf von sechs Balzhandlungen (1-6) unterschiedlicher Länge (Σ in s) von verschiedenen Weibchen/Männchen-Kombinationen des Halbschnabelhechtes *Dermogenys pusilla*. Weitere Erklärungen s. Text.

Tab. 1: Frequency (n), duration (s) and percentage (%) of the total time of behavioural elements and sequences (I-X) during six courtships (1-6) of different length (Σ in s) and different female/male combinations of the halfbeak *Dermogenys pusilla*. Further explanations see text..

Ver- halten	1 ♂1/♀1			2 ♂2/♀2			3 ♂1/♀4			4 ♂2/♀3			5 ♂4/♀4			6 ♂3/♀3		
	n	s	%	n	s	%	n	s	%	n	s	%	n	s	%	n	s	%
I	186	10/	4,7	63/	6/	2,1	15/	3 /	0,3	168	10/	5,9	143/	17/	4,6	42/	4/	6,9
II	23/	8/	0,6	59	18/	2,0	246/	96/	5,5	19/	9/	0,7	61/	14/	2,0	29/	5/	4,7
III	2110	52/53,7		1024	25/34,0		2868	112/64,2		85	47/20,6		1697	131/55,2		96/	8/15,7	
IV	939	12/23,9		745/	6/24,7		633/	10/14,2		266/	3/	9,4	517/	11/16,8		0/	0/	0
V	174/	9/	4,4	360	20/11,9		378/	25/	8,5	423	17/14,9		271/	19/	8,8	185	11/39,2	
VI	56/	2/	1,4	27/	1/	0,9	0/	0/	0	846/	3/29,8		68/	1/	2,2	17/	1/	2,8
VII	112/	9/	2,8	289	17/	9,6	272/	21/	6,1	62	11/	2,2	106/	7/	3,4	0/	0/	0
VIII	140	10/	3,6	392	17/13		55/	5/	1,2	165	12/	5,8	126/	6/	4,1	8/	1/	1,3
IX	190/	1/	4,8	54/	4/	1,8	0/	0/	0	0/	0/	0	87/	2/	2,8	0/	0/	0
X	0/	0/	0	0/	0/	0	0/	0/	0	306	19/10,8		0/	0/	0	236/	6/38,5	
Σ (s)	3930			3013			4467			2840			3076			613		

Tab. 2: Anteil (in %) von Gruppen unterschiedlicher Verhaltensweisen und Verhaltenssequenzen (A, B, C, D) an jeweils 5-min-Intervallen von sechs Balzvorgängen (1-6) von *Dermogenys pusilla*. A = I, II, VII, X; B = VIII, IX; C = IV, VI, D = III, V (vgl. Tabelle 1 und Abb. 8 a -e).Weitere Erklärungen s. Text.

Tab. 2: Percentage (%) of various groups of behavioural elements and sequences (A, B, C, D) of six courtships (1-6) of *Dermogenys pusilla* in intervals of 5 min each. A = I, II, VII, X; B = VIII, IX; C = IV, VI; D = III, V (see Table 1 and Fig. 8 a-e). For further explanation see text.

	1 ♂1/♀1				2 ♂2/♀2				3 ♂1/♀4				4 ♂2/♀3				5 ♂4/♀4				6 ♂3/♀3			
	A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D
5	0	0	38	62	43	9	9	39	11	0	0	89	6	0	62	32	18	0	1	81	16	3	6	75
10	0	0	31	69	11	13	0	76	12	0	0	88	0	0	73	27	12	0	0	88	82	0	0	18
15	0	0	13	87	0	4	91	5	9	0	0	91	0	0	100	0	14	32	0	54				
20	0	0	94	6	0	0	82	18	11	0	0	81	0	0	100	0	1	0	20	79				
25	0	0	25	75	7	0	0	93	17	0	0	83	1	16	27	56	0	0	86	14				
30	0	0	81	19	27	4	0	69	17	0	0	83	5	3	0	92	0	22	15	63				
35	0	0	39	61	0	1	22	77	7	0	0	93	7	19	0	74	8	0	1	91				
40	0	59	11	30	2	25	53	20	8	0	3	89	40	17	0	43	6	0	20	74				
45	0	4	0	96	34	55	0	11	5	0	2	93	89	0	8	3	7	8	54	33				
50	0	0	0	100	10	36	0	54	0	0	62	38					28	9	0	63				
55	6	0	0	94					6	0	94	0												
60	36	22	0	42					0	0	50	50												
65	55	24	0	21					6	0	0	94												
70									18	2	0	79												

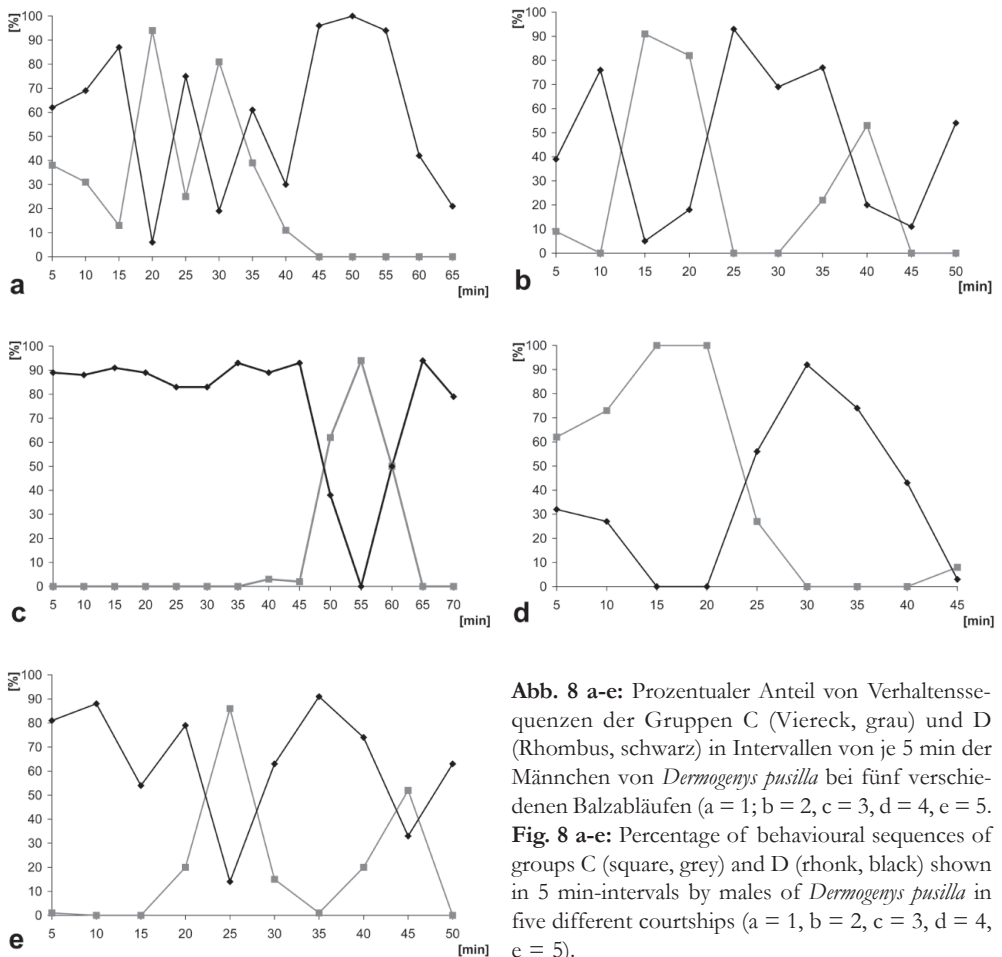


Abb. 8 a-e: Prozentualer Anteil von Verhaltenssequenzen der Gruppen C (Viereck, grau) und D (Rhombus, schwarz) in Intervallen von je 5 min der Männchen von *Dermogenys pusilla* bei fünf verschiedenen Balzabläufen (a = 1; b = 2, c = 3, d = 4, e = 5). **Fig. 8 a-e:** Percentage of behavioural sequences of groups C (square, grey) and D (rhombus, black) shown in 5 min-intervals by males of *Dermogenys pusilla* in five different courtships (a = 1, b = 2, c = 3, d = 4, e = 5).

3.5. Struktur der Balz

Die Einleitung der einzelnen Balzabläufe in Intervalle zu je 5 min und die Reduktion der Verhaltenselemente und Sequenzen auf vier Gruppen ergeben zusätzliche Informationen (Tab. 2, Abb. 8 a-e).

Balz 1: Innerhalb der ersten 35 min sind die prozentualen Anteile der Gruppen D und C hoch. Nach 40 min fehlen die der Gruppe C. Ab dann steigen die Anteile der Gruppe D stark an, fallen aber in den letzten 10 min wieder (Abb. 8 a). Gegen Ende der Balz dominieren Elemente der Gruppen A und B (Tab. 2).

Balz 2: Innerhalb der ersten 40 min erreichen C und D die höchsten Werte. C dominiert noch

einmal in den letzten 5 min. (Abb. 8 b). A und B treten hier schon am Anfang und vor allem in der Endphase auf (Tab. 2).

Balz 3: Hier sind bis auf eine Ausnahme die Werte für D sehr hoch. Die für C beginnen relativ spät (50. Minute) anzusteigen (Abb. 8 c). Elemente der Gruppe B kommen nur im letzten 5 min-Abschnitt vor, die der Gruppe A sind mehr oder weniger ständig vorhanden, erreichen aber in den letzten 5 min ihren höchsten Anteil (Tab. 2).

Balz 4: Innerhalb der ersten 20 min erreicht C hohe bis höchste Werte. Danach ist bis auf die letzten 5 min D am stärksten vertreten (Abb. 8 d). B erscheint nur zwischen der 20. und 40. Minute, A erst ab der 25. Minute.

Balz 5: Hier dominiert fast immer D. Nur zweimal sind die Werte für C höher (Abb. 8 e). B tritt nur in der 10. - 15. Minute in der 25.-30. und in den letzten 10 min auf. A erreicht in den ersten 15 min relativ hohe Werte, sinkt dann und steigt ab der 30. Minute bis zum Ende an (Tab. 2).

Balz 6: Diese kurze Balz zeichnet sich durch hohe A-Werte, aber auch hohe D-Werte aus (Tab. 2).

4. Diskussion

In der vorliegenden Arbeit beschreiben wir erstmals ausführlich die Balz des Halbschnabelhechtes *Dermogenys pusilla* und bestätigen darüber hinaus prinzipiell die bisherigen Beobachtungen zur Kopulation. Auch wenn uns nicht genau bekannt war, in welchen Stadium des Fortpflanzungszyklus sich die Weibchen während der Beobachtungsperiode befanden, d.h. ob sie rezeptiv, nicht rezeptiv und/oder trächtig waren (s.u.), gehen wir davon aus, dass wir die wesentlichen Elemente der Balz erfasst haben.

Die meisten Balzelemente von *D. pusilla* finden sich auch bei vielen balzenden Poeciliiden. Aus diesem Taxon liegen z.B. für den Guppy (*Poecilia reticulata*) und manche *Xiphophorus*-Arten in älteren Untersuchungen besonders ausführliche Ethogramme vor (u.a. CLARK et al. 1954, BAERENDS et al. 1955, WICKLER 1957, FRANCK 1968). Sowohl bei *D. pusilla* als auch bei balzenden Poeciliiden sind je nach Art beim Männchen verschiedene Verhaltenselemente wie Nähern, Sperren (oft auch als T-Stellung bezeichnet; sie dient bei *D. pusilla* offenbar dazu, das Weibchen aufzuhalten; vgl. das „checking“ beim Guppy, BAERENDS et al. 1955), Krümmung des Körpers (sigmoid), Nippen und Entfernen, um nur die auffallendsten zu nennen, zu beobachten. Weibchen weichen oft aus oder fliehen sogar. Dies sind z.T. Verhaltensweisen, bei denen die Flossen gespreizt oder angelegt sein können (CLARK et al. 1954, BAERENDS et al. 1955, FRANCK 1964, 1968, LEO & GREVEN 1999).

Das Balzverhalten dient dem innerartlichen Abbau von Aggression und reduziert damit die Individualdistanz. Daher kann die Annäherung der Partner dazu führen, dass neben den sexuel-

len auch aggressive Tendenzen aktiviert werden. Demnach sind Balzfolgen gewissermaßen ein Kompromiss zwischen sexueller Motivation und Angriffs- oder Fluchtmotivation. Gespreizte Flossen sind daher eher bei kämpfenden Fischen anzutreffen, während bei gefalteten Flossen das sexuelle Verhalten dominiert. Allerdings wird das Anlegen der Flossen auch als Ausdruck einer geringeren Motivation gedeutet (vgl. dazu BAERENDS et al. 1955). Auch im Balzgeschehen von *D. pusilla* findet man Elemente agonistischen Verhaltens, z.B. das Anschwimmen mit gespreizten Flossen der Männchen, das zu parallelen und antiparallelen Stellungen führen kann und an das parallele und antiparallele Seitenimponieren erinnert. Das Sperren ist mit dem Frontaldrohen und die schlängelnden Körperbewegungen sind mit dem S-Drohen vergleichbar (BERTEN & GREVEN 1991). Selbst das im Sexualverhalten vieler Lebewesen vorkommende, auffällige Nippen ist als eine durch den „Geschlechtstrieb“ gehemmte Kampfreaktion gedeutet worden, da das Maul gelegentlich wie zum Beißen geöffnet wird (FRANCK 1968). Agonistische Elemente sind natürlich auch das Drohen dominanter Weibchen sowie die Flucht der Männchen.

Die Nippposition hinten ist das auffälligste und bei unseren Beobachtungen auch das am häufigsten gezeigte Verhaltenselement bei der Balz von *D. pusilla*-Männchen; sie ist meistens mit dem Nippen unterhalb der Genitalregion des Weibchens verbunden und offenbar die Ausgangsstellung für die Kopulation. Nippen ist bei Lebewesen ganz unterschiedlicher Taxa weit verbreitet, wird aber z.T. unterschiedliche benannt. CLARK et al. (1954) beschreiben bei *Xiphophorus*-Männchen ein aggressives Nippen, bei dem das Männchen die Partnerin leicht beißt, und ein zartes Nippen (nibbling) an der weiblichen Genitalregion. FRANCK (1968) beobachtete aber auch ein Nippen gegen das Maul oder den Vorderkörper der Weibchen. WICKLER (1957) unterscheidet bei *X. maculatus* „Folgen oberhalb“ – dabei sind die Flossen gespreizt –, und „Folgen unterhalb“ des Weibchens. Bei letzterem kann das Männchen die weibliche Geschlechtsöffnung mit seinem Maul betupfen („Maultupfen“).

Die Weibchen, namentlich solche, die gerade Junge geboren haben, scheiden offenbar aus der Genitalpapille Pheromone aus, die ihre sexuelle Attraktivität steigern und dem Männchen anzeigen, dass sie rezeptiv sind und befruchtungsfähige Eier haben (vgl. u.a. die Beobachtungen an *Poecilia reticulata*, GANDOLFI 1969, *Poecilia mexicana*, PARZEFALL 1973, und *P. chica*, BRETT & GROSSE 1982; Zusammenfassung bei LILEY & STACEY 1983).

Das intensive Nippen von *D. pusilla*-Männchen und anderen Halbschnabelhechten (unpubl.), vor allem vor der Kopulation, das wie bei manchen Poeciliiden (u.a. FRANCK 1975, RÖHRS 1977) sehr wahrscheinlich durch die vorhergehende Isolation noch verstärkt wurde, ist offenbar ebenfalls auf eine chemische Kommunikation zwischen Männchen und Weibchen während der Balz zurückzuführen. Männchen besitzen Geschmacksknospen auch an der Spitze des verlängerten Unterkiefers (unpubl.); damit sind sie in der Lage, in der Nipp-position hinten vom Genitalbereich des Weibchens ausgeschiedene attraktive Substanzen unmittelbar wahrzunehmen. Wie bei Poeciliiden schwimmen auch *D. pusilla*- und *Nomoramphus liemi*-Weibchen kurze Zeit, nachdem sie Junge zur Welt gebracht haben, aktiv auf die Männchen zu und diese balzen die Weibchen intensiver an, was sich auch in einem verstärkten Nippen bemerkbar macht (unpubl.; MAGYAR & GREVEN, in Vorber.). Ein ausgeprägter Ovarialzyklus mit befruchtungsfähigen Eiern zum Zeitpunkt der Geburt der Jungen ist zu erwarten (vgl. STOLK 1957).

Die Paarung von *D. pusilla* läuft sehr rasch ab. Vor allem PINTER (1966) und nach ihm andere beschreiben die Kopulation als blitzschnelle Bewegung, bei der die Tiere nach einer axialen Drehung ihrer Körper mit ihren Schwänzen gegeneinander schlagen. BREMBACH (1976) vermutet, dass der Strahl II (*Tridens flexibilis*) der zum Begattungsorgan (*Andropodium*) umgewandelten Afterflosse die Spermiozeugmen bei der Kopulation überträgt. Der *Tridens* weist an seiner Spitze zwei abgespreizte Dornen (*Spinae*) und einen mittleren Fortsatz (*Spiculus*) auf. Spermiozeugmen könnten nach BREMBACH (1976) damit wie mit einem Löffel in den weiblichen Genitalpore übertragen werden. MEISNER & BURNS (1997) glauben, dass das *Andropodium*,

das offenbar nur zu lateralen Bewegungen befähigt ist (vgl. auch MAGYAR & GREVEN, in Vorber.), lediglich dazu dient, die Genitalpapille des Männchens, wie auch immer, korrekt zur weiblichen Geschlechtsöffnung auszurichten. Zudem fordert BREMBACH (1997) aus anatomischen Gründen eine axiale Drehung: „Da infolge der beschränkten Beweglichkeit der Strahlen II-IV die Spitzen der *Spinae* und des *Spiculus* stets nach ventral gerichtet sind, wäre für die Spermienübertragung eine teilweise axiale Drehung nötig“ (BREMBACH 1976, S. 174). Diese axiale Drehung verbunden mit einer starken Krümmung haben wir, wenn auch noch unzureichend, videografisch dokumentiert. Verbesserte Aufnahmetechniken belegen dies auch für *Nomoramphus liemi* (MAGYAR & GREVEN, in Vorber.). Die Genitalregionen der beiden Paarungspartner berühren sich nur kurze Zeit ($< 1/25$ s). Nur in diesem Moment können die Spermiozeugmen übertragen werden. Die Männchen der eierlegenden Hemiramphiden der Gattung *Zenarchopterus* nutzen bei der Paarung (eine innere Besamung wird diskutiert, GRIER & COLLETTE 1987) entweder ihre durch verlängerte Strahlen modifizierte After- und Rückenflosse, um damit das parallel zum Männchen schwimmende Weibchen festzuhalten (*Z. gilli*) oder schwimmen mit Körperkontakt zunächst an der Längsseite des Weibchens und schnellen dann den Hinterkörper gegen das Weibchen (*Z. buffon*). Auch hier muss sich das Männchen z.T. um seine Längsachse drehen (s. Fig. 4 in KOTTELAT & LIM 1999).

Poeciliiden-Arten, die balzen, haben meist ein relativ kurzes mit Haken bewehrtes Gonopodium (vgl. ROSEN & TUCKER 1961; vgl. GREVEN 2004), das offenbar bei vielen Arten oft für mehrere Sekunden in die Geschlechtsöffnung des Weibchens eingeführt wird (*X. maculatus* 2,5 s, *X. helleri* 5,6 s, CLARK et al. 1954). Bei *P. reticulata* wird zwischen Kurz- (mindestens 0,8 s) und Langkopulationen (1,3-2,4 s) unterschieden (CLARK & ARONSON 1951), doch scheint letzteres nicht für alle Stämme zuzutreffen (LEO & GREVEN 1999).

Für die Kopulation von *D. pusilla* sind Zeiten $< 1/25$ s anzunehmen. Das ist im Vergleich zu den bisher für Poeciliiden genannten Zahlen sehr kurz. Wie bereits erwähnt, ist nicht anzunehmen,

dass das Andropodium in die weibliche Geschlechtsöffnung eindringt oder sich sogar in ihr verhakt (s.o.). Vielleicht werden die Spermiozeugmen lediglich an und nicht in die Geschlechtsöffnung gebracht, wie das für einige nicht balzende, sehr rasch kopulierende Poeciliiden mit langem Gonopodium diskutiert wird (vg. ROSEN & TUCKER 1961, vgl. aber GREVEN 2004).

Die Weibchen von *D. pusilla* sind wie auch die Weibchen der Poeciliiden insgesamt weniger aktiv; dies sagt aber noch nichts über ihre Rolle bei der Wahl des Männchens aus, die bei Hemiramphiden bisher noch nicht untersucht worden ist (zum Problem der sexuellen Selektion bei Poeciliiden vgl. die Zusammenfassungen von FARR 1989, BISAZZA 1993, HOUDE 1997; für Hemiramphiden vgl. die Anmerkungen bei GREVEN 1999).

Die wenigen gut zu beobachtenden Verhaltens-elemente, Ruheposition, Ausweichen und Fluchtreaktion, ähneln sehr denen von Poeciliiden-Weibchen. Bei *Xiphophorus*-Weibchen werden bei der Balz Fliehen, Ausweichen, Stehenbleiben, Stillhalten und Weiterschwimmen beobachtet (WICKLER 1957). FRANCK (1968) erwähnt lediglich Flucht, Ausweichen und Verstecken zwischen Wasserpflanzen. Flucht oder Ausweichen werden als Verweigerung der Kopulation gedeutet. Aggressive Weibchen, die während einer Balz eine S-Stellung zeigen, mit dem Schwanz schlagen oder beißen, sind ebenfalls nicht paarungsbereit (CLARK et al. 1954, BAERENDS et al. 1955, FRANCK 1968).

Rezeptive *P. reticulata*-Weibchen signalisieren dem Männchen durch ein bestimmtes Verhalten ihre Paarungsbereitschaft. Auf die Sigmoidstellung des Männchens – sie ist ein wesentliches Element der Balz von Guppys – reagiert ein paarungsbereites Weibchen mit einer charakteristischen Gleitbewegung. Das Weibchen bleibt dann vor dem Männchen stehen und nimmt eine durchgebogene Haltung ein („arching“). Hierbei werden Kopf und/oder Schwanz vertikal gehoben; die Afterflosse ist gefaltet (LILEY 1966, 1968). Die Rezeptivität hängt eng mit dem Reproduktionszyklus zusammen (vgl. auch LILEY & WISLOW 1974). Die Männchen versuchen in den ersten Tagen nach der Geburt der Jungen besonders häufig mit den Weibchen zu kopulieren (vgl. auch

BISAZZA et al. 1989). Bei *X. maculatus* und *P. reticulata* und anderen Poeciliiden wird die höchste Kopulationsbereitschaft bei geschlechtsreifen jungfräulichen Tieren beobachtet (u.a. CLARK et al. 1954, LILEY & WISLOW 1974, GREVEN 2004).

Bei den meisten von uns beobachteten Kopulationen von *D. pusilla* ist eine Mitwirkung, also eine Kooperation, der Weibchen anzunehmen. Sie hielten inne, bewegten sich sogar auf das Männchen zu und krümmten sich synchron mit dem Männchen, um den Körperkontakt herbeizuführen. Ob es sich bei ausweichenden – typisch für *D. pusilla*-Weibchen sind dabei die Richtungsänderungen von 45-180° und die Zick-Zack-Bewegung – oder fliehenden Weibchen um nicht kooperative und/oder nicht rezeptive Tiere handelt, bliebe zu untersuchen. Bei Poeciliiden scheint es durchaus rezeptive, aber bei der Paarung nicht kooperative, sowie nicht rezeptive, aber durchaus kooperative Weibchen zu geben (vgl. die Diskussion bei Greven 2004). „Vergewaltigungen“ wie bei dem verwandten *D. (= Nomo-ramphus) ebrardii* (GREVEN 1999) haben wir bei *D. pusilla* bisher noch nicht eindeutig beobachten können. Dennoch „belästigen“ *D. pusilla*-Männchen auch trächtige Weibchen, d.h. es werden auch offenbar nicht rezeptive Weibchen angebalzt, ob weniger intensiv, bliebe zu untersuchen (s. auch LEO & GREVEN 1999). Paarungen mit nicht rezeptiven Weibchen könnten hier vielleicht ebenfalls zu einem Fortpflanzungserfolg der beteiligten Männchen führen, da *D. pusilla* wie auch andere lebendgebärende Hemiramphiden Spermien speichern können (GREVEN et al. 1999; vgl. Abb. 8 in GREVEN 1995 und Abb. 9 in GREVEN 1999).

Unsere Beobachtungen zeigen in nahezu allen Balzabläufen den hohen Stellenwert von Verhaltenssequenzen, die unmittelbar der Balz zuzuordnen sind, also Anschwimmen/Nippposition hinten/Sperren/Kopulation etc. (Gruppierungen III-VI). Das mag auf die kurzfristige Isolation zurückzuführen sein, spiegelt aber auch die hohe Kopulationsbereitschaft der Männchen wider, wie sie auch im „Schwarm“ im Aquarium oder im Freiland (s.o.) zu beobachten ist. Die Intensität von Handlungsketten, die das Nippen hinten beinhalten, wird meist kurz vor der

Kopulation oder dem Kopulationsversuch noch gesteigert. Offensichtlich ist das Nippen neben der Kopulationsbereitschaft an eine hohe sexuelle Erregung gebunden. Die Erhöhung der sexuellen Handlungsbereitschaft nach der Isolation ist die Folge einer Reizentwöhnung, aber auch abhängig von exo- und endogenen Faktoren und der Länge der Isolationszeit (*Xiphophorus helleri*, *Poecilia sphenops* (Poeciliidae): FRANCK 1975, RÖHRS 1977). Offensichtliche interspezifische Unterschiede könnten in der unterschiedlichen Stellung dieser Verhaltensweisen innerhalb des Sexualverhaltens liegen. „Bei *helleri* ist die Verhaltensweise (Nippen) viel stärker an die Anfangsphase der sexuellen Erregung gebunden und tritt mit zunehmender Kopulationsbereitschaft zurück (...) Bei *P. sphenops* dagegen geht jedem Kopulationsversuch Nippen voraus, wenn auch keineswegs jeder Nippbewegung ein Kopulationsversuch folgt“ (FRANCK 1975, S. 478).

Aus den Balzabläufe wird auch deutlich, wie die Weibchen den Verlauf einer Balz beeinflussen. An den Balzabläufen 4 und 6 war jeweils Weibchen 3 beteiligt, das besonders aggressiv war. Das Männchen floh entweder oder antwortete, je nach Intensität des Drohens, mit Sperren, so dass die Anteile für die Sequenzen V und VI stiegen, die für III und IV aber fielen. Mit einer Erhöhung von I (Beobachten) sollte auch II (Nähern) steigen, da sich ein Männchen nach BR meist zunächst dem Weibchen nähert. In Balz 4 war dies aber nicht der Fall, da das Weibchen trotz seiner Aggressivität ansonsten relativ ruhig war und erst am Ende stärker drohte. Die höchsten Werte für Verhaltensweise II waren in Balz 3 zu verzeichnen. Hier floh das Weibchen 4 häufig und entfernte sich so weit vom Männchen, dass dieses sich erst wieder dem Weibchen nähern musste um es anzuschwimmen. Das wiederum kann sich auf den Anteil von VIII und IX auswirken, da diese Verhaltenselemente nur gezeigt werden können, wenn das Weibchen relativ ruhig ist.

Die Dauer der einzelnen Verhaltenselemente und Sequenzen sowie deren prozentualer Anteil an der Gesamtbalz spiegeln nicht immer deren absolute Häufigkeit wider. Hohe Frequenzen und niedrige Prozentwerte innerhalb der Verhaltensfolgen III, IV, V und VI sind auf ein unruhiges

(oder nicht kooperatives) Weibchen zurückzuführen, da das Männchen nicht so lange in der Nippposition hinten bleiben kann wie bei einem ruhigeren (kooperativen?) Weibchen. In Balz 5 wurde beispielsweise die Sequenz III 131-mal wiederholt und erreicht einen Prozentwert von 55,2 %, in Balz 1 ist dieses Verhältnis 52 zu 53,7 %. Sind die Prozentwerte hoch und die absolute Häufigkeit niedrig, ist das auf ein ruhiges Weibchen zurückzuführen. Verhaltensfolge VI wird z.B. in Balzablauf 4 dreimal wiederholt, hat aber im Vergleich zu den anderen Balzabläufen mit 29,8 % einen sehr hohen Anteil an der Gesamtbalz. Auch Balz 1 zeichnet sich durch ein ruhiges Weibchen aus. Entscheidend für die Anzahl der Kopulationen ist auch die sexuelle Erregung des Männchens. In Balzablauf 5 ist beispielsweise ihre Anzahl relativ hoch, obwohl das Weibchen häufig Fluchtreaktionen zeigen. Die geringe Anzahl von Kopulationen in den Balzabläufen 4 und 6 sind auf das aggressive Weibchen zurückzuführen.

Für die Auswertung der 5-min-Intervalle innerhalb der Balzabläufe sind die Verhaltenselemente und Sequenzen nach folgenden Kriterien gruppiert worden: Gruppe A enthält die einleitenden (BR, N) und unterbrechenden (E, F1) Elemente, Gruppe B Anschwimmkombinationen (VIII) und Nippposition vorne (IX). Ihr Auftreten setzt ein wenig aggressives und ruhiges Weibchen voraus. Die Gruppe D enthält Sequenzen, die zusammen mit der Nippposition hinten vorkommen (III, V), und C (IV, VI) die gleichen Sequenzen, jedoch mit Kopulationen. In allen Balzabläufen einschließlich der extrem kurzen Balz 6 erreicht die Gruppe D (= "erfolglose" Bemühungen ohne Kopulation) außer in Balz 4 anfangs hohe und höchste Werte (s. Abb. 8). Erst später, je nach Reaktion des Weibchens und der Kopulationsbereitschaft des Männchens, beginnen die Werte für D zu sinken und für C (= "erfolgreiche" Bemühungen mit Kopulation) zu steigen und dieses wiederholt sich, bis das Weibchen fürs erste keine Kopulationen mehr zulässt und das Männchen entweder seine Bemühungen weitgehend einstellt (Balz 1, 4, 6) oder mit der Sequenz D fortfährt (Balz 2, 3, 5). Nur in Balz 4 dominierten am Anfang Sequenzen mit einer Kopulation (C).

Anteile von B und A sind im Wesentlichen am Anfang und am Ende einer Balz zu erwarten, es sei denn, die (isolationsbedingte?) Kopulationsbereitschaft beider Partner ist von Anfang an hoch; in diesem Fall steigen die Werte vor allem in der Endphase an. Diese Beziehungen namentlich zwischen C und A, B sind sogar in den Balzabläufen 3 und 6, die ansonsten stark von den anderen abweichen, zu erkennen.

Die Balz von *D. pusilla* ist also komplexer als es wenigen die Schilderungen in der aquaristischen Literatur vermuten lassen (u.a. PINTER 1966, WISCHNATH 1977, HARTL 1983, STERBA 1987). Allerdings ist der von uns beschriebene Ablauf so deutlich nur an Tieren demonstrieren, die längere Zeit allein gehalten wurden (vgl. die Verhältnisse bei Poeciliiden, die vor Verhaltensbeobachtungen allein gehalten wurden; FRANCK 1975, RÖHRS 1977). In einer etablierten Gruppe in einem größeren Aquarium sind viele der beobachteten Verhaltensweisen weniger auffällig. Die Sequenzen sind z.T. extrem kurz und werden nicht so häufig wiederholt; zudem suchen die Männchen die Weibchen aktiver und verfolgen sie erst eine Zeitlang (unpubl.).

5. Literatur

- BAERENDS, G.P., R. BROUWER, & H. T.J. WATERBOLK. 1955. Ethological studies on *Lebistes reticulatus* (Peters) I. An analysis of the male courtship pattern. Behaviour 8, 249-334
- BERTEN, U., & H. GREVEN. 1991. Beobachtungen zum agonistischen Verhalten von *Dermogenys pusillus* van Hasselt 1837 (Hemiramphidae, Teleostei). I. Das Verhaltensrepertoire. Z. Fischk. 1, 47-68.
- BISAZZA, A. 1993. Male competition, female mate choice and sexual size dimorphism in poeciliid fishes. Mar. Behav. Physiol. 23, 257-286.
- BISAZZA, A., A. MARCONATO, & G. MARIN. 1989. Male mate preferences in the mosquitofish *Gambusia holbrooki*. Ethology 83, 335-343
- BREMBACH, M. 1976. Anatomische Beiträge zur Systematik lebendgebärender Halbschnäbler (Hemiramphidae, Pisces). Z. zool. Syst. Evolut.-forsch 14, 169-177.
- BREMBACH, M. 1991. Lebendgebärende Halbschnäbler. Verlag Natur und Wissenschaft, Solingen.
- BRETT, B.L., & D.J. GROSSE. 1982. A reproductive pheromone in the Mexican poeciliid fish *Poecilia chica*. Copeia 1982, 219-223.
- CLARK, E., & L.R. ARONSON. 1951. Sexual behaviour in the guppy, *Lebistes reticulatus* (Peters). Zoologica (N.Y.) 36, 49-66.
- CLARK, E., L.R. ARONSON, & M. GORDON. 1954. Mating behaviour patterns in two sympatric species of xiphophorine Fishes: their significance in sexual behaviour. Bull. Am. Nat. Hist. 103, 135-226.
- DOWNING MEISNER, A. 2001. Phylogenetic systematics of the viviparous halfbeak genera *Dermogenys* and *Nomorhamphus* (Teleostei: Hemiramphidae: Zenarchopterinae). Zool. J. Linn. Soc. 133, 199-283.
- FARR, J.A. 1989. Sexual selection and secondary sexual differentiation in poeciliids: Determinants of male mating success and the evolution of female choice, pp. 91-123. In: Ecology and Evolution of livebearing fishes (Poeciliidae) (G.K. MEF- FE, F.F. SNELSON, Jr., eds). Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.
- FRANCK, D. 1964. Vergleichende Verhaltensstudien an lebendgebärenden Zahnkarpfen der Gattung *Xiphophorus*. Zool. Jb. Physiol. 7: 38-91.
- FRANCK, D. 1968. Weitere Untersuchungen zur vergleichenden Ethologie der Gattung *Xiphophorus*. Behavior 30, 76-95
- FRANCK, D. 1975. Der Anteil des „Coolidge-Effekts“ an der isolationsbedingten Zunahme sexueller Verhaltensweisen von *Poecilia sphenops*. Z. Tierpsychol. 38, 472-481
- GANDOLFI, G. 1969. A chemical sex attractant in the guppy *Poecilia reticulata* Peters (Pisces, Poeciliidae). Monitore Zool. Ital. (N.S.) 3, 89-98.
- GREVEN, H. 1995. Viviparie bei Aquarienfischen (Poeciliidae, Goodeidae, Hemiramphidae, Anablepidae). pp 141-160. In: Fortpflanzungsbiologie der Aquarienfische (H. GREVEN, R. RIEHL, eds). Birgit Schmettkamp Verlag, Bornheim
- GREVEN, H. 1998. Der Camcorder macht's möglich: Verhaltensbeobachtungen an Fischen mit der Videokamera, pp 125-136. In: Verhalten der Aquarienfischen (H. GREVEN, R. RIEHL, eds). Birgit Schmettkamp Verlag, Bornheim
- GREVEN, H. 1999. Anmerkungen zur sexuellen Selektion bei Lebendgebärenden, pp 27-41. In: Fortpflanzungsbiologie der Aquarienfische II (R. RIEHL, H. GREVEN, eds). Birgit Schmettkamp Verlag, Bornheim
- GREVEN, H. 2004. Structural and behavioural traits associated with sperm transfer in Poeciliinae, p. xx-xy. In: Viviparous fishes (H. GRIER, C.M. URIBE, eds). Proceedings of the I and II International Symposium. New Life Publications, Homestead, Florida, USA (im Druck).

- GREVEN, H., & U. BERTEN. 1992. Beobachtungen zum agonistischen Verhalten von *Dermogenys pusillus* van Hasselt 1837 (Hemiramphidae, Teleostei). II. Verlauf und zeitliche Analyse der Kämpfe zwischen Männchen. Z. Fischk. 1, 135-150.
- GREVEN, H., H. KOSTRZEWA, & P. LEO. 1999. Beobachtungen zum Geburtsvorgang bei *Dermogenys ebrardtii* (Hemiramphidae), pp. 85-90. In: Fortpflanzungsbiologie der Aquarienfische (2) (R. RIEHL, H. GREVEN, eds). Birgit Schmettkamp Verlag, Bornheim.
- GRIER, H.J., & B.B. COLLETTE. 1987. Unique spermatozeugmata in testes of halfbeaks of the genus *Zenarchopterus* (Teleostei: Hemiramphidae). Copeia 1987, 300-311.
- HOUDE, A.E. 1997. Sex, color, and mate choice in guppies. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- HARTL, A. jun. 1983. Halbhechte und Halbschnabelhechte - Harmlose Namensverwandte unseres Hechtes aus Südostasien. DATZ 36, 368-371.
- KOSTRZEWA, H., & H. GREVEN. 1998. Beobachtungen zum agonistischen Verhalten der Männchen von *Dermogenys ebrardtii*, pp. 107-115. In: Verhalten der Aquarienfische (H. GREVEN, R. RIEHL, eds). Birgit Schmettkamp Verlag, Bornheim.
- KOTTELAT, M. 1992. Book review: Lebendgebärende Halbschnäbler – Untersuchungen zur Verbreitung, Morphologie, Systematik und Fortpflanzungsbiologie der lebendgebärenden Halbschnäbler der Gattungen *Dermogenys* und *Nomorhamphus* (Hemiramphidae [sic]: Pisces). Raffles Bull. Zool. 40, 267-272.
- KOTTELAT, M., & K.K.P. LIM. 1999. Mating behavior of *Zenarchopterus gilli* and *Zenarchopterus buffonis* and function of the modified dorsal and anal fin rays in some species of *Zenarchopterus* (Teleostei: Hemiramphidae). Copeia 1999, 1097-1101.
- LEO, P., & H. GREVEN. 1999. Beobachtungen zum Balz- und Paarungsverhalten männlicher Guppies (*Poecilia reticulata*) gegenüber rezeptiven und nicht rezeptiven Weibchen, pp. 133-147. In: Fortpflanzung der Aquarienfische (2) (R. RIEHL, H. GREVEN, eds). Birgit Schmettkamp Verlag, Bornheim.
- LILEY, N.R. 1966. Ethological isolating mechanisms in four sympatric species of poeciliid fishes. Behaviour, Suppl. 13, 1-197.
- LILEY, N.R. 1968. The endocrine control of reproductive behaviour in the female guppy, *Poecilia reticulata* Peters. Animal Behav. 16, 318-331.
- LILEY, N.R., & W. WISLOW. 1974. The interaction of endocrine and experimental factors in the regulation of sexual behaviour in the female guppy *Poecilia reticulata* Peters. Behaviour 48, 185-214.
- LILEY, N.R., & M.E. STACEY. 1983. Hormones, pheromones, and reproductive behaviour in fish, pp. 1-163. In: Fish Physiology, Vol. IX (HOAR, W.A.S., D.J. RANDALL, eds). Academic Press, New York.
- MEISNER, A.D., & J.R. BURNS. 1997. Testis and andropodial development in a viviparous halfbeak, *Dermogenys* sp. (Teleostei: Hemiramphidae). Copeia 1997, 44-52.
- PARZEFALL, J. 1973. Attraction and sexual cycle of poeciliids, pp. 177-183. In: Genetics and mutagenesis of fish (J.H. SCHRÖDER, ed.). Springer, Berlin.
- PINTER, H. 1966. Handbuch der Aquarienfisch-Zucht, Alfred Kernen. Stuttgart.
- RÖHRS, W.H. 1977. Veränderungen der sexuellen und aggressiven Handlungsbereitschaft des Schwertträgers *Xiphophorus helleri* (Pisces, Poeciliidae) unter Einfluß sozialer Isolation. Z. Tierpsychol. 44, 402-422.
- ROSEN, D.E., & A. TUCKER. 1961. Evolution of secondary sexual characters and sexual behaviour patterns in a family of viviparous fishes (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). Copeia 1961, 201-212.
- STERBA, G. 1987. Süßwasserfische aus aller Welt. Urania, Leipzig, Jena, Berlin.
- STOLK, A. 1957. Histo-endocrinological analysis of gestation phenomena in the hemiramphid *Dermogenys pusillus* van Hassel. III. Oocyte cycle during pregnancy. Acta morphol. Neerlandoscanadin. 1, 131-141.
- WICKLER, W. 1957. Das Verhalten von *Xiphophorus maculatus* var. Wagtail und verwandten Arten. Z. Tierpsychol. 14, 324-346.
- WISCHNATH, L. 1977. Kleine Mitteilungen. Der Halbschnabelhecht *Dermogenys pusillus*. DATZ 29, 323-324.

Eingegangen: 12.01.2004
 Angenommen: 14.02.2004