© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

Ber. nat.-med. Verein Innsbruck	Band 85	S. 339 – 343	Innsbruck, Okt. 1998

Ökotypen in der neotropischen Gattung *Xiphophorus*

(Pisces: Poeciliidae) *)

von

Johannes H. SCHRÖDER & Renate SIEGMUND **)

Ecotypes of the neotropicae Genus *Xiphophorus*

(Pisces: Poeciliidae)

Synopsis: The poeciliid genus *Xiphophorus* comprises 22 different species coventionally subdivided into swordtails and platyfish. Because not all swordtail males develop a swordlike caudal appendage but some platies do, the subdivision into northern and southern species according to their geographical distribution in Central America has recently been succeeded. The comparative analysis of their sexual behavior suggests the existence of different ecotypes: While species with a high proportion of sneaking-chase behavior prefer habitats with dense vegetation in still waters and exert their sexual activities close to the females, those with a high proportion of courtship ("corralling") activities live in rather floating waters and court the females over larger distances. Plotting the mean relative sword-length against the difference of percent corralling minus sneaking behavior, a linear regression with a significant slope was obtained. This positive correlation supports the assumption of the co-evolution of male sexual behavior and the development of a sword under different ecological contitions.

1. Einleitung:

Die Teleostierfamilie der lebendgebärenden Zahnkarpfen (Poeciliidae) ist auf dem amerikanischen Kontinent weit verbreitet. Die geographische Verbreitung reicht vom gemäßigten Nordamerika über Mittelamerika und die Karibischen Inseln bis ins nördliche Argentinien. Die Familie umfaßt zur Zeit 180 Arten in 22 Gattungen (ROSEN & BAILEY 1963). Die systematische Revision ist jedoch noch nicht beendet, so daß diese Zahl nur den gegenwärtigen Stand repräsentiert. Die mittelamerikanische Gattung *Xiphophorus* enthält Schwertträger und Platies (ROSEN 1960, 1979), die zur Zeit in 22 verschiedenen Arten zusammengefaßt sind (RAUSCHENBERGER et al. 1990; Tabelle 1). Während die Männchen der Schwertträger einen als Schwert bezeichneten verlängerten ventralen Kaudalfortsatz der Schwanzflosse besitzen, der in den meisten Fällen auffällig gefärbt ist, bleiben unter natürlichen Bedingungen die Männchen der Platies schwertlos. Es gibt jedoch auch schwertlose Schwertträger (*Xiphophorus birchmanni* und *X. pygmaeus*), und die Männchen der zu den Platies gehörenden Art *X. xiphidium* können ein sehr kleines Schwert besitzen. Es hat sich deshalb in den letzten Jahren eine Einteilung in nördliche und südliche *Xiphophorus*-Arten durchgesetzt, die sich auf die unterschiedliche Verbreitung der Arten in Mittelamerika mit Schwerpunkt in Mexiko bezieht. Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit dem Sexualverhalten aller 22 Arten, die sich in Arten mit Distanzbalz und solche mit Nahbalz einteilen lassen. Vermutlich stellen diese verschiedenen Verhaltensweisen eine evolutionäre Strategie dar,

---

*) Herrn Prof. Dr. G. Tembrock zum 80. Geburtstag gewidmet. Diese Arbeit wurde durch das Forschungsstipendium Schr 219/7-1 der Deutschen Forschungsgemeinschaft gefördert.

**) Prof. Dr. J.H. Schröder, GSF-Forschungszentrum München, Oberschleißheim und Priv.-Doz. Dr. R. Siegmund, Humboldt-Universität zu Berlin, Medizinische Fakultät (Charité), beide BRD.

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

Tab. 1: Herkunft und Polymorphismen der untersuchten *Xiphophorus*-Arten.

Art	Abkürzung	Herkunft und Polymorphismus
X. alvarezi	ALV	Rio Candelaria (ALV-C, grünes Schwert) und Rio Dolores (ALV-D, rotes Schwert)
X. andersi	AND	Rio Atoyac, entweder mit Pseudogravitätsfleck (AND-PG) oder ohne solchen Fleck (AND-A)
X. bichmanni	BIR	Rio Calabozo
X. clemenciae	CLE	Rio Sarabia
X. continens	CON	Rio Ojo Frio
X. cortezi	COR	Rio Axtla
X. couchianus	COU	Rio San Juan
X. evelynae	EVE	Rio Teca lutla
X. gordoni	GOR	Cuatro Ciéngas basin
X. helleri	HEL	BelizeRiver, Belize (HEL-B), Catemaco (HEL-C) und Rio Lancetilla (HEL-L)
X. maculatus	MAC	Belize (MAC-B), Jamapa (MAC-J) und Rio Usumacinta (MAC-U)
X. malinche	MAL	Rio Calnali (MAL-CA) und Rio Claro (MAL-CL)
X. meyeri	MEY	Quellen nahe Musquiz, entweder gefleckt (MEY-SP) oder ungefleckt (MEY-NS)
X. milleri	MIL	Rio Papaloapan
X. montezumae	MON	Arroyo Ciénga Grande (MON-C), Ojo Caliente (MON-CA) und Rio Rascon (MON-R)
X. multilineatus	MUL	Rio Coy, Männchenpolymorphismus mit großen (MUL-L), mittleren I (MUL-I1), mittleren II (MUL-I2), kleinen blauen (MUL-SB) und kleinen gelben (MUL-SY) Männchen
X. nezahualcoyotl	NEZ	Santa Maria de Guadelupe (Größendimorphismus der Männchen)
X. nigrensis	NIG	Rio Choy, Männchenpolymorphismus mit großen (NIG-L), mittleren (NIG-I), kleinen (NIG-S) und XX-Ausnahme-Männchen (NIG-XX)
X. pygmaeus	PYG	Rio Axtla, Männchen etweder gelb (PYG-Y) oder grau (PYG-N) gefärbt
X. signum	SIG	Rio Chajmaic, Guatemala
X. variatus	VAR	Rio Tamesi
X. Xiphidium	XIP	Rio Soto la Martina

um unter unterschiedlichen ökologischen Bedingungen den Fortpflanzungserfolg zu maximieren (MUGURRAN et al. 1995).

2. Material und Methoden:

2.1. Herkunft der Fische:

Mit Ausnahme der *X. helleri*-Formen von Catemaco und Lancetilla, die von Herrn Prof. Dr. D. Franck aus Hamburg, sowie von *X. signum* und *X. meyeri,* die von Herrn Prof. Dr. M. Schartl aus Würzburg bezogen wurden, sind alle für diese Untersuchungen benutzten Fische von Herrn Prof. Dr. Dr. h.c. Klaus D. Kallman, American Museum of Natural History, New York, freundlicherweise zur Verfügung gestellt worden. Die Vorfahren dieser Stämme sind von Herrn Kallman und Kollegen in Mexiko gesammelt worden.

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

2.2. Registrierung der Verhaltensweisen:

Alle in dieser Untersuchung erwähnten Verhaltensweisen wurden in 1 ♂/1 ♀-Paarungen in 37,5-Liter-Aquarien mit Bodengrund und Wassermoos (*Fontinalis* spec.) bei einer Wassertemperatur von 25° C registriert. Häufigkeit und Dauer wurden von insgesamt 43 verschiedenen Verhaltensweisen mit Hilfe eines für diese Versuche eigens konstruierten Eventrecorders (Ingenieurbureau Erbacher, Buchenhain bei München) festgehalten. Mit einem dazugehörigen Computerprogramm wurden Sequenzanalysen durchgeführt, worauf die Angaben der vorliegenden Arbeit vorwiegend basieren. Es wurden dabei nur solche Verhaltensweisen berücksichtigt, die mindestens 5% aller Verhaltensübergänge betreffen. Dazu gehören die Wiegebalz (LATTERMANN 1957, FRANCK 1964a, b, 1968) oder "Corralling" (HEINRICH & SCHRÖDER 1986), die ruckartigen Auf- und Abwärtsbewegungen des Vorderkörpers ("Jerking" nach SCHRÖDER & HEINRICH 1985), das Nippen des Männchens mit der Schnauzenspitze am Genitalporus des Weibchens ("Nipping" nach CLARK et al 1954, "Maultupfen" nach WICKLER 1957, "Biting" nach BAERENDS et al. 1955), das Gonopodialstoßen ("Gonopodial Thrusting" nach FARR 1980), der schnelle Seitenwechsel des Männchens von einer Seite des Weibchens auf die andere ("Alternating"), das Picken am Substrat ("Pecking"), die Kopf-auf-Bewegung ("Head-up Movement") des Männchens sowie das Kopfrütteln mit gespreizter Rückenflosse, die ebenfalls mitzuckt, wobei das Schwert vom Weibchen weggebogen wird ("Head and Dorsal Fin Shaking"). Am auffälligsten ist die Wiegebalz, bei der das schwerttragende Männchen seinen Körper und das Schwert zum Weibchen hinbiegt, wobei das Schwert als Verlängerung der Körperlängsachse fungiert. Nur 2 Arten (NEZ und COR) biegen dabei ihr Schwert vom Weibchen weg. Flieht das Weibchen, versucht das Männchen, sich erneut in eine Position vor oder neben dem Weibchen zu bringen, wobei der Eindruck erweckt wird, als wolle das Männchen das umbalzte Weibchen am Weiterschwimmen hindern und mit seinen Vorwärts- und Rückwärtsbewegungen ("Wiegen") quasi "einpferchen" ("Corralling"). Diese Verhaltensweise ist nur dann vollständig ausgebildet, wenn Vorwärts- und Rückwärtsphase unmittelbar aufeinander folgen. Beim Gonopodialstoßen bringt das Männchen seinen Körper in eine Schräglage zum Weibchen, so daß das um mehr als 90° vorwärts geklappte Gonopodium, d.h. die zum Kopulationsorgan umgebildete männliche Afterflosse, mit seiner Spitze auf den weiblichen Genitalporus zielt. Jedoch nur bei einer echten Kopulation dringt die Gonopodiumspitze in den Genitalporus ein, wobei Samenpakete ("Spermozeugmen") in den weiblichen Genitaltrakt übertragen werden, die dort offenbar lebenslang gespeichert werden können. Beim Gonopodialstoßen erfolgt jedoch keine Spermaübertragung, weshalb es sich lediglich um einen Kopulationsversuch handelt. Das Gonopodialschwingen ("Gonopodial Swinging" nach BARENDS et al. 1955) besteht ebenfalls in einer Vorwärtsbewegung des Gonopodiums, die jedoch im Gegensatz zum Gonopodialstoßen nicht auf den weiblichen Genitalporus zielt.

3. Ergebnisse und Diskussion:

Eine vollständige Wiegebalz zeigen sowohl Schwertträger als auch einige Platies, nämlich ALV, BIR, CLE, COR, COU, EVE, HEL, MAL, MUL, MON, MEY, NEZ, NIG, SIG, VAR, XIP. Bei der Wiegebalz werden durch die rasche Aufeinanderfolge von Vorwärts- und Rückwärtsbewegungen oft größere Entfernungen zurückgelegt, weshalb sie eine Distanzbalz darstellt, die nur in der schneller fließenden Flußmitte mit freier Sicht erfolgreich ist. Dabei wird in der Regel das Schwert zum Weibchen hingebogen (ALV, CON, HEL, MON, MUL, NIG, PYG, SIG, XIP). Nur bei den beiden nördlichen Schwertträgerarten COR und NEZ wird das Schwert vom Weibchen weggebogen. Die nördlichen MAL-Männchen können ihr Schwert sowohl zum Weibchen hin als auch von ihm wegbiegen. Daß das genetische Potential, das Schwert sowohl zum Weibchen hin als auch von ihm wegzubiegen, offenbar bei allen Schwertträgern noch vorhanden ist, zeigen F_1-Artbastarde aus HEL und CLE, die sowohl ihr Schwert zum Weibchen hin als auch von ihm wegbiegen können, obwohl die beiden parentalen Arten ihr Schwert immer nur zum Weibchen hin biegen (SCHRÖDER & HAAS 1988). Offenbar ist durch mutative Veränderungen der entsprechenden genetischen Regulationssysteme jeweils die eine Alternative des Schwertbiegens bei den betreffenden Arten evolutiv unterschiedlich verloren gegangen.

Die Distanzbalz wird nicht unmittelbar am Partner ausgeführt, d.h. ihre Vertreter (ALV, BIR, COR, GOR, HEL, MIL, MON, MUL-L, MUL-SB, NEZ, NIG-L, NIG-S, NIG-XX, PYG, SIG) sind weitgehend identisch mit denen, die eine Wiegebalz zeigen. Allerdings tritt bei einigen Arten neben der Distanzbalz auch eine Nahbalz auf, wobei besonders die Formen mit

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

polymorphen Männchen (MUL, NIG; Tabelle 1) hervorzuheben sind. Die Nahbalz wird ganz dicht am Weibchen ausgeführt und wurde bei CLE, CON, COU, EVE, MAC, MEY, MUL-I1, MUL-I2, MUL-SY, NIG-1, VAR und XIP beobachtet. Hinsichtlich der Balzstrategie kann wiederum nicht zwischen Schwertträgern und Platies unterschieden werden. Verschiedene Populationen derselben Arten können Unterschiede zeigen. So werden Nahbalz bei AND-PG und MAL-CL, aber Distanzbalz bei AND-A und MAL-CL ausgeführt. Obwohl genauere Habitatuntersuchungen hinsichtlich der unterschiedlichen Balzstrategien nicht vorliegen, darf davon ausgegangen werden, daß die Distanzbalzer überwiegend im vegetationsarmen Fließwasser mit guter Sicht anzutreffen sind, während Nahbalzer die vegetationsreichen Uferzonen bevorzugen dürften. Bei den männchenpolymorphen Arten sind die großen Formen dominante Distanzbalzer, während die kleineren Formen im vegetationsreichen Habitat ein Anschleichen und Jagen-Verhalten ("Sneaking-Chase") mit hoher Gonopodialstoßrate zeigen. Die für die Nahbalz charakteristischen Verhaltensweisen wie Nippen (ALV, AND, CON, HEL, MUL, MIL, MEY, NIG, PYG), "Jerking" (ALV, AND, BIR, COU, EVE, GOR, HEL, MAC, MIL, MEY, NIG, PYG), Gonopodialstoßen (AND, MAC, MEY, PYG), Picken (HEL, MAC, MAL, MUL, MON, NEZ, VAR, XIP), "Alternating" (MAC, MEY), "Head-up Movement" (MAL, MUL), Kopfrütteln mit gespreizter Rückenflosse (NEZ) und Gonopodialschwingen (PYG) sind entsprechend unterschiedlich hinsichtlich der Dauer und Häufigkeit ihres Auftretens bei den verschiedenen Arten verbreitet. Einige dieser Verhaltensweisen, wie beispielsweise "Jerking" und Picken, können sich zu Duetten der beiden Sexualpartner entwickeln und dienen damit der gegenseitigen Stimulation und Kommunikation (SCHRÖDER & HEINRICH 1985).

Trägt man die Schwertlänge der untersuchten *Xiphophorus*-Arten in Prozent der Standardlänge gegen die Differenz aus dem prozentualen Balz-(= Wiege-)Verhalten und dem prozentua-

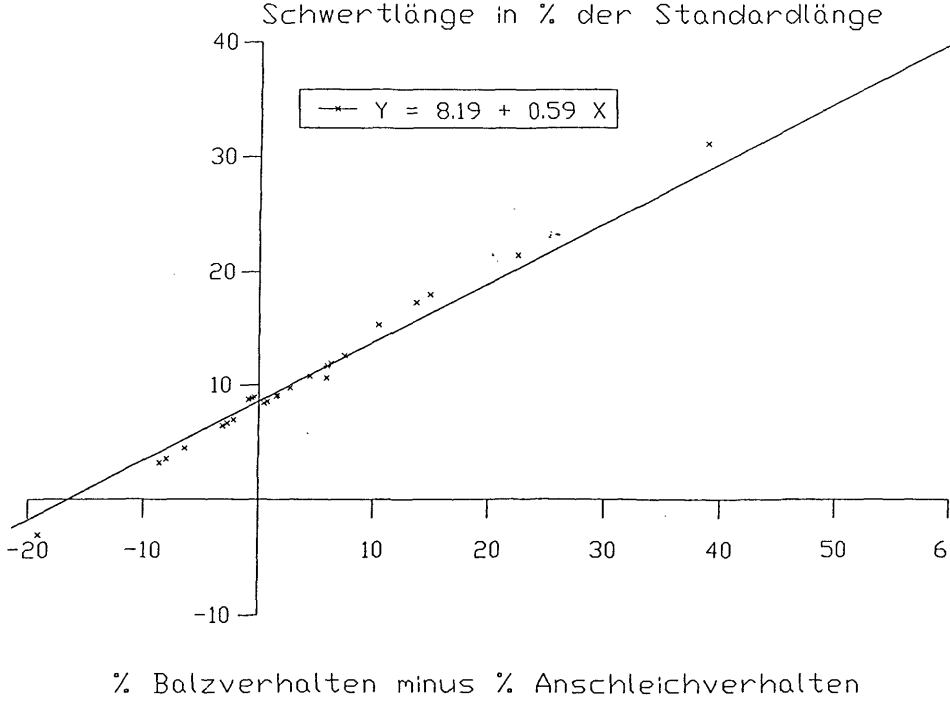

Abb. 1: Relative Schwertlänge in Abhängigkeit vom männlichen Sexualverhalten.

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

len Anschleichverhalten (Nippen, "Jerking", Gonopodialstoßen) in ein Koordinatensystem ein, so ergibt sich eine Abhängigkeit der relativen Schwertlänge vom männlichen Sexualverhalten (Abb. 1). Diese positive Korrelation folgt einer linearen Gleichung mit $Y = 8.19 + 0.59\ X$. Vermutlich ist die Ausbildung des männlichen Schwertfortsatzes koevolutiv mit einer bestimmten Balzstrategie (Nah-/Distanzbalz) als Einpassung in unterschiedliche Umweltbedingungen entstanden. Arten mit beiden Balzstrategien stellen offenbar Umweltuniversalisten dar, die in beiden Habitattypen überleben können. Die frühere Einteilung in Platies und Schwertträger ist deshalb nicht aufrecht zu erhalten und sollte durch die Charakterisierung der jeweils artspezifischen Balzstrategie und Habitatwahl ersetzt werden. Bei den Arten mit polymorphen Männchen können die unterschiedlichen Balzstrategien der Morphen als Ausdruck unterschiedlicher Habitatpräferenzen gesehen werden. Möglicherweise ist dieser Männchenpolymorphismus der erste Speziationsschritt zur Aufspaltung der Species in unterschiedliche Ökotypen.

4. Literatur:

BARENDS, G.P., R. BROWER & H.T.J. WATERBOLK (1955): Ethological studies on *Lebistes reticulatus*. I. An analysis of male courship pattern. — Behaviour, Supplement **1:** 243 pp.

CLARK, E., L.R. ARONSON & M. GORDON (1954): Mating behavior patterns in two sympatric species of xiphophorin fishes: Their inheritance and significance in sexual isolation. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **103:** 135 - 226.

FARR, J.A. (1980): The effects of sexual experience and female reciptivity on courtship-rape decisions in male guppies, *Poecilia reticulata* (Pisces: Poeciliide). — Anim. Behav. **28:** 1195 - 1201.

FRANCK, D. (1964a): Vergleichende Verhaltensstudien an lebendgebärenden Zahnkarpfen der Gattung *Xiphophorus*. — Zool. Jb. Physiol. **71:** 117 - 170.

— (1964b): Versuche zur Schwertfunktion bei *Xiphophorus helleri*. — Zool. Anz. **173:** 315 - 325.

— (1968): Weitere Untersuchungen zur vergleichenden Ethologie der Gattung *Xiphophorus* (Pisces). — Behaviour **30:** 76 - 95.

HEINRICH, W. & J.H. SCHRÖDER (1986): Tentative findings on the phylogenetic relationship within the genus *Xiphophorus* with regard to the frequency distribution of sexual behavior patterns. — Ber. nat.-med. Verein Innsbruck **73:** 187 - 197.

LATTERMANN, S. (1957): Beobachtungen zur Verhaltensweise des Schwertträgers *Xiphophorus helleri*. — Unveröffentlichte Examensarbeit, Zoologisches Staatsinstitut der Universität Hamburg.

MUGGURUAN, A.E., B.H. SEGHERS, P.W. SHAW & G.R. CARVALHO (1995): The behavioral diversity and evolution of guppy, *Poecilia reticulata*, populations of Trinidad. — Adv. Study Beh. **24:** 155 - 202.

RAUSCHENBERGER, M., K.D. KALLMAN & D.C. MORIZOT (1990): Monophyly and geography of the Rio Pánuco basin sowrdtails (genus *Xiphophorus*) with the description of four new species. — American Museum Novitates **2975:** 1 - 41.

ROSEN, D.E. (1960): Middle-American poeciliid fishes of the genus *Xiphophorus*. — Bull. Flor. State. Mus., Biol. Sci. **5:** 57 - 242.

— (1979): Fishes form the uplands and intermontane basins of Guatemala: Revisionary studies and comparative geography. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **162:** 267 - 376.

ROSEN, D.E. & R.M. BAILEY (1963): The poeciliid fishes (Cyprinodontiformes), their structure, zoogeography and systematics. — Amer. Mus. Nat. Hist. **126:** 176 pp.

SCHRÖDER, J.H. & V. HAAS (1988): Inheritance of species-specific social behavioral patterns in *Xiphophorus* (Pisces: Poeciliidae). I. Preliminary results on the genetic analysis of sexual behavior in F_1 hybrids. — Zool. Jb. Physiol. **92:** 383 - 401.

SCHRÖDER, J.H. & W. HEINRICH (1985): Genetic alternations as determined by quantitative morphological, viability and social behavioral traits in postirradiation generations of an inbred strain of the platyfish, *Xiphophorus maculatus* (GÜNTHER) (Pisces: Poeciliidae), induced by 1000 R of X-rays to spermatogonia and oogonia. — Biol. Zbl. **104:** 125 - 143.

WICKLER, W. (1957): Das Verhalten von *Xiphophorus maculatus* var. Wagtail und verwandten Arten. — Ztschr. Tierpsychol. **14:** 324 - 346.

Sonderdruckanforderungen bitte an Priv.-Doz. Dr. R. Siegmund, Humboldt-Universität zu Berlin, Institut für Anthropologie (Charité), D-10098 Berlin.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte des naturwissenschaftlichen-medizinischen Verein Innsbruck

Jahr/Year: 1998

Band/Volume: 85

Autor(en)/Author(s): Schröder Johannes Horst, Siegmund Renate

Artikel/Article: Ökotypen in der neotropischen Gattung Xiphophorus (Pisces: Poeciliidae). 339-343