

Studien über das Kiemenfilter bei Süßwasserfischen.

Von

Dr. Enoch Zander

Erlangen.

Mit 17 Figuren im Text.

Jedem, der einen Süßwasserfisch aufmerksam seziert, muß es auffallen, daß die Kiemen stets frischrot und nie durch Schlamm- oder Schmutzkrusten verunreinigt sind. Zunächst bietet zwar der Kiemendeckel eine befriedigende Erklärung, aber wenn man weiter erwägt, daß der Strom des Atemwassers fortwährend aus dem Rachen an den Kiemen vorbeigetrieben wird, sowie daß nicht alle Fische in klarem Wasser leben, ja manche wie z. B. der Karpfen mit Vorliebe im Schlamm wühlen und das Wasser ihres Wohngebietes oft weit- hin trüben, so muß man nach andern Reinigungsvorrichtungen suchen, welche den mit dem Atemwasser in die Mund- und Rachenhöhle geschwemmten Substanzen den Eintritt in die Schlundtaschen wehren, etwa wie die Haare an den Stigmen der Insekten die feinen Tracheen vor dem Staub der Luft schützen. Aber man wird vergeblich Umschau in der Literatur halten, um genaueren Aufschluß über die Beschaffenheit dieser Einrichtungen zu finden. Zwar ist durch BOAS (8) und SCHULZE (11) an den Kiemenbogen der Batrachierlarven ein sehr zierlicher Filterapparat nachgewiesen worden, für die Fische liegen jedoch keine ausführlichen Angaben vor. Nachdem einmal meine Aufmerksamkeit auf diese Frage gelenkt war, folgte ich gern einer Anregung meines verehrten Lehrers, Herrn Prof. Dr. FLEISCHMANN, diese interessanten Filterapparate bei Süßwasserfischen eingehender zu untersuchen und will im folgenden meine Resultate schildern.

Als gewissenhafter Chronist muß ich zunächst darüber Rechenschaft ablegen, was bisher auf dem von mir beschrifteten Gebiete geleistet worden ist, da die hier zu schildernden Einrichtungen dank

ihrer wunderbaren Gestaltung sorgfältigen Beobachtern nicht entgehen konnten. In der Tat stoßen wir in der ichthyologischen Literatur des vergangenen Jahrhunderts wiederholt auf kurze Mitteilungen über das Kiemenfilter der Fische. Auffallenderweise gleiten aber sämtliche Autoren mit wenigen Worten über die Form und Struktur desselben hinweg und schildern bloß mehr oder minder ausführlich seine physiologische Bedeutung.

Die ältesten Aufzeichnungen fand ich in CUVIER und VALENCIENNES' Naturgeschichte der Fische (1). Im ersten einleitenden Bande berichtet CUVIER auf p. 354 folgendes: »Die innere Kante der Kiemenbogen zieren kleine knöcherne Platten, Zapfen oder Blättchen, die gewöhnlich mit Zähnen in spezifisch wechselnder Anordnung besetzt sind. Sie dienen allgemein dazu, die Substanzen, welche der Fisch verschlingt, festzuhalten und zu verhindern, daß dieselben mit dem Atemwasser entweichen und sich in den Falten der Atemplatten festsetzen. Diese kleinen Gebilde leisten in ihrer Weise dasselbe, wie die Epiglottis der Säugetiere und die Zähne am Kehlkopfrande der Vögel.

SIEBOLD und STANNIUS erwähnen kurz (2), daß die konvexe Fläche der Kiemenbogen und ihr Innenrand gewöhnlich mit eigentümlichen, rauhen, oft ossifizierten Oberhautgebilden in Form von Plättchen, Tuberkeln, Zähnen, Zangen, Spitzen usw. besetzt sind, welche das Eindringen von Speisen in die Kiemenhöhle hindern.

Sehr anziehende Gedanken über den Filterapparat der Fische sprechen BERGMANN und LEUCKART (3) aus. Ich lasse ihre Beschreibung (p. 225) hier unverkürzt folgen, weil sie von scharfer Beobachtung zeugt. »Die vier knöchernen Kiemenbogen sind von Schleimhaut bekleidet, welche die Grundlage zahlreicher Fortsätze bildet. Nach der Mundhöhle hin ist sie häufig mit Hartteilen, feinen Zähnen usw. inkrustiert, welche vielleicht hier und da auch den Zweck haben, kleine, dem inspirierten Wasser beigemengte Gegenstände abzuhalten, daß sie in die Kiemenhöhlen gelangen. Von einem Kiemenbogen gegen den andern hin, also in die Öffnung zwischen beiden vorgestreckt, findet man häufig Erhebungen, welche an den beiden, eine Kiemenspalte begrenzenden Bogen alternierend stehen, so daß die Spalte dadurch eine Zickzackform erhält. Das wird gewiß als ein Schutz der Kiemenhöhle gegen fremde Körper anzusehen sein.« Wenige Seiten später (p. 229) kommen die Verfasser noch einmal auf denselben Gegenstand zurück und führen folgendes aus: »Es leuchtet ein, daß eine Spalte von gewisser Länge,

d. h. zwischen zwei Punkten von bestimmter Entfernung verlaufend, bei einer bestimmten Breite den kleinsten Querschnitt hat, wenn sie in gerader Richtung geht. Läuft sie nicht gerade, sondern z. B. im Zickzack, so bietet sie bei gleicher Breite einen größeren Querschnitt, bei gleichem Querschnitt eine geringere Breite. Durch die Zacken, welche an den Kiemenbogen vieler Fische gegen die Kiemenspalte hin gerichtet stehen, wird jede Kiemenspalte zu einer im Zickzack laufenden Ritze und bietet also zwischen zwei gegebenen Endpunkten eine Öffnung, welche weniger leicht fremde Körper in die Kiemenhöhle gelangen läßt, als wenn sie zwischen denselben Endpunkten verlaufend eine gerade Linie verfolgte und dabei dieselbe Größe der Öffnung böte, indem sie alsdann breiter sein müßte.«

In der Monographie der österreichischen Süßwasserfische von HECKEL und KNER (4) begegnet uns zum ersten Male eine wissenschaftliche Bezeichnung für die Filterfortsätze des Kiemenkorbes. Sie werden dort »Rechenzähne« genannt, jedoch so ungenügend beschrieben, daß man keine richtige Vorstellung von ihrer mannigfaltigen Form und Anordnung erhält. Z. B. werden (p. 56) die »Rechenzähne« des Karpfen folgendermaßen geschildert: »Alle Kiemenbogen sind mit fast gleich langen Rechenzähnen besetzt, von kompresser Klingensform mit gezählelter Schneide und gerade nach einwärts gekehrter Spitze.«

Die von HECKEL und KNER gewählte Benennung fand nicht den Beifall jüngerer Autoren, denn in den ichthyologischen Werken aus der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts sind die Filterapparate der Fische stets als »Reusenzähne« oder »Kiemenreuse« verzeichnet. Diese Namensänderung hatte jedoch keine Vertiefung unsrer Kenntnisse zur Folge. Wenn auch die Reusenzähne gelegentlich, so von HEINCKE (7), LEUNIS (9), GÜNTHER (10), GEGENBAUR (15), erwähnt werden, so liegt doch meines Wissens seit dem Jahre 1860 keine einzige Mitteilung vor, die an Ausführlichkeit die Angaben von BERGMANN und LEUCKART (3) erreichte. Ich wende mich deshalb sogleich dazu, meine eignen Befunde zu schildern und auf die mannigfach wechselnde Form und Anordnung der »Reusenzähne« aufmerksam zu machen. Zuerst sollen jedoch Bau und Funktion der »Reusenzähne« besprochen werden.

Die bisher übliche Bezeichnung »Reusenzähne« trifft die morphologische und physiologische Bedeutung der zu schildernden Einrichtungen in keiner Weise. Selbst bei oberflächlicher Untersuchung sieht man, daß die »Reusenzähne« keine Hartgebilde sind, die den

an den Kiefer- und Schlundknochen vorkommenden Zähnen verglichen werden könnten. Sie stellen vielmehr, wie schon BERGMANN und LEUCKART (3) richtig erkannten, zapfenartige Wucherungen der Rachenschleimhaut (Fig. 1 *e*) am Eingange der Schlundtaschen (*sp*) dar, deren innere Ränder sie in wechselnder Form und Zahl zieren (Fig. 1 *s*). Da sie dem durch die Kiemenspalten ab-

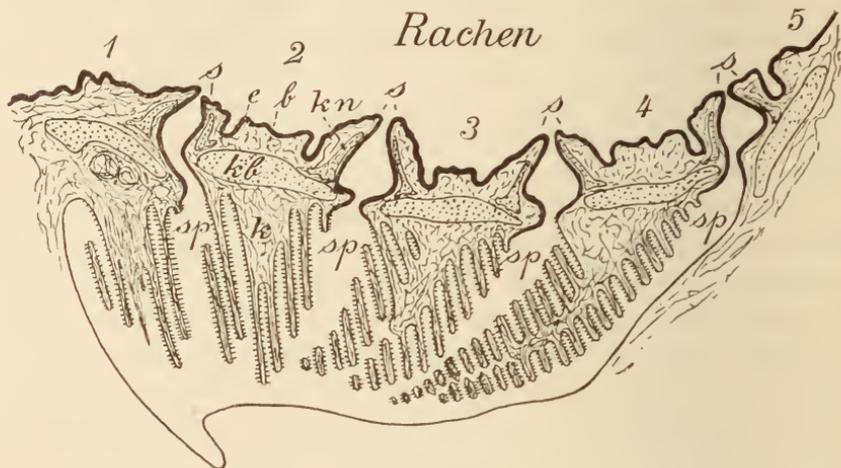


Fig. 1.

Querschnitt durch den Kiemenkorb von *Cyprinus carpio*. Vergr. 20 : 1. *e*, Schleimhaut; *b*, Bindegewebe; *k*, Kieme; *kb*, Kiemenbogenskelett; *kn*, Knochen der Siebfortsätze; *s*, Siebfortsätze; *sp*, Schlundspalten; 1—5, Kiemenbögen.

fließenden Wasser standhalten müssen, ist ihr bindegewebiger Kern (Fig. 1 *b*) durch kleine Knochenelemente (Fig. 1 *kn*) gestützt. Nichtsdestoweniger bleiben die »Reusenzähne« dem Skelett der Schlundregion vollkommen fremd, da die Knochenplättchen, wie auch GÜNTHER (10) feststellte, ohne festen Zusammenhang mit dem knöchernen Kiemenbogen (Fig. 1 *kb*) als selbständige Elemente völlig isoliert im Bindegewebe liegen. Es wäre also viel passender, nicht von »Reusenzähnen«, sondern von »Reusenfortsätzen« zu sprechen, wenn nicht das Wort »Reuse« zu falschen Vorstellungen über die Funktion der fraglichen Fortsätze Anlaß geben könnte.

Die physiologische Bedeutung der Schleimhautfortsätze ist eine doppelte. Dadurch, daß sie Organismen und festen Substanzen den Eintritt in die Schlundtaschen verwehren, schützen sie nicht allein die Atemplatten vor Verunreinigungen, sondern dienen zugleich auch dem Nahrungsbedürfnis der Fische. Während man bisher die Vorsprünge am Schlundtaschenrande hauptsächlich

als Schutzapparate für die Kiemen ansah, glaube ich nicht fehl zu gehen, wenn ich ihre eminente Bedeutung für die Ernährung der Fische hervorhebe. Ja, wie ich später nachweisen werde, ist die mannigfaltige Ausbildung des Filterapparates vorwiegend durch die verschiedene Zusammensetzung der Nahrung bedingt, darum kann man den Kiemenkorb wohl einer dem Fischfange dienenden Reuse vergleichen. Man muß sich aber vergegenwärtigen, daß der Kiemenkorb nicht starr und unbeweglich mit dem Skelett der Rachenwand verbunden ist, wie das Maschenwerk mit den Reifen einer Reuse; Mund- und Rachenhöhle der Fische bilden vielmehr einen langgestreckten, dorso-ventral stark komprimierten Raum, dessen Lumen durch die Kontraktion der Kiefer- und Kiemenmuskulatur verändert wird. Verengert sich beim Schließen des Mundes die Mund- und Rachenhöhle, so wird das Wasser durch das von den Reusenzähnen gebildete Filter förmlich hindurchgepreßt, während die festen Bestandteile in der Rachenhöhle zurückbleiben.

Durch diese Betrachtungen wird ein Vergleich des Rachens mit einer Fruchtpresse geradezu herausgefordert. Wenn wir dieser Analogie folgen wollten, müßten wir aber von vornherein im Auge behalten, daß in einer Presse die massive Druckplatte als der allein bewegliche Teil gegen den feststehenden Siebboden wirkt, während in der Rachenhöhle der Fische die Verhältnisse gerade umgekehrt liegen. Das dem Druckstempel vergleichbare Gaumendach ist unveränderlich fixiert, dagegen wird der als Siebboden fungierende Kiemenkorb gegen die Schädelbasis gedrückt. Aus diesen Erwägungen empfiehlt es sich, den Vergleich mit einer Reuse fallen zu lassen und einen Ausdruck zu wählen, der die geschilderte Wirkungsweise der Schleimhautfortsätze prägnant zum Ausdruck bringt. Ich schlage hierfür die Bezeichnung »Siebfortsätze« vor.

Nachdem ich den Leser über Bau und Funktion der Siebfortsätze orientiert habe, will ich die spezielle Beschreibung folgen lassen.

Form, Zahl und Anordnung der Siebfortsätze variieren zwar mannigfach, trotzdem gelingt es bei sorgfältiger Analyse, bestimmte Eigenschaftskomplexe zu finden, welche eine Gruppierung der untersuchten Species ermöglichen. Als Regel dürfen wir festhalten, daß die Siebfortsätze generell zweizeilig angeordnet sind, da sowohl die vordere, wie die hintere Kante der Kiemenbogen an ihrer der Rachenhöhle zugekehrten Seite Vorsprünge tragen kann. Es liegt

demnach im Interesse einer vereinfachten Darstellung, vorder- und hinterständige Siebfortsätze zu unterscheiden. Nur dem fünften Kiemenbogen, der die Rachenhöhle caudal begrenzt, fehlen stets die hinterständigen Siebfortsätze.

Bei den weitaus meisten Süßwasserfischen (*Acanthopteri*, *Lota*, *Cypriniden*) sind die Siebfortsätze am vorderen und hinteren Schlundtaschenrande gleich stark entwickelt, aber aus ihrer größeren oder feineren Modellierung und Anordnung ergeben sich augenfällige Unterschiede zwischen *Acanthopteri* und *Cypriniden*.

Im einfachsten Falle entspringen von den Kiemenbogenkanten niedrige, lateral mehr oder weniger komprimierte Knötchen, die in größeren Abständen derart alternierend stehen, daß die Vorsprünge der benachbarten Kiemenbogen ineinander greifen. Dadurch wird die Kommunikation der Schlundtaschen mit der Rachenhöhle auf einen wellenförmig verlaufenden Spalt reduziert, wie wir sehr deutlich

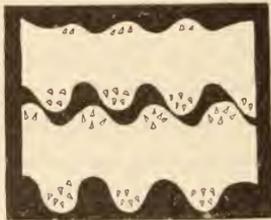


Fig. 2.

Ausschnitt aus dem Kiemenfilter von *Acerina cernua*. Vergr. 8:1.

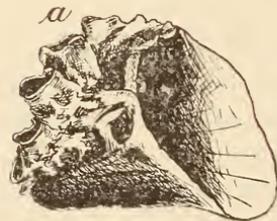


Fig. 3.

Knöchelchen aus einem Siebfortsatz von *Lota vulgaris*. Vergr. 20:1.
α, Alveolarkruste.

an dem in Fig. 2 abgebildeten Ausschnitte aus dem Kiemenkorbe von *Acerina cernua* erkennen. Die Oberfläche der einzelnen Siebfortsätze erscheint bei frischen oder in Formalin konservierten Fischen vollkommen glatt oder doch nur feinhöckerig. An Spirituspräparaten treten jedoch infolge der Schrumpfung des Epithels zahlreiche feine Zähnechen über die Schleimhaut hervor (Fig. 2). Die Basis der Zähnechen ist in kleine Knochenkegel eingelassen, welche in spezifisch wechselnder Ausdehnung die Oberfläche der Stützknochen in Form einer Kruste überziehen. Die Skelettelemente, welche die einzelnen Siebfortsätze versteifen, fügen sich vollkommen der Form des Epithelüberzuges ein und bilden hohle (*Lota*) oder von spongiosum Gerüst erfüllte (*Perca*) Glocken (Fig. 3), deren verbreiterte Ränder dem Kiemenbogen anliegen.

In dieser Form und Anordnung finden wir die Siebfortsätze bei *Acanthopteri* (*Perca*, *Acerina*) und *Lota*.

Während Dentale, Prämaxille, Vomer und die Ossa pharyngea superiora et inferiora bei *Acerina cernua* dichtgestellte »Bürstenzähne« tragen, bildet die Schleimhaut der vorderen und hinteren Kante der Kiemenbogen niedrige stumpfkegelförmige Höckerchen, die lateral sehr

wenig komprimiert sind (Fig. 2). Die hintere Kante des vierten und die vordere des fünften Kiemenbogens besitzen keine Siebfortsätze, so daß die Ränder der letzten sehr kleinen Kiemenpalte vollkommen glatt erscheinen. Die der Rachenhöhle zugekehrte, mediale Fläche der Siebfortsätze ist mit einigen größeren Zähnechen besetzt, deren Spitzen gegen den Ösophagus ragen.

Die Siebfortsätze von *Lota vulgaris*, die ähnlich geformt und angeordnet sind wie bei *Acerina*, zeichnet ein reicherer Besatz kräftiger konischer Zähne aus. Wie bei *Acerina* sitzen die Zähnechen nur der medialen Fläche der Siebfortsätze an.

Im Gegensatz zu *Acerina* und *Lota* sind die Siebfortsätze von *Perca fluviatilis* nicht an sämtlichen Kiemenbogen gleich gestaltet. An der vorderen, dem Kiemendeckel zugekehrten Kante des ersten Kiemenbogens fallen langgestreckte, messerförmige Anhänge auf, die, in den lateralen Winkeln des Kiemenbogens am längsten, nach seinem dorsalen und ventralen Ende zu immer kleiner werden. An der hinteren Kante des ersten und an den folgenden Kiemenbogen stehen dagegen wie bei *Acerina* und *Lota* niedrige, komprimierte Höckerchen. Auch die hintere Kante des vierten Kiemenbogens ist bei *Perca* schwach eingekerbt, während die vordere des fünften keine Siebfortsätze trägt. Der reiche Zähnechenbesatz der Siebfortsätze beschränkt sich nicht auf die mediale Fläche, sondern dehnt sich allseitig bis an die Basis der Fortsätze aus. Die einzelnen Zähnechen, die viel feiner als bei den vorher genannten Arten sind, stecken in kegelförmigen Erhebungen der Schleimhaut. Die Knochen des Kiefergaumenapparates und die Ossa pharyngea sind bei *Perca* wie auch bei *Lota* mit zahlreichen Zähnechen dicht besetzt.

Von den primitiven Siebfortsätzen der *Acanthopteri* führt uns das vergleichende Studium zu dem Kiemenfilter der artenreichen Familie der *Cypriniden*, die ebenfalls durch die gleichmäßige Entwicklung der vorder- und hinterständigen Siebfortsätze charakterisiert sind. Im übrigen geben aber die wunderbar zierliche Form und die dichtgedrängte Anordnung der Siebfortsätze, Hand in Hand mit dem gänzlichen Mangel jeglicher zum Ergreifen der Beute geeigneter spitzer Zähne, sowie der Besitz kräftiger Kauzähne im hintersten Abschnitte der Rachenhöhle dem Relief der Mund- und Rachenhöhle bei *Cypriniden* ein typisch andres Gepräge als bei den *Acanthopteri* und *Lota*.

Bei allen *Cypriniden* hat die Natur das Bestreben, ein möglichst feines Filterwerk vor den Kiemen zu bilden. Dies erreicht sie in sehr verschiedener Weise. Während die Zahl der Siebfortsätze

stets sehr groß ist, unterliegen ihre feinere Modellierung und ihre Gruppierung großen spezifischen Schwankungen.

In der Regel seitlich stark komprimiert sind die Siebfortsätze auch bei den *Cypriniden* stets durch kleine Knochen gestützt.

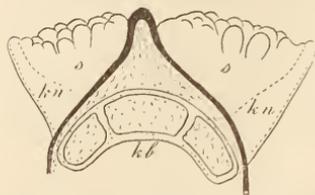


Fig. 4.

Zwei Siebfortsätze eines Kiemenbogens von *Cyprinus carpio*, von der Seite gesehen. Vergr. 7 : 1. *kb*, knöcherner Kiemenbogen; *kn*, Skelett der Siebfortsätze; *s*, Siebfortsätze.

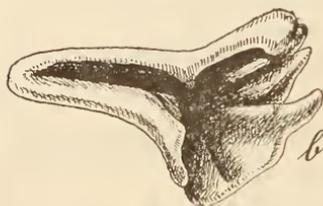


Fig. 5.

Skelett eines Siebfortsatzes von *Barbus vulgaris*. Vergr. 20 : 1. *b*, Basalplatte.

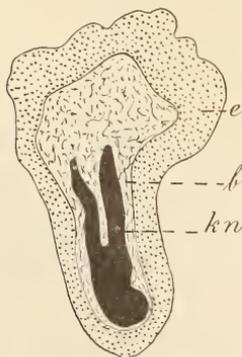


Fig. 6.

Querschnitt durch einen Siebfortsatz von *Cyprinus carpio*. Vergr. 100 : 1. *b*, Bindegewebe; *e*, Epithel; *kn*, Skelett.

Soweit ich darüber Beobachtungen angestellt habe, liegen diese Knochen nur in der äußeren, den Atemplatten benachbarten Hälfte der Siebfortsätze (Fig. 4 *kn*), während sie bei den *Acanthopteri* den ganzen Epithelzapfen erfüllen. Wir können an denselben eine verbreiterte und gelappte Basalplatte (Fig. 5 *b*), die dem Kiemenbogenskelett anliegt, und ein von dieser ausgehendes Stück unterscheiden, das unter starker Verjüngung und parallel zur äußeren Kante der Siebfortsätze (Fig. 4 *kn*) in deren Spitze vordringt. Dieses letztere Stück besitzt die Gestalt einer stark zusammengedrückten Rinne mit spaltförmiger Höhlung (Fig. 5), die sich gegen das Mesoderm öffnet. Auf Querschnitten (Fig. 6 *kn*) zeigen daher die Knochen die Form einer Stimmgabel, deren Schenkel gegen den Rachen gerichtet sind.

Wie bei den *Acanthopteri* entspringen die Siebfortsätze meistens nicht unmittelbar nebeneinander, sondern es bleibt zwischen ihnen so viel Raum, daß die Vorsprünge des gegenüberliegenden Schlundspaltenrandes gerade in die Lücken hineinpassen, wie man die gespreizten Finger einer Hand zwischen diejenigen der andern schieben kann. Die Siebfortsätze stehen also mehr oder weniger stark alternierend. Durch diese Anordnung erhält die Schlundspalte die Gestalt einer zickzackförmigen Ritze, um die Ausdrucksweise von BERGMANN und LEUCKART (3) zu gebrauchen. Die zwischen den einzelnen Fortsätzen befindlichen Spalten werden sekundär dadurch modifiziert, daß das

Epithel der Siebfortsätze zahlreiche Höckerchen treibt, die über die Ränder vorspringend den kontinuierlichen Verlauf der Zickzackritze unendlich oft unterbrechen. Im einfachsten Falle, z. B. bei *Cobitis* und *Alburnus*, besitzt die Oberfläche der Siebfortsätze ein fein gerauhtes Aussehen.

Während der vorderen Kante des ersten Kiemenbogens bei *Cobitis fossilis* Siebfortsätze vollständig fehlen, stehen an allen übrigen Bogen niedrige, seitlich etwas komprimierte Vorsprünge, deren Oberfläche höckerig erscheint. Konisch zugespitzte Papillen mit rauhem Epithel sitzen den Kiemenbogen von *Alburnus lucidus* in großer Zahl auf mit Ausnahme der vorderen Kante des ersten Kiemenbogens. Hier sind die Siebfortsätze ähnlich wie bei *Perca* zu langen dünnen Stäben ausgewachsen, die in dichter Reihe dem Kiemendeckel anliegen.

Viel reicher sind die Siebfortsätze von *Cyprinus*, *Tinca* und *Abramis* differenziert.

Bei *Cyprinus carpio* fallen dieselben als dreieckige, seitlich stark komprimierte Platten auf, die den Kiemenbogen mit breiter Basis ansitzen (Fig. 4 s). Die mediale, in die Rachenhöhle schauende Schmalkante der einzelnen Fortsätze ist polsterartig verbreitert (Figg. 4 u. 6). Der Epithelüberzug dieses Polsters bildet, besonders am Polsterrande, zahlreiche stecknadelkopfförmige Erhebungen, die demselben ein gebuckeltes Aussehen verleihen und seine Randkontur tief eingekerbt erscheinen lassen (Fig. 7). Da die Siebfortsätze benachbarter Kiemenbogen eng ineinander greifen, werden die Spalten zwischen den Fortsätzen durch die sich berührenden peripheren Vorwölbungen der Polster in ein unregelmäßiges Lückensystem verwandelt, das der Ausschnitt aus dem Kiemenkorbe von

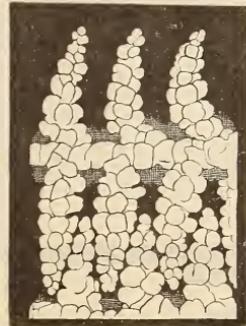


Fig. 7.

Ausschnitt aus dem Kiemenfilter von *Cyprinus carpio*. Vergr. 4:1.
Von innen gesehen.

Cyprinus carpio (Fig. 7) besser als jede Beschreibung illustriert. Die Anordnung der Siebfortsätze ist bei *Cyprinus* sehr regelmäßig, da sämtliche Kiemenspalten durch Siebfortsätze gesperrt werden. Selbst die vordere Kante des fünften Kiemenbogens trägt eine Reihe gut entwickelter Anhänge. Während ihre Zahl gegen den Ösophagus zu allmählich abnimmt, ist der Größenunterschied der Siebfortsätze an den vorderen und hinteren Kiemenbogen nicht sehr auffallend. Auch die Fortsätze jedes einzelnen Kiemenbogens weisen nur geringe

Größenvariationen auf. Nur am äußersten dorsalen und ventralen Ende der Bogen stehen einzelne kleinere Vorsprünge.

Ganz ähnlich sind Form, Zahl und Anordnung der Siebfortsätze bei *Tinca vulgaris*. Jedoch fehlen der ventralen Hälfte des ersten

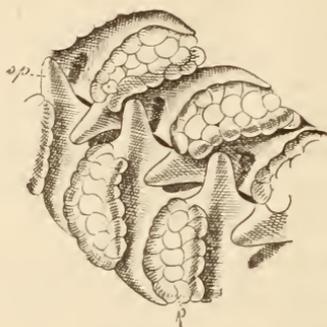


Fig. 8.

Ausschnitt aus dem Kiemenfilter von *Abramis brama*.
Vergr. 6:1 Von innen gesehen. *p*, Polster; *sp*, freie Spitze der Siebfortsätze.

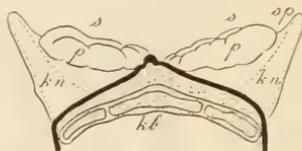


Fig. 9.

Zwei Siebfortsätze von *Abramis brama* in seitlicher Ansicht. Vergr. 7:1. *kl*, knöcherner Kiemenbogen; *kn*, Skelett der Siebfortsätze; *s*, Siebfortsätze; *p*, Polster.



Fig. 10.

Ausschnitt aus dem Kiemenkorbe von *Barbus vulgaris*.
Vergr. 8:1. Von innen gesehen.

Kiemenbogens größere vorderständige Siebfortsätze.

Bei *Abramis brama* (Figg. 8 und 9) erstreckt sich die polsterartige Verdickung der medialen Kante nicht bis an das distale Ende der Siebfortsätze, so daß die Spitzen (Figg. 8 und 9 *sp*) derselben frei in den Rachenraum vorragen. Obgleich die Polster (Fig. 9 *p*) der einzelnen Siebfortsätze nach den Seiten sehr stark ausladen, berühren sich doch die benachbarten Polsterränder nicht (Fig. 8 *p*), da die Siebfortsätze weiter auseinander stehen als bei *Cyprinus* und *Tinca*. In die dadurch entstehenden Spalten schieben sich die freien Spitzen gegenüberliegender Siebfortsätze hinein (Fig. 8).

Während bei den bisher beschriebenen Cypriniden die Siebfortsätze in Abständen an den Kiemenbogenkanten gestellt waren, sitzen dieselben bei anderen Arten in lückenloser Reihe den Kiemenbogen an. Typische Beispiele hierfür bieten *Barbus* und *Carassius*.

Die Siebfortsätze von *Barbus vulgaris* (Fig. 10) sind klein und konisch zugeschnitten; infolgedessen erscheint die Kante jedes Kiemenbogens, von innen betrachtet, wie eine Säge gekerbt. Die Fortsätze der einzelnen Bogen schieben sich mit ihren glatten Flächen so eng ineinander, daß nur in den Winkeln zwischen den Siebfort-

sätzen kleine Löcher frei bleiben, die dem Wasser den Durchtritt zu den Kiemen gestatten.

Das Kiemenfilter von *Carassius vulgaris* gehört zu den wunderbarsten Einrichtungen dieser Art, die ich bei Süßwasserfischen beobachtet habe. Die Siebfortsätze sind auffallend lang und so dicht gestellt (Fig. 11), daß sie in ihrer Gesamtheit eine über den vorderen resp. hinteren Kiemenbogenrand vorspringende Platte zu bilden scheinen. Der freie Rand dieser scheinbaren Platte ist ausgezackt, weil die einzelnen Siebfortsätze konisch endigen. Dadurch, daß die aneinanderstoßenden Ränder der Siebfortsätze einer Kiemenbogenkante wie bei andern Cypriniden (Fig. 11) zierlich gebuckelt sind, entsteht zwischen den Siebfortsätzen ein unregelmäßiges, aber äußerst feines Porensystem, das selbst die kleinsten Futterpartikelchen in der Rachenhöhle zurückhalten muß.

Die seihende Oberfläche dieses Filterapparates ist in wunderbarer Weise vergrößert. Die Siebfortsätze liegen nämlich nicht alle in einer Ebene, sondern ragen (Fig. 11) derart in die Rachenhöhle hinein, daß die vorder- und hinterständigen Vorsprünge je zweier Kiemenbogen konvergieren und, indem sie mit den Spitzen ineinandergreifen, Falten bilden, die bogenförmig die laterale Rachenwand umziehen und den Zugang zu den Kiemenpalten versperren. Der Siebapparat von *Carassius* gleicht demnach täuschend einem Faltenfilter.

Es leuchtet ein, daß der feine Verschluss der Kiemenpalten das rasche Filtrieren des Atemwassers außerordentlich erschweren würde, wenn nicht Einrichtungen vorhanden wären, welche das Wasser rasch durch das Kiemenfilter hindurchtreiben. Unzweifelhaft dient dazu ein dickes muskulöses Polster, das der Schädelbasis innerhalb des Kiemenkorbes anliegend (Fig. 12 und 13g) nach hinten und lateral zungenartig in die seitlichen Winkel der Rachenhöhle vor-springt.

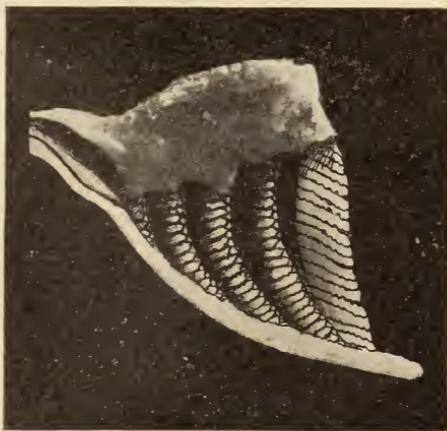


Fig. 11.
Linke Hälfte des Kiemenkorbes von *Carassius vulgaris*
Doppelte natürliche Größe.

In der Literatur habe ich über dieses Organ keine genaueren Angaben finden können. HEINCKE (6, p. 514) erwähnt beiläufig, daß die Mucosa der Schlunddecke am Eingange in die Kauhöhle ein stark muskulöses Polster bildet, welches höchst wahrscheinlich einen vollständigen Abschluß der letzteren nach dem Kiemenapparat zu herbeiführen könne. GÜNTHER (10) deutet dieses Polster als Geschmacksorgan, da er im Gewebe desselben zahlreiche Nerven erkannte. Er schreibt: »Ein eigentümliches Organ an der Decke des Gaumens der *Cypriniden* ist vielleicht ein für die Wahrnehmung des Geschmacks geeignetes Organ; bei diesen Fischen ist der Gaumen



Fig. 12.

Querschnitt durch den Kopf von *Cyprinus carpio*. Vergr. S:1. *g*, Gaumenpolster (gelb); *kd*, Kiemendeckel; *kb*, Kiemenbogen; *km*, Kiemen- und Kiefermuskulatur; *n*, Nerv des Gaumenpolsters; *s*, Siebfortsätze.

zwischen und unter den oberen Schlundknochen mit einer dicken, weichen kontraktilen Substanz ausgepolstert, welche reichlich mit Fasern aus den Nervi vagus und Glossopharyngeus versehen wird (p. 80 81). GEGENBAUR (15, II. p. 82) bezeichnet das Polster als »kontraktilen Gaumenorgan«, ohne näher auf die Struktur und Bedeutung desselben einzugehen.

Dieses Polster ist zusammengesetzt aus quergestreiften Muskelfasern, die in lockerer Anordnung senkrecht und parallel zur Schleimhaut verlaufen. Die Lücken zwischen den Muskelzügen sind in der dem Epithel zunächst liegenden Partie durch dichtes fibrilläres Bindegewebe, gegen die Schädelbasis zu durch Fettgewebe ausgefüllt. Zahlreiche nach allen Seiten ausstrahlende Nervenäste (Fig. 12 *n*) durch-

setzen das ganze Polster. Ihre Endfasern treten mit Sinnesorganen in Verbindung, die in großer Zahl in der Schleimhaut liegen. Wenn diese Nervenendapparate auch vielleicht Geschmackswahrnehmungen vermitteln, so darf man das muskulöse Polster doch nicht als Geschmacksorgan ansprechen, da die gleichen Sinnesorgane in der ganzen Mund- und Rachenhöhle verbreitet sind, ja sogar außen in der Epidermis des Kopfes, besonders zahlreich in der Mundregion, auffallen.

Bei geschlossenem Munde liegt dieses Polster den Kiemenbogen

innig an, so daß man an konservierten Fischen nicht selten die Eindrücke der Siebfortsätze in das Gaumenpolster wahrnimmt. Daher glaube ich mich zu der Behauptung berechtigt, daß das Gaumenpolster in erster Linie zur Beschleunigung der Wasserfiltration dient. Das leuchtet sofort ein, wenn wir bedenken, daß sich das Polster vermöge seiner elastischen Beschaffenheit beim Anpressen des Kiemenkorbes

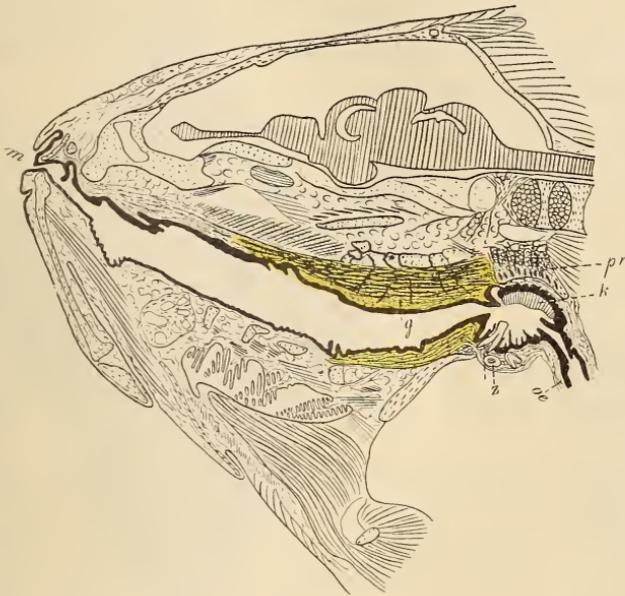


Fig. 13.

Medianer Längsschnitt durch den Kopf von *Cyprinus carpio*. Vergr. 8:1. *g*, Gaumenpolster (gelb); *k*, Kauplatte; *m*, Mund; *oe*, Ösophagus; *pr*, Proc. pharyngealis; *z*, Zähne.

an das Gaumendach innig in die Spalten und Löcher des Filters einschmiegt. Dabei wird sicherlich die Wirksamkeit des Polsters durch die Kontraktionen seiner Muskelzüge wesentlich erhöht.

Ein ähnlich strukturiertes, aber weit schwächeres Polster liegt als schmaler Kamm den Copulae der letzten Kiemenbogen (Figg. 12 und 13) auf. Durch die wellenförmigen Kontraktionen beider Polster werden wahrscheinlich die vom Wasser befreiten Nahrungsteilchen an den Kauapparat befördert. Dieser Kauapparat¹, der ausschließlich den *Cypriniden* eigentümlich ist, liegt unmittelbar vor dem Eingange in die Speiseröhre in einer kleinen gegen den Rachen durch die

¹ Genauerer über den Kauapparat der Cypriniden siehe bei HEINCKE (3) und HOPPE (9).

beschriebenen Polster abgesperrten Höhlung (Fig. 13). Derselbe setzt sich aus zwei Teilen zusammen. Auf dem verdickten inneren Rande des fünften Kiemenbogens (Schlundknochen) sitzen nach Form, Zahl und Anordnung spezifisch verschiedene, kräftige Zähne (Schlundzähne) mit breiten Kauflächen (Fig. 13 *z*). Als Widerlager derselben dient eine hornige Kauplatte (Fig. 13 *k*), welche dem pfannenförmig ausgehöhlten Processus pharyngealis des Occipitale basilare (Fig. 13 *pp*) aufliegt. Durch fünf Muskelpaare können die Schlundknochen mit den Zähnen gegen die Kauplatte nach verschiedenen Richtungen Kau- und Reibbewegungen ausführen.

Spitze konische Zähne zum Ergreifen der Beute fehlen den *Cypriniden* vollständig. Selbst rudimentäre Zahnanlagen sind in der Mundhöhle nicht nachgewiesen worden.

Während wir bisher die Siebfortsätze in gleichmäßiger Entfaltung an beiden Kanten der Kiemenbogen beobachteten, fallen bei den von mir untersuchten *Salmoniden* und *Clupeiden* (*Osmerus eperlanus*, *Coregonus fera* und *albula*, *Clupea alosa*)¹ nur an den vorderen Bogenkanten stärker entwickelte Fortsätze auf. An der hinteren Kante bleiben sie rudimentär oder fehlen sogar vollständig.

Die vorderständigen Siebfortsätze sind bei allen vier Arten konform gestaltet, so daß sich nur in der Zahl und Größe geringe spezifische Unterschiede ergeben. Die Siebfortsätze (Fig. 14) bilden lange, schmale, lateral stark zusammengedrückte Anhänge von messerförmiger Gestalt, die mit breiter Basis vom Kiemenbogen entspringend distal stark zugespitzt sind und den Kiemenbogen so aufsitzen, daß ihre Schmalkanten in die Rachenhöhle sehen (Fig. 14). Ihre Breitseiten sind mit zerstreut stehenden spitzen Zähnchen besetzt, deren Basis in kegelförmigen Erhebungen des Epithels steckt (Fig. 15*a*). Die Länge der Siebfortsätze wechselt in den verschiedenen Abschnitten der Kiemenbogen. In den lateralen Winkeln der scharf geknickten Bogen am längsten, nehmen sie dorsalwärts und ventralwärts beträchtlich an Größe ab. An den vorderen Kiemenbogen sind sie stets mächtiger entfaltet als an den letzten. Bei *Clupea alosa* (Totallänge 37 cm) messen die längsten Siebfortsätze 10,1 mm, die kürzesten 1 mm. Kürzere Siebfortsätze zeichnen *Coregonus fera* vor den andern

¹ Obgleich der Maifisch kein ständiger Süßwasserbewohner ist, habe ich ihn doch in die Reihe der von mir untersuchten Süßwasserfische aufgenommen, weil er wegen seiner Größe die zu schildernden Verhältnisse klarer zur Anschauung bringt als Maräne und Stint.

untersuchten Arten aus. Bei einem 35 cm langen Exemplare erreichen die größten Siebfortsätze nur 5,5 mm.

Die Zahl der Siebfortsätze ist bei *Clupea alosa*, *Coregonus albus* und *Osmerus eperlanus* sehr groß und schwankt z. B. bei *Clupea alosa* zwischen 40 am ersten und 27 am fünften Kiemenbogen. Bei *Coregonus fera* zähle ich dagegen am ersten Kiemenbogen nur 22, am letzten neun Siebfortsätze. Auf der rechten und linken Körperseite ist die Anzahl der

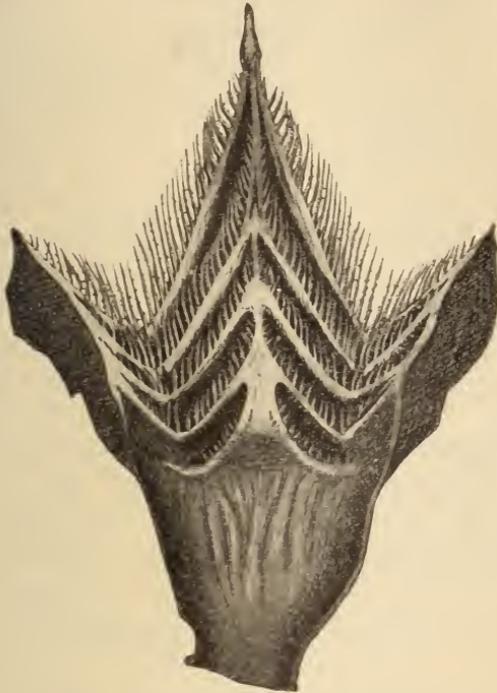


Fig. 14.

Kiemenfilter von *Clupea alosa*. Natürliche Größe, von innen gesehen.

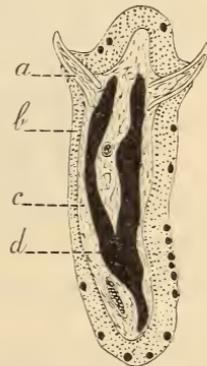


Fig. 15.

Querschnitt durch einen Siebfortsatz von *Coregonus maruina*. Vergr. 100:1. a, Zähne; b, Epithel; c, Bindegewebe; d, Skelett.

Siebfortsätze nicht immer gleich. Bei *Clupea alosa* stehen z. B. am ersten Kiemenbogen rechts 40, links 38, am dritten rechts 30, links 32, während der zweite Bogen beiderseits 38, der vierte 26 Siebfortsätze erkennen läßt.

Die Gräten, welche die einzelnen Siebfortsätze stützen, sind entsprechend der Form der Vorsprünge langgestreckt und wie bei den Cypriniden rinnenförmig gehöhlt und stark zusammengedrückt (Fig. 15 d).

Die Ausbildung der hinterständigen Siebfortsätze, welche stets die Form niedriger dreieckiger Spitzen haben, steht in Korrelation zu

der Entfaltung der vorderständigen. Bei *Coregonus fera*, deren vorderständige Siebfortsätze in geringer Zahl und Größe vorhanden sind, fallen an der hinteren Kante sämtlicher Kiemenbogen primitive Vorsprünge auf, deren Zahl zwischen 18 am ersten und 8 am vierten rechtsseitigen Kiemenbogen schwankt. *Osmerus*, *Clupea* und *Coregonus albula* mit mächtig entwickelten Siebfortsätzen der vorderen Kiemenbogenkanten weisen hinterständige Fortsätze nur an einzelnen Bogen auf und zwar *Osmerus* am dritten und vierten, *Clupea alosa* und *Coregonus albula* nur am vierten.

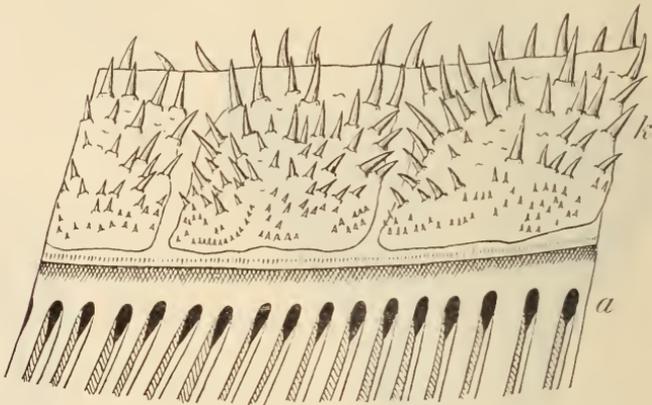


Fig. 16.

Stück eines Kiemenbogens von *Esox lucius*. Vergr. 10:1. a, Kieme; k, Knochenplatten.

Durch die einseitige Entwicklung der Siebfortsätze entsteht vor den Kiemenpalten ein feines Gitterwerk, dessen Spaltlücken durch die den Breitseiten der Siebfortsätze ansitzenden Zähnchen sekundär eingengt werden.

Spitze konische Zähnchen fehlen den Knochen des Kiefergaumenapparates und den Ossa pharyngea niemals vollständig. Eine genauere Schilderung ihrer Anordnung, die aus jedem systematischen Werke zu ersehen ist, liegt nicht im Interesse dieser Untersuchung.

Auffallenderweise kommt nicht allen Süßwasserfischen ein Filtrierapparat vor den Kiemenpalten zu. Unter den von mir untersuchten Spezies fehlen den ärgsten Räubern unserer Binnengewässer, *Esox lucius* und *Lucioperca sandra*, Siebfortsätze vollständig. Nichtsdestoweniger ist die konkave Seite der Kiemenbogen nicht glatt. Bei *Esox* sind die Ränder der Schlundpalten mit

großen, nahezu quadratischen Knochenplatten in einfacher Reihe belegt (Fig. 16 *k*), in die spitze Zähne in ungeheurer Zahl eingelassen sind. Die Größe der Zähnchen schwankt in weiten Grenzen. Während in der der Rachenhöhle zugekehrten Hälfte der Knochenplatten lange Zähne auffallen, nehmen dieselben gegen die Atemplatten (Fig. 16 *a*) zu beträchtlich an Größe ab. Die Kiemenbogen von *Lucioperca sandra* (Fig. 17) zeichnet eine doppelte Reihe von bezahnten Knochen Schildern aus. Die innere Reihe setzt sich aus Platten von zweierlei Form zusammen, indem kleinere Schilder mit niedrigem Zahnbesatz mit größeren und stark verdickten Knochen abwechseln, die besonders gegen die Rachenhöhle mit langen Zähnen besetzt sind. Die äußere Reihe wird durch kleine unregelmäßig gestaltete Schilder mit feinen Zähnchen gebildet. Die Angabe von HECKEL und KNER (4), daß der erste Kiemenbogen von *Lucioperca* mit Rechenzähnen (Siebfortsätzen) besetzt sei, kann ich nicht bestätigen. Bei dem von mir untersuchten Exemplare sind sämtliche Kiemenbogen mit Zähnchenschildern gleichmäßig bedeckt.

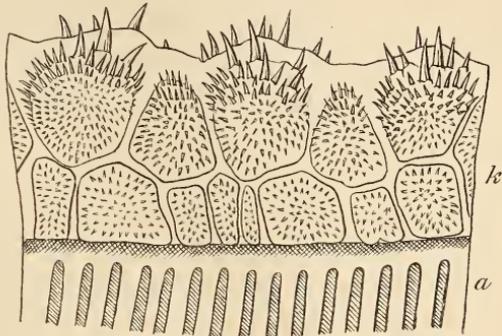


Fig. 17.

Stück eines Kiemenbogens von *Lucioperca sandra*.
Vergr. 10:1. *a*, Kieme; *k*, Knochenplatten.

Die Knochen des Kiefergaumenapparates sowie die dorsal und ventral vor dem Ösophagus liegenden Ossa pharyngea tragen bei *Esox* und *Lucioperca* zahlreiche längere oder kürzere konische Zähne, deren scharfe Spitzen nach hinten gerichtet sind. Bei *Esox* sind dieselben am Dach der Mundhöhle gelenkig mit den Knochen verbunden, so daß sie sich nach hinten zurücklegen, aber nicht nach vorn überklappen können.

Hiermit schließe ich die vergleichende Schilderung der Siebfortsätze, indem ich ihre wesentlichsten Ergebnisse kurz zusammenfasse. Die Siebfortsätze sind nach Form, Zahl und Anordnung sehr verschieden entwickelt. Wollen wir die untersuchten Species nach der Ausbildung der Siebfortsätze in ein System bringen, so würden sich folgende Gruppen umgrenzen lassen:

I. Fische ohne Siebfortsätze, aber mit reichem Zahnbesatz

auf der Innenseite der Kiemenbogen und den Knochen des Kiefergaumenapparates und den Ossa pharyngea. *Esox, Lucioperca.*

II. Fische mit Siebfortsätzen:

A. Siebfortsätze an beiden Kanten der Kiemenbogen gleich stark entwickelt:

1. Siebfortsätze einfache, rundliche Höcker, mit Zähnechen besetzt, alternierend, ineinandergreifend, Zugang zu den Schlundtaschen wellenförmiger Spalt. Reicher Zahnbesatz auf den Knochen des Kiefergaumenapparates und den Ossa pharyngea.

Perca, Accrina, Lota.

2. Siebfortsätze stark entwickelt, zahlreich, spezifisch verschieden gestaltet und angeordnet. Zwischen den Fortsätzen unregelmäßiges Poren- oder Lückensystem. Mundhöhlenepithel glatt, kontraktiles Gaumenpolster, Kauapparat im hintersten Abschnitt des Rachens.

Cypriniden.

B. Siebfortsätze nur an der vorderen Kante der Kiemenbogen stark entwickelt, messerartig, mit feinen Zähnechen besetzt, Gitter vor den Schlundspalten bildend; Zähnechen auf den Kiefergaumenknochen und den Ossa pharyngea.

Clupea alosa, Coregonus fera und albula, Osmerus.

Angesichts dieser wunderbaren Mannigfaltigkeit des Kiemenfilters bei Süßwasserfischen drängt sich die Frage auf, ob die verschiedenartige Gestalt und Anordnung der Siebfortsätze vielleicht in irgend welcher Beziehung zur Nahrung stehe. Um diese Frage erfolgreich diskutieren zu können, müssen wir zunächst feststellen, wovon sich die Fische nähren.

Unsre Kenntnis der Fischnahrung ist in den letzten Jahren wesentlich vertieft worden. Während man vor nicht allzulanger Zeit und vielleicht zum Teil auch heute noch der pelagischen Tierwelt, welche die pflanzenfreie Zone unsrer Seen belebt, eine übertrieben hohe Bedeutung für den Unterhalt der Fische zuschrieb und die Produktivität der Gewässer lediglich durch Planktonanalysen bestimmen zu können glaubte, wissen wir heute, daß das Plankton eine sehr untergeordnete Rolle als Nahrungsmittel der Süßwasserfische spielt. Es ist das Verdienst von SCHIEMENZ (16), auf dem letzten

internationalen Zoologenkongresse in Berlin nachdrücklichst auf diese Tatsache hingewiesen zu haben. In seinem Vortrage: »Die Zoologie im Dienste der Fischerei« führte SCHIEMENZ etwa folgendes aus: »Die Planktonuntersuchungen haben in der fischereilichen Süßwasserbiologie eine große Rolle gespielt und spielen sie auch zum Teil noch. Ich muß aber entschieden behaupten, daß man viel zu weit gegangen ist, wenn man aus der Menge und Beschaffenheit dieses Planktons oder Auftriebes den Nahrungswert eines Gewässers bestimmen zu können glaubte. Man ging dabei von der falschen Voraussetzung aus — vielleicht verführt durch Erfahrungen, die man im Meere gemacht hatte —, daß dieser Auftrieb, besonders der limnetischen Region, die Hauptnahrung der Fische sei. Tatsächlich nähren sich nun aber die allerwenigsten unsrer gewöhnlichen Süßwasserfische von diesem Auftrieb. Schon die einfache Tatsache, daß die meisten Eier unsrer Süßwasserfische auf der Schar¹ und dem Boden abgelegt werden, müßte eigentlich die Vermutung nahelegen, daß die Schar, welche den meisten jungen Fischen als Aufenthalt dient, in deren Ernährung eine bedeutendere Rolle spielt als der limnetische Auftrieb. Einzelne Süßwasserfische, wie der Ukelei, nähren sich zwar von Auftrieb, aber selbst dieser Fisch lebt in der Jugend am Ufer und nährt sich dort. Den Nährwert eines Gewässers für die Fische durch eine Planktonuntersuchung bestimmen zu wollen, ist durchaus falsch. Ich glaube nicht fehl zu gehen, wenn ich behaupte, daß die Hauptnahrung der Fische besteht in Arten von *Alona* (und Verwandten), *Chironomus* und Borstenwürmern. Diese Tiere kommen aber im Auftrieb nicht vor, sondern sitzen entweder im Boden, auf dem Boden, an Pflanzen oder schweben dicht über dem Boden dahin. Vorzüglich sind es die Larven der *Chironomiden*, welche die Fische dick und fett machen und welche beinahe von sämtlichen Fischen gefressen werden, gleichgültig ob das Raub- oder sogenannte Friedfische sind. Man würde viel weniger fehl gehen, wenn man den Nährwert eines Gewässers für die Fische nach der Menge der Chironomidenlarven bestimmen wollte, als wenn man es nach dem Auftrieb abschätzen wollte. Natürlich fressen nicht alle Fische lediglich diese Larven, auch Larven anderer Mücken spielen eine Rolle.«

Zu ganz ähnlichen Resultaten gelangte ARNOLD (17), der den Anteil des Planktons an der Zusammensetzung der Fischnahrung durch genaue Analysen des Darminhalts verschiedener Süßwasserfische

¹ Uferzone der Seen bis etwa 1½ Meter Wassertiefe.

feststellte. ARNOLD teilt die von ihm untersuchten Süßwasserfische in drei biologische Gruppen ein:

1) Die konstanten Planktonkonsumenten, die sich ausschließlich und immer von Plankton ernähren, wie *Osmerus eperlanus*, *Coregonus albula*, *Alburnus lucidus* u. a.

2) Die temporären Planktonkonsumenten, welche nur in der Jugend von Plankton leben, später aber zur Ernährung durch Boden- und Uferorganismen, wie Insektenlarven, Muscheln, Schnecken, Würmer usw. übergehen. Hierzu zählen *Abramis brama*, *Idus melanotus*, *Perca fluviatilis*, *Leuciscus rutilus*.

3) Fische der Uferregion, die in ihrem Leben am wenigsten oder gar nicht vom Plankton abhängen und sich vom jüngsten Alter an nur mit Ufer- und Bodenorganismen begnügen (*Acerina cernua*, *Cobitis taenia*, *Cottus gobio*, *Lota vulgaris*). *Cyprinus carpio*, *Tinca vulgaris* und Verwandte, die ARNOLD noch nicht untersuchte, dürften nach dem Verf. gleichfalls hierher zu rechnen sein.

Die Untersuchungen ARNOLDS sind für meine Betrachtung sehr wichtig, da sie uns klar und deutlich zeigen, daß die Fische in sehr verschiedener Weise die Nahrungsquellen unsrer Binnengewässer ausnutzen.

Nachdem wir dies festgestellt haben, wird es im folgenden meine Aufgabe sein, genauer zu untersuchen, ob und inwieweit die Organisation der Mund- und Rachenhöhle und im besondern der Bau des Kiemenfilters bei den von mir studierten Süßwasserfischen einer bestimmten Art von Nahrung angepaßt ist.

Ich beginne mit *Esox* und *Lucioperca*. Beide gehören zu den ärgsten Räubern unsrer Binnengewässer, die mit schier unersättlicher Mordlust allen kleineren Klassengenossen, selbst Fröschen, Vögeln und Säugetieren nachstellen¹. Da Hecht und Zander nur große Beutestücke angreifen und klare Gewässer bevorzugen, bedürfen sie keiner komplizierten Siebapparate an den Kiemenbögen, um die Nahrung in der Rachenhöhle zurückzuhalten resp.

¹ Die Gefräßigkeit des Hechtes übertrifft nach BREHM (13, p. 314) die aller andern Süßwasserfische, er verschlingt Fische aller Art, seinesgleichen nicht ausgenommen, außerdem Frösche, Vögel und Säugetiere. Auch der Zander ist nach demselben Verfasser ein außerordentlich raubgieriger Fisch. Über seine Nahrung hat RAUCH (14) genauere Angaben gemacht. Zwei bis vier Wochen alte Zander fressen *Cyclops*, *Cypris*, Daphniden und *Chironomus*-Larven, zu denen sich bei etwas älteren Tieren (6 cm) auch kleine Fische gesellen. Während im zweiten Lebensjahre die Nahrung ähnlich zusammengesetzt ist, besteht dieselbe vom dritten Lebensjahre an ausschließlich aus Fischen.

um die Kiemen vor Verunreinigungen zu schützen. Dagegen ist ein reichlicher Zahnbesatz in allen Teilen der Mund- und Rachenhöhle für das Ergreifen und Verschlingen der Beute sehr vorteilhaft.

Auch *Lota* und die *Acanthopteri* sind mehr oder weniger gefährliche Räuber, die sich ausschließlich (*Lota*, *Acerina*) oder doch wenigstens die längste Zeit ihres Lebens (*Perca*) von den Bewohnern der Schar ernähren. In der Jugend auf kleine Plankton- oder Uferentomostraken angewiesen, greifen sie mit zunehmender Größe hauptsächlich Insektenlarven, Crustaceen, später auch Fische und Frösche an.

ARNOLD, der den Darminhalt von 82 Barschen untersuchte, fand bei den kleinsten (5–6 cm) Exemplaren nur Planktonen (*Hyalodaphnia*, *Leptodora*, *Bosmina*, *Chydorus*); bei größeren Fischen (11–13,5 cm) bildeten Ufererustaceen (*Sida*, *Euricereus*) die Hauptmasse der Nahrung, daneben *Culex*, *Chironomus*, Phryganidenlarven. Große Barsche greifen Krebse (*Astacus*), Stinte, Plötzen, Karauschen, die eignen Artgenossen, selbst Frösche mit Erfolg an. Der Darminhalt von 10 kleinen Kaulbarschen (*Acerina*) bestand nach ARNOLD aus *Chironomus*, *Ceriodaphnia*, *Alona*, *Cyclops*, *Cypris* und bei einem Exemplar aus zwei Planktonen (*Leptodora* und *Hyalodaphnia*). Größere (5–6 cm) Kaulbarsche enthielten neben *Cyclops*, *Sida*, *Alona*, *Corethra* hauptsächlich *Cypris*-Arten. Im Darm ganz großer Fische befanden sich Unmengen von Schlammuscheln (*Pisidium*), ferner Larven von *Chironomus*, *Corethra*, *Sialis*, *Agrion*.

Der Darm von zwei kleinen *Lota vulgaris* (2,1–2,6 cm) war vollgestopft mit Uferentomostraken (*Pleuroxus*, *Alonopsis*, *Acroperus*, *Sida*, *Cyclops*). In zwei größeren Quappen fand ARNOLD bloß Insektenlarven (*Sialis*). Erwachsene Quappen vernichten Unmengen verschiedener Fische, auch Phryganidenlarven, Krebse und Frösche.

Dieser räuberischen Lebensweise ist die Organisation der Mund- und Rachenhöhle vortrefflich angepaßt, da spitze Zähne in dichter Anordnung den Kiefer- und Gaumenknochen, sowie den Ossa pharyngea und sogar den Siebfortsätzen aufsitzen. Obgleich die primitiv entwickelten Siebfortsätze für den Nahrungserwerb sicher nur eine untergeordnete Bedeutung haben, verengern sie die Schlundtaschen doch hinreichend, um auch kleineren Organismen das Entweichen aus der Rachenhöhle zu verwehren. Als ein wirksamer Schutz der Kiemen gegen Beschmutzung durch Schlammartikel können sie dagegen infolge ihrer weitläufigen Anordnung wohl nicht angesprochen werden. Wir finden daher die *Acanthopteri* nach den übereinstimmenden Angaben aller Beobachter hauptsächlich in klaren, reinen Seen.

Die *Cypriniden* sind ebenso wie die *Acanthopteri* Bewohner der Schar, unterscheiden sich von ihnen aber wie im Bau der Rachenhöhle,

höhle, so auch in der Lebensweise total. Während die *Acanthopteri* vorzugsweise über dem Boden zwischen den Pflanzen nach Beute jagen, wühlen die Cypriniden mit Vorliebe am Grunde der Seen und Teiche im Schlamm nach allerlei Nahrung tierischer und pflanzlicher Herkunft. Einige Beispiele mögen die Lebensgewohnheiten der Cypriniden illustrieren.

Nach BREHM (13) wühlen *Abramus* und *Tinca* der Nahrung halber im Schlamm, die in Würmern, Kerflarven, Wasserpflanzen und Schlamm selbst besteht. Kleine Brachsen von 1,5–1,8 cm Länge leben nach ARNOLD pelagisch. Der Darm der untersuchten Exemplare enthielt fast ausschließlich *Bosmina coregoni*. Ältere Brachsen (8 cm) nähren sich dagegen fast nur von Bewohnern der Ufer- und Bodenregion (*Cyclops*, *Alona*, *Diplotropis*, *Chironomus*, *Ceratopogon* u. a.).

Das Futter der Barbe bilden nach BREHM kleine Fische, Würmer, Schlamm und tierische Abfälle.

Die Nahrung des Karpfen besteht aus den in und auf dem Teichboden lebenden Organismen (Insektenlarven, Muscheln, Schnecken, Würmer, Krebse usw.) und den zwischen den Pflanzen schwebenden Uferentomostraken usw. Gegen den Herbst zu bevorzugt er pflanzliche Stoffe (Samen und Teile von Wasserpflanzen).

Cobitis lebt nach BREHM nur in Flüssen und Seen mit schlammigem Grund. Seine Nahrung besteht aus kleinem Gewürm, aller Art Wassertierchen, Fischlaich, ebenso aus vermoderten Pflanzenresten.

Die Karausche kommt nach demselben Verfasser in den verschiedenartigsten, selbst ganz trüben Gewässern vor, und gedeiht bei der schmutzigsten und schlammigsten Nahrung. Sie nährt sich hauptsächlich von Würmern, Larven, faulenden Pflanzenstoffen und Schlamm. hält sich dementsprechend die längste Zeit ihres Lebens am Grunde auf.

Die Gewohnheit der Cypriniden im Schlamm zu graben, bedingt einen sehr engen Verschluss der Kiemenspalten, weniger um die Nahrungsstoffe in der Rachenhöhle festzuhalten, als vielmehr um die Kiemen gegen Verunreinigung zu schützen. Infolgedessen beobachten wir vor den Schlundtaschen ein gröberes oder feineres Siebwerk, durch das das Wasser mit Hilfe des muskulösen Gaumenpolsters hindurchgetrieben wird. Die wunderbar feine Struktur dieses Filters bei *Carassius* habe ich weiter oben genauer geschildert. Daß eine derartige Einrichtung aber auch für eine pelagische Lebensweise vorzüglich geeignet ist, beweist die Beobachtung, daß *Alburnus lucidus* sich in erwachsenem Zustande mit Vorliebe vom limnetischen Plankton nährt. ARNOLD, der den Darminhalt von 54 Exemplaren untersuchte, konnte darin *Hyalodaphnia*, *Leptodora*, *Bosmina*, *Limnosedea*, *Diatomus*, *Chydorus*, *Melosira* usw. feststellen. Trotzdem ist *Alburnus* kein echt pelagischer Fisch, wie die später zu besprechenden Clupeiden, da aus den Befunden ARNOLDS klar hervorgeht, daß der *Uckelei*

gelegentlich auch auf der Schar seine Nahrung sucht, wo er nach SCHIEMENZ (16) seine ganze Jugendzeit verbringt. In seltenen Fällen fand ARNOLD nämlich im Darm des *Uchelei* auch Uferentomostraken (*Aeropus*, *Sida*, *Pleuroxus*), in einem Falle auch eine Mückenlarve (*Ceratopogon*).

Auf die Gewohnheit der Cypriniden, im Teichboden nach Nahrung zu suchen, scheint mir auch der Bau eines andern Organs hinzudeuten. Während nämlich bei *Clupea*, *Osmerus*, *Coregonus*, *Esox*, *Lota* und den *Acanthopteri* die Schwimmblase stets als ein einfacher langgestreckter Sack die Leibeshöhle durchzieht, ist dieselbe bei sämtlichen Cypriniden deutlich in eine kleinere vordere und größere hintere Kammer gesondert. Diese Kammerung hat für das Bodenleben eine hohe Bedeutung. Wird der Gasgehalt der vorderen Kammer zu Gunsten der hinteren verringert, so sinkt der Kopf nach unten, wodurch dem Fische das Wühlen im Schlamm wesentlich erleichtert wird. Den Schlammbeißer (*Cobitis*) zwingt sogar die rudimentäre Entwicklung der Schwimmblase zu ständigem Aufenthalte am Teichboden. Nur bei Sauerstoffmangel arbeitet er sich unter Schraubenbewegungen seines Körpers an die Wasseroberfläche, um Luft zu schnappen.

Ganz anderer Natur ist die Nahrung von *Clupea*, *Osmerus* und *Coregonus*. Diese Fische sind konstante Planktonkonsumenten im Sinne ARNOLDS, die sich während ihres ganzen Lebens in der limnetischen Region unsrer Seen aufhalten, sei es an der Oberfläche oder in größerer Tiefe. Über die Zusammensetzung ihrer Nahrung verdanken wir ARNOLD genauere Angaben. Der Stint ernährt sich im Sommer hauptsächlich von *Leptodora*; seltener wurden *Hyalodaphnia*, *Bosmina*, *Diatomus*, *Chydorus* im Magen gefunden. Bloß im Winter (Januar bis März) waren *Hyalodaphnia*, *Bosmina*, *Cyclops* und *Anuraea* häufiger gefressen worden. In dem Magen von 20 Maränen (*Coregonus albula*) fand ARNOLD hauptsächlich *Cyclops serrulatus* und einzelne Rotatorien (*Anuraea cochlearis*). *Coregonus fera* bewohnt nach BREHM die meisten Alpenseen. Sie lebt für gewöhnlich in 70—80 m Tiefe. Ihre Nahrung besteht aus sehr kleinen Wassertieren, die in der Tiefe der Binnenseen leben. Zu ihrer Beute zählen auch kleine Krebse, Wasserschnecken, Würmer und Kerbtierlarven.

Die Nahrung setzt sich also fast ausschließlich aus pelagisch lebenden Krustern zusammen. Um diese winzig kleinen Tierchen, von denen beträchtliche Mengen zur Ernährung eines Fisches nötig sind, in der Rachenhöhle festzuhalten, bedarf es besonderer Einrichtungen, die wir in den gitterförmig angeordneten Siebfortsätzen kennen gelernt haben. Die Weite dieses Gitterwerkes ist in der denkbar vollkommensten Weise der Größe der Planktonorganismen angeeignet.

Dagegen ist es kaum fein genug, um die Kiemenfalten gegen das Eindringen von Schlamm- und Schwebepartikelchen zu schützen. Diese Gefahr wird auch nur selten vorhanden sein, da Clupeiden und Salmoniden nur in klaren Wasserschichten leben. Den Siebfortsätzen der Renken, Stinte und Maränen können wir daher im Gegensatz zu denen der Cypriniden nur die Bedeutung von Fangvorrichtungen zusprechen.

Wenn wir die Ergebnisse dieser biologischen Betrachtung überblicken, so ergeben sich ganz interessante Resultate.

Zunächst können wir feststellen, daß die Siebfortsätze bei allen Süßwasserfischen mit räuberischer Lebensweise (*Esox*, *Lota*, *Acanthopteri*) gar nicht oder nur sehr primitiv entwickelt sind, während Mund- und Rachenhöhle von spitzen Zähnen zum Ergreifen der Beute starren. Alle sogenannten Friedfische besitzen dagegen ein feines Filter vor den Kiemenpalten, dessen Ausbildung eine verschiedene ist, je nachdem wir Bewohner der litoralen (Cypriniden) oder der limnetischen Region (Clupeiden, Coregonen usw.) unserer Binnengewässer untersuchen. Die Siebfortsätze der ersteren sind an beiden Kanten der Kiemenbogen gleich stark entwickelt und bei spezifisch verschiedener Gestalt so geordnet, daß zwischen ihnen ein unregelmäßiges Poren- und Lückensystem frei bleibt. Bei pelagischen Fischen hingegen stehen nur an der vorderen Kante längere Fortsätze, so daß die Kiemenpalten durch ein Gitterwerk gesperrt werden.

Wenn wir von den Fischen ohne Siebfortsätze (*Esox*, *Lucioperca*) absehen, die ARNOLD nicht untersuchte, stimmen meine Befunde im großen und ganzen mit den Ergebnissen der biologischen Studien ARNOLDS überein; allerdings ist eine Scheidung der Scharfische in temporäre Planktonkonsumenten und Fische der Uferregion, die ARNOLD durchgeführt hat, für meine Betrachtungen hinfällig, da ich nur geschlechtsreife Individuen studierte. Durch meine Studien erhalten die modernen Erfahrungen von der Zusammensetzung der Fischnahrung eine wertvolle Ergänzung, da ich zeigen konnte, daß die Organisation der Mund- und Rachenhöhle die größere Mehrzahl der Süßwasserfische befähigt, ihre Nahrung auf der Schar und am Boden zu suchen.

Erlangen, 20. Februar 1903.

Literaturverzeichnis.

1. CUVIER et VALENCIENNES, Histoire naturelle des poissons. Paris 1828. Bd. I. p. 354.
2. SIEBOLD u. STANNIUS, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. Bd. II. p. 43. 1848.
3. BERGMANN u. LEUCKART, Anatomisch-physiologische Übersicht des Tierreichs. Stuttgart 1852.
4. HECKEL u. KNER, Die Süßwasserfische der österreichischen Monarchie. 1858.
5. SIEBOLD, Die Süßwasserfische von Mitteleuropa. 1863.
6. HEINCKE, Untersuchungen über die Zähne niederer Wirbeltiere. Diese Zeitschrift. Bd. XXIII. p. 495. 1873.
7. ——— Naturgeschichte des Herings. Abhandl. d. deutsch. Seefischereivereins. Bd. II, Heft 1. 1898.
8. BOAS, Über den Conus arteriosus und die Arterienbogen der Amphibien. Morph. Jahrbuch. Bd. VII. p. 488. 1882.
9. LEUNIS, Synopsis. Bd. I. p. 639. 1883.
10. GÜNTHER, Handbuch der Ichthyologie. 1886.
11. SCHULZE, Über die inneren Kiemen der Batrachierlarven. Abh. d. königl. Akad. Wiss. Berlin. 1888 u. 1892.
12. HOPPE, Untersuchungen über den Kauapparat des Cypriniden *Leuciscus rutilus*. Diss. Leipzig 1894.
13. BREHM, Tierleben. 3. Aufl. Bd. VIII. 1896.
14. RAUCH, Der Zander. Fischerei-Zeitung. Neudamm. p. 40. 1900.
15. GEGENBAUR, Vergl. Anatomie der Wirbeltiere. II. Bd. p. 225 ff. 1901.
16. SCHIEMENZ, Die Zoologie im Dienste der Fischerei. Verh. V. intern. Zool. Kongr. Berlin 1901. p. 579.
17. ARNOLD, Über die Fischnahrung in den Binnengewässern. Ibid. p. 553.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: [75](#)

Autor(en)/Author(s): Zander Enoch

Artikel/Article: [Studien über das Kiemenfilter bei Süßwasserfischen 233-257](#)