

BEAUFORTIA

SERIES OF MISCELLANEOUS PUBLICATIONS

ZOOLOGICAL MUSEUM - AMSTERDAM

No. 75

Volume 6

December 24, 1957

Das Verhalten von *Nannostomus beckfordi aripiragensis* Meinken

Mit einer Besprechung der Schwimmblasenfunktion*)

von

WOLFGANG WICKLER

(Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie)

EINFÜHRUNG UND PROBLEMSTELLUNG.

Es ist eine rein historisch zu erklärende Tatsache, daß Systematiker, namentlich Ichthyologen, von einer fraglichen Art tote Exemplare brauchen, um sie bestimmen zu können. Nicht, weil am toten Tier mehr zu sehen wäre als am lebenden, sondern weil man die Unterscheidungsmerkmale bislang nur an den konservierten Exemplaren suchen konnte, die von Expeditionen mitgebracht wurden. Diese anatomischen Merkmale haben natürlich den Vorteil, jederzeit sichtbar zu sein. Dennoch reichen sie oft gerade in der Feinsystematik nicht aus. Man suchte deshalb nach weiteren Merkmalen und fand sie im Verhalten des lebenden Tieres (WHITMAN, 1898; HEINROTH 1910). Verhaltensweisen können nämlich ebenso genetisch fixiert („angeboren“) und phylogenetisch starr sein wie Organe (KRUMBIEGEL, 1955). Nachdem man das wußte, wurden Verhaltensweisen in ganz verschiedenen Tiergruppen erfolgreich systematisch-taxonomisch ausgewertet, z.B. bei Dipteren (HEINZ, 1949), Orthopteren (FABER, 1928, 1953), Tauben (WHITMAN, 1898), Enten (HEINROTH, 1910; LORENZ, 1941), Mäusen (ZIMMERMANN, 1956), Einhufern (ANTONIUS, 1937); zwei bestimmte Nematodenrassen unterscheiden sich nur durch ihr Winkverhalten (OSCHE, 1952), und die vielen Arten der Florida-Schmuckschildkröten konnte R. DITMARS nur nach der Balz der Männchen auseinanderhalten (zit. n. PLATZ, 1953).

Man kann selbstverständlich ebensowenig wie bei den anatomisch-morphologischen Merkmalen im Voraus wissen, welche Verhaltensweisen in einer gegebenen Gruppe taxonomisch wichtig sind und muß deshalb zunächst alle kennen, also ein Verhaltensinventar (Aktionssystem, Ethogramm) der Arten aufnehmen und dann vergleichen. Wichtig sind dafür optimale Lebensbedingungen in möglichst natürlichem Biotop.

*) Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.
Received September 3, 1957.

Nun helfen Verhaltensweisen nicht nur der Feinsystematik, sondern liefern oft auch überraschend einfache Merkmale zur Kennzeichnung systematischer Einheiten, wo sonst komplizierte Vergleiche mehrerer morphologischer Merkmale nötig wären. Und auf einfache und klare Kennzeichnung kommt es ja an. So braucht man zur Diagnose der Taubenvögel mindestens sechs anatomische Merkmale, von denen es aber auch noch Ausnahmen gibt; dagegen kann man diese Gruppe mit einer einzigen Bewegungsweise definieren: sie schöpfen beim Trinken nicht mit dem Unterschnabel, wie die anderen Vögel, sondern pumpsaugen mit der Speiseröhre (LORENZ, 1948/49, Vorlesung)¹).

Auf Grund eines ähnlich einfachen Verhaltensmerkmals, nämlich der Brustflossenbewegung, kann man unter den Salmlern die *Nannostomus*-Gruppe, die noch MEINKEN in STERBA (1955) zu den *Tetragonopteridi* (*Hemigrammus*, *Hyphessobrycon*, *Thayeria*, *Pristella* u.a.) zählt, von diesen unterscheiden: die *Tetragonopteridi* schlagen nach Cyprinidenart nur von Zeit zu Zeit mit beiden Brustflossen gleichzeitig nach vorn unten, wogegen die Brustflossen der *Nannostomus*artigen ständig alternierend und wellenförmig bewegt werden. Neuerdings hat HOEDEMAN (1950, 1954a) auch rein auf Grund genauer anatomischer Vergleiche die *Nannostomidi* als eigene Gruppe abgetrennt.

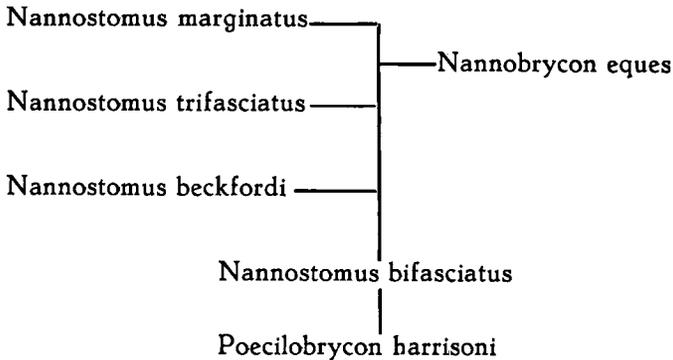
Nach HOEDEMAN (1954b) gehört *Nannostomus* zur Familie *Erythrinidae* (Überfam. *Characidae*) und stammt wahrscheinlich gemeinsam mit den *Pyrrhulinidi* von *Pyrrhulina*-ähnlichen Vorfahren ab, die wieder auf die *Cheirodontinae* (zu denen die *Tetragonopteridi* gehören) zurückgehen sollen. Die verschiedenen Bewegungsformen der Brustflosse lassen sich nun leicht in die gleiche phylogenetische Entwicklungsreihe einordnen, wobei das alternierende Brustflossen-„Paddeln“ der *Pyrrhulinidi* eine Zwischenform darstellen würde:

Gruppe (Vertreter)	Cheirodontinae → <i>Hyphessobrycon</i>	Pyrrhulinidi → <i>Copeina</i>	Nannostomidi (<i>Nannostomus</i>)
Brustflossen- Bewegung	beide Flossen synchron, mit allen Strahlen zugleich, ab und zu schlagend	beide Flossen abwechselnd mit allen Strah- len zugleich, ständig schlagend	beide Flossen abwechselnd, ihre Strahlen ebenfalls abwech- selnd, ständig schlagend.

Ähnliche Entwicklungsreihen führen bei anderen Teleosteen konvergent zu denselben Bewegungsformen, die sich ebenfalls taxonomisch auswerten lassen; darauf will ich an anderer Stelle eingehen. Deshalb aber läßt sich die Form der Brustflossenbewegung erst dann für die Systematik auswerten, wenn schon auf Grund anderer Merkmale die Zugehörigkeit der zu untersuchenden Art zu einer der grossen Teleosteer-Gruppen feststeht. D.h. man kann einen Fisch mit „flimmernden“ Brustflossen erst dann zu den *Nannostomidi* zählen wenn man schon weiß, daß er zu den *Cypriniformes* (oder gar zu den *Characidae*) gehört.

Die Verwandtschaftsverhältnisse speziell der *Nannostomidi* gibt HOEDEMAN (1954a, S. 78) wie folgt an:

¹ Über Methoden und Ergebnisse der Verhaltensforschung s. LORENZ (1937, 1950, 1954), TINBERGEN (1948, 1951), EIBL-EIBESFELDT (1956).



Die vorliegende Untersuchung bringt das gesamte Verhaltensinventar von *Nannostomus beckfordi aripirangensis* (MEINKEN, 1931)²⁾ mit Vergleichen zu *N. marginatus* EIGENMANN, 1909; weitere Untersuchungen an verwandten Arten sind im Gange.

Damit wird dreierlei angestrebt:

1. Eine Vervollständigung unseres Wissens von der Biologie der betreffenden Arten.
2. Das Auffinden systematisch-taxonomisch auswertbarer Verhaltenseigentümlichkeiten.
3. Ein Bild der phylogenetischen Entwicklung von Bewegungsweisen im Sinne einer Merkmalsphylogenetik (ZIMMERMANN, 1954; REMANE, 1956).

1. HEIMAT UND HALTUNG.

Der Name „*aripirangensis*“ bezeichnet den ursprünglichen Fundort, die Insel Aripiranga im unteren Amazonas. Dort lebt dieser Fisch in kleinen Wasserlöchern, in die bei jeder Flut neues (Süß!-) Wasser gelangt (RACHOW, o.J.), LADIGES (1951) fand ihn in Küstenströmen nahe am Ufer und in kleinen Seitengewässern, wo er sich eng an Gegenstände aller Art anschmiegt; am liebsten steht er in Trupps unter überhängenden Zweigen und Gräsern. Die Wassertemperatur der genau auf dem Äquator liegenden Amazonasmündung beträgt stets 27—30°C; pH etwa 5.

Wir hielten die Tiere in einem 75 cm tiefen, 800 l fassenden Schaukasten zusammen mit vielen anderen Salmlern. Ein dichter Wald von 40 cm hohen *Cryptocorynen* bedeckte den größten Teil des Bodens. Die Temperatur blieb konstant 24°C. Als Futter dienten lebende *Cyclops* und *Daphnien*, kleingeschnittene und ganze *Tubifex*, geschabte und feingesiebte rohe Leber, Haferflockengries sowie ab und zu Trockenfutter (*Vitavil*). Das Wasser wechselten wir nur selten teilweise. Alle Tiere gediehen ausgezeichnet und laichten zumeist auch ab, jedoch wurden in dem stark besetzten Becken die Eier stets von Mitbewohnern verspeist.

N. b. aripirangensis wird im Aquarium älter als 4 Jahre.

²⁾ = *N. aripirangensis*; über die Nomenklatur und Synonymie s. HOEDEMAN, 1950.

2. FÄRBUNG UND GESCHLECHTSUNTERSCHIEDE.

Die typische Längsstreifung der *Nannostominae* bleibt tagsüber stets gleich, doch sind die Farben, besonders das Rot am Körper, in Erregung leuchtender. Im Dunkeln verblasst oder verschwindet die Längszeichnung, und statt dessen treten auf den Flanken schwarze Flecke oder dunkle Querbinden auf. Gute Abbildungen dieser „Nachtfärbung“ bringt HOEDEMAN (1950).

Die Männchen von *N. aripirangensis* tragen auf der Flanke eine breite, braunschwarze Binde, die von der Schnauzenspitze bis auf die Basis der Schwanzflosse läuft und unten von einem roten, oben von einem grünen und einem roten Strich begrenzt wird. Der Rücken ist schokoladenbraun. Eine Verwechslung der Männchen mit anderen *Nannostomus*-Arten ist kaum möglich. Die unscheinbarer gefärbten Weibchen dagegen kann man leicht mit *Nannostomus b. beckfordi* (= *N. anomalus* STEINDACHNER) verwechseln. Genaue Unterscheidungsmerkmale bringt MEINKEN (1954), eine eingehende Beschreibung RACHOW (l.c.). Beide Geschlechter werden knapp 4 cm lang.

3. NICHT-SOZIALES VERHALTEN.

Diese Verhaltensweisen sind bei allen *Nannostomus*-Arten gleich.

Stehen die Tiere im Wasser still, so schlagen die Brustflossen schnell abwechselnd mit wellenförmigen Bewegungen vor und zurück, außerdem wedelt der obere Teil der Schwanzflosse und der hintere Teil der Rückenflosse seitlich hin und her; After- und Bauchflossen werden still gehalten. Die Tiere schwimmen mit schnellen Schwanzstielbewegungen und angelegten Brustflossen meist ruckweise, d.h. nur eine kurze Strecke, bleiben dann plötzlich stehen und wedeln schnell mit den Brustflossen, schwimmen wieder ein Stück usw. Vor einem anderen Fisch weg oder hinter ihm her können sie aber auch größere Strecken ohne Pause durchschwimmen.

Sie scheuern Bauch, Flanken und Rücken an Pflanzenblättern oder am Boden und drehen sich dazu soweit um die Längsachse, wie gerade erforderlich ist.

Wegen ihres engen Maules können sie frei aus dem Wasser nur Kleinfutter aufnehmen, in erster Linie Cyclops und ähnliche Krebschen, die sie einzeln fangen. Mitunter spannen sie den Körper vor dem Zustoßen S-förmig, besonders wenn das Objekt größer ist. Ebensogern „weiden“ sie aber Pflanzenblätter, Steine und die Aquarienscheiben ab. Sie stehen dann nur wenige Millimeter davor, meist zu mehreren, und picken mit schnellem Vor und Zurück vorher fixierte Teilchen aus dem Algenbewuchs. Ob sie von den Algen selbst fressen, weiß ich nicht. Gelegentlich „picken“ sie auch im Mulm am Boden.

Alle *Nannostomidi* sind Schwarmfische. Hält man mehrere Arten zusammen, so bildet meist jede eine Gruppe für sich, doch können sie sich auch vorübergehend mischen; am ehesten annähernd gleich große Arten und an gemeinsam bevorzugten Weideplätzen. Die erwachsenen Männchen von *N. b. aripirangensis* halten sich allerdings meist einzeln abseits von den anderen (s.u.). Die Gruppen durchschwimmen das ganze Becken, stehen aber gern in nur geringem Abstand von der Wasserober-

fläche nahe an einer Wand, wie in ihrer Heimat am Ufer. In die dichten Pflanzen in Bodennähe gehen sie nur bei Gefahr und zum Laichen (S. 208).

4. KAMPFVERHALTEN.

N. b. aripirangensis-Männchen kämpfen besonders häufig und ausdauernd miteinander; bei Weibchen sah ich es nie³⁾). Der Kampf dient nicht der Revierverteidigung, da die Tiere keine Reviere besetzen; er scheint überhaupt keine Funktion zu haben, es sei denn, man sähe in ihm ein Notventil für überschüssige Erregung. Ob die durch Kämpfe erreichte Verteilung der Männchen über einen größeren Raum ein Vorteil ist, läßt sich nur im natürlichen Biotop entscheiden.

Die Männchen bleiben normalerweise außer am Futterplatz) mindestens 5 = 10 Körperlängen voneinander entfernt. Kommen zwei Männchen einander näher, so imponieren sie durch Aufstellen aller (außer den Brust-) Flossen. Jetzt zittert auch die untere Hälfte der etwas zum Gegner hin gebogenen Schwanzflosse; das Wedeln der Rückenflosse hört allmählich auf, dafür beginnen die Ventralen zu zittern und zu zucken. Die Brustflossen schlagen schneller, und die beiden Tiere treiben langsam schräg oder breitseits aufeinander zu. Oft stellt sich einer zunächst immer so, daß sein Schwanz zum Gegner zeigt und dreht sich mit, wenn der andere seine Stellung ändert.

a) Der Horizontalkampf. Kommen beide Tiere aus verschiedenen Richtungen, so stehen sie endlich Kopf neben Schwanz und berühren sich fast (Abb. 1). Die Bauchflossen zucken stark. Stets bleiben die Breitseiten der Tiere einander zugekehrt, auch dann, wenn einer etwas absinkt, so daß beide sich um die Längsachse drehen müssen.

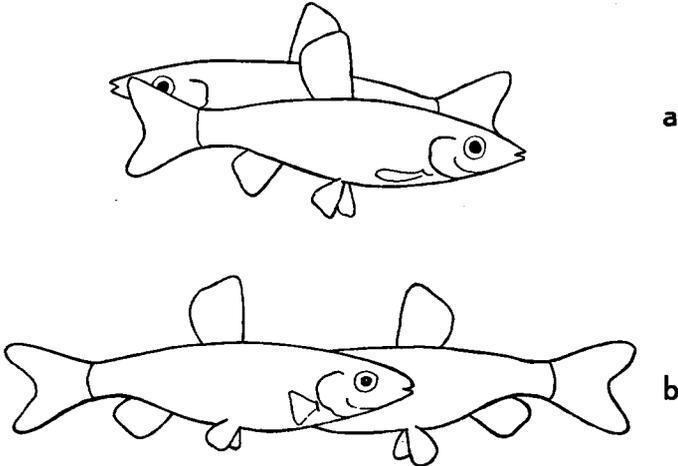


ABBILDUNG 1. Horizontalkampf von *Nannostomus beckfordi aripirangensis*.

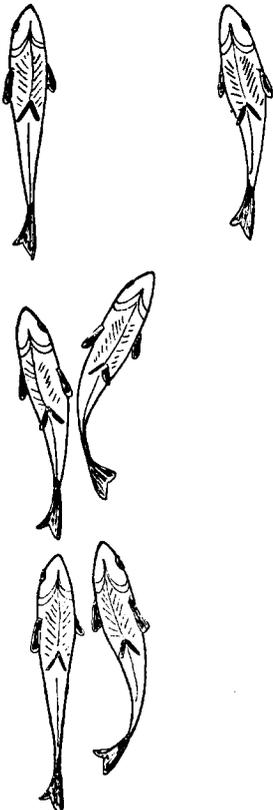
³⁾ Kürzlich habe ich von alten Weibchen doch Kämpfe gesehen, und zwar nur Vertikalkämpfe, bei denen aber die Körper nie richtig senkrecht standen. Die Tiere kämpften mehrere Runden, aber wenig intensiv. Vielleicht ist das ein ethologisches Anzeichen einer Geschlechtsumwandlung (vgl. WICKLER, 1957a), die nach HOEDEMAN (1957) auch bei diesen Tieren vorkommen soll.

Als nächstes schlagen sie — jeweils nur einmal — heftig mit dem Schwanz zum anderen Außerdem können sie den Partner in die Flanke rammen. Diese Ramm-Bewegung sieht wie das Abpicken der Nahrung von Pflanzen aus.

Durch das heftige Brustflossenwedeln gleiten die Kämpfer langsam rückwärts auseinander (Abb. 1b) und stehen dann entweder in Imponierhaltung voreinander oder stellen sich schon vorher immer wieder wie in Abb. 1a ein. Mitunter gehen während des Rückwärts-gleitens die Schwänze der Tiere leicht in die Höhe (wie im Vertikalkampf, s.u.).

Die milchig weißen Unterkanten der Bauchflossen fallen im Kampf besonders auf, weil diese Flossen stark gespreizt sind. Legt einer sie an, so flieht er bestimmt kurz darauf. Der Sieger verfolgt den Flüchtenden und stößt ihn mit dem Maul am Schwanzstiel, wenn er nicht zu schnell wegschwimmt. Aber auch auf der Flucht schwimmen sie oft nur ruckweise (s.S. 206). Während der Erste steht, kann ihn dann der Verfolger einholen, und es beginnt eine neue Kampfunde oder die Flucht geht weiter. Flicht der Unterlegene zu weit, so bricht der Sieger die Verfolgung ab.

Kommen die beiden Männchen Kopf neben Kopf aufeinander zu, so kann in Ausnahmefällen der Kampf ähnlich verlaufen, doch schwimmen sie dann meist immer wieder zwischendurch dicht nebeneinander bleihend ein Stück schnell ruckartig vorwärts. Beim Schwanzschlag schnellt sich oft einer plötzlich vom anderen weg (Abb. 2) und bleibt in einiger Entfernung (größer als in Abb. 2 aus Platzersparnis angegeben) imponierend stehen, sie nähern sich aber bald wieder.



Kommt einer von oben und der andere von unten, so können beide sich zuerst die rechten oder die linken Flanken zukehren (Abb. 3); sie stellen sich aber nach kurzer Zeit „richtig“.

b) Der Vertikalkampf. In der Regel geht das Kopf-neben-Kopf-Imponieren aber anders weiter. Während die Männchen einander langsam mit der Breitseite voran näher rücken, wobei namentlich zuletzt die Schwänze etwas dichter zusammen sind als die Köpfe, gehen die Tiere mit dem Schwanz allmählich in die Höhe (Abb. 4a) und stehen schließlich senkrecht mit dem Kopf nach unten im Wasser, wenn sich ihre Schwanzstiele berühren. Plötzlich legen sie dann die Körper ganz aneinander und beginnen, sich mit nicht sehr weit ausholenden Schlängelbewegungen zu „schubsen“ (Abb. 4b). Dabei schlagen die Brustflossen besonders schnell, die Ventralen zucken heftig und die Tiere schnappen erregt, aber nicht nach dem Partner, sondern vor sich ins Wasser. Diese Kampfarm kann man an ge-

ABBILDUNG 2. Drei Phasen des „Wegschnellens“.

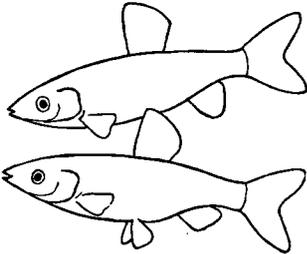
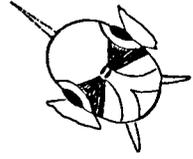
ABBILDUNG 3.
Eine besondere Form des Imponierens (Frontalsicht). S. Text.

sunden Tieren außerordentlich häufig beobachten. Sobald einer abdreht, stellen sich beide in Imponierstellung horizontal. Der Kampf kann mit einer neuen Runde (Horizontal- oder Vertikal-Kampf) weitergehen oder mit der Flucht eines Tieres enden, wie oben angegeben.

Während die Tiere kopfabwärts kämpfen, steigen sie langsam rückwärts zur Oberfläche auf, im Laufe mehrerer Kampfrunden gelegentlich 30 cm und mehr; vergl. S. 213.

Das kämpfende Paar zieht oft andere Männchen an, die sich dann beteiligen. Ein Kampf zu dritt besteht allerdings meist nur aus Horizontalimponieren, einzelnen Schwanzschlägen, Rammen und Auseinanderschnellen.

Oft schwimmt ein besonders kampflustiges Männchen hartnäckig hinter anderen her und beginnt nacheinander mit mehreren einen Kampf, sobald sie sich stellen. Sichtbare Verletzungen entstehen beim Kampf nicht.



a



b

ABBILDUNG 4.
Vertikalkampf von
aripirangensis.

5. FORTPFLANZUNGSVERHALTEN.

Die vorbeschriebenen Verhaltensweisen kann man an erwachsenen Tieren täglich sehen. Sie gehören nicht notwendig zum Fortpflanzungsverhalten und fördern es auch nicht, eher stören sie dabei.

N. b. aripirangensis-Männchen vertreiben oft auch Vertreter verwandter Arten und artgleiche Weibchen aus ihrer Nähe. Die Weibchen fliehen wie oben beschrieben, gern ins Pflanzendickicht. Laichwillige Weibchen weichen im ersten Augenblick ebenfalls aus, machen dann aber kehrt und folgen dem Männchen ein Stück. Sie sind meist dicker als nicht laichbereite, doch braucht das dickste nicht das laichwilligste zu sein. Ihre Färbung bleibt gleich oder verblasst etwas. Ist auch das Männchen paarungsbereit — was nicht immer der Fall ist — hält es daraufhin an und nähert sich dem Weibchen wieder.

a) **Aufsuchen der Pflanzen.** Stand das Paar bisher im freien Wasser, so schwimmt es jetzt auf Pflanzen zu, aber nur selten auf kürzestem Wege. Beim Weibchen angekommen macht das Männchen wieder kehrt und schwimmt in Richtung auf das Pflanzendickicht davon. Meist entfernt er sich nur einige Körperlängen von ihr, mitunter aber auch viel weiter. Sie bleibt entweder stehen oder folgt ein kleines Stückchen. Kommt er zurück, schwimmt sie meist vor ihm her in eine andere Richtung. Hat er sie eingeholt, stehen beide kurz beieinander, dann schwimmt er wieder auf eine Pflanze zu. Das kann sehr lange so gehen. Steht das Weibchen über den Pflanzen, so schwimmt er oft im Bogen über ihren Rücken, oder, wenn sie dicht am Boden steht, unter ihrem Bauch hinweg. Den endgültigen Laichort bestimmt das Weibchen; er liegt meist in entgegengesetzter Richtung als wohin das Männchen schwimmt. Das Männchen setzt dieses Verhalten während des ganzen Laichgeschäftes fort und schwimmt dann oft aus den Pflanzen hinaus ins Freie, wohin ihm das Weibchen aber nur selten folgt, wenn er sich gar zu weit entfernt; dann kehren beide in der beschriebenen Weise wieder zu den Pflanzen zurück. Vermutlich hat sich aus dem Hin- und Herschwimmen bei anderen Fischen sekundär eine Bewegungsweise mit deutlicher Führungsfunktion entwickelt („Führungsschwimmen“), speziell bei solchen Arten, die sich vor dem Balzen auf einen Laichort festlegen (einige *Cichlidae* und vor allem höhlenbewohnende Formen wie *Blennius* und *Gobius*) und dann zwischen Hin-zum-Weibchen und Hin-zum-Laichplatz pendeln und so das Weibchen allmählich dorthin „führen“.

Das Hin- und Hedschwimmen des *Nannostomus*-Männchens kommt wahrscheinlich aus einem Widerstreit von Zu- und Abneigung dem Weibchen gegenüber zustande, die einander stets hemmen, aber abwechselnd etwas dominieren. Schon die Form des Schwimmens ist in beiden Richtungen verschieden; vom Weibchen weg bewegt sich das Männchen mit sehr kleinen schnellen Schwanzbewegungen, die schon fast wie Zittern aussehen; zu ihr hin dagegen kommt er mit nur wenig langsameren, aber deutlich weiter ausholenden Schlängelbewegungen.

Das Weibchen folgt ihm nur, wenn er in dieser Weise mit offensichtlich gehemmtten Bewegungen von ihr wegschwimmt, nicht aber wenn er plötzlich davonstürmt. Trifft das wegschwimmende Männchen nämlich auf andere Männchen, so vertreibt es diese viel heftiger und weiter als sonst (natürlich jetzt nicht mehr gehemmt, sondern sehr schnell normal schwimmend). Dadurch gerät es mit ihnen fast regelmäßig in einen Kampf (s.S. 207), den es stets gewinnt, und vertreibt dann den Unterlegenen weiter. Neue Kampfrunden können folgen. In dieser besonders starken Bereitschaft zum Kampf vertreiben die Männchen selbst andere und größere Salmler (z.B. *Hemigrammus pulcher* LADIGES), um die sie sich sonst nie kümmern. Schließlich aber kehrt das Männchen um und schwimmt fast genau denselben Weg zurück.

b) **Zusammenhalten des Paares.** Mehrere Faktoren erschweren das Zusammenhalten desselben Paares während des ganzen Laichvorganges:

1) Andere Männchen können auf das vorübergehend allein gelassene Weibchen treffen. Regelmäßig verfolgen sie es ein kurzes Stück. Das Weibchen flieht und weicht aus, ändert also seinen Standort. Aber nie

sah ich das fremde Männchen stehenbleiben und langsam zurückkommen, wie es zur Paarbildung notwendig ist (s.o.). Die Männchen scheinen also nicht jederzeit paarungsbereit zu sein.

2) Das von einer Verfolgung zurückkommende Männchen schwimmt auf jedes Weibchen zu, dem es begegnet, verfolgt sie mitunter recht hartnäckig und schwimmt auch in der beschriebenen Weise zu ihr hin und von ihr weg. Unter den von mir beobachteten Tieren waren aber nie zwei Weibchen gleichzeitig laichbereit, das „falsche“ Weibchen wich stets aus. Das Männchen kann auch jetzt wieder andere Männchen vertreiben. Dadurch kommt es weit vom Rückweg ab und sucht dann lange ungerichtet weiter.

3) Aber auch ohne solche Zwischenfälle findet das Männchen, das erst nach längerer Zeit zurückkommt, sein Weibchen oft nicht mehr dort, wo er sie verlassen hat, weil sie mitunter etwas umherschwimmt.

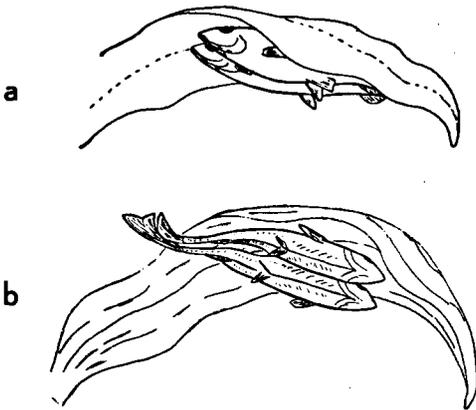
Dennoch laichten schließlich immer dieselben Partner miteinander weiter, weil das Männchen solange weitersuchte, bis es durch Zufall wieder auf sein Weibchen traf. Diese Beobachtungen gelten jedoch nur für Tiere im Aquarium. Es ist fraglich, ob in der natürlichen Umgebung nicht doch die Partner wechseln. Im größeren Schwarm erhöht sich die Wahrscheinlichkeit, daß mehrere Paare zugleich laichbereit sind. Zudem begrenzt das Aquarium die Ausweichmöglichkeiten, so daß das Paar sich selbst nur durch Zufall stets wiederfindet, ehe die Laicherregung abgeklungen ist.

c) **Wahl des Laichplatzes.** Den endgültigen Laichplatz bestimmt das Weibchen. Er liegt bevorzugt am Rande des Pflanzendickichts. Da die Tiere an der Unterseite von Pflanzenblättern laichen, mußten sie in unserem Becken die Wasserhöhe aufsuchen, in der welche waren, nämlich den Bereich von 15 bis 40 cm über dem Boden. Sie laichten aber höchstens 20 cm über dem Grund, bevorzugten also deutlich die Bodennähe; einige vergebliche Versuche an Heizstäben u. dgl. zeigten, daß sie wohl gern noch tiefer gegangen wären.

d) **Ab la i c h e n.** Das Männchen schwimmt zuletzt knapp aber nicht schnell hinter dem Weibchen her und betupft ihren Körper. Dicht unter einem Blatt bleibt das Weibchen stehen, legt sich auf die Seite und drückt die nach oben zeigende Flanke gegen die Blattunterseite. Das Männchen legt sich in gleicher Weise Kopf neben Kopf an ihre andere Flanke — liegt also stets unter dem Weibchen — und krümmt seine Schwanzflosse etwas nach oben. Das Weibchen wölbt den Körper entgegengesetzt etwas zum Blatt hin, oft stärker als in Abb. 5b gezeichnet. Nur selten nimmt das Weibchen diese Stellung ohne das Männchen ein; dann ist ihre Körperkrümmung besonders auffällig. Die Tiere können parallel oder quer zur Blattmittelrippe liegen, genau horizontal oder mit dem Kopf aufwärts oder abwärts zeigend, doch drehen sie sich nicht ganz auf den Rücken, wie es die Keilfleckbarbe (*Rasbora heteromorpha* DUNCKER) tut (WICKLER, 1955).

Unter heftigem Zittern presst sich jetzt das Paar eng aneinander. Das Zittern geht in schnelle kleine und schließlich in normale Schwimmbewegungen über, die die Tiere — meist das Weibchen zuerst — unter dem Blatt hervortreiben, wobei sie sich wieder in Normallage drehen, und man sieht ein einzelnes knapp stecknadelkopfgroßes farbloses Ei mit

ABBILDUNG 5. Ablaihsstellungen
eines *aripirangensis*-Paares.



der milchig-weißen Keimscheibe voran zu Boden sinken. Gleich danach sucht das Weibchen ein neues Blatt auf.

Bei jedem Laichakt wurde nur ein Ei gelegt. Zwischen zwei Laichakten verstreichen wenige Sekunden bis etliche Minuten, wenn sich das Männchen vorübergehend entfernt (s.o.). Daher laichen die Tiere sehr lange Zeit. Es gibt auch unvollkommene oder vollkommene Scheinpaarungen, bei denen kein Ei ausgestoßen wird. Nie versuchten die Tiere, die deutlich sichtbaren Eier selbst zu fressen.

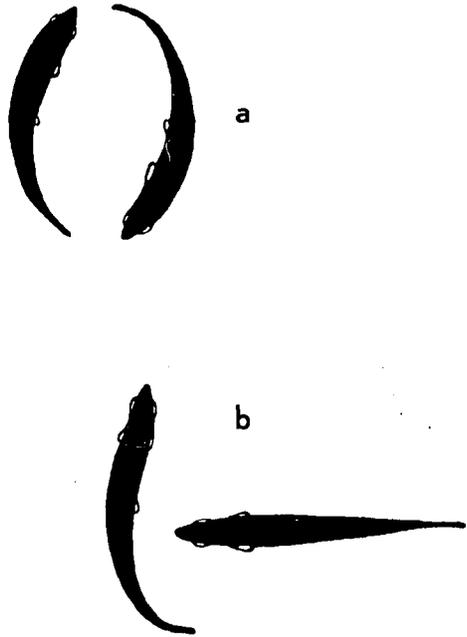
Soweit die Angaben von KUNATH (1956) erkennen lassen, stimmt das Kampf- und Laichverhalten von *Nannostomus b. beckfordi* weitgehend mit dem von *N. b. aripirangensis* überein.

6. VERGLEICHSBEOBACHTUNGEN AN *Nannostomus marginatus*.

Diese Tiere wahren im Schwarm einen deutlichen, oft großen Individualabstand. Sie imponieren mit aufgerichteten Flossen (auch die farblose, so gut wie unsichtbare Schwanzflosse wird gespreizt!) entweder lateral oder frontal. Breitseitsimponierend stehen sie meist Kopf neben Schwanz, kreisen (Abb. 6a) mit sehr kleinen, zitternden Schwanzbewegungen umeinander und rammen sich abwechselnd in die Flanke. Kreisen und Rammen sind die häufigsten Kampfweisen, auch der Weibchen (!). Seltener schwimmen die Tiere sehr dicht (sich berührend?) mit dauernden Schwanzschlägen und vom Gegner weg gerichtetem seitlichen Kopfrucken parallel Kopf an Kopf nebeneinander her. Fliehende Artgenossen werden nur eine kurze Strecke verfolgt, oft tauschen dann Fliehender und Verfolger die Rollen.

Häufig schwimmt einer unter erregtem Brustflossenschlagen frontal und immer langsamer werdend auf die Breitseite eines Artgenossen zu. Der krümmt ihm Kopf und Schwanz entgegen (Abb. 6b) und schlägt mit dem Schwanz zum Angreifer. Ist es aber ein laichwilliges Weibchen, schwimmt sie ein kurzes Stück davon und wartet dann. Das Männchen betupft immer wieder mit seinem Maul ihren Bauch, besonders wenn sie Anstalten macht, davonzuschwimmen. Die Tiere laichten in den von

ABBILDUNG 6.
Nannostomus marginatus ;
a. breitseits,
b. frontal imponierend.



mir beobachteten Fällen Kopf an Kopf liegend auf dem Sand. Beide pressen sich unter heftigem Vibrieren der gespreizten Flossen eng aneinander. Die Rücken zeigen nach oben, Kopf und Schwanz sind etwas vom Partner weggebogen. Nach jedem Laichakt wechseln sie den Ort, mal unter seiner, mal unter ihrer Führung. Das Männchen schwimmt oft mit sehr kleinen schnellen Schwanzbewegungen langsam oder schnell, nicht in Imponierhaltung vom Weibchen weg, gelegentlich auf Pflanzen zu.

Das Paar hält fest zusammen ; entfernt sich einer, schwimmt der andere sofort hinterher. Andere Artgenossen werden von beiden energisch aus der Nähe vertrieben. Einige Male sah ich das Männchen in Schlangelbewegungen eng an den Boden gedrückt vor dem Weibchen her „kriechen“.

Eine charakteristische Verhaltensweise von *N. marginatus*, die ich bei *N. b. aripirangensis* nicht sah, ist die „Demutstellung“: Ein bedrohtes, aber nicht kampfwilliges Tier legt sich statt zu fliehen mitunter in Horizontallage auf die Seite, den Rücken zum Gegner gewendet. Der Schwanzstiel wird etwas nach oben gebogen (Abb. 7). Der Angreifer dreht daraufhin immer ab. Diese Bewegungsweise ist unter Fischen recht

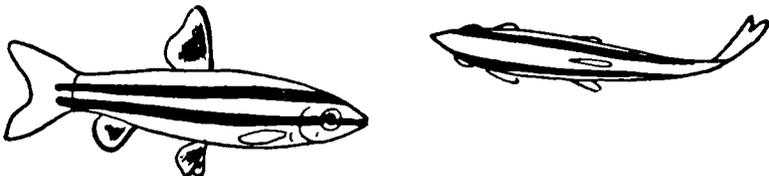


ABBILDUNG 7. „Demutstellung“ von *marginatus*.

weit verbreitet. Häufig sieht man sie z.B. bei *Xiphophorus* (WICKLER, 1957a) oder bei *Blennius* (WICKLER, 1957b). Auch *Anostomus anostomus* legt sich vor einem ihm überlegenen Artgenossen auf die Seite, häufig mit dem Bauch zu ihm gewendet. Diese „Demutstellung“ tritt bei allen genannten Arten nur auf, wenn ein Tier von einem artgleichen Gegner bedroht wird und hindert diesen am Angriff. Die Stellung tritt nicht auf, wenn der Fisch artfremden Gegnern gegenübersteht.

Verglichen mit *N. b. aripirangensis* zeigt *N. marginatus* einige Besonderheiten: Die *marginatus*-Weibchen sind viel streitlustiger als die von *aripirangensis*. *N. marginatus* hat eine typische Demutstellung, dafür scheint ihm der Vertikalkampf völlig zu fehlen. Auch hier kommen Kämpfe zu dritt vor.

7. URSACHEN FÜR DEN VERTIKALKAMPF.

a) Vergleich der Kampfweisen.

Die auf S. 208 geschilderte Kampfweise ist für Fische ungewöhnlich. Es ist schon merkwürdig, daß überhaupt zwei Kampfformen vorkommen. Zwar kennen wir auch bei Cichliden einen interterritorialen und einen intraterritorialen Kampf (BAERENDS u. BAERENDS van ROON, 1950), doch bleiben diese Fische in Normalhaltung, und welche Kampfart auftritt hängt, wie schon die Bezeichnung sagt, nur davon ab, ob der Kampf zwischen oder in den Revieren stattfindet.

Nannostomus hat keine Reviere, doch zeigen seine beiden Kampfformen geringe Intensitätsunterschiede (WICKLER, 1957c). Horizontalkampfunden dauern im Mittel viel länger als Vertikalkämpfe. In den Kampfpausen sind die Tiere leicht abzulenken, während des Kampfes verlieren sie alle Scheu. Da die Vertikalkampfunden kürzer sind, hier also relativ mehr Pausen auftreten, scheint der Kampftrieb in diesem Fall weniger stark zu sein. Auch kommt im Vertikalkampf kein Rammen — die stärkste Ausprägung des reinen Kampftriebes — vor. Aber gerade im Vertikalkampf setzen die Tiere immer wieder zu neuen Runden an. Ihr Kampftrieb ist also wohl doch stark, nur in seiner Auswirkung gehemmt, vermutlich durch einen ihm entgegen gerichteten Trieb. Man kann deshalb annehmen, daß im Vertikalkampf sich kurzfristig zwei verschiedene Triebe überlagern, das Tier also in einem „Triebkonflikt“ steht. Dann sind die beiden Kampfformen Ausdruck für verschiedene Stimmungslagen der Tiere. Wie es kommt, daß immer beide Kämpfer in der gleichen Stimmung sind, bleibt zu untersuchen.

Noch nicht geklärt ist aber, warum die Tiere im einen Fall mit dem Kopf nach unten stehen.

b) Die Orientierung mit dem Kopf nach unten.

Drehungen um die Körperquerachse beobachten wir bei Fischen meist dann, wenn sie nach oben oder unten schwimmen wollen. Es sind Orientierungsoder Einstellbewegungen. Diese können auch für sich allein auftreten, d.h. ohne daß der Fisch dann wirklich nach oben oder unten schwimmt. Fische, die am Boden Reviere besetzen und sie gegen Artgenossen verteidigen, fliehen, wenn sie im Kampf um ein Revier besiegt wurden, vom Boden weg in die „neutralen“ Wasserschichten nach oben, wo sich auch die (nicht kämpfenden) Weibchen aufhalten. So ist es bei vielen Cichliden, die sich oft, wenn sie einen Kampf verloren haben,

schräg mit dem Kopf nach oben stellen, zunächst ohne wirklich aufwärts zu schwimmen. Diese einleitende oder Intentionsbewegung kann dem anderen als Zeichen, daß er gesiegt hat, schon genügen, und er läßt ab. In diesem Fall wäre das Kopfaufwärts-Stellen also eine Demutstellung, entstanden aus der ursprünglichen Flucht nach oben.

Das Kopfabwärtsstellen von *Nannostomus* ist aber sicher keine solche Orientierungsbewegung. Denn die Kämpfer schwimmen während des Kampfes nicht abwärts, sondern im Gegenteil eher rückwärts nach oben. Auch haben sie weder Reviere in der Nähe der Oberfläche noch fliehen sie nach unten. Der im Kampf Unterlegene stellt sich vielmehr erst in Normallage und flieht dann horizontal. Ebenfalls rammen sie horizontal.

Es sind schon mehr Fälle bekannt, in denen Drehungen um die Querachse noch unerklärlich sind. So schwimmen kämpfende *Xiphophorus (Platypoecilus) maculatus* Kopf an Kopf parallel nebeneinander her und zeigen dabei mit dem Kopf schräg nach oben, schwimmen aber in gleicher Wasserhöhe weiter, nicht aufwärts. Auch fliehen und rammen sie horizontal und haben, wie *Nannostomus*, keine Reviere (WICKLER, 1957a). — Ein anderes Beispiel ist *Danio aequipinnatus* MAC CLELLAND (= *malabaricus* Jerdon); nach HAAS (1954) bilden wenige Tiere in einem Becken eine feste Rangordnung. Bei Begegnungen untereinander stellt sich nun jedes Tier um so steiler mit dem Kopf nach oben, je tiefer es in der Rangordnung eingestuft ist; der „Pascha“ bleibt immer horizontal. Diese Einstellung funktioniert so genau, dass man mit Hilfe des Winkels zwischen der Körperlängsachse und der Horizontalen die „soziale Stellung“ des Einzeltieres genau bestimmen kann. Auch hier kann es sich kaum um eine Intention des Unterlegenen zur Flucht nach oben handeln, denn *Danio* hat, mitunter sogar bevorzugt, Reviere an der Wasseroberfläche. Wenn diese Stellungen aber keine Orientierungsbewegungen sind, müssen wir annehmen, daß sie „unbeabsichtigt“ auftreten, d.h. daß irgendetwas den Fisch in diese Lage dreht. Das tun sicher nicht die Flossen (s.S. 208), also kommt wohl nur die Schwimmblase in Frage.

c) Die Wirkung der Schwimmblase.

Viele Fische haben eine abgeschlossene, in Vorder- und Hinterkammer geteilte Schwimmblase. Sind die beiden Kammern durch einen Sphinkter gegeneinander verschließbar, so müßten diese Fische — wenigstens theoretisch — durch verschieden starke Füllung der einzelnen Kammern ihren Schwerpunkt verlagern, sich also um die Körperquerachse drehen können.

Daß ein Zusammenhang zwischen dem Füllungsgrad der Blaskammern und der Körperlage besteht, dafür gibt es verschiedene Belege. WUNDER (1936, S. 95) gibt an, daß Karpfen (*Cyprinus carpio*), die bei Sauerstoffmangel lange mit dem Kopf schräg aufwärts gerichtet im Wasser stehen, eine stark geblähte vordere Schwimmblasenkammer haben, während der hintere (normalerweise größere) Teil zu einem daranhängenden Zipfelchen zusammengeschrumpft ist. Umgekehrt ist es während des Winterschlafes, wenn die Karpfen regungslos mit dem Kopf schräg nach unten stehen, den Unterkiefer auf den Boden gestützt; dann ist der vordere Schwimmblasenabschnitt klein und zusammengeschrumpft, der hintere stark gefüllt. — Nach HOEDEMAN (1950) ist die

hintere Schwimmblasenkammer der normalerweise schräg aufwärtsstehenden *Nannobrycon* („Schrägsteher“) wesentlich kleiner als die der horizontalstehenden *Nannostomus*. Die hypobathische Schwanzflosse, die wir auch bei anderen Schrägstehern (z.B. *Thayeria*) finden, dient offensichtlich dazu, beim Schwimmen den Hinterkörper hochzudrücken, damit der Fisch horizontal schwimmen kann.⁴⁾ — Noch klarer wies PETERS (1951) den Zusammenhang durch Röntgenaufnahmen am lebenden Seepferdchen (*Hippocampus brevis* Cuv.) nach. Solange die Tiere in der typischen Haltung aufrecht „sitzen“, ist die hintere Schwimmblasenkammer fast leer, beim Schwimmen in horizontaler Richtung dagegen ist sie größer und um so stärker gefüllt, je mehr die Körperlängsachse von der Lotrechten abweicht. Auch nach Lähmung der Rumpf- und Flossenmuskulatur können sich die festsitzenden Tiere noch aufrichten und neigen und gleichzeitig die hintere Kammer leeren oder füllen. Beide Kammern sind dicht gegeneinander verschließbar, was schon BAGLIONI (1908) zeigte.

Wenn wir annehmen, daß Volumenänderungen der Schwimmblasenkammern diese Lageänderungen des Fischkörpers hervorrufen, müssen wir uns fragen, wie es zu der Volumenänderung kommt.

d) Die Betätigung der Schwimmblase.

In den beschriebenen Fällen kann man von vornherein eine Änderung der Gasmenge in der Schwimmblase ausschließen. Es wurde weder Gas ausgespuckt noch an der Wasseroberfläche Gas durch den Mund aufgenommen. So schnell, wie die Umstellung in beiden Richtungen vor sich geht, kann aber auch unmöglich Gas in die Blase abgegeben bzw. aus ihr resorbiert worden sein, wie es bei ihrer Funktion als hydrostatisches Organ geschieht.

Wenn die Gasmenge aber konstant geblieben ist, muß der Fisch den Druck in der Schwimmblase, und zwar durch Muskeltätigkeit, verändert haben. Dafür kämen 3 Muskelgruppen in Betracht :

1) die Seitenrumpfmuskeln. Sie sind höchstens unterstützend, wahrscheinlich aber garnicht wirksam ; denn das Gasspucken im Unterdruck, bei dem sich die Blase ja auch aktiv verkleinern muß, funktioniert noch, wenn die Rumpfmuskeln zerstört sind (JAKOBS, 1940). Auch Seepferdchen können ihr Schwimmblasenvolumen noch ändern, wenn die Rumpfmuskeln gelähmt sind (PETERS, 1951, s.o.).

2) die Bündel quergestreifter Intrakostalmuskeln, die in verschiedener Weise an der Außenseite der Schwimmblase ansetzen. Daß sie zur willkürlichen Regelung hydrostatischer Funktionen beitragen könnten, wurde von SCHNAKENBECK (1955) angedeutet. In erster Linie sind sie aber schnell aufeinanderfolgender Kontraktionen fähig und dienen in einigen Fällen der Tonerzeugung ; z.B. bei *Opsanus* und *Porichthys* (GILL, 1907).

3) die Schicht glatter Muskelfasern in der Schwimmblasenwand. JAKOBS (1940) wies experimentell nach, daß sie eine Änderung des Schwimmblasenvolumens bewirken können. Die Schwimmblase als Derivat der

⁴⁾ Sicher falsch ist die die Behauptung von LADIGES (1951 : 14), die Gattung *Thayeria* stehe mit dem Kopf schräg aufwärts weil „das Gewicht des unteren Schwanzlappens durch starke Pigmenteinlagerung erhöht wird“; denn wenn man den angeblich überschweren unteren Schwanzlappen amputiert, steht der Fisch genauso schräg wie vorher.

Darmwand wird von Vagus- und Sympathicus-Fasern innerviert, und nach den Untersuchungen von FÄNGE (1943) kommen solche Druckschwankungen unter Einfluß des autonomen Nervensystems auf die glatten Muskelfasern zustande. Auch aus den Versuchen von JAKOBS (l.c.) geht hervor, daß man das Erschlaffen der Schwimmblasenmuskulatur als Zeichen starker vegetativer Erregung ansehen kann.

Damit stimmt auffallend gut überein, daß die anormalen Stellungen mit dem Kopf nach oben oder unten fast stets dann auftreten, wenn ein Fisch sich im Konflikt zwischen zwei Trieben befindet (s.S. 213 und TINBERGEN u. van IERSEL, 1947 (*Gasterosteus*); HAAS, 1954 (*Danio*); WICKLER, 1957a (*Xiphophorus*); CLARK, 1950 (*Monacanthus*) usw.); gerade in solchen Konfliktsituationen sind aber Anzeichen starker vegetativer Erregung regelmäßig zu beobachten (MORRIS, 1956).

Wenn die Schrägstellung von *Xiphophorus* und die Kopfabwärtsstellung von *Nannostomus* durch Tonusänderung der Schwimmblasenwand zustande kommt, so muß gleichzeitig das spezifische Gewicht der Tiere im ersten Fall größer, im zweiten geringer werden. Beides wird durch die Beobachtungen bestätigt. *Xiphophorus maculatus* muß, wie ich an anderer Stelle beschrieben habe (WICKLER, 1957a), sehr heftig mit den Brustflossen arbeiten, um nicht abzusinken, und *Nannostomus* steigt in dieser Stellung rückwärts zur Wasseroberfläche auf. (Es wäre auch möglich, daß das durch die heftig arbeitenden Brustflossen verursacht wird, ebenso wie das Rückwärtsgleiten im Horizontalkampf (S. 207). Aber die im Vertikalkampf heftigen Schlängelbewegungen scheinen eher stark genug, den Fisch vorwärts, also nach unten zu treiben. Die Stellung läßt sich so nicht erklären).

e) Das Ausfallen der „Lagereflexe“.

Wir nehmen also als Hypothese an, daß, wie beschrieben, eine vegetativ verursachte Dystonie der Schwimmblasenmuskulatur den Fisch aus seiner normalen Lage dreht. Aber warum korrigiert er dann seine Lage nicht durch die von HOLST (1950) beschriebenen „Lagereflexe“, die sonst bei passiven Drehungen sofort auftreten? Auch diese Frage läßt sich zufriedenstellend beantworten, wenn man die Tiere genau beobachtet. „Die Lagereaktionen um die Querachse bestehen im Wesentlichen aus gegensinniger Tätigkeit von Schwanz- und Brustflossen“ (v. HOLST, l.c. : 68). Der imponierende *Xiphophorus* hält aber den ganzen Körper einschließlich aller medianen und der ventralen Flossen völlig steif, er ist wie erstarrt. Diese Starre wird auffällig, wenn einer der Kämpfer plötzlich durch ein Blatt dem Blick des anderen entzogen wird; die Starre löst sich dann nämlich erst allmählich. Da so die Schwanzflosse starr gespreizt und unbeweglich ist, hat der Fisch nur noch die Brustflossen zur Verfügung, mit denen er außerordentlich heftig rudert. Aber mit ihnen allein kann er den Schwanzstiel nicht in Horizontallage bringen. Deshalb sind in dieser besonderen Situation Lagereaktionen unmöglich.

Ähnlich ist es bei *Nannostomus*. Diese Tiere schlagen im Vertikalkampf den Partner mit dem sich schlängelnden Körper (S. 208). Ihre ganze Aktivität richtet sich auf diese Kampfweise. Sie können aber nicht gleichzeitig Lagekorrekturbewegungen und Kampfbewegungen mit denselben Flossen machen; und in dieser Situation gehen die Kampfbewe-

gungen vor. Würde einer statt zu kämpfen zuerst seine Normallage wiederherstellen, würde er währenddes vom anderen besiegt.

Wenn auch die genannten Tatsachen für die Vermutung sprechen, eine vegetative Erregung bringe über die Schwimmblase den Fischkörper aus dem Gleichgewicht, so ist das noch nicht bewiesen. Die Frage wurde hier nur angeschnitten, weil es mir wichtig scheint, auch auf diese Möglichkeit zu achten. Weitere Untersuchungen darüber sind im Gange.

Es ist noch fraglich, ob diese Erklärung auch für Formen wie *Danio*, *Gasterosteus* oder *Monacanthus* zutrifft, die offenbar beim Übergang zur anormalen Stellung ihr spezifisches Gewicht nicht verändern. Hier müßte nämlich der Druck und die Gasmenge in der Schwimmblase gleich bleiben und nur Gas von einer Blaskammer in die andere gebracht werden, d.h. in dem Maße, wie sich eine Kammer kontrahiert, müßte sich die andere erweitern.

Starke Lageänderungen um die Körperquerachse sieht man auch beim Imponieren anderer Salmier, besonders der *Tetragonopteren*, die aber wahrscheinlich nicht durch die Schwimmblase verursacht sind. Darauf soll an anderer Stelle eingegangen werden.

ZUSAMMENFASSUNG.

Innerhalb der *Characidae* (wahrscheinlich sogar der *Cypriniformes*) ist die beschriebene Bewegungsform der Brustflossen für die kleine Gruppe der *Nannostomidi* kennzeichnend.

Das Verhalten von *Nannostomus beckfordi aripirangensis* wird beschrieben. Auffällig ist eine besondere Kampfform der Männchen („Vertikalkampf“), der an anderen Fischen bisher nicht beobachtet wurde, auch nicht an *Nannostomus marginatus*. Die Kopfabwärtsstellung dabei ist vermutlich ein Epiphänomen vegetativer Erregung.

Der Kampf von *N. beckfordi aripirangensis* hat (wenigstens im Aquarium) keine erkennbare Funktion; die Tiere besetzen keine Reviere; der Kampf stört das Laichgeschäft empfindlich.

LITERATUR.

- ANTONIUS, O.
1937 Über Herdenbildung und Paarungseigentümlichkeiten der Einhufer. — Z. Tierpsych. 1: 259—289.
- BAERENDS, G. P. und J. M. BAERENDS-VAN ROON
1950 An introduction to the study of the ethology of cichlid fishes. — Behaviour, Suppl. 1.
- BAGLIONI, S.
1908 Zur Physiologie der Schwimmblase der Fische. — Z. allg. Physiol. 8: 1—80.
- CLARK, E.
1950 Notes on the behavior and morphology of some West Indian Plectognath Fishes. — Zoologica 35; 159—168.
- EIBL-EIBESFELDT, I.
1956 Fortschritte der vergleichenden Verhaltensforschung. — Naturw. Rundsch.: 86—90 und 136—142.
- FABER, A.
1928 Die Bestimmung der deutschen Geradflügler (Orthopteren) nach ihren Lautäußerungen. — Z. wiss. Insektenbiol. 23.
1953 Laut- und Gebärden Sprache bei Insekten; Orthopteren (Geradflügler). — Mitt. Staatl. Mus. f. Naturkunde Stuttgart, Nr. 287.

- FÄNGE, R.
1943 Preliminary notes on the reactions to electrical and chemical stimulation of the smooth muscles in the swimbladder of Cyprinides. — Kungl. Fys.ogr. Sällskap. Förhandlingar Lund 13: 147—150.
- GILL, Th.
1907 Life histories of Toadfishes (Batrachoidis), compared with those of Weevers (Trachinids) and Stargazers (Uranoscopids). — Smithsonian Miscell. Coll. 48: 388—422.
- HAAS, A.
1956 Über die soziale Rangordnung kleinzahliger Gruppen des Malabarbärblings (*Danio malabaricus* Jerdon). — Z. Tierpsych. 13, 31—45.
- HEINROTH, O.
1910 Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden. Verh. Int. Ornithol. Congr. Berlin: 589—702.
- HEINZ, H. J.
1949 Vergleichende Beobachtungen über die Putzhandlungen bei Dipteren im allgemeinen und bei *Sarcophaga carnaria* L. im besonderen. — Z. Tierpsych. 6: 330—371.
- HOEDEMAN, J. J.
1950 Rediagnosis of the Characid-Nannostomine fish genera *Nannostomus* and *Poecilobrycon*. — The Amsterdam Naturalist 1: 11—27.
1954a Aquariumwissen encyclopaedie. — Amsterdam.
1954b Notes on the Ichthyology of Surinam (Dutch Guiana) 3. A new species and two new subspecies of Nannostomidi from the Surinam river. — Beaufortia 4 (39): 81—89.
1957 Aquariumwissen encyclopaedie. Nieuwe importen. — Amsterdam.
- HOLST, E. v. und MITARBEITER.
1950 Die Arbeitsweise des Statolithenapparates bei Fischen. — Z. vergl. Physiol. 32: 60—120.
- JACOBS, W.
1940 Die Schwimmblase der Fische als Schwebeorgan. — Naturw. 28, 33—43.
- KRUMBIEGEL, J.
1955 Phyletische Verhaltensweisen im Tierreich. — Zool. Beitr. n. F. 1: 367—398.
- KUNATH, D.
1956 Pflege und Zucht von *Nannostomus beckfordi* Günther. — Aquarien und Terrarien (Leipzig) 3, 321—323.
- LADIGES, W.
1951 Der Fisch in der Landschaft. — Braunschweig.
- LORENZ, K.
1937 Über die Bildung des Instinkt Begriffes. Naturwiss. 25: 289—300; 307—318; 324—331.
1941 Bewegungsstudien an Anatinen. — J. Ornithol., Heinroth-Festschrift.
1950 The comparative method in studying innate behaviour patterns. — Symp. Soc. Exper. Biol. 4: Physiological mechanisms in animal behaviour. — Cambridge Univ. Press.: 221—269.
1954 Psychologie und Stammesgeschichte; in: Die Evolution der Organismen (Hrsgb. G. Heberer). — Stuttgart: 131—172.
- MEINKEN, H.
1954 *Nannostomus anomalus* Steind. 1876 und *Nannostomus aripirangensis* Meinken 1931. — Die Aquar. u. Terr. Z. 7: 1—4.
- MOREAU, A.
1976 Recherches expérimentales sur les fonctions de la vessie natatoire. — Ann. Sci. Natur. Sér. 6; 4: 85.
- MORRIS, D.
1956 The feather postures of birds and the problem of the origin of social signals. — Behaviour 9: 75—113.
- OSCHE, G.
1952 Die Bedeutung der Osmoregulation und des Winkverhaltens für freilebende Nematoden. — Z. Morphol. u. Ökol. d. Tiere 41: 54—77.
- PETERS, H. M.
1951 Beiträge zur ökologischen Physiologie des Seepferdchens (*Hippocampus brevivirostris*). — Z. vgl. Physiol. 33: 207—265.
- PLATZ, H.
1953 in: Die Aquar. u. Terr. Z. 6: 176.

- RACHOW, A.
o. Jahr Ostariophysi ; in : Die Aquarienfische in Wort und Bild (Hrsg. M. Holly, H. Meinken, A. Rachow). — Stuttgart.
- REMANE, A.
1956 Die Grundlagen des natürlichen Systems der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. — Leipzig.
- SCHNAKENBECK, W.
1955 Pisces ; im Handbuch der Zoologie. — Berlin.
- STERBA, G.
1955 Aquarienkunde (Anhang). — Berchtesgaden.
- TINBERGEN, N.
1948 Physiologische Instinktforschung. — *Experientia* 4 : 121—133.
1951 The study of instinct. — Clarendon Press, Oxford.
- TINBERGEN, N. und J. J. A. VAN IERSEL.
1947 "Displacement reactions" in the Three-spined Stickleback. — *Behaviour* 1 : 56—63.
- WHITMAN, C. O.
1898 Animal Behaviour. Biol. Lectures from the Marine Biol. Lab. Woods Hole, Mass.
- WICKLER, W.
1955 Das Fortpflanzungsverhalten der Keilfleckbarbe *Rasbora heteromorpha* Duncker. — *Z. Tierpsych.* 12 : 220—228.
1957a Das Verhalten von *Xiphophorus maculatus* var Wagtail und verwandter Arten. — *Z. Tierpsych.* im Druck.
1957b Vergleichende Verhaltensstudien an Grundfischen I. Beiträge zur Biologie, besonders zur Ethologie von *Blennius fluviatilis* Asso im Vergleich zu einigen anderen Bodenfischen. — *Z. Tierpsych.* im Druck.
1957c Das Kampfverhalten von *Nannostomus beckfordi aripirangensis* Meinken. — *Bull. Aquatic Biol.*, 1 (2) : 13—15.
- WUNDER, W.
1936 Physiologie der Süßwasserfische Mitteleuropas (Handb. d. Binnenfisch. Mitteleuropas Bd. 2, B). — Stuttgart.
- ZIMMERMANN, K.
1956 Gattungstypische Verhaltensformen von Gelbhals-, Wald- und Brandmaus. — *D. Zool. Garten (n. F.)* 22 : 162—171.
- ZIMMERMANN, W.
1954 Methoden der Phylogenetik ; in : Die Evolution der Organismen (Hrsgb. G. Heberer). Stuttgart : 25—102.