Protogynie bei Papageifischen (Scaridae)

RUDOLF REINBOTH *

Institut für Allgemeine Zoologie, Mainz

(Z. Naturforsch. 23 b, 852—855 [1968]; eingegangen am 17. November 1967)

Histological investigation of the gonads of 24 specimens of parrotfishes, belonging to several species, revealed the existence of secondary males and of females changing into males in this family. These findings are very similar to those having been described in protogynous wrasses. Considering various data in the literature on sexual dichromatism and spawning behavior, it may be concluded that parrotfishes are protogynous, just as some wrasses, to which they are closely related.

In dem zusammenfassenden Überblick von ATZ¹ über das Vorkommen von Zwittertum und Geschlechtswechsel bei Fischen gibt es keine Angaben, die sich auf die Papageifische beziehen. Dieses Faktum ist insofern überraschend, als sich die Zahl der Beispiele für spontanen Geschlechtswechsel bei den mit den Scariden sehr nahe verwandten Labriden ständig mehrt. Die Taxonomen sehen sich sowohl bei den Labriden als auch bei den Scariden gleichartigen Schwierigkeiten gegenüber: in beiden Familien gibt es zahlreiche Arten mit stark ausgeprägtem sexuellem Dichromatismus, der zu vielen Fehlbenennungen der Spezies führte. Bei den Scariden wurde dieses Problem u. a. von SCHULTZ², WINN und BARDACH^{3, 4} sowie von RANDALL⁵ diskutiert. Bei den Labriden konnte ich am Beispiel von *Coris julis* nachweisen, daß der bei dieser Art schon von älteren Autoren beschriebene Sexualdimorphismus kein echter Sexualdimorphismus im strengen Sinne des Wortes ist, da es neben ♂♂, die sich durch ihre Morphe eindeutig von den ♀♀ unterscheiden, auch ♂♂ gibt, die äußerlich den ♀♀ gleichen⁶. Der häufig gesuchte Ausweg, dieses anscheinend schwer erklärbare Faktum verständlich zu machen, indem man die eine Sorte ♂♂ als noch nicht vollständig ausdifferenzierte Tiere deklarierte, erwies sich zumindest bei *Coris julis* als nicht gangbar, da ich unzweideutig zeigen konnte, daß solche vermeintlich „juvenilen“ ♂♂ fertil waren. Des Rätsels Lösung fand sich mit dem auf mehreren Wegen experimentell geführten Nachweis, daß bei *Coris julis* ein spontaner

Geschlechtswechsel stattfindet⁶. Die schon äußerlich als ♂♂ charakterisierbaren Tiere entstehen durch spontanen Geschlechtswechsel aus ♀♀ (Sekundär-♂♂), während die den weiblichen Tieren gleichenden ♂♂ zeitlebens ♂♂ sind (Primär-♂♂). Neuere Untersuchungen an dem diandrischen Labriden *Thalassoma bifasciatum* zeigen, daß bei ihm die Geschlechtsverhältnisse komplizierter sind als bei *Coris julis*, indem bei *Thalassoma* Primär- und Sekundärstruktur der Gonaden nicht mit einem bestimmten Farbkleid korreliert sind^{7, 8}.

Bislang liegen noch keine Angaben darüber vor, ob es hinsichtlich des Dichromatismus der Scariden Parallelen zu den komplizierten Geschlechtsverhältnissen mancher Labriden gibt. Hingegen machten RANDALL und RANDALL⁹ bemerkenswerte Verhaltensbeobachtungen an mehreren Scariden-Arten, die in diesem Zusammenhang von Interesse sind. Sie stellten nämlich fest, daß es bei einigen Scariden zwei verschiedene Modi der Fortpflanzung gibt: Gruppenlaichen und Paarlaichen. Am Gruppenlaichen partizipieren nur Tiere mit gleichartiger Färbung, während beim Paarlaichen die beiden Geschlechtspartner verschieden gefärbt sind. Damit wurde erstmals der Nachweis erbracht, daß es auch bei den Scariden — ähnlich wie bei den Labriden — Arten mit 2 morphologisch verschiedenen Männchentypen gibt. RANDALL und RANDALL⁹ beobachteten auch bei dem Labriden *Thalassoma bifasciatum* einen solchen Dualismus in der Fortpflanzungsweise. Inzwischen konnten wir die Beobachtungen von RANDALL und

* Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

¹ J. W. ATZ, in: Intersexuality in Vertebrates Including Man (C. N. ARMSTRONG et A. J. MARSHALL, ed.), Academic Press, New York 1964, p. 145—232.

² L. P. SCHULTZ, U. S. nat. Museum Bull. 214, 143 [1958].

³ H. E. WINN and J. E. BARDACH, Science [Washington] 125, 885 [1957].

⁴ H. E. WINN u. J. E. BARDACH, Zoologica, (N.Y.), 45, 29 [1960].

⁵ J. E. RANDALL, Copeia, p. 225—237 (1963).

⁶ R. REINBOTH, Zool. Jb. (Physiol.) 69, 405 [1962].

⁷ R. REINBOTH, Gen. Comp. Endocrinol. 9, (Abstract 146) [1967].

⁸ R. REINBOTH et al., in Vorbereitung.

⁹ J. E. RANDALL and H. A. RANDALL, Zoologica, (N.Y.), 48, 49 [1963].

RANDALL an *Thalassoma* weitgehend bestätigen und in vieler Hinsicht ergänzen^{7, 8}. Gleichzeitig gelang es uns, an einem umfangreichen Material aufzuzeigen, daß es bei *Thalassoma bifasciatum* spontanen Geschlechtswechsel gibt.

Die Parallelen im Verhalten und in den Besonderheiten des Dichromatismus bei den von RANDALL und RANDALL⁹ erwähnten Scariden-Arten zu den Verhältnissen bei *Thalassoma* legen es nahe, an weitere Ähnlichkeiten zwischen Labriden und Scariden zu denken und damit auch das Vorkommen von Protogynie bei den Papageifischen zu vermuten.

Leider ist es bei den Scariden im allgemeinen sehr viel schwieriger als bei den Labriden, eine größere Zahl von Tieren einer Art zu erhalten, um statistisch gut gesicherte Angaben über ihre Geschlechtsorganisation machen zu können. Gerade deshalb sollen hier aber einige Daten über Scariden mitgeteilt werden, die wir im Verlaufe unserer Untersuchungen an *Thalassoma bifasciatum* in der Karibischen See sammeln konnten. Sie werden ergänzt durch Befunde an zwei pazifischen Scariden-Arten (*Scarus californiensis* und *Nicholsina denticulata*). Dieses zuletzt genannte Material verdanke ich Herrn Dr. R. ROSENBLATT vom Scripps Institute of Oceanography, der es auf einer Forschungsexpedition dieses Instituts im Jahre 1965 sammelte und mir für die weitere Bearbeitung zur Verfügung stellte. Dafür möchte ich ihm herzlich danken. Die Papageifische aus dem Westatlantik wurden von einem kommerziellen Fischer in Reusen gefangen. Die Tab. 1 gibt einen Überblick über das Material, welches mir zur histologischen Bearbeitung zur Verfügung stand.

Zum besseren Verständnis der in dieser Arbeit verwendeten Farbkleid-Bezeichnungen möge eine Synonymie-Liste folgen auf Grund der Angaben bei WINN und BARDACH³ und RANDALL⁵:

1. *Scarus croicensis* = *Scarus punctulatus*, 2. *Sparisoma aurofrenatum* = *Sparisoma distinctum*, 3. *Sparisoma rubripinne* = *Sparisoma axillare*, 4. *Sparisoma viride* = *Sparisoma abildgaardi*.

In den Fällen 1 und 3 bezeichnet der gültige Artname (*Kursivschrift*) das Farbkleid der ♀♀ und der ihnen gleichenden („immature“) ♂♂; das Synonym wird zur Kennzeichnung des Farbkleides der farblich verschiedenen („adulten“) ♂♂ verwandt. Im Falle 2 und 4 wird umgekehrt mit dem gültigen Artnamen die Sonderfärbung der ♂♂ („Pracht-♂♂“ in meiner Terminologie) bezeichnet, während das Synonym für die Benennung des Farbkleides der ♀♀ und „unreifen“ ♂♂ gebraucht wird.

Folgende histologische Daten stützen die aus den oben genannten Gründen abgeleitete Vermutung, daß auch bei den Scariden das Vorkommen von Protogynie anzunehmen ist:

	Std.-Lg. [mm]	Geschl.	Präp.-Nr.
<i>Scarus californiensis</i> (Pellegrin)			
	288		S 12
	305	♀	S 91
	324	♀	S 66
	379	♀	S 105
	397	♀	S 107
	406	♀	S 70
	433	♀	S 55
<i>Scarus coeruleus</i> (Bloch)			
	210	♀	A 352
	220	♀	A 349
	310	♀	A 230
	470	♀	A 286
<i>Scarus taeniopterus</i> Desmarest			
	200	♀	A 353
	205	♀	A 400
<i>Scarus guacamaia</i> Cuvier			
	245	♂	A 354
<i>Sparisoma aurofrenatum</i> (Cuv. et Val.)			
	185	♀	A 231
	185	♀	A 355
	190	♀	A 327
	195	♀	A 350
<i>Sparisoma viride</i> (Bonnaterre)			
	180	♀	A 351
	200	♀	A 237
	205	♀	A 356
	210	♀	A 357
<i>Nicholsina denticulata</i> (Evermann et Radcliffe)			
	125	♀	S 9
	140	♀	S 10

Tab. 1. Erläuterung im Text.

1. Beide Tiere von *Scarus taeniopterus* waren weiblichen Geschlechts und bei beiden Individuen befand sich das ovarielle Gewebe in Degeneration. Überall in den Ovariallamellen und an der Peripherie liegen Nester mit Spermatogenese-Stadien neben zahlreichen Keimzellen, deren Geschlecht morphologisch nicht erkennbar ist (Deutogonien), (Abbn. 1 a und b *). Es gibt keinen Zweifel, daß die Gonaden beider Tiere im Begriffe waren, sich in Testes umzubilden. Die topographische Verteilung der männlichen und weiblichen Keimzelelemente erinnert an SMITH's¹⁰ Befunde bei einigen der protogynen Serraniden (der Gattung *Epinephelus*) und gleicht den Verhältnissen bei dem Labriden *Hali-choeres bivittatus* (Bloch), bei dem ich an einem sehr viel größeren Material gleichfalls Protogynie fand (unveröffentlicht).

¹⁰ C. L. SMITH, Amer. Museum Novitates 2207, 20 [1965].

* Abbn. 1 u. 2 s. Tafel S. 854 a u. b.

2. Auch bei den Scariden gibt es Testes mit typischer Sekundärstruktur. Von *Nicholsina* zunächst einmal abgesehen waren in meinem Material 9 Individuen männlichen Geschlechts. Die Testes von mindestens 6 Tieren hatten alle jene Merkmale, wie ich sie bei Labriden und Serraniden als typisch für Sekundär-Testes (Hoden, die durch Geschlechtsumwandlung aus Ovarien entstanden sind) beschrieb⁶: zentrales Lumen als Rest der ehemaligen Ovarialhöhle (Abb. 2) sowie ein Vas deferens, welches im kaudalen Bereich das zentrale Lumen wie ein doppelwandiger Zylinder umgibt. Bei 3 weiteren ♂♂ (der Arten *Scarus guacamaia* und *Sparisoma aurofrenatum*) handelt es sich mit hoher Wahrscheinlichkeit gleichfalls um Tiere mit sekundärem Testis. Die Geschlechtsorgane dieser Fische wurden jedoch technisch so schlecht präpariert, daß sich letzte Zweifel an der Richtigkeit dieser Interpretation nicht mit absoluter Sicherheit ausschließen lassen.

Es ist nun von besonderem Interesse, daß bei den Arten mit deutlich ausgeprägtem Dichromatismus, nämlich *Scarus californiensis* und *Sparisoma viride*, die ♂♂ jenes Farbkleid trugen, welches von den verschiedenen Autoren den „adulten“ ♂♂ zugeschrieben wird. Bei *Sparisoma aurofrenatum*, bei dem nach WINN und BARDACH³ der Dichromatismus weniger ausgeprägt ist als bei anderen Arten, besaßen die Tiere, die sämtlich männlichen Geschlechts waren, den von NICHOLS¹¹ für „aurofrenatum“ als charakteristisch genannten scharlachroten Streifen, der vom Mundwinkel bis unter das Auge zieht. Nach WINN und BARDACH³ ist das „aurofrenatum“-Kleid den „adulten“ ♂♂ zuzuordnen, während die ♀♀ und „unreifen“ ♂♂ dieser Art „distinctum“-Färbung haben. Die ♀♀ von *Sparisoma viride* hatten sämtlich die typische „abildgaardi“-Färbung. Die beiden in Transformation begriffenen Individuen von *Scarus taeniopterus* hatten noch die weibliche Färbung, die nach RANDALL⁵ sehr dem „croicensis“-Kleid der ♀♀ von *Scarus croicensis* Bloch ähnelt. Vor Anfertigung der histologischen Präparate hatte ich die Gonaden dieser Tiere als Ovarien klassifiziert. Es ist sehr zu bedauern, daß weder RANDALL^{5,9} noch WINN und BARDACH^{3,4} histologische Untersuchungen vorgenommen haben, zumal ihnen von *Scarus croicensis* (nach RANDALL⁵ ist eine teilweise Verwechslung mit *Scarus taeniopterus* durch

WINN und BARDACH nicht auszuschließen) und von *Scarus vetula* BLOCH und SCHNEIDER ein relativ umfangreiches Material zur Verfügung stand. Ich selbst hatte bei nicht einer der von mir untersuchten dichromatischen Arten das Glück, ein ♂ unter denjenigen Individuen zu finden, die das Kleid der ♀♀ und „unreifen“ ♂♂ hatten. Die Zahl solcher ♂♂ ist nach WINN und BARDACH⁴ gering: bei *Scarus croicensis* standen mehr als 50 ♀♀ nur 4 ihnen gleich gefärbte ♂♂ gegenüber. Bei *Scarus vetula* betrug dieses Verhältnis 33 : 3.

Sowohl RANDALL⁵ als auch WINN und BARDACH^{3,4} geben zweifellos eine falsche Interpretation ihrer eigenen Befunde, wenn sie alle ♂♂ mit dem Farbkleid, wie es die ♀♀ besitzen, als „immature“ den sogenannten „adulten“ ♂♂ mit Prachtfärbung gegenüberstellen. Einem analogen Irrtum sind frühere Autoren bei ihren Beschreibungen der Geschlechtsverhältnisse bei den Labriden *Coris julis* und *Thalassoma bifasciatum* zum Opfer gefallen⁶. In einer späteren Arbeit stellen RANDALL und RANDALL⁹ ausdrücklich fest, daß bei *Sparisoma rubripinne* (Cuv. et Val.) und *Scarus croicensis* am Gruppenlaichen gleich gefärbte ♀♀ und (reife!) ♂♂ partizipierten, während bei beiden Arten Tiere mit unterschiedlicher Färbung stets paarweise laichten. Bei *Sparisoma rubripinne* fanden sie einmal unter insgesamt 109 gespeerten gleichartig gefärbten Fischen 85 reife ♂♂ und 24 reife ♀♀. Es besteht daher kein Anlaß, RANDALLS Einschränkung⁵ zu folgen, wenn er das nur für ♂♂ charakteristische Farbkleid dichromatischer Arten „adulten“ ♂♂ zuordnet und reife ♂♂ in jenem Kleid, wie es die schlichter gefärbten ♀♀ tragen, für gelegentliche Ausnahmen unter normalerweise „unreifen“ ♂♂ in dieser Farbphase hält.

Zwei weitere Argumente aus der bisher vorliegenden Literatur über Papageifische sprechen gleichfalls zugunsten einer Protogynie, da sie in auffälliger Weise meinen früher mitgeteilten Befunden an *Coris julis* und neueren Ergebnissen an *Thalassoma bifasciatum* ähneln⁶⁻⁸: 1. Nach RANDALL und RANDALL⁹ hatten von *Sparisoma rubripinne* 85 ♂♂ und 24 ♀♀ (beide Geschlechter mit „rubripinne“-Kleid) eine durchschnittliche Standardlänge von 246,4 bzw. 246,7 mm. Dagegen maßen 29 ♂♂ der gleichen Art im „axillare“-Kleid durchschnittlich 283,2 mm. Das heißt: die ♂♂ mit Prachtfärbung sind wie bei den protogynen Labriden größer als die ♂♂ im Schlichtkleid. Es fällt auf, daß auch bei

¹¹ J. T. NICHOLS, Scientific Survey of Porto Rico and the Virgin Islands X, 299 [1930].

Abb. 1 a.

Abb. 1 b.

Abb. 1. Querschnitt durch Intermediärorganade von *Scarus taeniopterus* (Präp. A 400). a) Übersichtsbild, b) Vergrößerter Ausschnitt aus dem gleichen Präparat. Neben degenerierenden Oocyten befinden sich Nester mit verschiedenen Spermatogenese-Stadien.

Abb. 2. Querschnitt durch Sekundär-Testis von *Sparisoma viride* (Präp. A 357).

den von mir untersuchten Papageifischen (s. Tab. 1) die ♂♂ jeweils größer waren als die ♀♀. RANDALL⁵ fand bei *Scarus taeniopterus*, daß 37 ♂♂ mit „taeniopterus“-Kleid eine Standardlänge von 148 bis 235 hatten mit einer Durchschnittslänge von 195,4 mm. Das größte von ihm gefundene ♀ dieser Art maß lediglich 203 mm, ein Tier mit Übergangsfärbung 207 mm. In dieses Bild fügen sich meine Daten über die Länge der Tiere mit Intermediär-gonaden sehr gut ein. 2. WINN und BARDACH⁴ injizierten *Sparisoma viride* mit „abildgaardi“-Färbung Testosteron und erzielten auf diesem Wege eine Umwandlung des „abildgaardi“-Kleides in die „viride“-Färbung. Zugleich beobachteten sie bei unbehandelten Tieren spontane Intermediärfärbungen zwischen „abildgaardi“- und „viride“-Kleid. Auch dieser Befund steht in Parallele zu unseren Resultaten an *Coris julis* und *Thalassoma bifasciatum*.

Alle hier dargelegten Argumente und Befunde stützen und ergänzen sich wechselseitig und führen zur Annahme, daß Protogynie auch bei den mit den Labriden nahe verwandten Scariden zu finden ist. Der Mangel an ♂♂ mit Primärtestes läßt allerdings keine Entscheidung darüber zu, ob diese Protogynie dem *Coris*- oder *Thalassoma*-Typ der Labriden entspricht. Die Tatsache, daß ich bei dem einzigen Männchen des Scariden *Nicholsina denticulata*, welches ich gleichfalls Herrn Dr. ROSENBLATT verdanke, einen Primärtestis fand, läßt keine weiteren Aussagen zu, zumal SCHULTZ² hinsichtlich Farbunterschieden bei dieser Art nur ganz allgemein feststellt, daß sich das Farbkleid mit dem Alter der Tiere ändert. Es mag allerdings im Rahmen künftiger Befunde an Papageifischen interessant sein, daß nach SCHULTZ² die Gattung *Nicholsina* der gemeinsamen Stammform von Labriden und Scariden besonders nahe steht.