S. 271-296 24.11.2006 15:26 Uhr Seite 271

Biologie der Aquarienfische (GREVEN, H. & R. RIEHL, eds), Tetra Verlag GmbH 2006

Lebendgebärende Halbschnabelhechte

Anmerkungen zu strukturellen Besonderheiten, zur Nahrungsaufnahme und zur Fortpflanzung

Viviparous halfbeaks
Notes on structural peculiarities, feeding, and reproduction

Hartmut GREVEN

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

1. Einleitung

Lebendgebärende Halbschnabelhechte (Hemiramphidae) sind bemerkenswerte Fische. Das Interesse, das Ihnen zumindest zeitweise entgegengebracht wird, ist sicher auf ihre Gestalt, ihr Verhalten und ihre Fortpflanzung zurückzuführen. Darüber hinaus werden jährlich Arten eingeführt (deren Fundort selten genau angegeben wird), denen mit der herkömmlichen Bestimmungsliteratur schwer beizukommen ist. Das ist eine Herausforderung für Taxonomen. Dennoch sind unsere Kenntnisse über diese Tiere erstaunlich lückenhaft.

Die aquaristische Literatur, zumindest die, die ich zu Rate gezogen habe, berichtet über Lebensräume, natürlich auch über Haltung und Zucht und hält manchmal überraschende Beobachtungen bereit. Generell sind aber Aufsätze, die wirklich Neues enthalten, eher selten. Die wissenschaftliche Literatur scheint sich bisher im Wesentlichen mit der Taxonomie und Phylogenie sowie der Verbreitung befasst zu haben. Viele Aspekte der Biologie lebendgebärender Hemiramphiden, auch solche, die sich im Aquarium bzw. Labor untersuchen lassen, sind aber nur unzureichend bekannt, obgleich einige Arten durchaus regelmäßig nachgezüchtet werden könnten. wenn sich denn genügend Interessenten fänden. Vor einiger Zeit hat Frau DOWNING MEISNER aus den USA sehr interessante morphologische Befunde zur Fortpflanzung dieser Tiere vorgelegt und dabei – und das ist ebenso bemerkenswert – auf „Museumsleichen“ zurückgegriffen (DOWNING & BURNS 1995, DOWNING MEISNER & BURNS 1997 a,b).

Ich will im folgenden, allerdings mit unterschiedlicher Gewichtung, die (äußere) Gestalt, einige anatomische Besonderheiten, die Nahrungsaufnahme sowie das Sozialleben einschließlich der Fortpflanzung und der daran beteiligten Organe von einigen häufiger im Aquarienhandel angebotenen Halbschnabelhecht-Arten wie *Dermogenys pusilla* (eher ein Komplex mehrerer Arten) (Abb. 1), *Nomorhamphus* spp. (Abb. 2) sowie *Hemiramphodon pogonognathus* (Abb. 3) behandeln und z.T. auch ein wenig (mangels genauerer Kenntnis) spekulieren. Mit den gerade genannten Arten sind auch zugleich die drei Gattungen genannt, deren Vertreter lebendgebärend sind. Grundlage für die folgende kurze Zusammenfassung war die verfügbare Literatur, eigene Untersuchungen sowie einige besonders interessante Beobachtungen, die ich in Aquarienzeitschriften gefunden habe.

Vielleicht wird der eine oder andere dadurch angeregt, sich (wieder) einmal diesen interessanten Fischen zuzuwenden und einige der angedeuteten Wissenslücken zu füllen.

2. Verbreitung und Habitate

Das Verbreitungsgebiet der viviparen Hemirhamphiden ist auf Südostasien beschränkt, wo sie im Süßgewässer, einige wohl auch Brackwasser besiedeln (u.a. BREMBACH 1991, ANDERSON & COLLETTE 1991, DOWNING MEISNER 2001).

Das größte Verbreitungsgebiet hat die Gattung *Dermogenys*, das sich von Bangladesh, Malaysia, Thailand über die Inseln Sumatra, Java, Borneo, Sulawesi bis hin zu Ausläufern der Philippinen hinzieht. BREMBACH (1991) vermutet, dass Arten der Gattung *Dermogenys* primär langsam fließende Bäche oder Gräben bewohnen. *D. pusilla* scheint aber ein regelrechter Kulturfolger geworden zu sein. Dieser Halbschnabelhecht lebt mittlerweile in nahezu allen Gewässertypen wie Tümpeln, Bächen, Reisfeldern, Gebirgsbächen und selbst in Küstengewässern.

Nomorhamphus-Arten leben in Süßgewässern der Insel Sulawesi und einiger Inseln der Philippinen. Sie scheinen nachtaktive Gebirgsformen zu sein, die typischerweise nicht unmittelbar unter der Wasseroberfläche schwimmen.

Hemirhamphodon-Arten bewohnen Süßwasserbäche und Flüsse in Südthailand, Malaysia, Sumatra, Borneo und Java. BREMBACH (1991) bezeichnet sie als „stenöke Bewohner mäßig schnell fließender, tief gelegener Regenwaldbäche mit weichem, huminsaurem Wasser“ (S. 130). Die am weitesten verbreitete Art ist *H. pogonognathus* (vgl. auch ANDERSON & COLLETTE 1991).

3. Definition

Hemiramphiden sind relativ kleine Fische, deren Vertreter im Meer und im Süßwasser leben und deren Oberkiefer kürzer ist als der Unterkiefer. Vivipar sind die Vertreter der drei oben genannten Gattungen. *Hemirhamphodon tengah* legt befruchtete Eier ab (BORK & MAYLAND 1998, GRELL 1998). Halbschnäbler der Gattungen *Zenarchopterus* und *Tondanichthys* sind nicht vivipar, doch ist zumindest für *Zenarchopterus* innere Besamung und Befruchtung anzunehmen (BREMBACH 1991, ANDERSON & COLLETTE 1991, COLLETTE 1995, DOWNING MEISNER 2001).

Ich gebe hier nur eine Kurzdiagnose der drei viviparen Gattungen anhand unmittelbar sichtbarer Kennzeichen. Nähere Angaben, z.B. zur Anordnung der Zähne, zum diagnostischen Wert der Schädelknochen etc. sowie Bestimmungstabellen finden sich für *Dermogenys* und *Nomorhamphus* bei DOWNING MEISNER (2001) und für *Hemiramphodon* bei ANDERSON & COLLETTE (1991).

Bei *Dermogenys* und *Nomorhamphus* beginnt die Rückenflosse hinter dem Ansatz der Afterflosse (Abb. 1). Der Unterkiefer, stets länger als der Oberkiefer, ist entweder zu einem langen, schmalen „Schnabel“ ausgezogen (*Dermogenys*) oder bei vielen, allerdings nicht bei allen, *Nomorhamphus*-Arten relativ kurz (Abb. 2). Die Unterkieferlänge ist daher kein Unterscheidungsmerkmal (DOWNING MEISNER 2001). Die Verlängerung des Unterkiefers trägt keine Zähne. Im Unterschied zu *Nomorhamphus* und *Hemirhamphodon* besitzt *Dermogenys* im Oberkiefer auf jeder Seite zur Mitte hin noch eine weitere Zahnzeile (vgl. Abb. 7a).

Hemirhamphodon-Arten besitzen einen besonders langen Unterkiefer, der nahezu bis zur Spitze mit nach vorn gerichteten Zähnen bestückt ist. Die Rükkenflosse entspringt vor der Afterflosse (Abb. 3).

4. Kopf und Kopfsinnesorgane

Halbschnabelhechte werden oft – das sagt ja auch der deutsche Name – mit unserem einheimischen Hecht verglichen. Sieht man einmal von der hech-

Abb. 1: Männchen von *Dermogenys pusilla*. Foto: M. John.
Fig. 1: Male of *Dermogenys pusilla*. Photo: M. John.

Abb. 2: Männchen von *Nomorhamphus liemi*. Foto: H.-J. Richter.
Abb.2: Male of *Nomorhamphis liemi*. Photo: H.-J. Richter.

tähnlichen Gestalt ab, ist das nicht ganz korrekt. Hechte (z.B. *Esox lucius*) leben nicht unmittelbar unter der Wasseroberfläche – das gilt allerdings auch für manche Hemirhamphiden (s.o.) –, sondern sind überwiegend stationäre Uferfische, die nahezu bewegungslos zwischen Pflanzen stehend auf Beute(fische) lauern (u.a. MÜLLER 1983).

4.1. Besonderheiten des Kopfes

Der Kopf der lebendgebärenden Halbschnabelhechte ist durch die Verlängerung des Unterkiefers besonders auffallend (Abb. 1-3), der bei vielen Arten (*Hemirhamphodon*, *Nomorhamphus*) zudem einen mehr oder weniger stark ausgeprägten oft gefärbten und nach unten gebogenen Zipfel (= Mandibularzipfel besitzt (Abb. 2). Wir glauben, dass dieser eine Signalfunktion hat. Es ist uns immer wieder aufgefallen, dass er bei dominanten Männchen kräftiger und stärker gefärbt ist als bei subdominanten Männchen und bei den Weibchen (vgl. die Diskussion bei GREVEN 1999a).

In der Aufsicht erkennt man zudem, dass der Unterkiefer auf beiden Seiten eine Hautfalte besitzt, auch Mandibelsaum genannt, durch die er deutlich verbreitert wird (Abb. 4a,b); an der Basis des Oberkiefers liegen die nach außen verlagerten Geruchsorgane („Nasalhörnchen"; Abb. 4c). Darüber hinaus ist der Unterkiefer mit einer

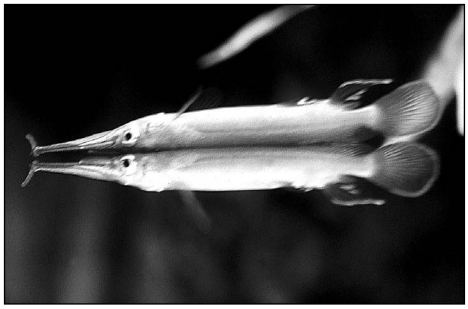

Abb. 3: Männchen von *Hemirhamphodon pogonognathus*. Foto: H.-J. Herrmann.
Fig. 3: Male of *Hemirhamphodon pogonognathus*. Photo: H.-J. Herrmann.

Kielfalte versehen (Abb. 4d), für die Erna MOHR (1936) den Ausdruck „Wamme" verwendet. Als Wamme bezeichnet man u.a. bei Rindern eine Hautfalte, die an der Unterseite des Halses von der Kehle bis zur Brust reicht.

In der aquaristischen Literatur sind diese Verhältnisse manchmal etwas irreführend beschrieben. Erna MOHR (1936) zeichnet exakt das, was man bei einer äußerlichen Inspektion auch sieht (Abb. 5a). BREMBACH (1991) spricht mit Recht von einer horizontalen Hautfalte des Unterkiefers. JACOBS (1969) schreibt „der Oberkiefer (sic!) zeigt beiderseits eine nur von oben sichtbare durchsichtige, blasenartige Verbreiterung" (S. 151) und STERBA (1987) nennt einen Hautsack, der im Dienste der Nahrungsaufnahme steht, und bildet

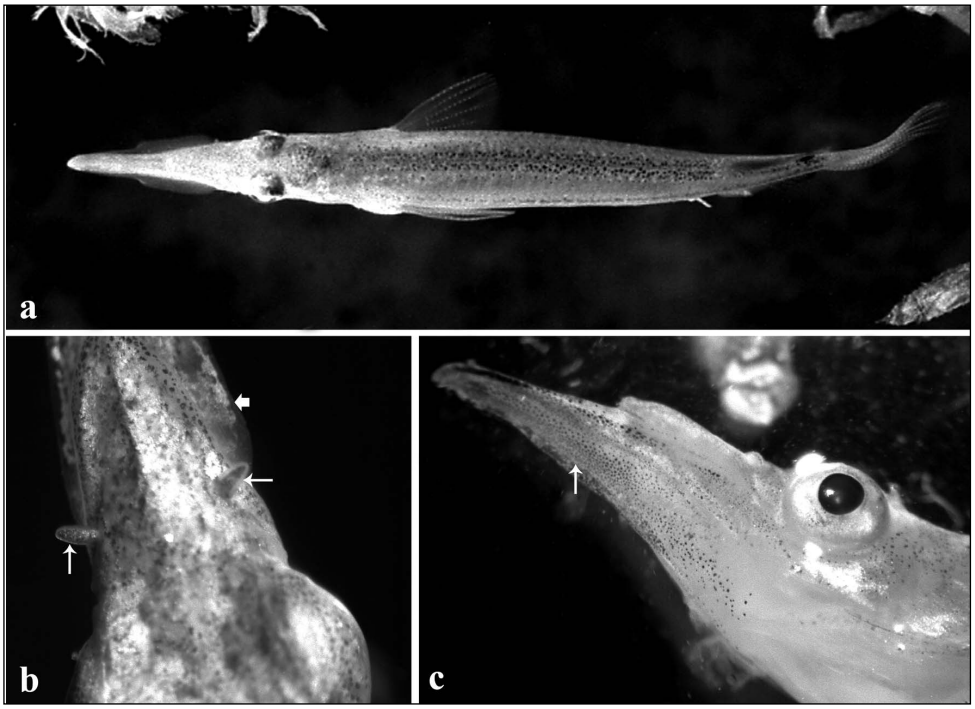

Abb. 4 a-c: *Dermogenys pusilla*; (a) von oben; (b) Detail mit Nasalhörnchen (Pfeile) und Manidbularsaum (dicker Pfeil), (c) Kielfalte (Pfeil).
Fig. 4 a-c: *Dermogenys pusilla*; (a) top view; (b) detail showing the external nose (arrows) and the lateral skin folds (thick arrow) of the lower jaw; (c) keel-fold on the undersurface of the lower jaw (arrow).

diesen auch ab (Abb. 5b). STERBA (1987) meint vielleicht die in der Verlängerung der lateralen Hautfalten des Unterkiefers liegenden Hautwülste, die vor den Augen eine bei *D. pusilla* etwa 1 mm lange Tasche seitlich des Unterkiefers bilden, welche beim Öffnen des Mundes gedehnt wird und so den Sog ins Innere des Mauls verstärkt (s.u.).

Der Querschnitt des Unterkiefers, zumindest von *Dermogenys*- und *Hemirhamphodon*-Arten, ähnelt dem eines Schiffsrumpfes mit seitlichen Auslegern (= die seitlichen Hautfalten). Den Kiel bildet die oben genannte „Wamme", die ebenfalls eine Hautfalte ist (Abb. 6). Kiel und seitliche Hautfalten besitzen ein besonderes, stabilisierendes Gewebe (Abb. 6a).

Die Zähne stehen z.T. in mehreren Reihen, sind konisch-spitz und oft bis fast zur Spitze mit Mundepithel bedeckt (Abb. 7 a-c). Im Unterkiefer sind sie mehr nach hinten, im Oberkiefer mehr zur Mitte hin geneigt. Die Tiere besitzen auch obere und untere Schlundzähne (Pharyngealzähne) (GREVEN et al. 1997). Bei *Hemiramphodon* sind die Zähne nadelspitz und mehr nach vorn und außen gerichtet; zudem sind für diese Art sehr große Zähne, so genannte Hundszähne oder Canini, am Ende des Oberkiefers (Prämaxillare) charakteristisch (Abb. 7d-f).

Bei neugeborenen Halbschnabelhechten ist der Unterkiefer noch nicht verlängert. Er wächst bei *D. pusilla* etwa fünf Tage nach der Geburt aus

(CLEMEN et al. 1997) und verknöchert dann mit Ausnahme der oft deutlich abgesetzten Spitze (GREVEN et al. 1997). Diese relativ späte Verlängerung des Kiefers ist ein eindeutiger Fall von Heterochronie, wie man die zeitliche Verschiebung in der Entwicklung von einzelnen Teilen eines Organismus nennt (vgl. auch BOUGHTEN et al.1991). Von was diese zeitliche Verschiebung abhängt und ob beispielsweise der kürzere Unterkiefer als sekundär, also vom langen Unterkiefer abgeleitet zu denken ist, bedürfte einer genaueren Analyse.

Die bei *Dermogenys* (und *Hemirhamphodon*) z.T. starke Verlängerung des Unterkiefers während des Wachstums müsste eine Verlagerung des Schwerpunktes zur Folge haben, es sei denn dies würde kompensiert, beispielsweise durch eine Verlagerung der Schwimmblase oder durch Strukturen am Kopf, die den Auftrieb vergrößern, aber möglichst nicht die strömungsgünstige Form des Fischkörpers zu zerstören, wie z.B. die seitlichen Hautfalten am Unterkiefer. Das ist aber bisher nicht untersucht worden.

4.2. Kopfsinnesorgane

Auffallende Sinnesorgane am Kopf, die auch im Dienste der Nahrungsaufnahme stehen, sind Augen, Geschmacksknospen, die bereits erwähnten Nasalhörnchen, und das Seitenlinienorgan. Kürzlich ist für *D. pusilla* gezeigt worden, dass Anordnung und Dichte der das Licht aufnehmenden Sinneszellen (Photorezeptoren) im Auge das Sehen nach oben und zur Seite hin begünstigen. Die Augen sind somit bestens geeignet ist, Beute auf oder nahe der Wasseroberfläche wahrzunehmen und das Futter vorwiegend von der Seite aufzunehmen (s.u.), wie dies für Hemiramphiden typisch zu sein scheint (RECKE & MELZER 2003; vgl. auch GREVEN 2002). Darüber hinaus besitzen *D. pusilla* und sicher auch andere Hemiramphiden UV-empfindliche Photorezeptoren, die – das ist allerdings noch nicht nachgewiesen – eine Rolle bei der Balz (wenn die die Tiere UV-reflektierende Körperzeichnungen hätten) und/oder bei der Wahrnehmung von Beute spielen könnten (RECKEL et al. 2002). Überdies sind die Tiere in der Lage sich nach polarisiertem Licht zu orientieren (FORWARD & WATERMAN 1973).

Geschmacksknospen in unterschiedlicher Ausprägung und Größe finden sich fast überall am Kopf, vor allem aber in der Mundhöhle, d.h. auf der Zunge und dem Mandibularsegel (Abb. 7b, 8a), auf dem Unterkiefer vor der Bezahnung, und zwischen den Zähnen (Abb. 8b), wo sich nach Verletzung der Beute der Schmeckstoff konzentriert. Am Unterkiefer lassen sich Geschmackknospen auch in mehr oder weniger regelmäßigen Abständen auf der Unterseite der Mandibularsäume nachweisen (in Vorbereitung).

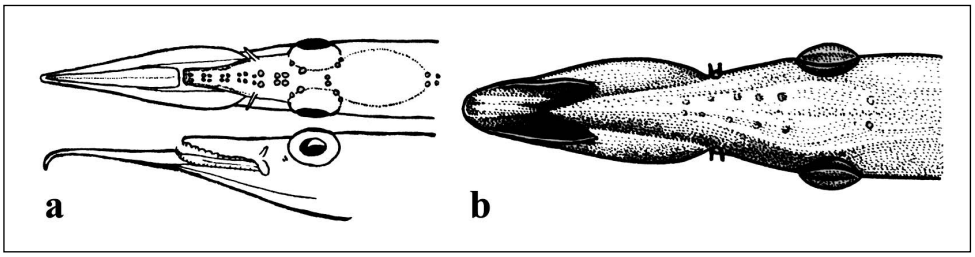

Abb. 5 a und b: Aufsicht auf den Kopf von *Dermogenys pusilla* (a) aus MOHR (1936) und (b) aus STERBA (1987).
Fig. 5 a und b: Top view of the head of *Dermogenys pusilla* (a) from MOHR (1936) and (b) from STERBA (1987).

S. 271-296 24.11.2006 15:26 Uhr Seite 276

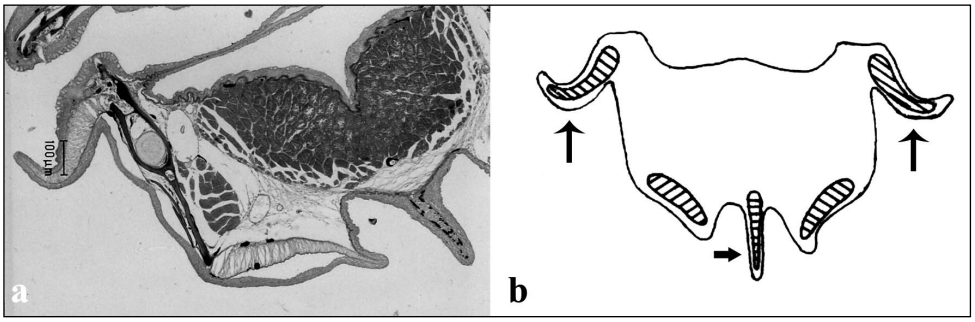

Abb. 6 a und b: Querschnitt durch den Unterkiefer von *Dermogenys pusilla* in Nähe des Mundwinkels; (a) histologisches Bild; (b) Schema. Man beachte die seitlichen Hautfalten (dünne Pfeile) und den Kiel (dicker Pfeil). Das stabilisierende Gewebe ist in (b) schraffiert.

Fig. 6 a and b: Transverse section of the lower jaw of *Dermogenys pusilla* near the mouth corner. Note the lateral folds (thin arrows) and the keel (thick arrow). The stabilizing tissue is hatched in (b).

Das Geruchsorgan der meisten Teleostier besteht jederseits aus einer Grube mit einer oder zwei Öffnungen, deren Boden stark aufgefaltet ist und die Geruchsrezeptoren enthält (vg. Die Abbildungen in GREVEN 2002). Bei Halbschnabelhechten ist das Geruchsorgan aber in Gestalt eines „Hörnchens" nach außen verlagert (Abb. 8c) und wird so ständig von Wasser umspült. Die Anzahl der Riechzellen – zu erkennen an den feinen Zellausstülpungen (Mikrovilli) (Abb. 8d) - scheint vom Alter der Tiere abzuhängen, ist aber vielleicht auch von Art zu Art unterschiedlich. Man könnte meinen, dass für eine tiefe Grube der Platz in dem in diesem Bereich extrem dünnen Oberschädel nicht ausreicht. Vielleicht, so könnte man auch spekulieren, ist die Verlagerung des Riechorgans nach außen eine Anpassung an die besondere Lebensweise eines Fisches, der meist so ruhig unmittelbar unter der Wasseroberfläche steht, dass kaum Wasser mit den darin gelösten Stoffen in die Riechhöhle gelangt, das beim Schwimmen passiv in die Riechgrube gedrückt würde. Untersuchungen zur Bildung dieser „Nasalhörnchen" fehlen.

Das Seitenlinienorgan dient der Ortung von Wellenbewegungen wie sie auch von Beutetieren auf der Wasseroberfläche verursacht werden. Das gilt natürlich auch für Hemiramphiden (s. SCHWARTZ 1971). Am Kopf sind insgesamt drei Hauptlinien zu unterschieden, die Supraorbitallinie über den Augen, die in erster Linie für die Wahrnehmung von Oberflächenwellen verantwortlich gemacht wird, die Infraorbitallinie, die z.T. die untere Hälfte der Augen umrundet, und die Opercular-Mandibularlinie, die unterhalb der Infraorbitallinie liegt. Auf dem Kopf liegen die unterschiedlich großen Einzelorgane (Neuromasten) der Supraorbitallinie entweder überwiegend frei und sind nur durch Epidermiswülste geschützt (*D. pusilla*, Abb. 9a), wie dies häufig bei Bewohnern stehender Gewässer und räuberischen Fischen der Fall ist, oder sind in einem Kanal (Supraorbitalkanal)versenkt, so dass nur die Poren, die zu diesen Sinnesorganen führen, sichtbar sind; dies findet man häufig bei aktiven Schwimmern und Bewohnern fließender Gewässer (SCHWARTZ 1970). Bei *H. pogonognatus* sind die Poren des Supraorbitalkanals auffällig groß (Abb. 9b). Die Opercular-Mandibularlinie zieht mit ihren Sinnesorganen und Nerven in den verlängerten Unterkiefers bis nahe an die Spitze. In der meist leicht abwärts geneigten äußersten Spitze liegen wohl keine Sinnesorgane (siehe MATAYOSHI & THOMSON 1973, zit. nach MONTGOMERY & SAUNDERS 1985).

S. 271-296 24.11.2006 15:26 Uhr Seite 277

5. Nahrung und Nahrungsaufnahme

5.1. Nahrungspektrum

Halbschnabelhechte gelten mit Ausnahme der *Nomorhamphus*-Arten als ausgesprochene Oberflächenfische – in der Literatur ist zu lesen, dass

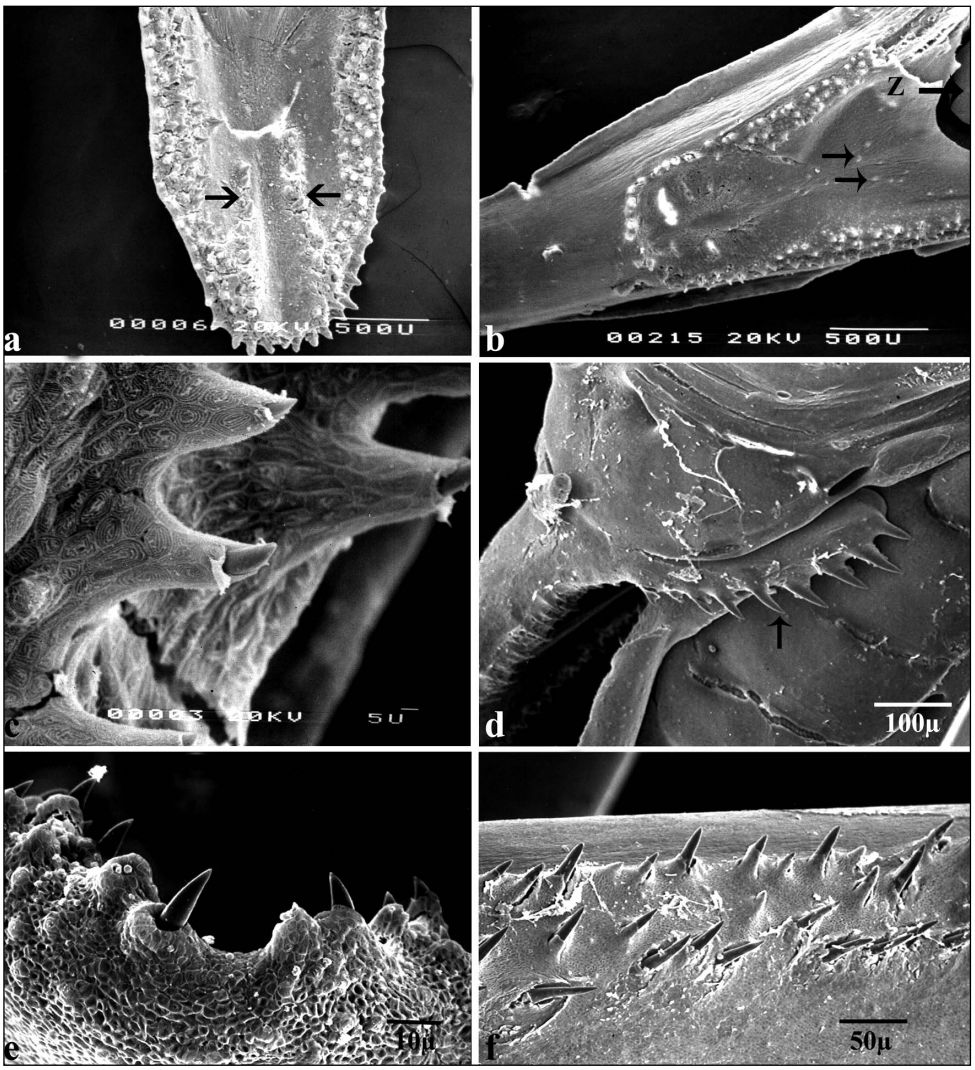

Abb. 7 a-f: Bezahnung und Zähne von *Dermogenys pusilla* (a-c) und *Hemirhamphodon pogonognathus* (d-f); (a) Oberkiefer mit mehreren Zahnreihen; man beachte die beiden mittleren (Pfeile); (b) Unterkiefer mit Zunge (z); Geschmacksknospen (Pfeile); (c) die spitzen Zähne sind z.T. mit Mundepithel bedeckt; (d) Mundwinkel mit Hundszähnen (Pfeil); (e) Spitze des Oberkiefers; (f) verlängerter Unterkiefer mit dünnen spitzen Zähnen.
Fig. 7-a-f: Dentition and teeth of *Dermogenys pusilla* (a-c) and *Hemirhamphodon pogonognathus* (d-f); (a) upper jaw with several rows of teeth; note the two median rows (arrows); (b) lower jaw with tongue (z); taste buds (arrows); (d) mouth corner with caniniform teeth (arrow).; (e) tip of the upper jaw; (f) elongated lower jaw with slender and pointed teeth.

S. 271-296 24.11.2006 15:26 Uhr Seite 278

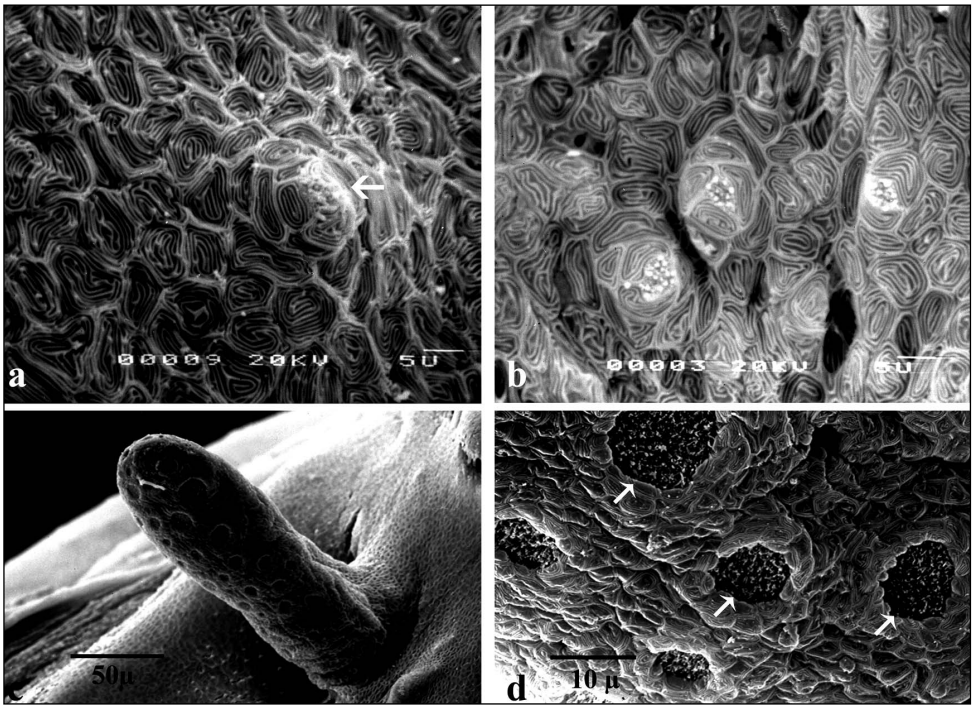

Abb. 8 a-d: Geschmacksknospen (a, b) und Nasalhörnchen bei *Dermogenys pusilla*; (a) winzige Geschmacksknospe auf dem Mandibularsegel (Pfeile); (b) Geschmacksknospen zwischen den Zähnen; (c) Nasalhörnchen; (d) Detail mit Sinneszellen (Pfeile).
Fig. 8 a-d: Taste buds (a, b) and external nose of *Dermogenys pusilla*; (a) tiny taste bud of the velum (arrows); (b) three taste buds between teeth; (c) nasal barbel; (d) detail showing sensory cells (arrows).

Dermogenys- und *Hemirhamphodon*-Arten in Trupps ganz dicht unter der Wasseroberfläche schwimmen und dort offenbar Fluginsekten und Ameisen fressen (u.a. BREMBACH 1991). Das heißt natürlich nicht, dass sie sich auch einmal in tieferen Wasserschichten aufhalten (vgl. auch DOKOUPIL 1988). Untersuchungen des Mageninhalts haben gezeigt, dass *H. pogonognathus* nahezu ausschließlich terrestrische Insekten und hier vornehmlich Ameisen aufnimmt, so dass diese Art sogar als myrmekophag bezeichnet worden ist (MOHSIN & AMBAK 1983, ROBERTS 1989). Man wird also nicht fehl gehen, zumindest für *Dermogenys* und *Hemirhamphodon* vorwiegend Anflugnahrung, d.h. auf die Wasseroberfläche gefallene oder angewehte Insekten, als hauptsächliche Energiequelle anzusehen. Das heißt nicht, dass die Fische als Opportunisten auch andere Nahrung zu sich nehmen, wie dies z.B. in menschlicher Obhut der Fall ist.

5.2. Nahrungsaufnahme

Halbschnabelhechte sind wohl typische Pirschjäger, deren spindelförmiger, niedriger Körper dem Wasser nur geringen Widerstand entgegensetzt (vgl. Abb. 1-3, 4a). Den Antrieb bei solchen Fischen liefern im wesentlichen Schwanzflosse, Afterflosse und Rückenflosse (WEBB 1984).

Wir haben schon vor vielen Jahren kurze Szenen von *Dermogenys pusilla* auf der Jagd auf Fruchtfliegen (*Drosophila*) mit einer 16 mm-Hochfrequenzfilmkamera bei 200 Bildern/s aufgenom-

men (Abb. 10a-d), dies aber bald aus Kostengründen aufgegeben, und sehr viel später versucht, den Beutefang einer *Nomorhamphus*-Art (wahrscheinlich *liemi*) mit konventionellen Camcordern unter Verwendung der Sportschaltung („high speed shutter") zu analysieren (unpubliziert; vgl. dazu GREVEN1998, 2002).

Ohne auf die Befunde im Einzelnen einzugehen – sie werden an anderer Stelle ausführlicher beschrieben – ist generell folgendes zu beobachten: Ist die Beute geortet, beschleunigen *D. pusilla* und *Nomorhamphus* sp. meist mit Hilfe eines geradezu explosiven Schnellstarts. Die Geschwindigkeit wird aber vor der Beute wieder reduziert, vielleicht, weil die maximale Geschwindigkeit das Wasser zu stark verdrängen und die Beute eventuell wegdrücken würde. Der Fisch schwimmt dann ein wenig an der Beute vorbei (Abb. 13) und packt sie von der Seite. Das seitliche Zupacken wird mit einer Krümmung des Körpers vorbereitet (vgl. eine ähnliche Taktik bei Hechten, WEBB & SKADSEN 1980). Beim Öffnen des Mauls - im Wesentlichen wird der Oberkiefer hochgeklappt, der Unterkiefer ist aber keinesfalls starr wie oft geschrieben, unpubliziert -, durchstößt der Oberkiefer oft die Wasseroberfläche (Abb. 10b). Der Unterkiefer wird unter die Beute geschoben und diese regelrecht ins Maul gelöffelt. Zumindest *Nomorhamphus* sp., dessen Unterkiefer viel kürzer als der von *D. pusilla* ist, packt die Beute manchmal auch von vorn. Hautwülste zwischen Ober- und Unterkiefer straffen sich beim Öffnen des Mauls; dies vergrößert die Mundöffnung und unterstützt das Saugschnappen, wenn kleinere Beute aufgenommen wird und der Unterdruck in der Mundhöhle rasch erhöht werden muss (s. auch GREVEN 2002). Neigung und Krümmung der Zähne machen der einmal ergriffenen Beute das Entrinnen unmöglich.

Auch die seitlichen Hautfalten unterstützen die Nahrungsaufnahme, da sie unter die Beute geschoben werden. Sie sind nicht bei allen Arten gleich stark ausgebildet. Einige *Nomorhamphus*-Arten haben einen deutlichen Saum, bei anderen ist er nur schmal und dickfleischig (BREMBACH 1991). Es sieht fast so aus, als verfügten besonders die Arten über einen breiten Mandibelsaum, die einen langen Unterkiefer haben, und offenbar stärker an das Leben unmittelbar unter der Wasseroberfläche angepasst sind.

So wie oben geschildert, dürfte auch der Beutefang von *Hemirhamphodon*-Arten ablaufen. Hier ist spekuliert worden, die großen Kopfporen. na-

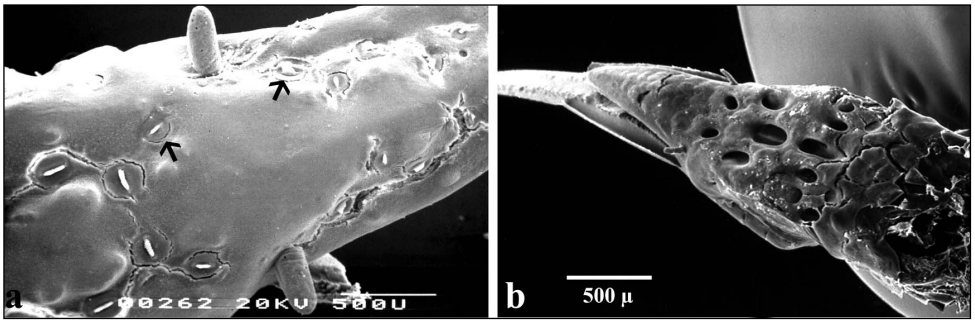

Abb. 9 a und b: Die Neuromasten (Pfeile) der Supraorbitallinie am Kopf von *Dermogenys pusilla* liegen frei (a); bei *Hemramphodon pogonognathus* sind sie versenkt, so dass nur große Poren sichtbar sind (b).
Fig. 9 a and b: Most neuromasts (arrows) of the supraorbital lateral line of the head of *Dermogenys pusilla* are free (a); in *Hemirhamhodon pogonognathus* they lie in the supraorbital lateral line canals and, thus, only pores are visible.

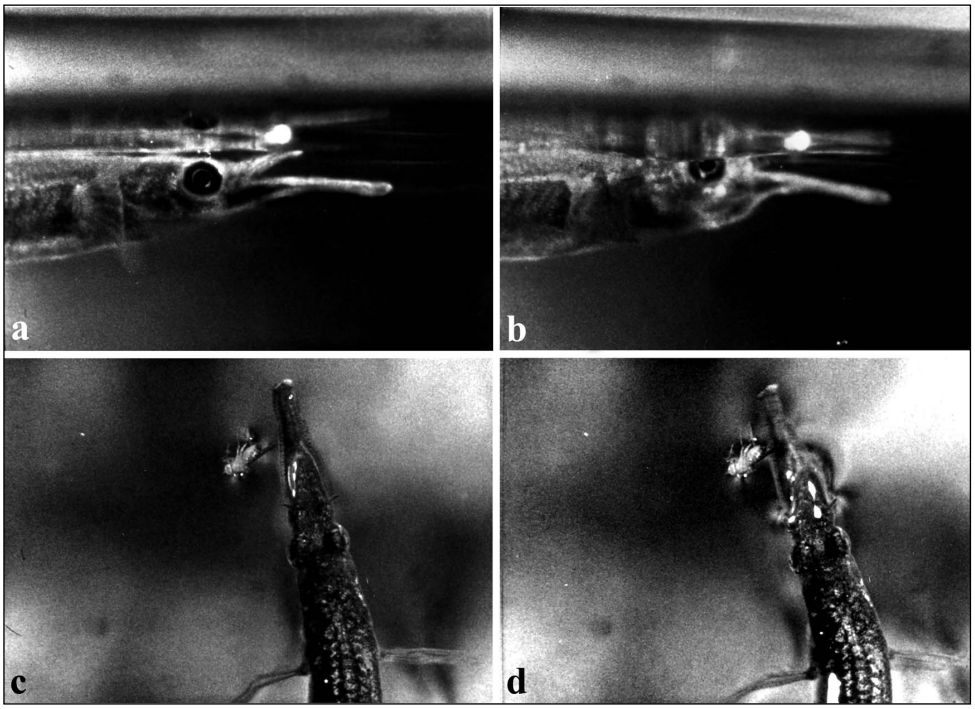

Abb. 10 a-d: Beutefang von *Dermogenys pusilla*. Bilder aus einer Filmsequenz (16 mm, 200 Bilder/s) ; (a,b) Anschwimmen; (b,c) Packen der Beute (*Drosophila melanogaster*) von der Seite. In (b) durchbricht der Oberkiefer die Wasseroberfläche.
Fig. 10 a-d: Prey capture of *Dermogenys pusilla*. Pictures from a movie (16 mm, 200 frames/s); (a,b) Approaching the prey; (b,c) capture of the prey (*Drosophila melanogaster*) from the side . In (b) the upper jaw penetrates the water surface.

mentlich der Supraorbitallinie, könnten die Empfindlichkeit des Seitenlinienorgans erhöhen und dies den Tieren ermöglichen, ins Wasser gefallene Insekten sofort zu orten. Die mehr nach außen gerichteten Zähne am Unterkiefer (Abb. 7e) sollen dazu dienen , die Beine der Ameisen zu fangen und die besonders großen Zähne im Oberkiefer sollen auch bei geöffnetem Maul die Mundwinkel verschließen und somit die Wahrscheinlichkeit erhöhen, dass die Beute verschluckt werden kann (ANDERSON & COLLETTE 1991). Überzeugende Versuche dazu fehlen.

Die Jungen mit ihrem zunächst endständigen Maul und dem (noch) nicht verlängerten Unterkiefer sollten auch anders Nahrung aufnehmen. Darüber ist aber nichts bekannt. In diesem Zusammenhang ist bemerkenswert, dass nach der Geburt zuerst die bezahnten Platten im Schlund mineralisieren und erst später die zahntragenden Kieferknochen (CLEMEN et al. 1997).

Dem auffällig verlängerten Unterkiefer, namentlich der marinen Hemiramphiden sind früher eine Reihe besonderer Aufgaben angedichtet worden (zusammengefasst bei MONTGOMERY & SAUNDERS 1985). Die Tiere sollten damit das Sediment nach Nahrung umpflügen, obwohl sie sich doch in oberflächennahen Wasserschichten aufhalten, junge Fische aufspießen oder Seegras schneiden oder mit einer „empfindlichen“ Spitze am Unterkiefer kleine Oberflächenahrung aufspüren. Pflügen und Schneiden können auch für die viviparen Hemiramphiden sicher ausgeschlossen wer-

Abb. 11 a-d: Szenen aus einem Turnierkampf zweier *Dermogenys pusilla*-Männchen; (a) Imponieren; (b) Beißen; (c) Maulzerren; (d)Maulkampf (aus BERTEN & GREVEN 1991).
Fig. 11 a-d: Selected pictures of a comment fight between two males of *Dermogenys-pusilla*; (a) Imposing; (b) Biting; (c) mouth tagging; (d) mouth fighting (from BERTEN & GREVEN 1991).

den. Die gesamte Konstruktion ist vielmehr bestens geeignet, Beute von der Wasseroberfläche aufzunehmen(s. auch ALEXANDER 1967). Nahe der Spitze (aber nicht auf der Spitze) liegen zudem Mechanorezeptoren der Opercular-Mandibularlinie (s.o.), die sicher zappelnde Beute wahrnehmen können, und wohl auch Geschmacksknospen (unpubliziert).

6. Sozialstruktur (ohne Fortpflanzung)

6.1. Freilandbeobachtungen

Sieht man einmal von den Kurzberichten reisender Aquarianer, in denen von kleinen Schulen (*Hemirhamphodon pogonognathus*) oder (sehr) großen Schwärmen (*Dermogenys pusilla*) (u.a. BREMBACH 1991) oder von den kümmerlichen Bemerkungen ab, die man in der faunistischen und systematischen Literatur darüber findet, hat sich wohl niemand die Mühe gemacht, Gruppen von Halbschnabelhechten etwas intensiver zu beobachten. Ich habe bei STALLKNECHT (1997) eine interessante Bemerkung über *D. pusilla* gefunden, die ich hier wörtlich wiedergebe: „Meine Freilandbeobachtungen ergaben, dass ein 12 bis15 Weibchen umfassender Schwarm recht kompakt durch das Wasser zog und von zahlreichen Männchen umspielt wurde. Unter den Weibchen gab es keine Rangeleien, hingegen kämpften die Männchen ständig untereinander, so dass kaum Paarungen gelangen, während ich das Verhalten verfolgte.“ (S. 7). Von solche Beobachtungen brauchten wir mehr, da sie Auskunft über die Sozial-

struktur (d.h. Fortpflanzungssystem, Gruppenbildung, Aktionsraum etc.) geben und zur Überprüfung von Beobachtungen an Tieren im Aquarium (die aber ebenfalls noch weitgehend fehlen) herangezogen werden könnten.

6.2. Beobachtungen im Aquarium

Man sollte erwarten, dass zumindest bei den im Aquarium gepflegten Arten etwas mehr über die soziale Organisation bekannt ist. Dem ist aber nicht so.

Verschiedentlich wird berichtet, dass *Dermogenys pusilla* besonders aggressive sei und sogar für Schaukämpfe gezüchtet würde oder gezüchtet worden ist. Leider habe ich bisher entsprechende Primärliteratur aus den Ländern, in denen solche Kämpfe gezeigt werden, nicht gefunden. Wir haben an Männchen von *D. pusilla* (aus dem Handel), die einige Tage allein gehalten worden waren, das Repertoire agonistischer Verhaltensweisen (dazu zählt Imponieren, Drohen, Angriff, Flucht, Demutsgesten) gefilmt und etwas näher analysiert. Dies gelingt unter diesen Bedingungen leichter als in einer etablierten Gruppe (BERTEN & GREVEN 1991, GREVEN & BERTEN 1992, vgl. auch GREVEN 1998). Die Kämpfe lassen sich in Imponier-, Droh- und Kampfphase einteilen, das Verhalten (u.a. Registrieren des Gegners, Imponieren, Drohen, u.a indem die Kiemen gespreizt werden, Angriff, Kämpfen, Flucht und Demutshaltung) ist von vielen anderen kämpfenden Fischen bekannt (GREVEN 2003). Auffällig war bei den von uns getesteten Tieren die lange Dauer (20 bis 160 min) und der hohe Anteil der mit dem Maul ausgefochtenen Auseinandersetzungen, vor allem der Maulkämpfe, die z.T. bis fast 80% der Gesamtkampfzeit ausmachten. Bei Maulkämpfen verhaken sich die Kiefer ineinander und die Kontrahenten können sich schwere Wunden zufügen (Abb. 11). Ob dies durch die artifizielle Situation oder durch besonders aggressiv gezüchtete Tiere – Zuchtformen sollen oft stundenlang kämpfen - bedingt war, bleibt offen.

Einige wenige Beobachtungen zeigen, dass in Gruppen gehaltene *D. pusilla* erwartungsgemäß eine Rangordnung bilden (unpubliziert). In einer Gruppe von acht unterschiedlich großen Männchen und fünf ebenfalls unterschiedlich großen Weibchen war das größte Weibchen eindeutig dominant und beherrschte alle übrigen Beckeninsassen. Dann folgten in gleichem Rang zwei Weibchen und ein Männchen sowie ein weiteres Weibchen und erst dann die anderen Männchen. Das fünfte besonders kleine Weibchen dominierte immerhin noch über drei der acht Männchen. In einem anderen Fall kam es in einer frisch zusammengestellten Gruppe von vier Männchen und vier Weibchen, die sich vorher nicht kannten, zu mehr oder weniger heftigen Rangordnungskämpfen. Innerhalb eines Tages hatte sich zumindest in den oberen Rängen eine Hierarchie gebildet, die der in der größeren Gruppe entsprach. Die jeweils dominanten Tiere waren jeweils besonders groß und kräftig. Je ranghöher ein Tier war, desto größer war auch der Abstand, den die rangniedereren Tieren einhielten. Das ·-Weibchen vertrieb stets die anderen Gruppenmitglieder, meistens auch das dominante Männchen, aus dem Bereich, in dem es sich gerade aufhielt. Die ranghohen Männchen und Weibchen hielten sich fast immer unmittelbar unter der Wasseroberfläche auf, rangniedere dagegen in tieferen Wasserschichten.

Auch die Männchen von *Nomorhamphus*-Arten kämpfen und zeigen dabei weitgehend ein ähnliches Verhalten wie *D. pusilla* (KOSTRZEWA & GREVEN 1998). Im Unterschied dazu werden die Kämpfe aber meist ohne oder nur mit einem kurzen Maulkampf beendet wie wir bei *N. ebrardtii* beobachten konnten. Diese Art hieß vor der jüng-

sten Revision noch *Dermogenys ebrardtii* (vgl. DOWNING MEISNER 2001). Vielleicht hat die Reduzierung des Maulkampfes etwas mit dem viel kürzeren Unterkiefer dieser Art zu tun.

In einer neu zusammengesetzten Gruppe von *N. ebrardtii* (vier Männchen, vier Weibchen, die größer als die Männchen waren) kam es zu Rangordnungskämpfen unter den Weibchen und unter den Männchen. Innerhalb eines Tages war eine nach Geschlechtern getrennte lineare Rangordnung mit einer sogenannten „nip-dominant-Struktur" etabliert, d.h. α dominierte über β und folgende, β über γ und folgende etc. Zwar imponierten die Männchen gelegentlich vor den Weibchen, was aber wohl eher als Balzverhalten zu werten war. Vor imponierenden oder drohenden Weibchen wichen aber alle Männchen zurück und flohen. Rangniedere und ranghohe Weibchen standen oft friedlich nebeneinander; nur gelegentlich wurde ein rangniederes Weibchen von einem ranghöheren bedroht. Das rangniedere Weibchen reagierte darauf, indem es sich langsam entfernte. Am häufigsten drohte das ranghöchste Weibchen, und zwar vor allem dem β-Weibchen.

Insgesamt ist festzustellen, dass es bei *Dermogenys*- und *Nomorhamphus*-Arten in einer gemischtgeschlechtlichen Gruppe zur Ausbildung einer Rangordnung kommt. Dabei scheinen Weibchen eine besondere Rolle zu spielen. Die Folge davon ist eine reduzierte Aggressivität. Oft reicht nur die Annäherung oder ein kurzes Imponieren des ranghöheren Tieres, um die Rangordnung zu bestätigen und die Individualdistanz einzuhalten.

GROß (1993) schreibt über den von ihm lange und erfolgreich gehaltenen und gezüchteten *Hemirhamphodon pogonognathus*, dass das Sozialverhalten der Tiere dem einer Herde gleicht und eine größere Anzahl von Weibchen (er hielt 20 bis 25 erwachsenen Weibchen und zwei bis drei Männchen in einem Aquarium) von einem starken Männchen „gehütet" werden. Er bemerkt auch, dass nur wenige Männchen in einem Aquarium zusammengehalten werden könnten und dass eine Rangfolge sowohl zwischen den Weibchen als auch den Männchen besteht. BREMBACH (1978) ist der Meinung, man solle in einem kleinen Aquarium (Abmessungen werden nicht genannt) nur ein Männchen mit mehreren Weibchen halten.

Ob all diese Beobachtungen generell Gültigkeit haben, ob es größere Unterschiede zwischen den einzelnen Arten gibt und ob das geschilderte Verhalten nur durch die beengten Verhältnisse in einem Aquarium bedingt war, sollte im Freiland und im Labor (in entsprechend großen Behältern) geprüft werden.

7. Geschlechtsdimorphismus

7.1. Sekundäre Geschlechtsmerkmale und sexuelle Selektion

Auf die deutlichen Geschlechtsunterschiede in der Färbung von Hemiramphiden-Männchen und Weibchen will ich nicht eingehen. Sie sind offensichtlich. Bemerkenswert erscheint mir, dass of-

Abb. 12: Erwachsene Weibchen von *Nomorhamphus liemi* sind größer als die Männchen. Foto: H.-J. Richter.
Fig. 12: Adult females of *Nomorhamphus liemi* are larger than males. Photo: H.-J. Richter.

S. 271-296 24.11.2006 15:26 Uhr Seite 284

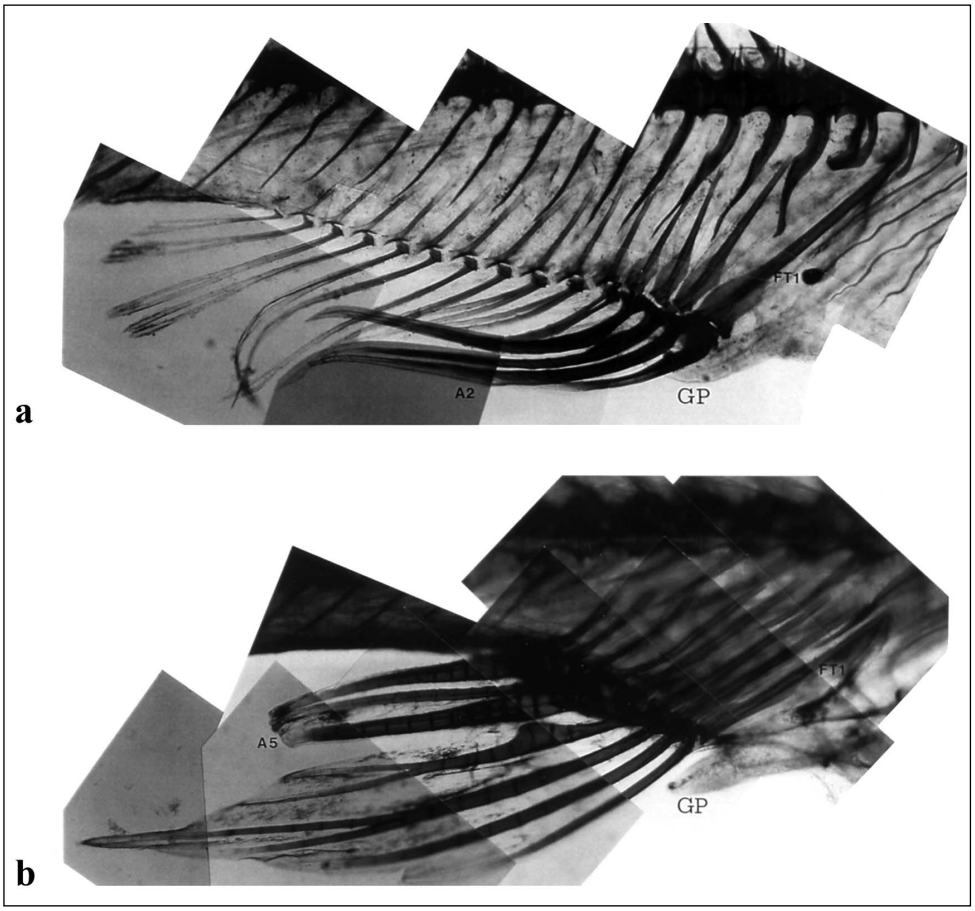

Abb. 13 a und b: Aufhellungspräparat der modifizierten Afterflosse von *Nomorhamphus liemi* (a) und. *Hemirhamphodon pogonognathus* (b). A2 und A5 = Flossenstrahlen, FT1 = Flossenstrahlträger 1, Gp = Genitalpapille. Weitere Erklärungen im Text.
Fig. 13 a and b: Transparencies of the modified anal fin in *Nomorhamphus liemi* (a) and *Hemiramohodon pogonognathus* (b). A2 and A5 = fin rays; FT1 = first proximal radial; Gp = genital papilla. Further explanations see text.

fenbar bei allen *Dermogenys*- und *Nomorhamphus*-Arten die Männchen kleiner als die Weibchen sind (Abb. 12; u.a. MOHR 1936, BREMBACH, 1991, DOWNING MEISNER 2001) und offenbar nur bei *Hemiramphodon*-Arten die Männchen größer als die Weibchen zu werden scheinen (u.a. SOONG 1968, BREMBACH 1978, 1991, ROBERTS 1989, ANDERSON & COLLETTE 1991). Zudem unterscheiden sich Männchen und Weibchen in der relativen Länge des Unterkiefers (s. dazu HERRE 1944, BREMBACH 1991, ANDERSON & COLETTE 1991) und auch in der Ausprägung eines fleischigen Mandibularzipfels (s.o.). Dies könnten Signale für den Konkurrenten und/oder den Geschlechtspartner sein (GREVEN 1999a) und damit einen Einfluss auf Hierarchien, Territorialität, Partnerwahl u.ä. haben.

Offenbar hat bei *Hemirhamphodon* die intrasexuelle Selektion (also hier der Wettstreit der Männchen um Weibchen) zu einer Bevorzugung

größerer kampfstärkerer Männchen geführt, die wie die Beobachtungen von GROß (1993) anzudeuten scheinen, einen Harem verteidigen. Die Merkmale, nach denen Weibchen ihre Männchen auswählen oder Männchen ihre Weibchen (intersexuelle Selektion, vgl. GREVEN 1999a) sind bisher unbekannt.

Leider sind Halbschnabelhechte u.a. wegen ihrer Schreckhaftigkeit für Wahlversuche kaum geeignet, wie wir des öfteren leidvoll erfahren mussten. Guppys kann man für kurze Zeit durchaus auch in spartanisch eingerichtete Versuchsbecken setzen, um beispielsweise die Vorlieben der Weibchen für bestimmte Merkmale der Männchen zu testen und umgekehrt (HOUDE 1997)

Ein besonders bemerkenswerte sekundäres Geschlechtsmerkmale ist die modifizierte Afterflosse der Männchen, für die BREMBACH (1976) den Namen Andropodium vorgeschlagen hat. Die an den Flossenstrahlen sichtbaren Modifikationen sind von beträchtlicher Bedeutung für den Taxonomen, und sollen daher kurz anhand von Aufhellungspräparaten dargestellt werden (Abb. 13). Die Terminologie richtet sich nach BREMBACH (1976). Bei *Dermogenys*- und *Nomorhamphus*-Arten sind im Wesentlichen die Flossenstrahlen I-III verändert, bei *Hemirhamphodon* die Strahlen V-VIII.

Bei *Nomorhamphus liemi* sind die vorderen vier der 15 oder 16 Analisstrahlen verlängert und verdickt (Abb. 13a). Strahl I ist kurz und breit und wird von einem Hautsaum begrenzt, Strahl II (A2 in Abb. 13a) ist verlängert. Bei *D. pusilla* ist er gekrümmt und bildet ein nach unten gewölbtes Knie, den Geniculus. Der Strahl endet in einer Spitze, dem Spiculus von der jederseits ein Dorn (Spina) abgeht (auf Abb. 13a nicht zu erkennen). Das ganze wird Tridens flexibilis genannt, also biegsamer Dreizack. Form und Länge vor allem des Spiculus sind weitgehend artspezifisch. Nach DOWNING MEISNER & BURNS (1997b) sind Tridens flexibilis, Spinae und Spiculus bei *Dermogenys* sp. (wahrscheinlich *D. pusilla*) schon bei Männchen von 26 mm Länge vorhanden. Die Strahlen II bis IV bilden eine funktionelle Einheit, die mehr oder weniger frei beweglich ist, und sich im Ruhezustand in einer Hautfalte (Cryptoplica) befindet, die die Strahlen V-VIII – den Übergang zu dem hinteren Flossenabschnitt - vollständig umwächst (im Aufhellungspräparat auf Abb. 13a nicht zu sehen). Darüber hinaus gibt es bei *Dermogenys* noch zwischen den Strahlen III und IV eine sakkartige Ausstülpung, die Physa, deren Funktion unbekannt ist. *Nomorhamphus*-Arten fehlt der Geniculus.

Bei *H. pogonognathus* sind im vorderen Abschnitt der Afterflosse die Strahlen relativ lang, besonders die Strahlen III und IV. Die Strahlen des hinteren Abschnittes (V-VII) sind deutlich vom vorderen Abschnitt getrennt, verdickt und stark verkürzt. Am kürzesten ist Flossenstrahl VIII. Physa und Cryptoplica fehlen (Abb. 13b).

Die Genitalpapille der Männchen ist bei allen Hemirhamphiden röhrenförmig und vor allem bei *Hemiramphodon* relativ lang (Abb. 13).

7.2. Primäre Geschlechtsmerkmale

Primäre Geschlechtsmerkmale sind die Hoden der Männchen (Abb. 14a) und die Ovarien der Weibchen (Abb. 14b); beide sind paarig. Die Hoden produzieren Spermien, die zu länglichen Paketen (Spermatozeugmen) verklebt werden, im Ovar reifen die Eizellen in Follikeln heran.

Abgesehen von einer sorgfältigen lichtmikroskopischen Arbeit, die vor allen Dingen die Spermiozeugmenbildung bei 19 *Dermogenys*-, *Nomorhamphus*-, und *Hemirhamphodon*-Arten be-

S. 271-296 24.11.2006 15:26 Uhr Seite 286

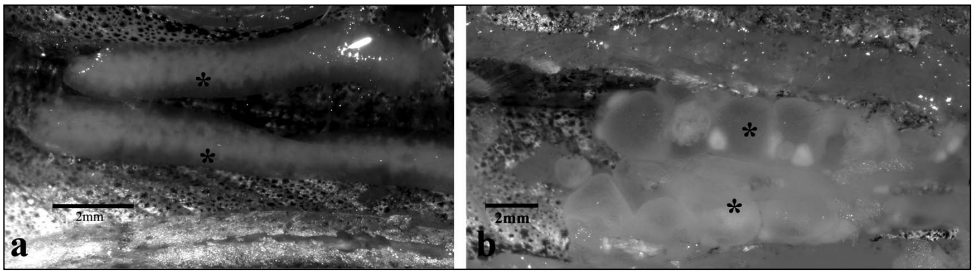

Abb. 14 a und b: Paarige Gonaden (Sternchen) von *Dermogenys pusilla*; (a) Hoden; (b) Ovar.
Fig. 14 a and b. Paired gonads (asterisks) in *Dermogenys pusilla*.; (a) testes; (b) ovary.

schreibt (DOWNING & BURNS 1995) sind mir weitere Untersuchungen, namentlich zum feineren Bau des Hodens nicht bekannt. Entweder bildet eine Spermatocyste eine einzige große Spermatozeugme (*D. pusilla*) oder mehrere kleine (*Nomorhamphus*-Arten). Spermien in den ausleitenden Gängen des Hodens finden sich bereits ab einer Länge der Männchen von 22.5 mm (sehr wahrscheinlich *D. pusilla*, s. DOWNING & MEISNER 1997a). Die Feinstruktur der Spermien von Vertretern der drei viviparen Gattungen spricht für eine nahe Verwandtschaft von *Dermogenys* und *Nomorhamphus*. Diese beiden sind wiederum nahe verwandt mit *Hemirhamphodon* (JAMIESON & GRIER 1993, vgl. auch DOWNING MEISNER 2001).

Auch das Ovar ist wenig untersucht. FLEGLER (1977) hat Stadien der Eireifung und vor allem die Bildung der Eihülle von *D. pusilla* beschrieben. Das Ovar ist, abgesehen davon, dass es zwei Schenkel hat, ähnlich aufgebaut wie das der Poeciliiden (s. GREVEN 1995, 1999b). Jeder Schenkel bildet einen langgestreckten Sack, dessen Wand dorsal dünn, ventral aber dick ist. Im ventralen Bereich reifen die Eizellen in Follikeln heran.

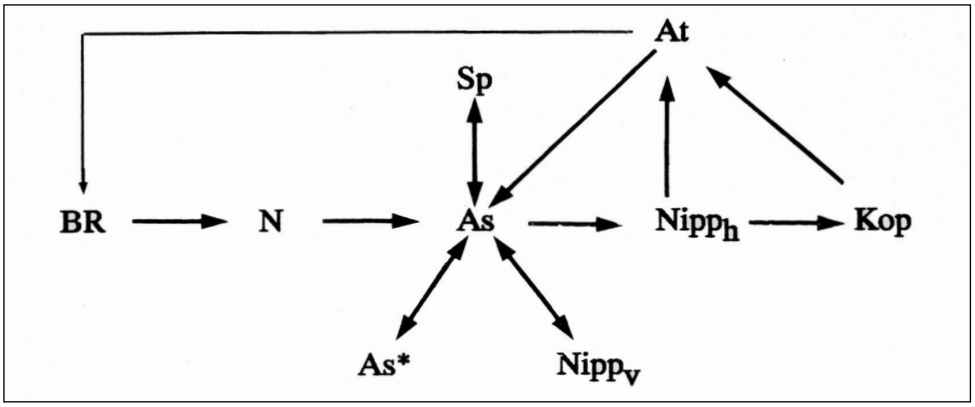

Abb. 15: Idealisierte Abfolge von Verhaltenselementen bei *Dermogenys pusilla*-Männchen während der Balz und Paarung. At = Auftauchen, As = unterschiedliche Möglichkeiten des Anschwimmens, *As = Anschwimmkombinationen; BR = Beobachten aus der Ruheposition, Kop=Kopulation, N=Nähern, Nipp$_v$ = Nippen vorn;.Nipp$_h$ = Nippen hinten; Sp = Sperren (aus GREVEN & NEHRIG 2004).
Fig. 15: Idealized sequence of behavioural elements shown by male *Dermogenys pusilla* during courtship and copulation. At= coming up; As = the different modes to swim towards the female, *As = combinations of swimming toward the female, BR = watching at rest, Kop = copulation, N= approaching, Nipp$_v$ = nibbling in front of the female, Nipp$_h$ = nibbling on the female genital pore of the female, Sp=checking (from GREVEN & NEHRIG 2004).

Die vom Weibchen aufgenommenen Spermiozeugmen müssen sich im weiblichen Genitaltrakt auflösen, die Spermien müssen ins Ovar wandern, dort das das Ovar auskleidende Epithel, das darunter liegende Bindegewebe, das die Eizelle umgebende Follikelepithel und die stets vorhandene dünne Eihülle durchdringen und dann mit der Plasmamembran, die das Ei umgibt, verschmelzen. Wie dies im Einzelnen geschieht ist unbekannt (vgl. GREVEN 1995, 1999b, 2000).

8. Balz und Paarung

Der besondere Fortpflanzungsmodus der lebendgebärenden Halbschnabelhechte setzt eine innere Besamung voraus, der eine auffällige Balz vorausgeht. Darüber gibt es so gut wie keine Freilandbeobachtungen, wenn man einmal von der schon zitierten Bemerkung STALLKNECHTS (1997) absieht.

8.1. Balz

Auffällige Elemente der Balz von *Dermogenys pusilla* sind wiederholt in der aquaristischen Literatur beschrieben worden. Wir haben die Balz kürzlich etwas genauer an Einzelpaaren analysiert (GREVEN & NEHRIG 2004). Eine idealisierte Abfolge einiger der beobachteten Verhaltensweisen des stets aktiveren Männchens gibt Abbildung 15. Aus der Beobachtung in Ruheposition (BR) nähert (N) sich das Männchen dem Weibchen. Vor dem Anschwimmen (As) können einige Elemente wie Sperren (Sp; das Männchen stellt sich vor das Weibchen und hindert es am Vorwärtsschwimmen), verschiedene Möglichkeiten anzuschwimmen (As*; von hinten, von vorn, im Winkel etc., auch in Kombination) sowie Nippen (rasches Öffnen und Schließen des Mauls, eventuell Berührung des Weibchens mit dem verlängerten Unterkiefer) entweder von vorn ($Nipp_v$; das Männchen schwimmt von vorn unter das Weibchen, erreicht aber nicht die Genitalöffnung) oder von hinten ($Nipp_h$; das Männchen schwimmt von hinten unter das Weibchen) beobachtet werden. Aus der „Nippstellung hinten“ taucht das Männchen eventuell ab (AT), wenn kein Kopulationsversuch (Kop) folgt, wiederholt die Balzfolge oder versucht zu kopulieren (vgl. auch Abb. 16a-c). Das Weibchen bleibt entweder ruhig, flieht oder droht. Anschwimmkombinationen werden nur gezeigt, wenn das Weibchen relativ ruhig ist. Aggressive (dominante oder auch nichtkooperative) Weibchen drohen häufiger. Je nach Intensität dieses Drohens flieht das Männchen oder steigert das Anschwimmen und Sperren (GREVEN & NEHRIG 2004). Beobachtungen im Freiland (s.o.) und im Aquarium belegen aber, dass *D. pusilla*-Männchen ihre Weibchen ständig belästigen.

Ein wesentliches Element bei der Balz aller bisher beobachteten Männchen von *Dermogenys*-, aber auch *Nomorhamphus*-Arten (unpubliziert) ist das Nippen oder Nibbeln an der weiblichen Geschlechtsöffnung (Abb. 16c). Dies ist nicht nur die Ausgangsstellung für einen Kopulationsversuch, sondern dient sehr wahrscheinlich auch der Wahrnehmung von Substanten, die dem Männchen u.a. signalisieren, ob das Weibchen rezeptiv ist. Parallelen zur Balz vieler Poeciliiden sind unverkennbar (s. auch die Diskussion bei GREVEN & NEHRIG 2004, GREVEN 2005).

In der Gruppe (im Aquarium) ist die Balz in der gerade geschilderten Vollständigkeit nie zu beobachten. Es sieht so aus, als würden Verhaltenselemente, die eine gewisse Ungestörtheit voraussetzen, wie z.B. verschiedenen Anschwimmkombinationen oder das Nippen von vorn nicht oder ganz selten gezeigt. Männchen von *Dermogenys*- und *Nomorhamphus*-Arten balzen rezeptive, d.h. jungfräuliche Weibchen

und Weibchen unmittelbar vor und nach einer Geburt, intensiver an als nicht-rezeptive, also trächtige Weibchen. Dennoch reagieren alle Weibchen oft mit aggressivem Verhalten auf eine Annäherung. Die Anzeichen dafür, ob ein Weibchen rezeptiv oder wenigstens kooperativ ist (vgl. eine diesbezügliche Diskussion bei GREVEN 2005), sind nicht immer deutlich. Das Weibchen bleibt lediglich ruhig und flieht nicht; manchmal scheint es auch seine Geschlechtsöffnung dem Männchen zu präsentieren.

8.2. Paarung

Bei der Kopulation – so die Vorstellung von BREMBACH (1978) – wird die Afterflosse um etwa 30° abgespreizt, die Flossenhaut zwischen II und IV bildet eine Rinne, in der die Spermienpakete (Spermiozeugmen) zum Tridens flexibilis geleitet werden, der diese in die weibliche Geschlechtsöffnung „schaufelt". Ganz klar ist der Vorgang allerdings nicht, doch ist es aus verschiedenen Gründen sehr wahrscheinlich, dass die modifizierte Afterflosse der Männchen nicht in die weibliche Geschlechtsöffnung eingeführt werden kann. Da nun die Flossenstrahlen II-IV nur bedingt beweglich sind und daher die Spinae und der Spiculus selbst stets nach ventral gerichtet sind, „..wäre für die Spermienübertragung eine teilweise axiale Drehung nötig" (BREMBACH 1976, S. 174). Dies ist tatsächlich der Fall. PINTER (1966) beschreibt den Vorgang als blitzschnelles Anschmiegen der Partner, die sich dabei um die eigene Achse drehen. Kürzlich haben wir bei *D. pusilla* eine Kopulation allerdings mit unzureichender Technik filmen können. Dabei krümmten sich Männchen und Weibchen für einen kurzen Augenblick und kippten dann so um ihre Achse, dass sich ihre Genitalregionen berühren konnten. Dieser Vorgang entwickelte sich stets aus einer Nippposition, bei der das Männchen hinter dem Weibchen schwamm. Die Zeit, in der sich die

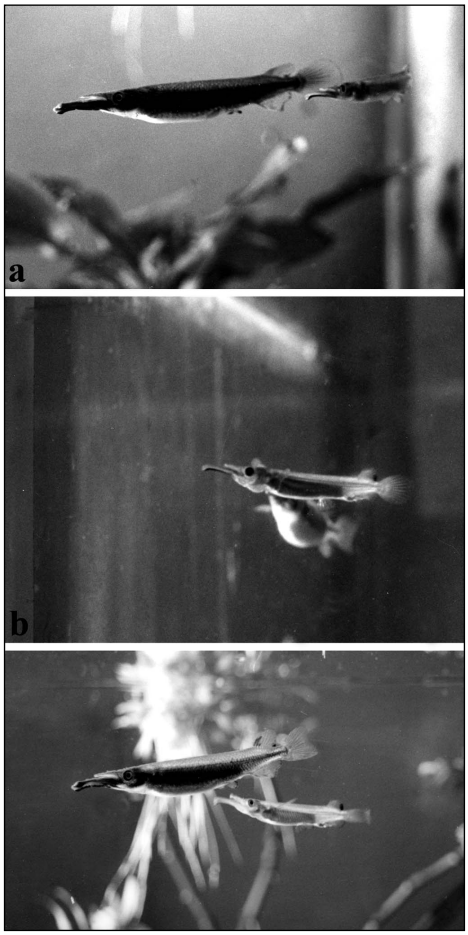

Abb. 16 a-c: Charakteristische Balzelemente von *Dermogenys pusilla*. (a) Anschwimmen; (b) Sperren; (c) Nippen hinten (aus GREVEN & NEHRIG 2004).
Fig. 16 a.-d: Characteristic elements of courtship in *Dermogenys pusilla*. (a) swimming towards the female; (b) checking, (c) nibbling behind the female (from GREVEN & NEHRIG 2004).

Tiere berührten lag unter 1/25 s (GREVEN & NEHRIG 2004); das scheint auch bei *Nomorhamphus*-Arten so zu sein (unpubliziert). Damit sind die Kopulationszeiten erheblich kürzer als beispielsweise bei balzenden Poeciliiden (GREVEN 2005). Andere Techniken, z.B. Hochfrequenzkinematographie, werden hier sicherlich präzisere Ergebnisse bringen.

Über Balz und Kopulation von *Hemiramphodon pogonognathus* findet sich in der Literatur nur wenig. GROß (1993) spricht von Balz, ohne sie näher zu beschreiben, und sagt dann „Paarungen sind nur selten zu sehen. Sie erfolgen nach langer Verfolgung des Männchens, indem sich die Tiere unter wellenförmigen Bewegungen dicht aneinander schmiegen“ (S. 6).

BREMBACH (1978) erwähnt, dass *H. pogonognathus* weniger häufig als *D. pusilla* balzt und die Weibchen zu begatten versucht und dass das Weibchen mit gespreizten Flossen halbkreisförmig umschwommen wird. Die Kopulation und vor allem der Gebrauch der modifizierten Analflosse werden hingegen erstaunlich exakt geschildert (S. 501); „Nur wenn das umworbene. Weibchen paarungbereit ist – was selten genug vorkommt – ist ein erfolgreiche Begattung möglich. Das Männchen schmiegt sich seitlich an das Weibchen und umfasst mit dem fahnenförmigen Vorderteil des Andropodiums dessen Analpartie. Dabei wird dieser Flossenabschnitt so zusammengelegt, dass eine Rinne entsteht. Heftiges Körperzittern begleitet diese erste Phase der Kopulation.....Die zweite Phase der Begattung ist dadurch gekennzeichnet, dass jetzt beide Fische ihre Analpartien in kurzen Abständen gegeneinander schlagen. Die Spermien treten als feiner Samenfaden aus der Genitalpapille des Männchens, gleiten über die Flossenrinne zur Geschlechtsöffnung des Weibchens und werden, unterstützt durch das rhythmische Gegeneinanderschlagen, mit dem fingerförmigen hinteren Abschnitt des Andropodiums in die weibliche Genitalöffnung gestopft. Die Begattung dauert zwischen 20 und 40 Sekunden und wird zwischen den gleichen Partnern, unterbrochen von einigen Ruhepausen, mehrmals vollzogen.“ Dies ist leider bisher von niemandem bestätigt und nie überzeugend mit einem Bild dokumentiert worden. Wenn diese Beobachtungen korrekt sind, würde eine Kopulation im Vergleich zu der anderer Hemiramphiden bemerkenswert lange dauern; zudem dürfte *H. pogonognathus* keine kompakten Spermatozeugmen bilden. Die bisherigen morphologischen Untersuchungen sprechen von mehreren Spermienbündeln, die pro Spermatocyste gebildet werden (DOWNING & BURNS 1995). Das Umschlingen des weiblichen Gonoporus (vielleicht besser als Analpartie, s.o.) mit einem Teil der Flosse erinnert an den Kopulationsvorgang bei Goodeiden und die Paarung mancher eierlegender Fische, bei denen eine leicht modifizierte, zweigeteilte Afterflosse ebenfalls um die weibliche Geschlechtsöffnung gelegt wird (NELSON 1975, unpubliziert). Zudem würde die Kopulation im Vergleich zu den anderen Hemirmaphiden erstaunlich lange dauern.

9. Formen der Viviparie, Trächtigkeit und Geburt

9.1. Formen der Viviparie

Etwas Klarheit in die verwirrende Vielfalt von Formen der Viviparie bei *Dermogenys*- und *Nomorhamphus*-Arten haben vor allem DOWNING MEISNER & BURNS (1997a) gebracht. Vieles davon ist aber schon bei BREMBACH (1991) angedeutet. Die Autoren unterscheiden fünf Typen (I-V) von Viviparie, im Prinzip allerdings nur zwei – im folgenden A und B genannt -, innerhalb derer sich die „Typen“ nur graduell unterscheiden (z.B. großer oder kleiner Dottersack o.ä.).

Typ I und II: Intrafollikuläre Trächtigkeit; die Ovulation fällt mit der Geburt zusammen, d.h. die Jungen sind nur kurze Zeit im Ovarlumen (z.B. *Dermogenys pusilla* aus Vietnam und Thailand). Typ II ist zudem durch Superfötation mit bis zu drei Bruten im Ovar gekennzeichnet (z.B. *D. pusilla* aus Sabah, *D. orientalis*). Bei Typ II nehmen die Embryonen während der Einwicklung auf jeden Fall an Trockengewicht zu.

Typ III-V: Die Embryonen sind nur kurze Zeit im Follikel, gelangen dann aber in das Ovarlumen, wo sie sich entwickeln (einige *Dermogenys*-Arten, *Nomorhamphus*-Arten). Bei *N. ebrardtii* kommt offenbar Oophagie und Adelphophagie vor, d.h. der Nachwuchs in der Ovarhöhle frisst unbefruchtete (?) Eier und schwächere Geschwister.

D. pusilla hat relativ groß und dotterreiche Eier, deren Energievorrat ausreicht, die Jungen bis zur Geburt zu ernähren. Ein Vergleich zwischen dem Trockengewicht der Eier und dem Trockengewicht der Neugeborenen zeigt einen deutlichen Gewichtsverlust während der Entwicklung. Vorrichtungen, die für eine Aufnahme von Nährstoffen sprechen, gibt es bei den Embryonen von *D. pusilla* nicht (GREVEN 1995). Diese Art ist daher sicher lecithotroph vivipar, d.h. der Nachwuchs deckt seinen Energiebedarf ausschließlich aus dem Eidotter. Die Untersuchungen von DOWNING MEISNER & BURNS (1997b) zeigen, wie wichtig es wäre, die genaue Herkunft der Tiere zu kennen. Die Autoren haben z.B. in Populationen von *D. pusilla* aus Vietnam und Thailand eine Abnahme des Trockengewichts der Embryonen während der Trächtigkeit nachweisen können, also Lecithotrophie, während bei Populationen von *D. pusilla* aus Singapur und Bangladesh Matrotrophie (im Laufe der Entwicklung werden die Jungen von der Mutter ernährt) vorliegen könnte.
Für *Hemirhamphodon* -Arten liegen diesbezüglich nur wenige Beobachtungen vor. Auch die lebendgebärenden Arten besitzen dotterreiche Eier; in den langen Ovarschenkeln liegen kopfwärts die frühesten und schwanzwärts spätere Stadien; dies weist auf Superfötation hin (BREMBACH 1978a, 1991, ROBERTS 1989, DOWNING MEISNER 2001). Bei Poeciliiden scheint Superfötation überwiegend mit Matrotrophie (s.o.) verbunden zu sein (REZNICK & MILES 1989). Wie die Verhältnisse bei Hemiramphiden sind, ist unbekannt.

Dass *Dermogenys*- und *Nomorhamphus*-Weibchen Spermien speichern können, ist vor allem aus der aquaristischen Literatur bekannt (s.u.). Für *Hemiramphodon* ist dieses Phänomen meines Wissens (noch) nicht zweifelsfrei nachgewiesen, wird aber vermutet (SOONG 1968; ROBERTS 1989). Als Receptaculum seminis, also als Aufbewahrungsort für die Spermien, fungiert möglicherweise das gesamte Ovar; zumindest haben wir bisher einen dafür abgegrenzten Bereich im Ovar noch nicht gefunden (GREVEN 1999a).

Bei *N. celebensis* hat eine erfolgreiche Begattung für acht Würfe gereicht (ZELLNER 1978). Ein Weibchen von *D. pusilla*, das DOKOUPIL (1988) nach zwei Würfen allein hielt, brachte noch fünfmal Junge zur Welt. SOONG (1968) erzielte ebenfalls bei *D. pusilla* sechs Würfe aus einer Vorratsbefruchtung. Angaben für weitere Arten sind mir nicht bekannt.

9.2. Trächtigkeit und Geburt

In der aquaristischen Literatur wird zwar hin und wieder die Geburt von Hemiramphiden beschrieben, doch haben nur wenige längere Zeit darüber Buch geführt, z.B. über die Länge der Tragzeit, die Anzahl der geborenen Jungtiere, ihr Aussehen, ihre Größe etc. Auf eine bevorstehende Geburt kann man häufig schließen, wenn sich die Männchen vermehrt um das Weibchen bemühen (*D. pusilla*). Anzeichen für eine bevorstehende Geburt sind oft auch die Schwellung der Genitalregion und das Verhalten der Weibchen (*N. ebrardtii*), das während des Geburtsvorganges meist allein in Nähe der Wasseroberfläche schwimmt, während die anderen Beckeninsassen sich in Bodennähe aufhalten (GREVEN et al. 1999). Die Jungen werden mit dem Schwanz oder Kopf voran geboren, und zwar meist im Schutze von Schwimm- oder anderen Pflanzen (Abb. 17).

GROß (1993) berichtet, dass *Hemirhamphodon pogonognathus*-Weibchen zur Geburt ein schützendes Pflanzendickicht aufsuchen, wo sie auch von Artgenossen in Ruhe gelassen werden und jeweils gegen Abend über mehrere Tage Junge mit einem relativ großen Dottersack zur Welt bringen, die sich noch aus der Eihülle befreien müssen.

Die Anzahl der Jungen schwankt je nach Art. DOKOUPIL (1988) erhielt aus 11 Würfen eines *Dermogenys pusilla*-Weibchens innerhalb von etwas mehr als neun Monaten die ungeheure Zahl von insgesamt 621 Jungen (Schwankungsbreite 9-135!). Die Zeit zwischen zwei Würfen (Wurfintervalle) lag zwischen 20 und 52 Tagen. Derselbe Autor berichtet sogar von einem Wurf mit 165 Jungtieren. So große Jungenzahlen dürften jedoch eher eine Ausnahme sein. Wir erhielten von *D. pusilla* bisher maximal 38 Jungfische. Die Gebärzeit dauert Stunden. Bei *Nomoramphus*-Arten ist die Anzahl der Jungen sicher geringer. RICHTER (1978) erhielt bis 16 Jungtiere von *N. celebensis*. *N. ebrardtii* bekam bei uns nie mehr als 12 Jungtiere pro Wurf; diese waren zudem stets unterschiedlich groß. Es wäre interessant zu erfahren, ob hier die Ernährung der Mutter und die Adelphophagie der Jungen etwas miteinander zu tun haben. Die Jungen werden mit einer Darmausstülpung („Analblase"), deren Funktion unbekannt ist.

Wenn auch die direkte Beobachtung des Züchters am ehesten Aufschluss über die genaue Anzahl der geborenen Jungen gibt, so ist dennoch die Menge von Embryonen von Interesse, die DOWNING MEISNER & BURNS (1997) bei der Sektion ihres Museumsmaterial – also offenbar Material, das im Freiland gesammelt wurde - festgestellt haben. Sie schlüsseln diese zwar nicht nach den einzelnen Arten auf, sondern geben lediglich die maximale Anzahl an, die sie bei bestimmten Vivparie-„Typen" gefunden haben (Typ I: bis 20 Embryonen, Typ 2 bis 36 Embryonen, Typ III bis 10 Embryonen, Typ IV bis 10 Embryonen, Typ V keine Angaben), dokumentieren aber damit deren Einfluss auf den Fortpflanzungserfolg.

Abb.. 17: Geburt bei *Nomorhamphus liemi*. Foto: H.-J. Richter
Fig. 17: Birth of *Nomorhamphus liemi*. Photo: H.-J. Richter

10. Postscript

Alle, die sich jemals mit lebendgebärenden Halbschnabelhechten befasst haben, werden zugeben müssen, dass es sich um sehr interessante Fische handelt, die z. Zt. aber offenbar nicht allzu viele Freunde haben.. Während der Niederschrift dieses Artikels war es z.B. unmöglich *Hemiramphodon pogonognathus* zu bekommen. Auch die des Öfteren eingeführten (neuen?) Arten scheinen sich nicht lange in unseren Aquarien zu halten. Einige Arten, u.a. die der Gattung *Hemirhamphodon*, stellen sicher hohe Anforderungen an den Halter und Züchter. Dass aber eine Zucht sogar regelmäßig gelingen kann, ist aus der aquaristischen Literatur bekannt. Damit ist eine wichtige Voraussetzung gegeben, wenigstens einen Teil der großen Kenntnislücken zu füllen und eigene Untersuchungen z.B. zur Partnerwahl, der intra- und intersexuellen Selektion, zu Hierarchien innerhalb einer Gruppe u.a., durchzuführen. Auch reisende Aquarianer sollten einem Gewässer mit Halbschnabelhechten vielleicht ein paar Tage mehr als bisher widmen.

Danksagung
Ich danke ganz herzlich Herrn M. BRENNER für vielfältige technische Hilfe.

Literatur

ALEXANDER, R., MCN. (1967): Mechanism of the jaws of some atheriniform fishes. J. Zool., London 151: 223-255.

ANDERSON, W.D. III & COLLETTE, B.B. (1991): Revision of the freshwater viviparous halfbeaks of the genus *Hemirhamphodon* (Teleostei: Hemiramphidae). Ichthyol. Explor. Freshwaters 2: 151-176.

BERTEN, G. & GREVEN, H. (1991): Beobachtungen zum agonistischen Verhalten von *Dermogenys pusillus* van Hasselt, 1837 (Teleostei, Hemirhamphidae). I. Das Verhaltensrepertoire. Z. Fischkunde 1: 47-67

BORK, D. & MAYLAND, H.J. (1998): Seltene Schönheiten im Süßwasseraquarium. Birgit Schmettkamp Verlag, Bornheim.

BOUGHTON, D.A., COLLETTE, B.B. & MCCUNE, A.R. (1991): Heterochrony in jaw morphology of needlefishes (Teleostei: Belonidae). Syst. Zool. 40: 329-354.

BREMBACH, K. (1976): Anatomische Beiträge zur Systematik lebendgebärender Halbschnäbler (Hemiramphidae, Pisces). Z. zool. Syst. Evolut.-forsch 14: 169-177.

BREMBACH, M. (1978): *Hemirhamphodon* – der Zahnleistenhalbschnäbler. Aquarienmagazin 12: 498-503.

BREMBACH, M. (1991): Lebendgebärende Halbschnäbler. Verlag Natur & Wissenschaft. Solingen

CLEMEN, G., WANNINGER, A. & GREVEN, H. (1997): The development of the dentigerous bones and teeth in the hemirhamphid fish *Dermogenys pusillus* (Atheriniformes, Teleostei). Ann Anat. 179: 165-174.

COLLETTE, B.B. (1995): *Tondanichthys kottelati*, a new genus and species of freshwater halfbeak (Teleostei: Hemiramphidae) from Sulawesi. Ichthyol. Expl. Freshwaters 6, 171-174

DOKOUPIL, N. (1988): *Dermogenys pusillus*. Ergänzungen – Richtigstellungen – Neues. das Aquarium 22: 276-279.

DOWNING, A.L. & BURNS, J.R. (1995) Testis morphology and spermatozeugma formation in three genera of viviparous halfbeaks: *Nomorhamphus*, *Dermogenys*, and *Hemirhamphodon* (Teleostei: Hemiramphidae). J. Morphol. 225: 329-343.

DOWNING MEISNER, A. & BURNS, J.R. (1997a): Viviparity in the halfbeak genera *Dermogenys* and *Nomorhamphus* (Teleostei: Hemiramphidae). J. Morph. 234: 295-317.

DOWNING MEISNER, A.D. & BURNS, J.R. (1997b): Testis and andropodial development in the viviparous halfbeak *Dermogenys* sp. (Teleostei: Hemiramphidae). Copeia 1997: 44-52.

DOWNING MEISNER, A. (2001): Phylogenetic systematics of the viviparous halfbeak genera *Dermogenys* and *Nomorhamphus* (Teleostei: Hemiramphidae: Zenarchopterinae). Zool. J. Linn. Soc. 133: 199-283.

FLEGLER, CH. (1977): Electron microscopic studies on the development of the chorion of the viviparous teleost *Dermogenys pusillus* (Hemirhamphidae). Cell Tiss. Res. 179: 255-270.

FORWARD, R.B.& WATERMAN, T.H. (1973): Evidence for E-Vector and light intensity pattern discrimination by the teleost *Dermogenys*. J. comp. Physiol. 87: 189-202.

GRELL, W. (1998): Pflege und Zucht eines eierlegenden Halbschnabelhechtes. Aquaristik aktuell 11/12: 24-26.

GREVEN, H. (1995): Viviparie bei Aquarienfischen (Poeciliidae, Goodeidae, Anablepidae, Hemiramphidae), pp. 141-160. In: Fortpflanzungsbiologie der Aquarienfische (GREVEN, H. & RIEHL, R. 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 Aquarienfische (GREVEN, H. & RIEHL, R., eds). Birgit Schmettkamp Verlag, Bornheim.

GREVEN, H. (1999a): Anmerkungen zur sexuellen

Selektion bei Lebendgebärenden, pp. 27-44. In: Fortpflanzungsbiologie der Aquarienfische (2) (RIEHL, R. & GREVEN, H., eds). Birgit Schmettkamp Verlag, Bornheim.

GREVEN, H. (1999b): „Unter Schmerzen sollst du Kinder gebären" (1 Moses 3,16). Tatsachen und Überlegungen zur Viviparie bei Poeciliiden. Aquaristik Fachmagazin 31 (6): 7-11.

GREVEN, H. (2000): Wie benutzt man ein Gonopodium. Aquaristik Fachmagazin 32 (154): 40-45.

GREVEN, H. (2002): Nahrungserwerb bei (Aquarien)fischen, pp. 37-54 in: Verhalten der Aquarienfische (2) (RIEHL, R. & GREVEN, H., eds). Birgit Schmettkamp Verlag, Bornheim.

Greven, H. (2003): Und willst Du nicht mein Bruder sein..... – Bemerkungen zur Aggression bei Aquarienfischen. Aquaristik Fachmagazin 35 (172): 4-12.

GREVEN, H. (2005): Structural and behavioural traits associated with sperm transfer in Poeciliinae, pp 147-165. In: Viviparous fishes (URIBE, M.C. & GRIER, H., eds). New Life Publications, Homestead, Florida 2005

GREVEN, H. & BERTEN, U. (1992): Untersuchungen zum agonistischen Verhalten von *Dermogenys pusillus* van Hasselt, 1823 (Teleostei, Hemirhamphidae). II. Verlauf und zeitliche Analyse der Kämpfe zwischen Männchen. Z. Fischkunde 1: 135-150.

GREVEN, H. & NEHRIG, N. (2004): Beobachtungen zur Balz und Paarung von *Dermogenys pusilla* van Hasselt, 1837 (Hemiramphidae, Teleostei). Z. Fischkunde 7: 9-29.

GREVEN, H., KOSTRZEWA, K. & LEO, P. (1999): Beobachtungen zum Geburtsvorgang bei *Dermogenys ebrardtii* (Hemiramphidae), pp. 85-90 in: Fortpflanzungsbiologie der Aquarienfische (2) (RIEHL, R. & GREVEN, H., eds). Birgit Schmettkamp Verlag, Bornheim.

GREVEN, H., WANNINGER, A.-CH. & CLEMEN, G. (1997): Dentigerous bones and dentition in the hemiramphid fish *Dermogenys pusillus* (Atheriniformes, Teleostei). Ann. Anat. 179: 21-32.

GROß, P. (1993): Über *Hemirhamphodon pogonognathus* (Bleeker, 1853). DGLZ-Rundschau 1: 4-8.

HERRE, A.W.C.T. (1944): A review of the halfbeaks or Hemirhamphidae of the Philippines and adjacent waters. Stanford Univ. Publish. Biol. Sci. 9: 41-86.

HOUDE, A.E. (1997): Sex, color, and mate choice in guppies. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

JACOBS, K. (1969): Die lebendgebärenden Fische der Süßgewässer. Ein Handbuch für Aquarianer und Ichthyologen. Verlag Harri Deutsch, Frankfurt, Main, Zürich

JAMIESON, B.G.M. & GRIER , H.J. (1993). Influences of phylogenetic position and fertilization biology on spermatozoal ultrastructure exemplified by exocoetoid and poeciliid fish. Hydrobiologia 271: 11-25 (1993).

KOSTREWA, K. & GREVEN, H. (1998): Beobachtungen zum agonistischen Verhalten der Männchen von *Dermogenys ebrardtii*, pp 107-115 in: Verhalten der Aquarienfische (GREVEN, H. & RIEHL, R., eds). Birgit Schmettkamp Verlag, Bornheim.

MATAYOSHI, J. & THOMSON, K.S. (1973): Why does the halfbeak have a half-beak? Discovery 8: 97-102.

MOHR, E. (1936): Hemirhamphiden-Studien IV-VI. Mitt. Zool. Mus. Berlin 21: 34-64.

MOHSIN, A.K.M. & AMBAK, M.A. (1983): Freshwater fishes of peninsular Malaysia. Penerbit Universiti Pertanian Malaysia, Kuala Lumpur.

MONTGOMERY, J.C. & SAUNDERS, A.J. (1985): Functional morphology of the piper *Hydrorhamphus ihi* with reference to the role of the lateral line feeding. Proc. R. Soc. London B 224, 197-208.

MÜLLER, H. (1983): Fische Europas. Enke Verlag, Stuttgart.

NELSON, G.G. (1975). Anatomy of the male urogenital organs of *Goodea atripinnis* and *Characodon lateralis* (Atheriniformes: Cyprinodontoidei),

and *G. atripinnis* courtship. Copeia 1975: 475-482.
PINTER, H. (1966): Handbuch der Aquarienfischzucht. Stuttgart, Kernen Verlag.
RECKEL, F. & MELZER, R.R. (2003): Regional variations in the outer retina of Atherinomorpha (Beloniformes; Atheriniformes, Cyprinodontiformes: Teleostei): Photoreceptors, cone patterns, and cone densities. J. Morph. 257: 270-288.
RECKEL, F., MELZER, R.R., PARRY, J.W.L. & BOWMAKER, J.K. (2002): The retina of five atherinomorph teleosts: Photoreceptors, patterns and spectral sensitivities. Brain Behav. Evol. 60: 249-264.
REZNICK, D.N. & MILES, D.B. (1989): Review of life histoty patterns in poeciliid fishes, pp. 125-148. In: Ecology and evolution of live bearingfishes (MEFFE, G.K. & SNELSON, F.F. eds). Prentice Hall, Englewood Clifts, New Jersey.
RICHTER, H.J. (1978): Die Geburt eines Halbschnäblers – Pflege und Zucht von *Nomorhamphus celebensis*. Aquarien Magazin 12: 192-198.
ROBERTS, T.R. (1989): The freshwater fishes of Western Borneo (Kalimantan, Barat, Indonesia). Mem. Calif. Acad. Sci. 14: 1-210.
SCHWARTZ, E. (1970): Ferntastsinnesorgane von Oberflächenfischen. Z. Morph. Tiere 67: 40-47.
SCHWARTZ, E. (1971): Die Ortung von Wasserwellen durch Oberflächenfische. Z. vergl. Physiol. 74: 64-80.
SOONG, M.H.H. (1968) Aspects of reproduction in halfbeaks. Malayan Nat. J. 21: 33-34.
STALLKNECHT, H. (1997): Halbschnäbler. Erfahrungen mit *Dermogenys pusillus*-Wildfängen aus Thailand. TI Magazin 29 (138): 6-8.
STERBA, G. (1987). Süßwasserfische aus aller Welt. Urania, Leipzig, Jena, Berlin
WEBB, P.W. (1984): Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates. Am Zool. 24: 107-120.
WEBB, P.W. & SKADSEN, J.M. (1980): Strike tactics of *Esox*. Can. J. Zool. 58: 1462-1469.
ZELLNER, S (1988): Erfahrungen mit dem Halbschnäbler *Nomorhamphus celebensis*. Das Aquarium 12: 202-206.

Zusammenfassung: In einer kurzen Übersicht werden einige strukturelle und verhaltensbiologische Besonderheiten von Vertretern lebendgebärender Hemirhamphiden vorgestellt, vornehmlich von den öfter in Aquarien gehaltenen *Dermogenys pusilla, Nomorhamphus* spp. und *Hemirhamphodon pogonognathus*, und Kenntnislücken in fast allen Bereichen der Hemiramphiden-Biologie aufgezeigt. Auffällig bei allen drei Gattungen ist der verlängerte Unterkiefer mit je einer stabilisierenden Hautfalte seitlich und einer Kielfalte an der Unterseite, das nach außen verlagerte Geruchsorgan („Nasalhörnchen") und die hechtförmige Gestalt. Das Seitenliniensystem am Kopf hat entweder freie (*D. pusilla*) oder versenkte Neuromasten (*H. pogonognathus*). Die Tiere nehmen in charakteristischer Weise Nahrung von der Wasseroberfläche auf, indem sie meist seitlich ein wenig an der Beute vorbeischwimmen, dann den Körper krümmen und die Beute ins Maul „löffeln". Kleine Beute im freien Wasser wird von *Nomorhamphus* spp. auch mit Hilfe des Saugschnappens aufgenommen. Über das Sozialleben ist kaum etwas bekannt. Im Freiland kommen die Tiere offenbar in unterschiedlich großen „Schwärmen" vor. Die adulten Weibchen von D. pusilla und *Nomorhamphus* spp. sind größer als die Männchen. Dies ist bei *H. pogonognathus* umgekehrt, so dass hier eine andere Sozialstruktur zu erwarten ist. Hinweise dafür gibt es aus der Aquaristik. Bei Auseinandersetzungen spielt der Maulkampf bei Arten mit langem Unterkiefer (*D. pusilla*) eine besondere Rolle. In gemischtgeschlechtlichen Gruppen bildet sich rasch eine Hierarchie. Zumindest im Aquarium dominierte in einer Gruppe von acht und 12 Individuen (*D. pusilla, N. ebrardtii*) stets das kräftigste Weibchen. Sekundäre Geschlechtsmerkmale sind unterschiedliche Körpergröße, Färbung, der bei

Männchen oft relativ längere Unterkiefer und der bei einigen Arten vorhandene fleischige, bei Männchen größere und auffällig gefärbte Mandibularzipfel sowie die modifizierte Analflosse des Männchens. Primäre Geschlechtsmerkmale sind der paarige Hoden, in dem auch die Spermiozeugmen gebildet werden, und das ebenfalls paarige Ovar. Die modifizierte Afterflosse der Männchen ist zwar nach lateral beweglich, wird aber bei der Kopulation ziemlich sicher nicht in die weibliche Geschlechtsöffnung eingeführt. Die aquaristische Literatur berichtet, dass *H. pogonognathus* bei der Paarung mit einem Teil seiner sehr viel größeren und weniger modifizierten Afterflosse die Genitalöffnung des Weibchens umschlingt. Die Balz von *D. pusilla* und *Nomorhamphus* sp. läuft nach einem mehr oder weniger einheitlichen Muster ab; ein häufig gezeigtes Element ist das Nibbeln am Genitalporus des Weibchens: Nicht-kooperative Weibchen sind äußerst aggressiv (*Dermogenys, Nomorhamphus*). Außer bei *H. pogonognathus*, bei dem die Kopulation mehrere Sekunden zu dauern scheint, berühren sich die Partner bei einer Kopulation extrem kurz. Die Viviparie der Hemirhamphiden ist durch eine erstaunliche Vielfalt gekennzeichnet. Die Embryonalentwicklung ist lecithotroph oder matrotroph; sie findet im Follikel statt oder die Jungen wachsen nach einer kurzen follikulären Phase in der Ovarhöhle heran. Die Jungen von *N. ebrardtii* ernähren sich im Ovar z.T. von schwächeren Geschwistern. Bei einigen *Dermogenys*-Arten und *H. pogonognatus* ist Superfötation nachgewiesen worden.

Schlüsselwörter: lebendgebärende Halbschnabelhechte, Kopfmorphologie, Nahrungsaufnahme, Sozialstruktur, primäre und sekundäre Geschlechtsmerkmale, Balz und Paarung, Lecithotrophie und Matrotrophie, Superfötation, Geburt

Summary: A short survey is given showing some structural and behavioural peculiarities of members of the viviparous halfbeaks, especially *Dermogenys pusillla, Nomorhamphus* spp. and *Hemirhamphodon pogonognathus*. These species are kept more or less regularly in aquaria. Further, gaps of knowledge in all fields of hemirhamphid biology are emphasized. Members of the three genera are characterized by their elongated lower jaw with stabilizing skin folds on each side and on its undersurface, the nose barbel and the pike-like body. The lateral line organ on the head has either free neuromasts (*D. pusilla*) or large pores (*H. pogonognathus*). Halfbeaks feed from the water surface in a characteristic way. They swim besides the prey, bent the body and „spoon" the prey from the side into the mouth. Small prey swimming in the water column is sucked in by Nomorhamphus spp. Social systems are largely unknown. In the wild animals occur in variously large groups or shoals. In adult *Dermogenys* and *Nomorhamphus* females are larger than males, but not in *Hemirhamphodon*, where males appear larger. This indicates a different social structure that actually was observed by aquarists. In males of species with an elongated lower jaws (e.g. *D. pusilla*) mouth fighting is one of the most conspicuous elements during fights. In a group containing males and females a dominance hierarchy is established. We observed that in groups of eight and 12 individuals a large female dominates (*D. pusilla, N. ebrardtii*). Secondary sex characters are the body size, colouring, the lower jaw that is relatively longer in males, the larger and more intensely coloured fleshy tip of the mandibula in some species, and the modified anal fin of the male. Primary sexual characters are the paired testes that also form spermiozeugmata and the paired ovary. The modified anal fin of the male is bent laterally during mating, but surely is not inserted in the female genital pore. Aquarists report that the male of *H. pogonognathus* clasps the urogenital opening of the female during copulation with a part of his large and less modified anal fin. Courtship in *Dermogenys* and *Nomorhamphus* follows a more or less similar pattern with nipping as one of the most conspicuous elements. Non-cooperative females are rather aggressive (*Dermogenys, Nomor-*

hamphus). The physical contact of mates is extremely short except in *H. pogonognathus*, where mating seems to last several seconds. Viviparity of hemiramphids is characterized by an enormous variety. Development of embryos may be lecithotrophic or matrotrophic, takes place in the follicle or the young leave the follicle in an early stage and grow up in the ovarian cavity. Intraovarian young of *N. ebrardtii* feed on siblings. In some Dermogenys-species and in *H. pogonognathus* superfetation has been demonstrated.

Key words: viviparous halfbeaks, head morphology, feeding, social structure, secondary and primary sexual characters, courtship and mating, lecithotrophy and matrotrophy, birth