

514.0645

5937

Download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart

1. September 1966

Nr. 159

Atemwege und Schädelbau der Fische

Von Gerd von Wahlert, Ludwigsburg

Mit 34 Abbildungen



Inhalt

	Seite
1. Einleitung: Fragestellungen und Ansätze	1
2. Die passive Atmung der Haie	
2.1. Beobachtungen und biomechanische Folgerungen	2
2.2. Experimentelle Untersuchungen	9
2.3. Erörterungen	14
3. Die Nasen-Mund-Rinnen	
3.1. Fragestellungen	15
3.2. Vorkommen und Ursprung	15
3.3. Funktion und biologische Bedeutung	20
3.4. Parachoanen, Pseudochoanen und Choanen	22
4. Die Spritzlöcher	
4.1. Fragestellungen	26
4.2. Vorkommen	27
4.3. Funktion und biologische Bedeutung	29
4.4. Akzessorische Atemwege bei anderen Fischen	30
4.5. Evolution und evolutorische Rolle	32
5. Die Nasengänge der Teleostomi	
5.1. Der Tränengang	34
5.2. Die äußeren Nasenöffnungen	36
6. Zusammenfassung und Ausblick	36
7. Summary	39
8. Literatur	39

1. Einleitung: Gegenstand, Ansätze und Ziel der Untersuchungen

Im Verlauf evolutionsbiologischer Untersuchungen an Fischen (v. WAHLERT 1955 und später) ergab sich die Notwendigkeit, die Atmung der Haie und Rochen genauer zu untersuchen. Die Beobachtung lebender Haie und die vergleichende Untersuchung konservierten Materials führte insbesondere zu folgenden Fragen:

- a) Bei der passiven Atmung schneller Haie (v. WAHLERT 1964 a, b) ist der Atemreflex offensichtlich unterdrückt. Woran liegt das?
- b) Bei vielen Haien und Rochen bestehen grubenförmige oder rinnenförmige Verbindungen zwischen Nase und Mund. Was ist ihre Funktion und deren biologische Bedeutung, und sind sie für die Elasmobranchier ursprünglich oder nicht?
- c) Nach allgemeiner Auffassung sind die Spritzlöcher aus den ersten Kiemenpalten entstanden, als diese bei der Anlagerung des Hyoidbogens an den Mandibularbogen nach oben abgedrängt wurden; eine neue eigene Funktion sollen diese Kiemenpaltenrudimente jedoch erst viel später bei einigen Elasmobranchiern, darunter den Rochen, gefunden haben. Diese Auffassung erscheint in einigen Punkten unhaltbar, insbesondere hinsichtlich der funktionellen Deutung; diesem Problem war nachzugehen.

Für die experimentelle Klärung dieser Fragen stellte das Kultusministerium des Landes Baden-Württemberg einen Arbeitsplatz an der Zoologischen Station Neapel und eine Beihilfe, die ANTON-UND-REINHARD-DOHRN-Stiftung Neapel ein Stipendium zur Verfügung. Beiden Stellen sei auch hier dafür gedankt.

Die Ergebnisse der Untersuchungen ergaben über die gesuchten Antworten hinaus neue Einsichten in die funktionelle Anatomie des Schädels der Gnathostomen und ihre Phylogenie. Sie sind hier im Anschluß an die Untersuchungen an Haien und Rochen dargestellt worden. Ihre weitere Bearbeitung kann durch die Untersuchung einer inzwischen vom Staatlichen Museum für Naturkunde erworbenen *Latimeria chalumnae* J. L. B. Smith erfolgen, für deren Beurteilung die hier vorgelegten Befunde neue Gesichtspunkte ergeben haben.

2. Die passive Atmung der Haie

2.1. Beobachtungen und biomechanische Folgerungen

Als Atemmechanik der Haie war bisher nur die aktive, mit Mundhöhlen- und Kiemenhöhlenpumpe arbeitende Wasserförderung bekannt. Ein Atemvorgang verläuft in drei Zeiten (nach BERTIN 1958):

- a) Öffnen des Mundes, Erweitern der Mundhöhle, dabei Verschuß der Kiemenpalten durch ihre äußeren Septen, die durch den Mundhöhlensog (Unterdruck innen) und unverminderten Außendruck angepreßt werden; Ansaugen von Wasser in den Mund.
- b) Schließen des Mundes, Abdichten des Mundspaltes durch die häutigen Atemfalten, die auf der Innenseite der Kiefer stehen und nun gegen die Zähne gepreßt werden; Verengung der Mundhöhle, Erweiterung der Kiemenhöhlen: Weiterleitung des Atemwassers in die Kiemenhöhlen.
- c) Weitere Kontraktion der Mundhöhle, Kontraktion der Kiemenhöhlen, Öffnen der Kiemenpalten durch Abspreizen der äußeren Septen: Ausatmen.

Neben dieser aktiven gibt es aber auch wie bei manchen Knochenfischen eine passive Atmung. Sie nützt den Wasserdurchtritt aus, der beim schnellen Schwimmen durch Mund und Kiemen erfolgt, ohne daß diese aktive Pumpbewegungen auszuführen brauchen. Bei Makrelen hat das dazu geführt, daß die der Atemwasserförderung dienende Muskulatur der Kiemendeckel rückgebildet ist (siehe dazu BERTIN 1958). Die passive Atmung wurde von mir 1963 an Sandhaien (*Carcharias taurus* Rafinesque) in den Marine Studios St. Augustine, Florida, und im Aquarium der New York Zoological Society, New York, beobachtet (v. WAHLERT 1964 a).

Die beobachteten Tiere waren in beiden Fällen etwa 2 m lang. Beim Liegen auf dem Grund und im langsamen Schwimmen zeigten sie die bekannte Pumpatmung. Beim schnelleren Schwimmen unterblieben die aktiven Bewegungen aber: Der Mund war leicht geöffnet, und die Kiemensepten zeigten durch ein schnelles Flattern einen kontinuierlich durchtretenden Wasserstrom an.

Bei den Sandhaien des New Yorker Aquariums ließ sich die Abhängigkeit der passiven Atmung von der Geschwindigkeit besonders gut beobachten. Die Tiere schwammen in einem etwa 10 m langen Schaubecken in Achten. Der eine lange Weg führte über die ganze Beckenlänge etwas nach oben; dort schwammen sie eine Wendung und dann schräg in die andere Beckenhälfte, nach deren Durchmesser sie wieder wendeten. Bei der leicht nach unten führenden Strecke wurden sie schneller als sonst und gingen dabei regelmäßig von der aktiven zur passiven Atmung über.

Die Erklärung dafür liegt auf der Hand: Die aktiven Atembewegungen können aussetzen, wenn das passiv durchtretende Wasser die Kiemen ebensogut oder besser versorgt. Die durchströmende Wassermenge hängt vom Staudruck am Munde ab, und

der Staudruck wächst mit dem Quadrat der Geschwindigkeit ($p = \frac{m}{2} \cdot v^2$). Es ist also zu erwarten, daß die Voraussetzung des passiven Wasserdurchtrittes bei beschleunigtem Schwimmen sehr plötzlich gegeben ist.

Nach der Beobachtung der passiven Atmung bei Sandhaien wurde mir ihr Vorkommen bei Zitronenhaien (*Negaprion brevirostris* [Poey]) von Dr. E. CLARK bestätigt, der Leiterin des Cape Haze Marine Laboratory, Sarasota, Florida. Dr. CLARK erinnerte sich bei einer Diskussion meiner Beobachtung daran, daß die von ihr langjährig gehaltenen und beobachteten Zitronenhaie Atembewegungen nur im Ruhen und langsamen Schwimmen erkennen ließen. Nachträglich erfuhr ich ferner, daß diese Feststellung am Zitronenhai auch schon von P. GILBERT in seinen „Electrocardiographic Studies of Free-Swimming Sharks“ (1963) publiziert worden ist: Während des aktiven Schwimmens fehlten die Kiemenbewegungen, da das Wasser kontinuierlich durch den offenen Mund und die Kiemenspalten strömte.

Da bei allen schnell genug schwimmenden Haien die gleichen physikalischen Bedingungen vorliegen, kann die passive Atmung wohl unbedenklich ihnen allen zugeschrieben werden. Dr. NIGRELLI, Aquarium New York, sah in der ihm bei Sandhaien vorgeführten passiven Atmung sofort einen mutmaßlichen Schlüssel für die schlechten Erfolge bei der Haltung größerer Haiarten, insbesondere des Blauhaies (*Prionace glauca* [Linnaeus]). Blauhaie können in hinreichend großem Freilandbecken zwar einige Wochen gehalten werden und nehmen auch Futter an, gehen dann aber ein; dieser Sachverhalt wurde mir auch von Mr. CLIFF TOWNSEND, Marine Studios St. Augustine, geschildert. NIGRELLI hält es für möglich, daß Blauhaie unter diesen Bedingungen nie die Geschwindigkeit erreichen können, die ihnen eine passive Atmung und damit — bei hinreichend großer Geschwindigkeit — eine besondere kräftige Durchspülung der Kiemen ermöglichen würde; vielleicht ist diese nur so erreichbare Kiemenbewässerung für diese Tiere unentbehrlich. Ähnliches gilt für Hammerhaie vielleicht noch stärker und schon in kürzerem Zeitraum. Dr. CLARK berichtete mir jedenfalls, daß über Nacht an der Long-Line gefangene Hammerhaie morgens regelmäßig tot wären, während mit ihnen geangelte Sandhaie noch ungeschwächt lebten. Eine mögliche Erklärung sehen wir darin, daß die Hammerhaie, an der Fortbewegung gehindert, aber durch die Fixierung am Haken erregt, den unter Streß notwendigen Atemwasserbedarf durch aktive Pumpbewegungen nicht decken können und so ersticken. Gründe dafür, daß für Hammerhaie die passive Atmung möglicherweise eine größere Rolle spielt als für andere Haie, werden wir nachher noch angeben.

Der Stoffwechsel eines Organismus wächst mit seinen physiologischen Leistungen, der eines Fisches also mit der Geschwindigkeit. Mit der Geschwindigkeit wächst aber auch der Staudruck am Mund und damit die Menge des durchtretenden Wassers, und zwar geometrisch wie der Atemwasserbedarf. Wir haben offensichtlich eine ebenso wirksame wie elegante Anpassung der Atemwasserversorgung an den Atemwasserbedarf vor uns, die durch die passive Atmung bewirkt wird.

Neben dieser Anpassung der Atmung an die Bewegung haben wir der passiven Atmung auch einen unmittelbaren Beitrag zur Bewegungsleistung zugeschrieben (v. WAHLERT 1964 b). Ausgangspunkt dafür war die Beobachtung, daß bei den schnelleren Haien insbesondere der Unterordnung Galeoidea die Kiemenspalten vielfach nicht gleichlang sind, sondern daß ihre Größe von der ersten zur letzten abnimmt. In diesen Fällen ist dann besonders deutlich, daß die Kiemenspalten ihr Atemwasser über die Brustflossen abgeben, da ihre untere Grenze auf der Höhe des Brustflossenansatzes oder höher, mitunter die letzten Kiemenspalten deutlich über der Vorderkante der Brustflossen liegen (Abb. 1). Das stellt einen auffälligen Gegensatz zu den Dornhaien und erst recht zu den Rochen dar, bei denen das Kiemenwasser ja zum Teil oder gänzlich unter die Brustflossen oder sogar den abgeplatteten Körper geleitet wird. Der Hypotremie der Rochen haben wir schon früher eine Mitwirkung bei der Fortbewegung

BRONNEN
MAY 10 1967

zugeschrieben (v. WAHLERT 1961): Der bei dem vertieften Durchatmen, das bei allen Bodenfischen einem Abschwimmen vorangeht, unter den Körper geschobene Wasserkeil hilft beim Abheben des Körpers auf jenen Abstand vom Boden, der zum Einsetzen der Vertikalbewegung der Brustflossen notwendig ist. Es lag nun nahe, auch der Hypertremie, der Oberständigkeit der Kiemenspalten der Haie, eine Mitwirkung beim Schwimmen zuzuschreiben.

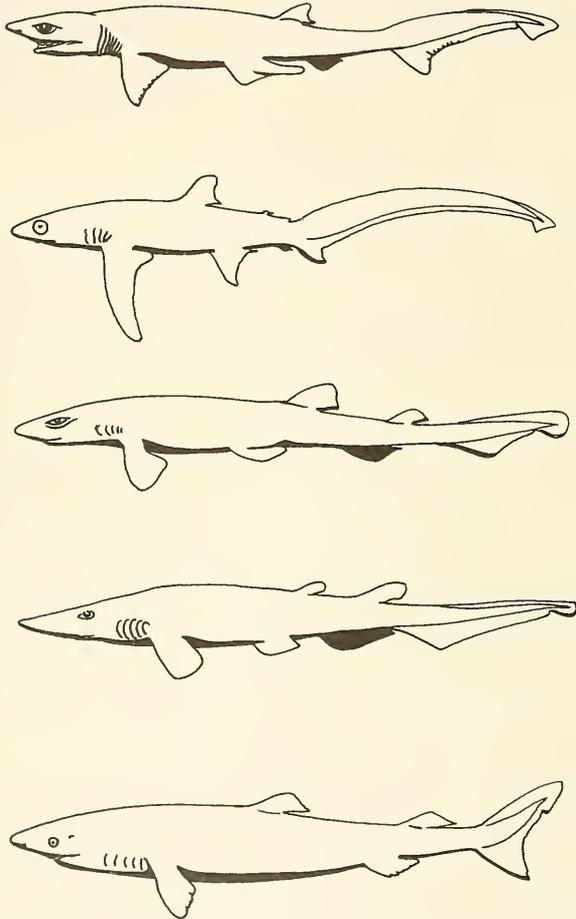


Abb. 1. Lage und Größe der Kiemenspalten bei Haien. Funktionelle Hypertremie und ausgeprägter Größenunterschied bei *Heptranchias perlo*, *Alopias superciliosus*, *Scyliorhinus torrei* und *Apristurus riveri*. Funktionelle Hypotremie bei *Somniosus microcephalus*. Alle Figuren nach BIGELOW & SCHROEDER.

Die Größenabnahme der Kiemenspalten fällt mit einer Verjüngung der Mundhöhle nach hinten zusammen, aus der das Wasser in die Kiemenhöhlen tritt. Die Verjüngung der Mundhöhle wurde bisher schon als Ausgleich des Druckabfalles gedeutet, der in der Mundhöhle entlang den inneren Kiemenhöhlenöffnungen eintritt. Beides zusammen, Verjüngung der Mundhöhle und Verminderung der Kiemenspaltenlänge, ließ erwarten, daß das Atemwasser aus allen Kiemenspalten mit gleichem Druck austritt. Dieser zunächst nur vermutete Sachverhalt sowie die partielle Oberständigkeit

der Kiemenspalten erschienen als Anzeichen einer größeren konstruktiven Genauigkeit, als man sie um der bloßen Ableitung gebrauchten Atemwassers willen erwarten würde. Dr. C. GANS, Buffalo, mit dem ich diese Fragen besprechen konnte, verdanke ich den Hinweis, daß freilich schon die Ableitung des Atemwassers biomechanische Probleme aufwirft, wenn — zumal bei höherer Geschwindigkeit — ein reibungsloser Abfluß erreicht und die Störung der Strömungsvorgänge um den Körper möglichst vermieden werden soll. Diesem Gesichtspunkt wird bei weiteren Untersuchungen Rechnung zu tragen sein. Vorerst haben wir die Bedeutung geprüft, die dem abgeleiteten Wasser möglicherweise bei der Fortbewegung zugeschrieben werden kann.

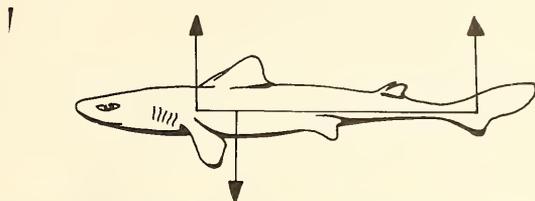


Abb. 2. Richtung der beim schwimmenden Hai auftretenden positiven und negativen Auftriebskräfte. Nach GRAY 1953.

Den nun folgenden Erörterungen und Untersuchungen liegen folgende Gesichtspunkte zugrunde. Die hier aufgeworfenen Probleme würden am ehesten und am sichersten durch Messungen an freischwimmenden, lebenden Haien verfolgt. Dafür bot sich aber keine Gelegenheit. Ebenso fehlen auch in der Literatur verlässliche Angaben über Gewicht, Wasserverdrängung bzw. spezifisches Gewicht und die Geschwindigkeit pelagischer Haie; nur aus solchen Daten könnte die Größenordnung der hier errechneten Kräfte beurteilt werden. So stand nur der Weg offen, durch notwendigerweise theoretische Untersuchungen zunächst einmal zu überprüfen, welche Phänomene mit der passiven Atmung überhaupt in Verbindung gebracht werden könnten; auf diese Weise erschien es am ehesten möglich, auch aus Gelegenheitsbeobachtungen und Literaturangaben Anhaltspunkte zur Beurteilung der Zuverlässigkeit der hier vermuteten Zusammenhänge zu gewinnen.

Wir gingen dabei von mechanischen Bedingungen des Schwimmens der Haie aus, die schwerer als das Wasser sind und ihren Antrieb hinter dem Schwerpunkt besitzen (siehe Abb. 2). Die heterozerte Schwanzflosse erzeugt ein nach oben gerichtetes Dreh-

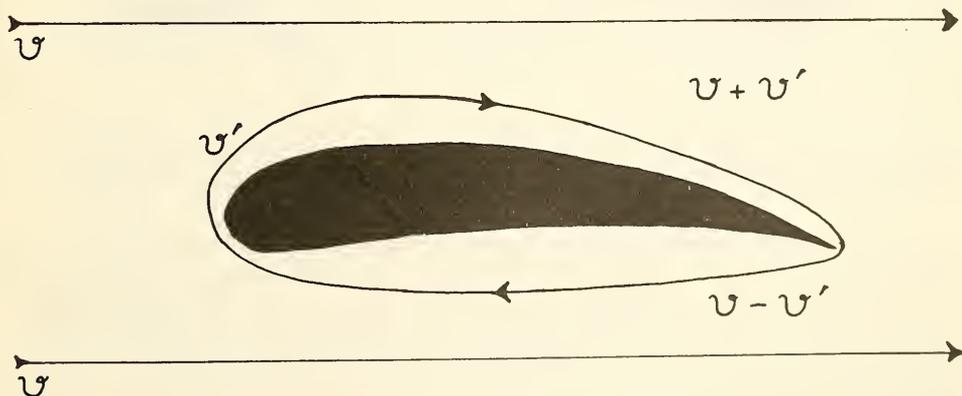


Abb. 3. Potential- und Zirkulationsströmung an einer Tragfläche. Vereinfacht nach WESTPHAL u. a.

moment, das sich als Auftrieb des Hinterkörpers auswirkt (GROVE & NEWELL 1936). Als Tragfläche für das Vorderende wirken in erster Linie die Brustflossen. Der Auftrieb an den Brustflossen wird durch die Druckdifferenz bewirkt, die auf dem Geschwindigkeitsunterschied beruht, mit dem das Medium oberhalb und unterhalb der Flossen vorbeiströmt; dieser Unterschied wird durch die Asymmetrie des Profils oder die Anstellung der tragenden Fläche erzeugt. Die Geschwindigkeiten verhalten sich wie $(v+v') : (v-v')$, wobei in der Strömungslehre v als Potentialströmung, v' als Zirkulationsströmung bezeichnet werden; der Auftrieb ist gleich der von v und v' abhängigen Druckdifferenz, nämlich

$$\begin{aligned}\Delta p &= \frac{\rho}{2} (v+v')^2 - \frac{\rho}{2} (v-v')^2 \\ &= 2 \cdot \rho \cdot v \cdot v',\end{aligned}$$

wobei ρ die Wasserdichte bezeichnet, die in diesem Falle $\rho \approx 1$ ist (siehe Abb. 3).

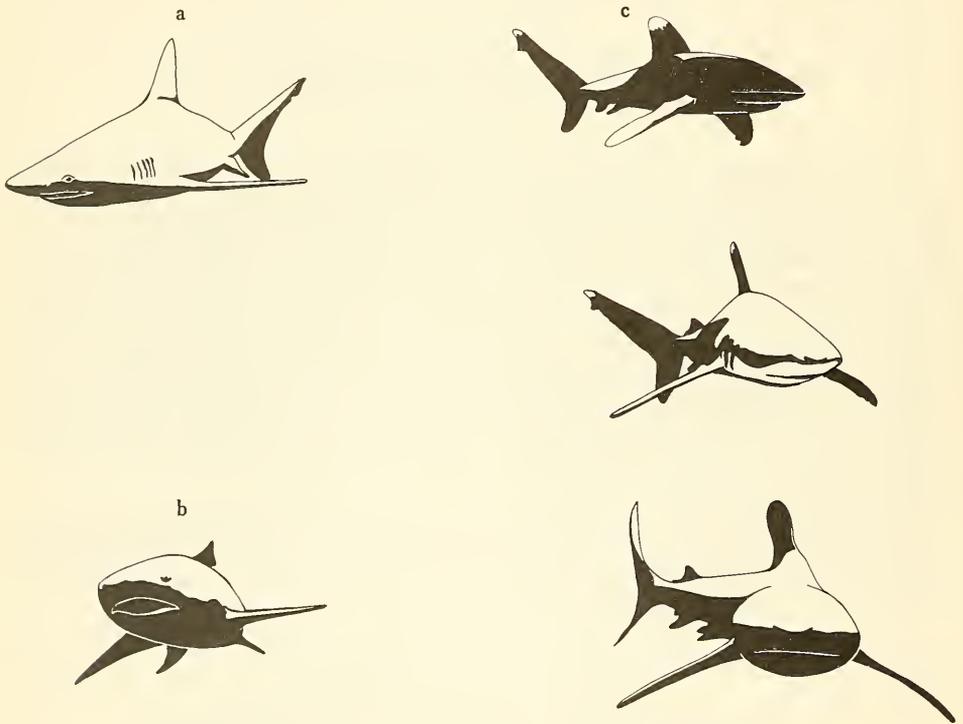


Abb. 4.

Langsam schwimmender Hai, langsam wendender Hai und schnell angreifender Hai (drei Phasen). Man beachte die Lage des Mundes und die Neigung der Brustflossen. Nach Photos von COUSTEAU u. a.

Bei der passiven Atmung tritt nun ständig eine gewisse Wassermenge durch den Mund in den Körper ein und aus den Kiemenspalten wieder aus, und zwar so, daß ein kleiner oder größerer Teil davon über die Brustflossen abströmt. Der Mund liegt unterhalb des Brustflossenansatzes (siehe Abb. 4); also gerät ein gewisser Anteil des Wassers, der sonst unterhalb der Brustflossen vorbeiströmen würde, auf deren Oberseite. Wir haben diesen Anteil des Atemwasser mit v'' bezeichnet. Zeichnen wir ihn in das Schema der Strömungsverhältnisse an der umströmten Flosse ein, so erkennen wir,

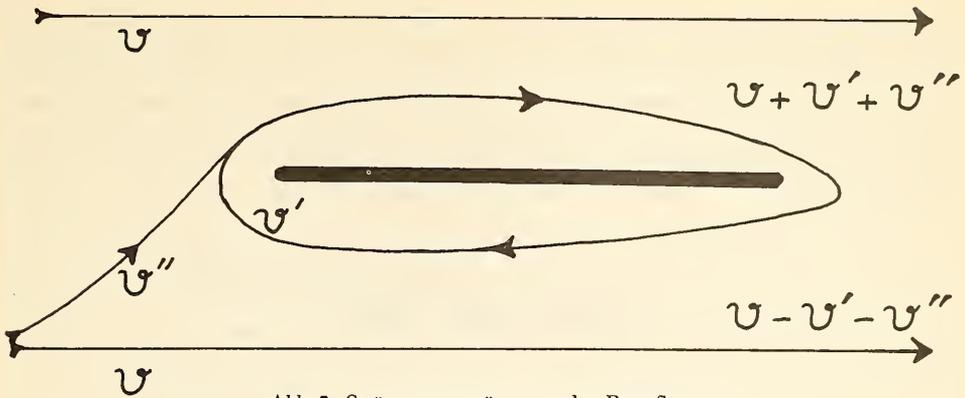


Abb. 5. Strömungsvorgänge an der Brustflosse.
 v = Potentialströmung, v' = Zirkulationsströmung, v'' = Atemwasser.

daß v'' jeweils das gleiche Vorzeichen wie v' aufweist: Die Strömungsgeschwindigkeiten für oben und unten sind demnach nunmehr mit v , v' und v'' anzugeben. Daraus folgt für den Auftrieb der passiv atmenden schnellen Haie mit passiver Atmung:

$$\Delta p_{\text{HAI}} = \frac{\rho}{2} \cdot (v + v' + v'')^2 - \frac{\rho}{2} \cdot (v - v' - v'')^2$$

$$= 2 \cdot \rho \cdot v \cdot v' + 2 \cdot \rho \cdot v \cdot v'' \text{ (siehe Abb. 5).}$$

Den passiv atmenden Haien stünde demnach ein Zusatzauftrieb zur Verfügung, in den die Geschwindigkeit wie beim Normalauftrieb zweimal als Faktor eingeht, der also mit wachsender Geschwindigkeit wie jeder Auftrieb progressiv größer wird. Das gilt um so mehr, als ja v'' mit dem Staudruck am Mund und damit dem Quadrat der Geschwindigkeit wächst. Wir haben daraus gefolgert, daß der Auftrieb pro Flächeneinheit mit steigender Schnelligkeit bei Haien noch schneller anwächst, als dies sonst, z. B. bei Flugzeugen, der Fall ist, und damit folgende Tatsachen in Verbindung gebracht (v. WAHLERT 1964 b):

1. Die Brustflossen der Haie weisen kein deutlich symmetrisches Profil auf, werden aber beim schnellen Schwimmen offensichtlich auch kaum angestellt, sondern waagrecht gehalten; vielleicht genügt die asymmetrische Atemwasserführung zur Erzeugung der Zirkulationsströmung.
2. Bei Arten größerer Körperlänge sind die Brustflossen deutlich relativ länger, aber nur wenig tiefer als bei kleineren, langsameren Arten. Die Auftriebsfläche ist also nicht proportional der Körpermasse (und damit der dritten Potenz der Körperlänge), sondern nur doppelt linear, also nicht einmal im Quadrat, zur Länge (Abb. 6).
3. Trotz der (auf die Masse bezogen) relativen Verkleinerung der Tragflächen bei größeren und daher schnelleren Arten besitzen die pelagischen großen Arten oft fast symmetrische Schwanzflossen, können also auf deren Auftrieb-erzeugendes Drehmoment weitgehend verzichten.
4. Schnell schwimmende Haie können einen Teil des Körpers aus dem Wasser herausstrecken, besitzen also anscheinend einen Auftriebsüberschuß (Abb. 7).

Die angeführten Punkte bedürfen einer genaueren experimentellen und theoretischen Untersuchung. Experimentelle Studien an freischwimmenden lebenden Haien größerer Arten sind zur Zeit in Europa nicht möglich. Die vorstehenden Überlegungen, für deren Diskussion ich Herrn Professor Dr. Ing. e. h. Focke, Bremen, verpflichtet bin, sollen deshalb zunächst nur Anhaltspunkte dafür ergeben, welche möglichen Folgen

der passiven Atmung zugeschrieben und aus welchen Beobachtungen weitere Aufschlüsse für die vermuteten Zusammenhänge gewonnen werden können. Wie Focke (in litt.) betont, sollte der Auftrieb, den schwimmende Haie benötigen, nicht überschätzt werden: Er könne vermutlich bei der Form der Haie auch ohne besonderen konstruktiven Aufwand für eigene Auftriebsflächen erzeugt werden; schon die Körperunterseite, die Schnauze und eventuell auftretende Verformungen der Körperseite (siehe dazu auch HERTEL 1963) könnten hier genügen.

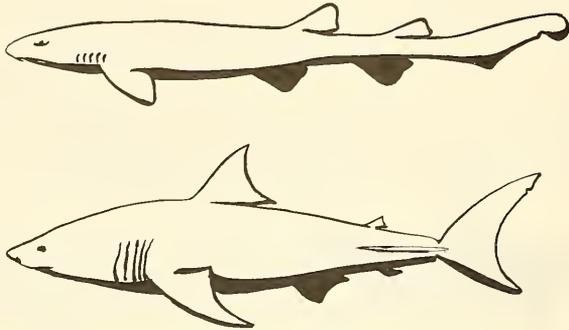


Abb. 6. Kap-Katzenhai *Scyliorhinus capensis* von 1 m Länge;
Menschenhai *Carcharodon carcharias* von 4 m Länge.

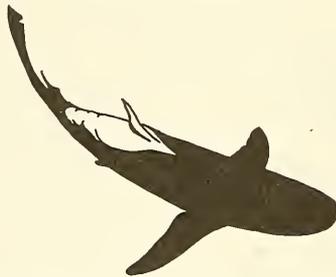


Abb. 7. Schwimmender Hai mit herausgestreckter Rückenflosse.
Nach einer Photographie aus Nat. Geogr. Mag.

Die bisher angeführten Zusammenhänge beziehen sich auf die Wirkung des Atemwassers in Körperlängsrichtung. Da das Kiemenwasser aber, wie aus der Lage der Kiemenpalten zu erschließen ist, schräg seitwärts austritt, muß ihm auch eine senkrecht zur Körperlängsrichtung seitwärts gerichtete Kraft zugeschrieben werden.

Diese oberhalb der Brustflossen wirkende, von der Basis der Brustflossen auf ihre Spitze hin gerichtete Komponente muß einen Druck auf die Brustflossen ausüben. Darin können wir eine Unterstützung der Verspannung und Verankerung dieser Flossen sehen, die ihr Umbiegen oder Umklappen nach oben verhindert. Mit steigender Geschwindigkeit muß dieser Druck zunehmen, da dann auch die Atemwasserführung zunimmt; er könnte dann vielleicht sogar zu einem Absenken der Flossen führen.

Daraufhin wurden Haiphotos durchgemustert, bei denen die Bildsituation oder Erläuterungen eindeutig erkennen ließen, ob die Tiere schnell oder langsam schwimmen. Hier zeigte sich in der Tat, daß langsam schwimmende Tiere die Brustflossen zumeist völlig waagrecht abgespreizt halten; erkennbar schnell schwimmende Haie tragen sie dagegen gesenkt (Abb. 4). Ich habe zunächst die Bedeutung dieser — als Folge der

Atemwasserführung erwarteten — Absenkung in einer Verringerung der Spannweite gesehen, mit der die wirksame Auftriebsfläche verringert und so der vergrößerten Auftriebsleitung pro Flächeneinheit angepaßt würden (entsprechend der Verringerung der Auftriebsfläche bei Flugzeugen durch Einfahren der Landeklappen). Herr Professor Focke hält diese Deutung aber für unwahrscheinlich, da die Verringerung der Spannweite und damit der Auftriebsfläche durch Stauvorgänge zwischen den abgesenkten Flächen wettgemacht werde, die den Auftrieb wieder steigern. Er schlug für das offensichtlich vorliegende Phänomen eine andere Deutung vor. In den Ecken, die die Flossen mit der Körperwand bilden, entstehen Wirbel, die einen mit wachsender Geschwindigkeit stark progressiv steigenden Energieverlust bedeuten. Diese bei höheren Geschwindigkeiten immer stärkeren Turbulenzen sind bei flachen Winkeln besonders groß und erreichen ein Minimum in rechtwinkligen Ecken. Im Absenken der Brustflossen könnte daher ein Vorgang gesehen werden, der den flachen Winkel am unteren Brustflossenansatz annähernd rechtwinklig macht und damit die unvermeidlichen Reibungsverluste so klein wie erreichbar hält.

Auf solche biomechanischen Zusammenhänge werden wir noch zurückkommen. Sie sind hier soweit geschildert worden, wie sie vor den nun zu schildernden Untersuchungen erarbeitet waren und als Ausgangsbasis dienten.

2.2. Experimentelle Untersuchungen

Zu diesem Problemkreis wurden im einzelnen untersucht:

- a) die Gleichmäßigkeit des Atemwasserstromes aus allen Kiemenspalten,
- b) der Einfluß der Hyperventilationen auf die aktive Atmung,
- c) der effektive Gewichtszuwachs bei Herausstrecken eines Teils des Körpers.

Material und Methodik werden jeweils bei den einzelnen Punkten angeführt.

a) Der Wasseraustritt aus den Kiemenspalten

Untersucht wurden mehrere Kleine Katzenhaie, *Scyliorhinus canicula* (Linnaeus), von etwa 25 cm Körperlänge. Die Beobachtungen über den Wasseraustritt wurden bei Gelegenheit anderer Untersuchungen gemacht, über die in einem späteren Zusammenhang zu berichten ist. Die Tiere wurden unbetäubt und in Urethan- oder Pernokton-Narkose verwandt. Die Pernokton-Narkose, für deren Mitteilung und Ausführung ich Herrn Dr. SCHMIDT, Heidelberg, und Fräulein LAUTERWASSER danke, erfolgte durch intramuskuläre Depotgaben von 0,1 ml 10% Pernokton auf 100 g Körpergewicht; sie setzte nach wenigen Stunden ein und hielt tagelang an. Zur Markierung des Atemwassers wurde eine Suspension von Tusche in Seewasser benutzt. Gegenüber dem von früheren Autoren verwandten Karminpulver hat Tusche den Vorteil, daß der austretende Wasserstrom besser sichtbar ist. Die Eignung von Tusche war vorher an Versuchen mit Panzerwelsen (*Plecostomus*, siehe weiter unten sowie v. WAHLERT 1966) erprobt worden.

Nicht betäubten, im flachen Versuchsbecken zur Ruhe gekommenen Katzenhaien wurde mit einer Pipette eine Tuschesuspension vor den Mund gesetzt. Das markierte Wasser trat aus den Kiemenspalten im Rhythmus der Atempumpe aus. Stärkere Tuschegaben, die zur genauen Verfolgung des Atemwasserstromes nötig waren, lösten ein Abschwimmen der Tiere aus. Bei narkotisierten Haien ließen sich die Tuschegaben steigern und beliebig lange fortsetzen. Das dann auftretende Bild zeigte fünf aus den Kiemenspalten jeder Seite austretende Tuschefahnen, die parallel schräg seitlich abströmten und in gleicher Entfernung vom Körper verwirbelten. Da das Wasser im Versuchsbecken ruhig stand, kann diese Verwirbelung im gleichen Abstand nicht durch eine äußere Wasserbewegung verursacht gewesen sein. Sie muß wohl als Anzeichen dafür gewertet werden, daß alle fünf Tuschefahnen mit gleichem Druck und gleicher Geschwindigkeit austraten. Bei narkotisierten Katzenhaien unterbleibt, wie noch zu be-

sprechen ist, der Spritzlochverschluss während der Expiration; es treten dann beim Ausatmen Tuschewölkchen aus den Spritzlöchern, deren ungestörte Reihe auch über den Bereich der Kiemenfahnen hinaus das Fehlen von anderen Wasserbewegungen im Becken anzeigte. Die Kiemenfahnen verliefen in gleichbleibender Höhe ziemlich genau in der Richtung der Vorderkante der Brustflossen (siehe Abb. 8).

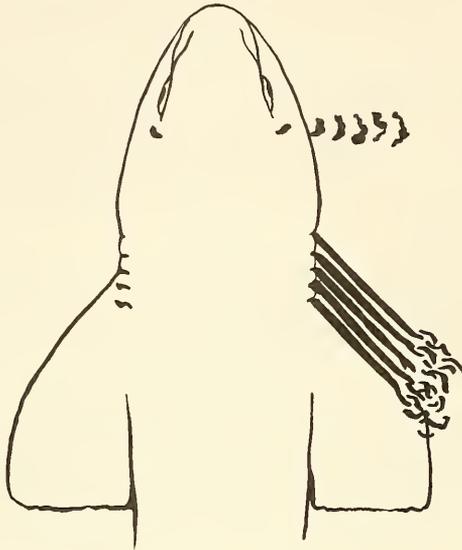


Abb. 8. Austreten des mit Tusche markierten Atemwassers aus Spritzloch und Kiemen-
spalten bei einem narkotisierten Katzenhai (nur auf einer Seite eingezeichnet). Original.

Bei *Scyliorhinus canicula* ist der Größenunterschied der Kiemen­spalten weniger stark als bei dem nahe verwandten Großen Katzenhai, *Sc. stellaris* (Linnaeus). Unver­kennbar ist aber auch hier die Hypertremie, die Lage der Kiemen­spalten oberhalb der Brustflossen; sie bestätigt sich als funktionelle Hypertremie im eben geschilderten Ver­such. Ebenso bestätigte sich die Vermutung, daß das Atemwasser aus allen Kiemen­spalten mit gleichem Druck und gleicher Geschwindigkeit austritt. Endlich läßt sich ebenso deutlich erkennen, daß das Atemwasser schräg seitlich nach hinten abgeführt wird. Wenn auch beim schwimmenden Fisch das durch den Druck des austretenden Wassers bewirkte Abspreizen der äußeren Kiemen­septen vermutlich nicht ganz so stark sein wird wie beim ruhenden Fisch und der austretende Kiemenwasserstrom nach hinten abgelenkt werden wird, so ist ihm doch eine seitlich weg­führende Komponente eigen.

Ob die beobachtete Parallelität der Kiemen­fahnen und der Brustflossenvorderkante zufällig ist, müßte noch genauer untersucht werden. Für die aufgeworfenen Fragen brachten die Beobachtungen jedoch die erhoffte Bestätigung. Wir werden die Erörte­rung am Schluß dieses Abschnittes weiterführen.

b) Der Einfluß der Hyperventilation auf die Atmung

Bei der passiven Atmung unterbleiben die aktiven Atembewegungen. Als Erklärung stand dafür nur die Annahme zur Verfügung, daß die passive Atmung mit ihrem kon­tinuierlichen Frischwasserdurchtritt durch die Kiemen den CO_2 -Spiegel des Blutes so stark erniedrigt, daß die den Atemreflex auslösenden Schwellenwerte nicht mehr er­reicht werden. Zur Prüfung dieser Annahme wurden pernokton-betäubte Katzenhaie und Rochen künstlich hyperventiliert. Dazu wurde ein am Stativ befestigter Plastik­schlauch in den Mund der Tiere eingeführt, die in einem flachen Versuchsbecken lagen.

Der Schlauch entnahm aus dem Überlauf eines 1 m höher stehenden Beckens Seewasser, das in dieses Becken durch eine Wasserstrahlpumpe eingesprüht wurde. Damit wurde eine Anreicherung des Seewassers mit Luft erreicht. Die Wasserzufuhr zum Versuchstier ließ sich durch Schlauchklemmen regeln. Sie wurde so stark wie möglich eingestellt und erst gedrosselt, als Wasser aus dem Munde zurückströmte. Damit war eine optimale Durchspülung von Mund und Kiemenhöhlen gegeben.

Ein 125 g schwerer *Scyliorhinus canicula* wurde am 22. 4. 1965 um 15.30 h mit 0.12 ml 10% Pernokton, intramuskulös in drei Stellen der Rückenmuskulatur, narkotisiert. Um 16.30 h war das Tier deutlich lethargisch; um 17.30 h in Rückenlage verbracht, drehte es sich erst nach einigen Minuten wieder in Bauchlage. Am 23. 4. wurde die Atemfrequenz mit 50 Bewegungen in 1' 21" gemessen; bei Wiederholungszählungen blieb der Wert innerhalb von wenigen Sekunden konstant.

Nach Einsetzen der Zufuhr luftangereicherter Seewassers durch den Mundschlauch flachten die Atembewegungen zunehmend ab, bis nur noch leichte Zuckungen der Schnauzenregion erkennbar waren. Abstellen der künstlichen Atemwasserzufuhr ließ die Kiementätigkeit sofort wieder einsetzen, in der 2. Minute bereits mit voller Tiefe; nach der 3. Minute wurde die Beatmung angestellt und für die noch weiterlaufende aktive Atmung eine Frequenz von 50 Schlägen in 1' 08" gezählt. Nach 15 Minuten waren die Kiemenkorbbewegungen wieder deutlich flacher, ihre Frequenz etwas verlangsamt (50 in 1' 17"). Nach einer Stunde (50 in 1' 14") war noch ein leichtes Kiemenzucken zu sehen. Bei Unterbrechung der künstlichen Beatmung setzte die eigene Atemtätigkeit des Tieres sofort wieder ein.

Das Tier verblieb bis zum 24. im Versuch unter künstlicher Beatmung; am 25. war die Atemfrequenz etwas höher (50 Atembewegungen um 8.35 h in 57", um 9.50 h in 54", um 10.40 h in 55"); am 26. 4. um 7.54 h 50 in 52"; Reaktionen auf optische Reize und Schwimmbewegungen zeigten das Narkoseende an.

Bei der Wiederholung dieser Versuche mit weiteren Tieren ergab sich regelmäßig, daß die Atemfrequenz narkotisierter etwas langsamer war als bei unbetäubt ruhig liegenden Tieren, diesen Narkose-Wert dann aber recht genau beibehielt. Eine leichte Beschleunigung zeigte regelmäßig das Abklingen der Narkose an. Die Versuchsanordnung gewährleistete eine Hyperventilation. Sie ließ die aktiven Atembewegungen bis auf physiologisch sicher unwirksame Zuckungen abklingen, wobei nicht die Frequenz, sondern die Atemtiefe abnahm. Bei Unterbrechung der künstlichen Hyperventilation setzte stets schlagartig die aktive Atmung mit sehr rasch wieder normale Tiefe erreichenden Bewegungen ein.

Damit ist erwiesen, daß die Hyperventilation die aktive Atmung ausschalten kann. Sie tut dies bemerkenswerterweise über die Atemtiefe; die Frequenz bleibt annähernd erhalten. Beim Vergleich der freischwimmend beobachteten Haie mit den experimentell hyperventilierten ergibt sich, daß im ersten Falle die aktive Atmung schlagartig aussetzt. Das spricht für ein willkürliches Unterdrücken. Die Atmung kann aber aktiv nur so lange unterdrückt werden, bis der CO_2 -Spiegel des Blutes den Wert erreicht hat, bei dem das Atemzentrum einen ununterdrückbaren Atemreflex auslöst. Das scheint durch die passive Atmung verhindert zu werden; daß Hyperventilation das Einsetzen des Atemreflexes über lange Zeit verhindern kann, haben unsere über Tage verlaufenden Versuche ergeben.

Damit ergibt sich aber die Frage, ob nicht der willkürlich beeinflussbare Atemrhythmus einen Zeitgeber besitzt, der unterhalb des CO_2 -Wertes arbeitet, auf den das Atemzentrum mit der ununterdrückbaren Zwangsatmung anspricht. Wir werden dieser Frage sofort nachgehen.

Die entsprechend durchgeführten Versuche mit Rochen sind an anderer Stelle angeführt und ausgewertet worden (v. WAHLERT 1966). In diesem Zusammenhang brauchen deshalb nur folgende Ergebnisse referiert zu werden:

1. Bei Rochen ließ sich ein deutlicher Unterschied zwischen den Atemfrequenzen großer und kleiner Tiere ermitteln, weil Tiere mit erheblichen Gewichts- und Größenunterschieden untersucht wurden; die Atemfrequenz ist bei kleinen Tieren größer.

2. Die Atemfrequenz nicht betäubter Tiere verlangsamte sich, wenn die Tiere im Versuchsbecken zur Ruhe kamen; einen dann konstanten, größenabhängigen Wert, der nur noch wenig über dem des narkotisierten Tieres lag, erreichten sie nach vorausgegangener Bewegung und/oder Beunruhigung erst im Verlauf von etwa 1 h.

3. Zum Unterschied von den Katzenhaien blieben die Kiemenkorbbewegungen bei künstlicher Hyperventilation narkotisierter Tiere stets erkennbar, und ebenso blieb die Schließbewegung der Spritzlochklappe in der Expiration erhalten; sie führte dann allerdings nur noch bis zum halben Verschluss der Spritzlöcher. Diese Atemreflexe der Rochen sind anscheinend tiefer verankert als bei den untersuchten Haien. Dabei sollte berücksichtigt werden, daß eine passive Atmung im natürlichen Geschehen bei den untersuchten Nagelrochen wohl nie vorkommt, wenn sie auch für andere Rochen wie etwa die Plankton-seihenden großen Flügelrochen angenommen werden kann.

Zu der schon aufgeworfenen Frage nach dem Zeitgeber für den Atemrhythmus gibt vielleicht die Beobachtung einen Hinweis, daß zur Ruhe kommende Rochen ihre dann recht konstant beibehaltene Frequenz erst in einem verhältnismäßig langen Zeitraum erreichen. Das läßt sich mit einem gesteigerten Atembedarf eigentlich nicht erklären, zumal die Atemwasserversorgung vornehmlich über die Atemtiefe geregelt wird. Nun haben die cardiographischen Untersuchungen von GILBERT (1963) ergeben, daß bei Zitronenhaien Atmungs- und Herzfrequenz synchron sind, wobei die Kiemenbewegung ungefähr die halben Herzwerte zeigte. Eine Beziehung zwischen Herz- und Kiemenbewegung kann nicht überraschen. Es sei an die Lage der kontraktilen Bulbi an den Kiemengefäßen von *Amphioxus* erinnert. Nach MARINELLI und STRENGER (1959: 228) trägt bei *Squalus* die „außerordentlich derbe Herzbeutelwand den Ursprung einer Reihe von Muskeln des hypoglossalen Systems. Auch die vom Herzen ausgehende starke ventrale Aorta und deren Zweige sind unmittelbar der Einwirkung der Muskelportionen dieses Systems ausgesetzt . . .“; daher scheint den Autoren „eine Beeinflussung der Herztätigkeit durch die Arbeit des Kiemenapparates gegeben“.

Das müßte dann auch umgekehrt gelten. Die erst nach Abschluß unserer Untersuchungen formulierte Frage nach einer Erklärung für das so auffällig langsame Abklingen der Erregungsfrequenz der Atmung bei Rochen ließe sich nun vielleicht als Symptom einer beschleunigten Herzfrequenz deuten; daß diese erst langsamer abklingt, scheint plausibler, als dies für eine autonome Atemrhythmik angenommen werden kann. Zugleich ließe ein solcher Zusammenhang die Frage für prüfenswert erscheinen, wie lange sich in der Geschichte der Wirbeltiere eine als ursprünglich anzusehende Koppelung der inneren und äußeren Atembewegungen erhalten hat.

c) Der effektive Gewichtszuwachs bei Herausrecken eines Teiles des Körpers aus dem Wasser

Das Bild aus dem Wasser ragender Haifisch-Rückenflossen ist jedem, wenn nicht aus eigener Anschauung, so doch aus Berichten, geläufig. Bisher ist aber anscheinend weder untersucht noch auch nur danach gefragt worden, was das für die vom Tier aufzubringende Auftriebsleistung bedeutet.

Angaben über das Gewicht der Haie sind in der Literatur, nicht zuletzt der Anglerliteratur, vorhanden; auch nur verlässliche Schätzungen über das Volumen fehlen aber. So wurden zunächst Anhaltswerte ermittelt, in welcher Größenordnung der Volumenteil des Körpers liegt, der aus dem Wasser herausragen kann. Nach der Beschaffung von Abbildungen so schwimmender Haie wurden kleinere Stücke des Stuttgarter Museums (fixiertes Material) durch Eintauchen in Überlaufgefäße volumetrisch vermessen. Anschließend wurden die Tiere so weit aus dem Wasser gehoben, wie es etwa den Abbildungen entsprach. Die Differenz des nun verdrängten Wassers zum ursprünglich verdrängten wurde dann bestimmt. Es ergaben sich Werte von der Größenordnung um 5%.

In Neapel ergab sich die Gelegenheit, einen frischtoten Marderhai (*Mustelus mustelus* Linnaeus) zu vermessen. Für das rund 1 m lange Tier wurde ein Gewicht von 1590 g ermittelt. Das von ihm verdrängte Seewasser wurde in mehreren Messungen, bei denen die Mund- und Kiemenhöhlen leergelaufen waren, auf 1440 g bestimmt. Demnach beträgt die vom lebenden Tier zu tragende Gewichts Differenz 150 g, also nicht ganz $\frac{1}{10}$ seines Gewichtes an der Luft.

Dieser Wert kann für die weiteren Rechnungen nur als Anhaltswert genommen werden. Es muß natürlich mit erheblichen Streuungen gerechnet werden, die unter anderem von der Größe der (spezifisch durch Fettgehalt leichteren) Leber bedingt sein können. Ebenso ist zu beachten, daß viele Haie auf eine noch ungeklärte Weise ihr spezifisches Gewicht anscheinend aktiv verändern können; anders ist nicht zu erklären, daß Haie an der Wasseroberfläche treiben können, obwohl sie sonst schwerer sind als Wasser. Nach einer Bemerkung von BIGELOW und SCHROEDER (1948) kann angenommen werden, daß diese Tiere Luft verschlucken und damit zeitweilig eine passive Schwimmfähigkeit erreichen. Diese Annahme wird durch die Tatsache gestützt, daß es Schwellhaie gibt, die sich durch verschlucktes Wasser aufblähen können. Daß Fische, die das tun, Luft ebensogut verschlucken wie Wasser, zeigen die Kugelfische und Igel-fische.

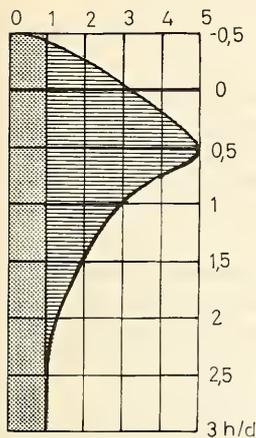


Abb. 9. Wachstum des Widerstandsbeiwertes (Oberfläche) $C_{w \min}$ eines schnell bewegten Laminar-Spindelkörpers nach Versuchen von HERTEL; Widerstand aufgetragen als Vielfaches von $C_{w \min} = 1$, Eintauchtiefe h/d als Verhältnis der Eintauchtiefe der Spindelachse h zum Durchmesser des Spindelkörpers d . Nach HERTEL. Näheres im Text.

Setzen wir die ermittelten Werte in unsere Berechnung ein, so ergibt sich:

Gewicht an der Luft	1590 g	
Übergewicht im Wasser bei vollem Eintauchen . . .		150 g
Übergewicht im Wasser bei Herausstrecken von		
5% der Masse — 95% von 150 g	147,5 g	
Gewicht der aus dem Wasser herausragenden 5%		
der Masse	79,5 g	222 g

Das Herausheben von 5% der Körpermasse bedeutet in unserem Falle hiernach eine Auftriebssteigerung von rund 50%.

Dieser Wert stellt nun nicht nur wegen des Fehlens weiterer Meßdaten nur einen allerersten Annäherungswert für die Größenordnung dar. Bei der Beurteilung der energetischen Verhältnisse müssen noch zahlreiche weitere, von der Strömungsforschung noch bei weitem nicht beherrschte Zusammenhänge berücksichtigt werden. Von ihnen seien die folgenden genannt:

1. Nach HERTEL (1963: 225) nimmt der Widerstand eines Laminar-Spindelkörpers bei Annäherung an die Wasseroberfläche zu und erreicht beim Abstand seiner Mittelachse $h = d/2$, dem halben Querdurchmesser, mit etwa dem vierfachen des Normalwertes ein Maximum des Widerstandsbeiwertes, also beim Schwimmen unmittelbar an der Wasseroberfläche. Taucht der Körper aus dem Wasser heraus, so nimmt der Widerstandsbeiwert sehr schnell ab (Abb. 9). Haie sind annähernd spindelförmig und dürften eine stabilisierte laminare Grenzschicht haben (Focke und v. WAHLERT unveröffentlicht). Demnach können wir wohl damit rechnen, daß das Herausstrecken des Körpers den Gesamtwiderstand vermutlich vermindert und so dem dazu notwendigen Energieaufwand wieder eine Energieeinsparung gegenübersteht.

2. Ein weiterer Gewinn aus dem Durchstoßen der Wasseroberfläche könnte darin bestehen, daß die Rückenflosse in der zähen Grenzschicht Wasser/Luft eine festere Führung hat, als sie bei gleicher Größe im Wasser findet; die erheblich größeren Drehmomente würden z. B. Kurven mit kleinerem Krümmungsradius, also engere und schnellere Wendungen, erlauben, als sie den voll eingetauchten Tieren möglich sind.

3. Das Herausheben eines Teils der Körpermasse stellt eine Vorratshaltung von potentieller Energie dar, die durch ein geringfügiges Absinken sofort wieder in kinetische Energie umgewandelt werden kann. Diese Kraftreserve könnte zur zusätzlichen Beschleunigung, etwa zum Ausgleich des Geschwindigkeitsverlustes bei Wendungen oder bei verminderter Antriebsleistung, eingesetzt werden. Die hier abrufbereite zusätzliche Trägheitskraft entspricht bei unseren Zahlenwerten rund 50% der Schubkraft des eingetauchten Körpers.

Diese biomechanischen Zusammenhänge bedürfen, wie schon betont, weiterer Untersuchungen. Es geht zunächst darum, ihr Vorhandensein überhaupt herauszuarbeiten und festzustellen, ob die vermuteten Kräfte und ihre Wirkungen überhaupt Größenordnungen aufweisen, die ihre Berücksichtigung erfordern, oder ob sie vernachlässigt werden könnten.

2.3. Erörterungen

Bei der einleitenden Erörterung der passiven Atmung und ihrer Wirkungen waren einige Annahmen eingeführt worden, die experimentell zu verifizieren waren. In den geschilderten Versuchen und Messungen ließ sich bestätigen:

1. Das Atemwasser kann aus allen Kiemenspalten mit gleicher Richtung und Stärke austreten.

2. Der anhaltende Stillstand der aktiven Atembewegungen während der passiven Atmung kann durch eine Hyperventilation bedingt sein. Damit sind über eine offensichtliche heuristische Fruchtbarkeit hinaus weitere Argumente für die Annahme hydrodynamischer Wirkungen des Atemwassers gegeben: Das austretende Atemwasser stellt eine Kraftquelle von bemerkenswerter Präzision dar, und die bei ihrer Ausnutzung störend wirkenden Pumpbewegungen sind ausgeschaltet.

Das erlaubt einige weitere vorsichtige Schlüsse. Daß die passive Atmung eine Hyperventilation darstellt, erscheint zwar nicht überflüssig, um der Atmung willen aber auch nicht notwendig. Es scheint also, daß die Atemwasserführung beim schnelleren Schwimmen gar nicht mehr allein durch die Anforderungen des Gasstoffwechsels bestimmt wird, sondern auch durch ihre Mitwirkung an der Bewegung.

Der Zusammenhang zwischen Atmung und Bewegung sei deshalb noch einmal an den schon erwähnten Hammerhaien und ihrem möglicherweise als Ersticken zu deutenden Tod an der Angelleine erörtert. Wenden wir den hier mehrfach benutzten Vergleich zwischen Flugzeugen und Haien an, so können wir die Hammerhaie als Doppeldecker mit nach vorn gestaffelten Tragflächen bezeichnen, deren vordere von den seitlichen Kopffortsätzen dieser Tiere gebildet wird. Zwischen den Tragflächen muß dann ein Düseneffekt und damit ein Sog erwartet werden (EVERLING 1934). Ein Unterdruck von den äußeren Kiemenöffnungen würde die gleiche Wirkung haben wie der Staudruck vor dem Mund; demnach stünde zu erwarten, daß bei den Hammerhaien die passive Atmung schon bei Geschwindigkeiten einsetzt, bei der sie anderen Haien noch nicht möglich ist. Das müßte dazu führen, daß Hammerhaie noch mehr an die passive Atmung angepaßt und auf sie angewiesen sind, wenn sie größere Anstrengungen machen; daß sie diese am Angelhaken machen, steht wohl außer Zweifel. Die Berücksichtigung der hier erschlossenen Sachverhalte scheint in der Tat immer weitere Zusammenhänge aufzudecken.

Insgesamt müssen wir die passive Atmung als eine Atemtechnik ansehen, die sich mit dem Übergang der Haie von einer benthonischen, litoralen Lebensweise zum Pelagial herausgebildet hat (siehe dazu v. WAHLERT 1961, 1963, 1965). Ihre physiologische Problematik und ihre mögliche biomechanische Bedeutung können vorerst nur in ersten Annäherungen beschrieben und vermutet werden. Die evolutionsbiologische Rolle der passiven Atmung als Folge des pelagischen Schwimmens und, darüber hinaus, vielleicht auch als Beitrag zur weiteren Erhöhung der Schwimmleistung fügt sich in das Bild der Evolution der Gruppe ein, das wir nach der Untersuchung weiterer Phänomene der Atmung und Wasserführung weiter erörtern werden.

3. Die Nasen-Mund-Rinnen

3.1. Fragestellungen

Einige Gruppen der Haie und Rochen besitzen Rinnen, die von den Nasen zum Mund führen. In der Handbuchliteratur gelten diese Rinnen als sekundär, als erst bei den besitzenden Gruppen entstanden. So schreibt MATTHES (1934, S. 887): „Komplikationen ergeben sich, wenn die Geruchsorgane kaudalwärts in die Nähe der Mundöffnung rücken und, wie es dann meist, wenn auch nicht immer der Fall ist, in nähere Beziehung zur Mundhöhle treten . . .“

Zweifel an dieser Auffassung ergaben sich aus mehreren Sachverhalten, von denen die folgenden angeführt seien.

- a) Die Ausbildung der Rinnen ist in allen Fällen ähnlich; das macht ihre mehrfache Entstehung unwahrscheinlich.
- b) Eine Nasen-Mund-Verbindung besitzen auch die Chimären, die Schwestergruppe der Elasmobranchier;
- c) die Nasen-Mund-Rinnen finden sich bei bodengebundenen Haien und Rochen, fehlen dagegen den pelagischen Haien; dieser Umstand hat dazu geführt, daß sie bisher als sekundäre Bildungen galten, da als Urform der Selachier früher mit freischwimmenden Formen gerechnet und Bodenbindungen als sekundär angesehen wurden. Nach heutiger Auffassung, die von WHITE (1936) begründet worden ist, sind die Elasmobranchier jedoch ursprünglich litorale, benthonische Fische und erst sekundär in mehreren Linien zu einem Leben im freien Wasser übergegangen (siehe dazu v. WAHLERT 1961, 1963, 1965).

Diese Erwägungen ließen eine Überprüfung als notwendig erscheinen und zeichneten die dabei zu stellenden Fragen vor:

1. Sind die Nasen-Mund-Verbindungen ursprünglich?
2. Was ist ihre Funktion und deren biologische Bedeutung?
3. Wenn sie ursprünglich sind: Aus welchen Gründen sind sie dann bei einer Reihe von Gruppen aufgegeben worden?

Aus der Beantwortung dieser Fragen ergaben sich dann noch sehr viel weiter, über die Knorpelfische hinausführende Zusammenhänge. Die Untersuchungen werden in der Reihenfolge der angegebenen Fragen dargestellt.

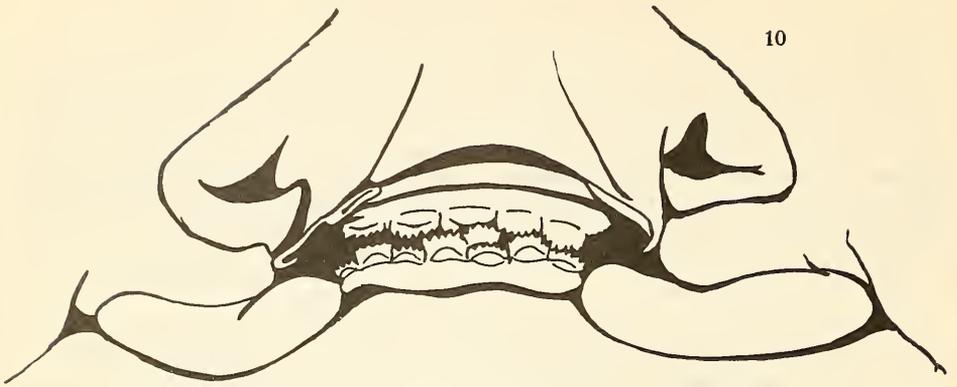
3.2. Vorkommen und Ursprung

Nasen-Mund-Rinnen finden sich bei den Stierkopfhaien (Heterodontoidea), Echten Haien (Galeoidea), und zwar hier bei den basisnächsten Familien ihrer beiden Linien (WHITE 1936, 1937), den Ammenhaien (Orectolobidae) und Katzenhaien (Scyliorhinidae), bei den Meerengeln (Squatinoidea), Geigenrochen (Rhinobatoidea), Zitterrochen (Torpedinoidea), Echten Rochen (Rajoidea) und Flügelrochen (Myliobatoidea) (siehe Abb. 10—14).

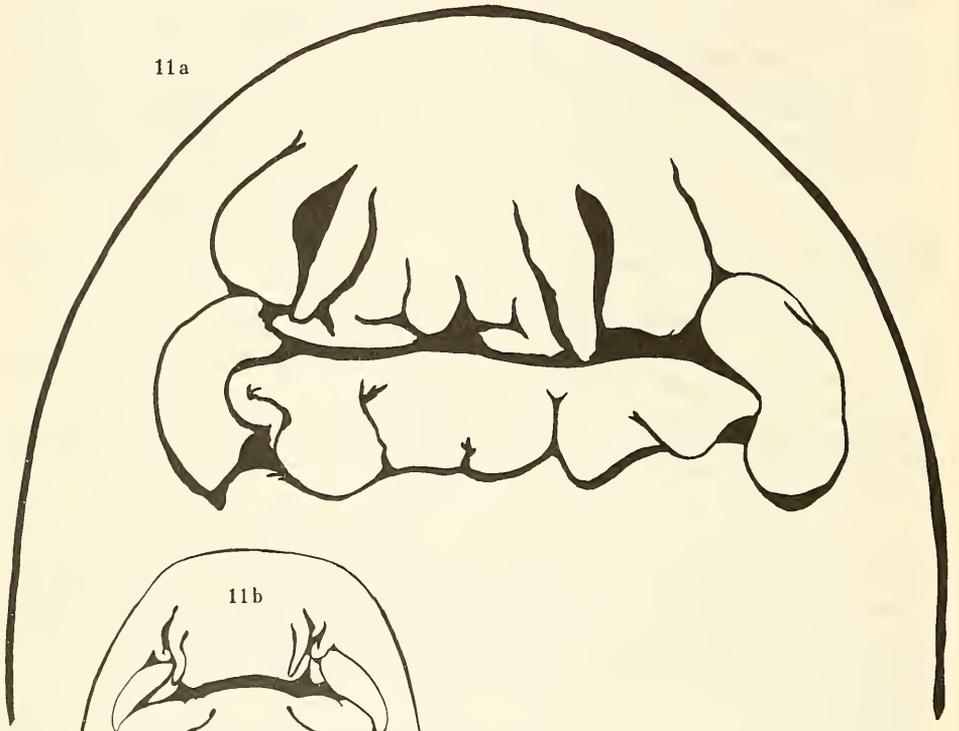
Sie fehlen den Kragenhaien (Chlamydoselachoidea), Kammzähnern (Hexanchoidea = Notidanoidea), den basisfernen Familien beider Linien der Echten Haie, den Dornhaien (Squaloidea), den Sägefischen (Pristioidea) und einigen Geigenrochen (Rhinobatoidea) (siehe Abb. 15—18).

Die Nasen-Mund-Rinnen ziehen in allen Fällen von den hinteren Öffnungen der Nasengruben beider Seiten zu den Mundwinkeln. Sie werden durch seitliche Falten des zwischen ihnen liegenden Nasen-Mund-Steges abgedeckt. Ihr Vorhandensein fällt gewöhnlich mit den gut ausgebildeten Labialfalten der Mundwinkel zusammen, die die Form ausgesprochener Mundwinkellippen aufweisen können.

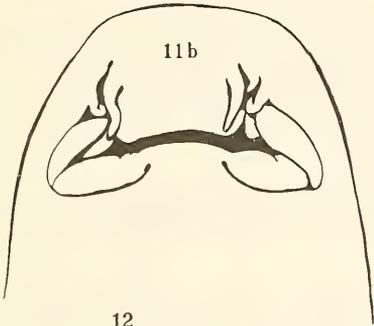
Besonders tiefe Nasen-Mund-Rinnen und kräftige Mundwinkellippen besitzen die Stierkopfhaie und die Ammenhaie. Bei konservierten Stierkopfhaien (siehe Abb. 10) in die vordere Nasenöffnung eingeführte Sonden drangen durch die Nasen-Mund-



11 a



11 b



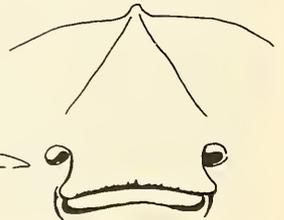
12



13



14



Rinne so tief in den Mund ein, daß ihr Durchtreten die seitliche Lücke zwischen Oberkiefer und Unterkiefer angenommen werden muß (siehe Abb. 19). Die Nasen stehen hier also mit der Mundhöhle in Verbindung: Die Mündung der Nasen-Mund-Rinne liegt im Vestibulum, hinter der Oberlippe, und damit innerhalb des Mundbereiches. Es liegen bei diesen Fischen unverkennbar *innere Nasenöffnungen* vor. Wir schlagen für sie die Bezeichnung *Parachaoanen* vor und stellen fest, daß ihr Auftreten unabhängig ist von der Aufnahme atmosphärischer Luft.

Wie schon erwähnt, sind alle Gruppen mit Nasen-Mund-Rinnen benthonisch oder litoral lebende Gruppen. Da die bodengebundene Lebensweise für die Elasmobranchii ursprünglich ist, gestattet die Korrelation zwischen benthonischer Lebensweise und Nasen-Mund-Rinnen die Annahme, daß auch die Rinnen ursprünglich seien. Zur Bestätigung dieser Annahme ist aber noch die funktionelle und biologische Begründung dieser Korrelation erforderlich.

Einen weiteren Hinweis ergibt die Tatsache, daß die Nasen-Mund-Verbindungen bei Haien mit endständigem oder schwach unterständigem Mund stets vorhanden sind und nur bei solchen Formen fehlen, die eine hervorspringende Schnauze und einen weit unterständigen Mund besitzen. Da die Bildung hervorragender Schnauzen mehrfach und unabhängig erfolgt ist und die Rostren, die sie stützen, nicht homolog sind (WHITE 1937), liegt folgende Deutung nahe: Bei der Bildung hervorragender Schnauzen sind die Nasen an dem Vorrücken der Schnauzenpartie beteiligt; vielfach ist dabei — aus noch anzugebenden Gründen — mit der unmittelbaren Nachbarschaft auch die direkte Verbindung zum Mund aufgegeben worden. Die vorspringenden Schnauzen sind bei Haien — nicht so bei den Rochen, wo sie Bestandteil der Körperscheibe sind — Anpassungen an die Lebensweise im freien Wasser, und zwar mehrfach entstandene. Auch diese Korrelation stützt die Annahme, daß die Nasen-Mund-Verbindungen ursprünglicher Besitz der Elasmobranchier und mehrfach aufgegeben worden sind.

Unabhängig davon führt aber das Vorkommen von Nasen-Mund-Rinnen in der Schwestergruppe der Elasmobranchii, bei den Seekatzen, weiter. Hier liegen sie in der gleichen Form vor (Abb. 20). Zu der Abdeckung durch die seitlichen Falten des medianen Nasen-Mund-Steges sind hier noch deckende Hautlappen getreten, die von lateral her über den Rinnen liegen. Dadurch liegen auch hier innere Nasenöffnungen vor, die wir wegen der Gleichartigkeit des Verlaufes der Rinnen ebenfalls als *Parachaoanen* ansehen und mit denen der Haie homologisieren. Wir sehen auch die Rinnen selbst als homolog an und damit ihren Besitz als ursprüngliches Merkmal aller Knorpelfische.

Für die Seekatzen ist das Vorkommen dieser direkten Nasen-Mund-Verbindungen und vor allem eine biologische Bedeutung dieser Passagen schon länger bekannt. DEAN schreibt (1906: 18) über *Hydrolagus colliei*: "The mode of breathing of the fish is somewhat remarkable. The mouth is very small, and its rims are motionless or almost motionless, scarcely parted in breathing; so nearly closed in fact that the movement of the breathing-valve can hardly be seen. A portion, probably a large portion, of the

Abb. 10. Nasen-Mund-Verbindung mit inneren hinteren Öffnungen (*Parachaoanen*) bei dem Stierkopfhai *Heterodontus japonicus*, Original nach Ex. Stgt. 4384 Sagami-See.

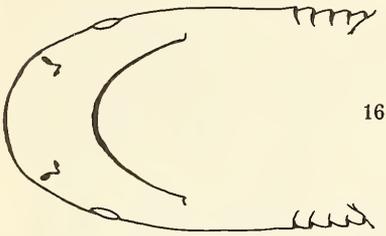
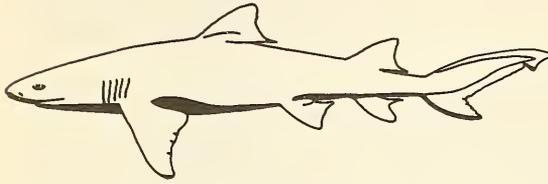
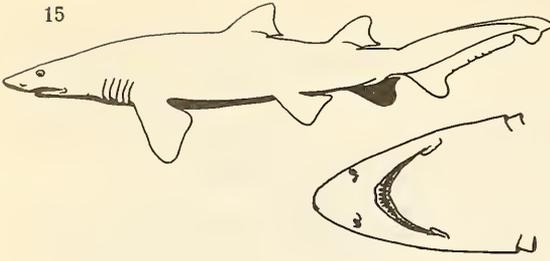
Abb. 11. Nasen-Mund-Verbindungen mit *Parachaoanen* und Nasenzirren bei Ammenhaien. a) *Chiloscyllium malaianum*, Stgt. 4836 Neuguinea, b) *Ginglymostoma (Nebris) concolor*, Stgt. 878.

Abb. 12. Kopffunterseiten des Kleinen und Großen Katzenhaies, *Scyllorhinus canicula* und *Sc. stellaris*, umgezeichnet nach TORTONESE 1956.

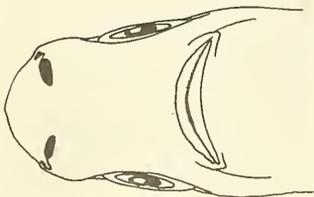
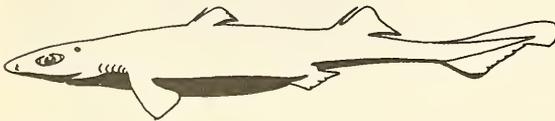
Abb. 13. Frontalansicht des Kopfes eines Meerengels mit Nasen-Mund-Verbindungen und Nasenzirren, *Squatina dumerilii*, umgezeichnet nach BIGELOW & SCHROEDER.

Abb. 14. Unterseite der Kopfregion eines Stechrochens, Embryo oder neonatus von *Dasyatis pastinaca*, Original nach einem Ex. Sammlung Staz. Zool. Neapel.

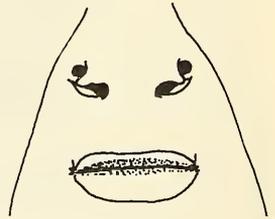
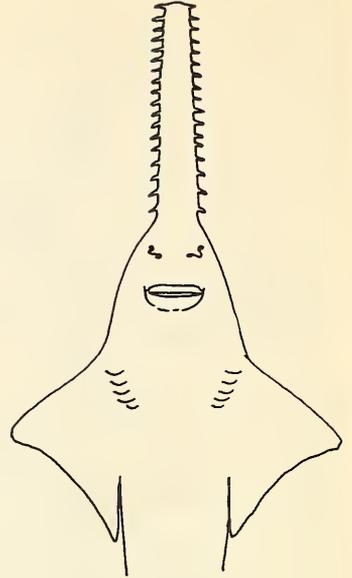
15



16



17



18 a



b



c

water — as in the case also of the Dipnoans — is breathed through the prominent nasal openings, whose cartilaginous marginal flap is specialized to this end: and since the mouth is motionless, it follows that the branchio-opercular muscles are the efficient means of introducing water to the gills.”



Abb. 19. Kiefer des Stierkopphaies, *Heterodontus philippi*, umgezeichnet nach GARMAN.

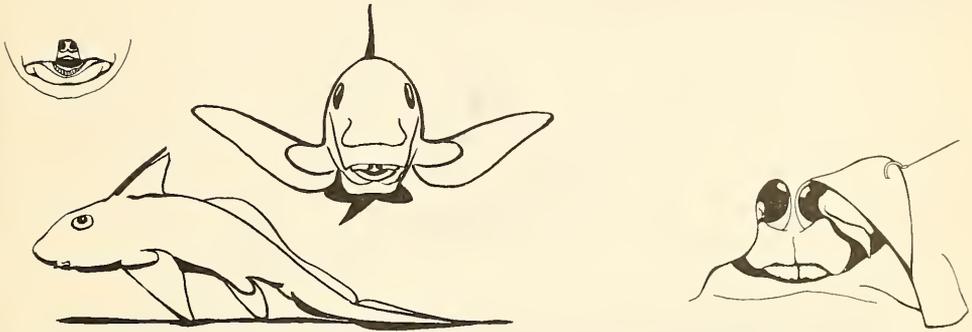


Abb. 20. Gesamtansicht, ruhend von der Seite, schwimmend von vorn, und Nasen-Mund-Region der Seekatze, *Hydrolagus colliet*, umgezeichnet nach DEAN, und Nasen-Mund-Verbindung von *Chimaera mitsukurii*, Original nach Ex. Stgt. 4346.

Der Verweis auf die Nasenatmung der Lungenfische ist überholt, da diese Fische die Nasen nicht zur Atmung, also zur Luftführung, benutzen (ATZ 1952, siehe auch BERTMAR 1965). Dennoch wird die Ähnlichkeit dieser Verhältnisse mit denen der Lungenfische nicht geringer: In beiden Fällen dienen die Nasen-Mund-Verbindungen und die inneren Nasenöffnungen einer durch Sog bewirkten Wasserführung durch die Nase. Funktionell besteht, bei aller Verschiedenheit der biologischen Bedeutung, also weitgehende Gleichheit.

Die Beschreibung der Nasen-Mund-Atmung der Chimaeren ergab nun sogleich einen Hinweis darauf, wo die Untersuchung der Funktion der Nasen-Mund-Passagen anzusetzen hatte: Es war zu prüfen, ob sie auch bei Haien einer durch den Mundsoog bewirkten Wasserführung dienen. Die Annahme, daß dies der Fall ist, war dabei durch die vorgeführten morphologischen Verhältnisse bereits zwingend gegeben.

Abb. 15. Gesamtansicht und Kopfunterseite eines Sandhaies, *Carcharias taurus*, nach BIGELOW & SCHROEDER.

Abb. 16. Gesamtansicht, Kopfunterseite und rechte Nasenklappe eines Zitronenhaies, *Negaprion brevirostris*, nach BIGELOW & SCHROEDER.

Abb. 17. Gesamtansicht und Kopfunterseite des Schwarzen Dornhaies, *Etmopterus hillianus*, nach BIGELOW & SCHROEDER.

Abb. 18. Unterseite des Vorderkörpers und Nasen-Mund-Region bei dem Sägefisch, *Pristis perotteti*; Nasen-Mund-Region eines Geigenrochens mit Nasen-Mund-Verbindung, *Trygonorhina fasciata*, und ohne Nasen-Mund-Verbindung, *Platyrhinoides triseriata*; alle umgezeichnet nach BIGELOW & SCHROEDER.

3.3. Funktion und biologische Bedeutung

Die folgenden Beobachtungen und Untersuchungen wurden an Katzenhaien der beiden europäischen Arten ausgeführt, dem Großen (Großgefleckten) Katzenhai, *Scyliorhinus stellaris* (Linnaeus), und dem Kleinen (Kleingefleckten) Katzenhai, *Sc. canicula* (Linnaeus).

Die Beobachtung von ungestört in einem großen Schaubecken des Aquariums der Zoologischen Station Neapel liegenden Tieren ergab, daß kleinere Exemplare bis zu etwa 25 cm Körperlänge im Liegen atmen können, ohne den Mund zu bewegen. Die Tiere ruhen vielfach auf den Brustflossen als Stützen, so daß der Kopf frei getragen wird und der Mund gut beobachtet werden kann. Die Bewegungen des Kiemenkorbes greifen bis auf den Mundbogen über; die den Atemsog bewirkende Absenkung des Mundbogens kann deutlich beobachtet werden; es kommt aber nicht zu einer Abduktion des Unterkiefers, und der Mundspalt bleibt unbewegt.

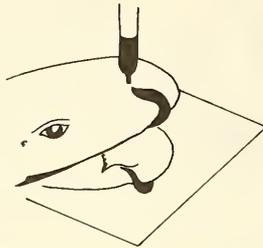


Abb. 21. Aufnahme von Tusche-markiertem Seewasser durch die Nase bei einem Katzenhai, *Scyliorhinus*; Kopfunterseite in untergelegtem Spiegel sichtbar. Näheres im Text. Original.

Die genauere Untersuchung von Tieren beider Arten bestätigte den schon von TORTONESE (1956: 125) abgebildeten und beschriebenen Sachverhalt (siehe Abb. 12), daß beim Kleinen Katzenhai die medianen Nasenklappen weiter nach hinten ragen als beim Großen und hier den mittleren Bereich des Mundspaltes überdecken. Die Beobachtung ruhig atmender Tiere im Versuchsbecken zeigte das Spiel der Spritzlochklappen, die deutlich erkennbar in der Expiration die Spritzlöcher verschließen und bei der Inspiration freigeben. Darauf kommen wir später zurück.

Zur experimentellen Untersuchung der Nasen-Mund-Verbindungen wurde nunmehr im Versuchsbecken zur Ruhe gekommenen Kleinen Katzenhaien eine Tuschesuspension in Seewasser vor die vorderen Nasenöffnungen gesetzt. Der Versuch wurde dann mit narkotisierten Tieren wiederholt.

In allen Fällen ließ sich neben der noch zu behandelnden Aufnahme von Wasser durch die Spritzlöcher der Wassereintritt in die Nase verfolgen. Bei narkotisierten Tieren konnte die Tuschegabe so gesteigert werden, daß das Austreten des Wassers aus den Kiemen verfolgt werden konnte. Bei Tieren, die mit dem Kopf in einer zugänglichen Beckenecke lagen, ließ sich eine förmliche Tuschefahne erzeugen, wenn das markierte Wasser oben an die Vorderkante der Schnauze gesetzt wurde: Sie zog um die Kopfkante herum und, mit deutlichen Rucken, während der Inspirationsphasen in die Nase.

In einem unterlegten Spiegel konnte das Tuschewasser im Inneren der Mundwinkel zwischen den Mundwinkellippen verfolgt werden, wo es aber nicht wieder nach außen trat; es wurde vielmehr weiter in das Mundinnere gesogen und verschwand dort (siehe Abb. 21).

Mit einer abgewinkelten Pipette wurde Tuschewasser von der Seite an den Mund gesetzt. Es wurde dort sowohl in der Mundmitte wie in den Mundwinkeln eingezogen — ohne daß Mundbewegungen auftraten. Die an unbetäubten Tieren beobachtete Atmung ohne Mundbewegung (siehe oben) erfolgt also bei leicht geöffnetem Mund, wobei der Mundspalt nicht sichtbar klafft.

Erst in Neapel war mir die Arbeit von DARBISHIRE (1907) zugänglich, aus der hervorgeht, daß dieser Autor die Wasseraufnahme durch Nasen und Spritzlöcher bei Katzenhaien bereits festgestellt hat. DARBISHIRE hatte das Wasser mit Karminpulver markiert. Unsere Versuche wurden dennoch in der geschilderten Form durchgeführt, weil dem Nachweis der Wasserpassage für alle weiteren Untersuchungen eine ausschlaggebende Rolle zukommt. Angesichts der mindestens zweimal erfolgten, im übrigen jederzeit leicht wiederholbaren Demonstration dieser Funktion der Nasen-Mund-Passage konnte nun aber auf weitere Untersuchungen verzichtet werden.

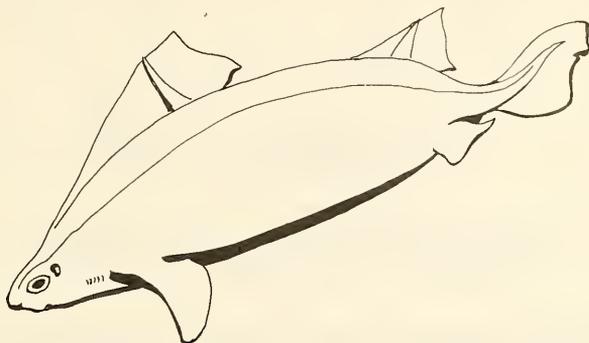


Abb. 22. *Oxynotus centrina* in Schwimmstellung, nach dem Leben. Man beachte Größe und Lage des Spritzloches sowie die Lage der Kiemenspalten zur Brustflosse. Original.

Die Nasen-Mund-Rinnen der Haie dienen also der Wasserführung; der an Katzenhaien erhobene Befund darf wohl, insbesondere in Kenntnis der gleichen Tatsache bei den Seekatzen, verallgemeinert werden. Was ist nun die biologische Bedeutung dieser Wasserführung?

Bei Seekatzen dient sie der Atmung. Bei Haien wird außer durch die Spritzlöcher, von denen noch die Rede sein wird, selbst bei unbewegtem Mund Wasser ebenfalls durch Mundwinkel und Mundmitte aufgenommen; die Leistungsfähigkeit dieser Öffnungen kann durch Öffnen des Mundes weitgehend gesteigert werden; der Benutzung der demgegenüber längeren Nasenpassagen kann also die Bedeutung einer zusätzlichen Atemwasserzufuhr nicht zugeschrieben werden. Als biologische Bedeutung muß ihr demnach die Versorgung der Nase mit Wasser und damit chemischer Information zugemessen werden. Das wird zwingend, wenn man berücksichtigt, daß die Nasen der Knorpelfische eigene Einrichtungen zum Wassertransport nicht aufweisen (MATTHES 1934).

Mit dieser Einsicht wird nun sofort deutlich: Die Nasen-Mund-Verbindung muß für die Knorpelfische ursprünglich sein; sie kann gleichzeitig als akzessorische Atempassage dienen, und sie konnte bei freischwimmenden Formen aufgegeben werden. Ruhende, wenig schwimmende Fische sind auf sie angewiesen, während bei schwimmenden Tieren der Staudruck des durchschwommenen Wassers für eine Zufuhr von frischem Wasser sorgt. Wir haben hier die gleichen grundsätzlichen Verhältnisse wie beim Übergang zur passiven Atmung: Die Bewegung des ganzen Körpers und die Ausnutzung des Gegenstromes macht die aktiven Wasserförderbewegungen ein-

zelter Organe überflüssig. Wir finden ferner eine völlige Übereinstimmung mit den Befunden an Lungenfischen, bei denen der Mundsog zur Versorgung der wassergefüllten Nase mit frischem Wasser, nicht aber der Atmung, dient.

Die Deutung der Lage der Nasen bei den nicht vorwiegend am Boden liegenden Haien ist nun schlüssig: Sie haben bei der Bildung vorspringender Schnauzen die Lagebeziehungen und die funktionelle Beziehung zum Mund aufgegeben und ihre funktionell bedingte Lage an der Kopfkante, nun der Schnauzenkante, beibehalten.

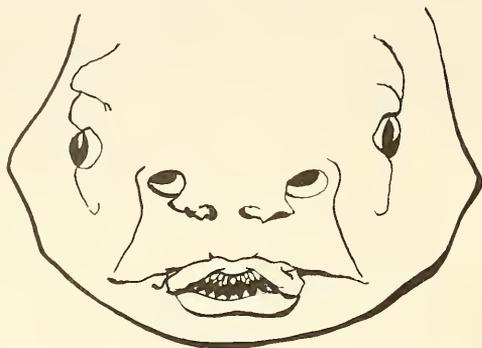


Abb. 23. Frontalansicht einer *Oxynotus centrina*, Original nach einem Ex. der Sammlung Staz. Zool.

Die Nasenbewässerung ohne Mundsog durch den Gegenstrom kann schon ohne ausgesprochene Schnauzenbildung vorliegen. Das konnten wir an lebendigen Exemplaren des Tiefsee-Squaloiden *Oxynotus centrina* (Linnaeus) in Neapel beobachten. *Oxynotus* hat einen kleinen, schwach unterständigen Mund, der leicht geöffnet war, während die Tiere umherschwammen; anscheinend sind sie ständig in Bewegung, vielfach freilich ganz langsam (Abb. 22). Dabei konnte die inspiratorische Funktion des großen Spritzloches gut beobachtet werden. Die Nasen stehen vorne am stumpfen Kopf und bilden dort große, nach vorn geöffnete Trichter (Abb. 23). Es ist offensichtlich, daß die Nasen durch Lage, Größe und Form an eine Wasserzufuhr aus dem nur geringen Wasserstau angepaßt sind.

3. 4. Parachoanen, Pseudochoanen und Choanen

Die Tatsache, daß bei Knorpelfischen und Lungenfischen die Verbindung der Nasen mit der Mundhöhle die gleiche Funktion und die gleiche biologische Bedeutung hat, stellt zwingend die Frage nach der Homologie der morphologischen Bildungen, die diese Verbindung herstellen. Wir beziehen in diese Frage auch gleich die inneren Nasenlöcher der Rhipidistier und ihrer Nachfahren, der Tetrapoden, mit ein.

Zur Nomenklatur: Die inneren Nasenlöcher mancher Fische und der niederen Tetrapoden werden seit langem allgemein als Choanen bezeichnet, obwohl dieser Name ursprünglich nur für die sekundären hinteren inneren Nasenöffnungen im Gaumen der höheren Tetrapoden galt. Dementsprechend führte ROMER für alle überhaupt mit inneren Nasenöffnungen ausgestatteten Gnathostomen den Namen Choanata, für die Fische unter ihnen die Bezeichnung Choanichthyes ein. Die von JARVIK wieder aufgegriffene Ansicht von ALLIS, daß die inneren Nasenöffnungen der Dipnoi und der Rhipidistier-Tetrapoden-Linie nicht homolog seien, veranlaßte diesen Autor dazu, die Öffnungen der Dipnoi Pseudochoanen zu nennen, sowie ROMER, für Lungenfische und Quastenflosser den Namen Sarcopterygii einzuführen.

Das morphologische Bild (Abb. 24 und 25) zeigt bei Haien, Lungenfisch-Larven und Tetrapoden-Embryonen eine solche Ähnlichkeit, daß die Homologie zwischen den

Nasenrinnen der Haie, den Nasenanlagen der Lungenfische und den Gaumenrinnen der Tetrapoden-Embryonen unabweisbar erscheint. Sie ist bisher nicht anerkannt beziehungsweise wieder aufgegeben worden, weil

1. die Ursprünglichkeit der Nasen-Mund-Rinnen der Knorpelfische nicht bekannt war und
2. die hinteren Nasenöffnungen der Lungenfische mit den Tränenangöffnungen der Tetrapoden homologisiert wurden.

Nun ist die Ansicht, daß der Tränenang aus einem hinteren Nasengang entstanden ist, kein Grund, die Choanen deshalb als Neubildungen anzusehen, wie JARVIK das tut — zumal nicht, wenn man wie JARVIK selber den Rhipidistiern *Porolepis* und *Holoptychius* zwei hintere Nasengänge zuschreibt; es können also sowohl Tränenang wie hinterer, in die Mundhöhle mündender Nasengang der Rhipidistier der hinteren, inneren Nasenöffnung der Dipnoi und ihrem hinteren Nasengang homolog sein.

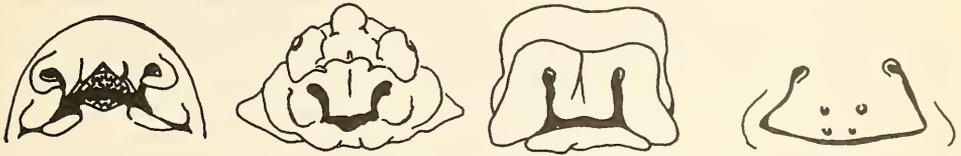


Abb. 24. Nasen-Mund-Verbindungen bei Gnathostomen Stierkopfhai, *Heterodontus galeatus*, juv., Anamnier-Embryo, *Alytes*, *Homo*, embryonal, Lungenfisch, *Neoceratodus*, frischgeschlüpft, Umgezeichnet nach SMITH, FAHRENHOLZ, GREIL.

Bei der Homologisierung von Parachoanen, Pseudochoanen und Choanen ergibt sich allerdings ein Problem, das bei der Annahme der Neubildung der Choanen nicht auftritt: Ihr steht im wörtlichen Sinne der Oberkiefer im Wege. Bei den Knorpelfischen können die hinteren Öffnungen der Nasen-Mund-Rinne zwar im Mund liegen, sie bleiben stets aber vor dem Oberkiefer. Bei den Tetrapoden liegen sie bekanntlich wie bereits bei den Rhipidistiern hinter dem Oberkiefer. Nimmt man an, daß die Choanen als Drainage der Nasen zum Munde neu durchgebrochen sind, dann könnten sie ebensogut vor wie hinter dem Kiefer entstanden sein; eine besondere Erklärung ist dafür nicht notwendig. Aber auch bei der Homologisierung (siehe oben) wird die Verlagerung der hinteren Nasenöffnungen hinter den Oberkiefer ihres problematischen Charakters sofort entkleidet, wenn man bedenkt, daß der Oberkiefer der Knochenfische eine Neubildung ist.

Nach HOLMGREN und STENSIÖ (1936) sind nämlich die Deckknochen der Oberkiefer der Knochenfische und Tetrapoden denen der Placodermen nicht homolog, sondern nur analog. Die Knorpelfische besitzen überhaupt keine Deckknochen, und die Lungenfische haben anscheinend stets nur ein Prämaxillare, nie einen Kieferbogen besessen (BERG 1958). Ein Oberkieferbogen kommt also erst den Teleostomen zu und sollte als Definitionsmerkmal dieser Gruppe genannt werden.

Nach an anderer Stelle begründeten und näher ausgeführten Ergebnissen bisheriger Untersuchungen (v. WAHLERT 1962, 1963, 1965, 1966) sind die Knorpelfische und die Knochenfische Schwestergruppen, die mit einer gemeinsamen Wurzel aus Placodermen entstanden sind. Die primäre Dichotomie der Höheren Gnathostomen scheint also die in Knorpelfische und Knochenfische zu sein, von denen die letzteren durch die offensichtlich neugebildete rostrale Ethmoidal-Verbindung zwischen Oberkiefer und Neurocranium ausgezeichnet sind. Unter den Knochenfischen stellen die Lungenfische die ältesten Fossilien. Auch in bisherigen Systemen werden sie den anderen als Teleostomi zusammengefaßten Knochenfischen gegenübergestellt. Beschreiben wir von dieser Grundlage aus die Geschichte der Nasen und ihrer Verbindungen zum Mund, so ergibt sich folgendes Bild:

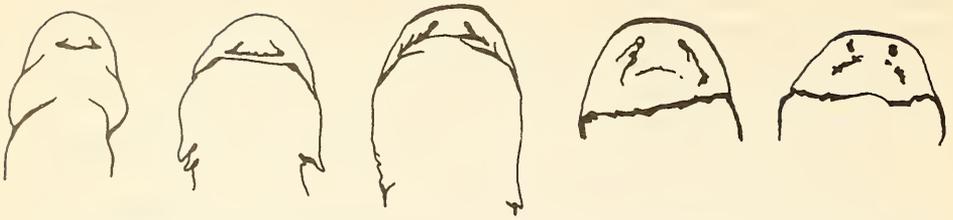


Abb. 25. Entwicklung der Nasen beim Australischen Lungenfisch, *Neoceratodus*, umgezeichnet nach SEMON. Von links nach rechts: 2 Wochen nach dem Ausschlüpfen, 4 Wochen, 6 Wochen, 6 Wochen mit abgetrenntem Unterkieferbereich, späteres Stadium ohne Altersangabe ebenso. Man beachte die Rückbildung des primären Mundspaltes, den Verschuß der Gaumenrinnen und das Vorwachsen des Unterkieferbereiches.

Das bei den Knorpelfischen vor dem Mund liegende Nasen-Mund-Feld ist bei den Knochenfischen in den Mundbereich einbezogen. Der Nasen-Mund-Steg wird zum vorderen Teil des Munddaches; die hinteren Öffnungen der Nasen oder der Nasen-Mund-Rinne werden zu inneren Nasenöffnungen. Bei den Dipnoi liegen sogar die vorderen Nasenöffnungen auf dem Innenrande der Lippen, also fast im Mund. Die lange bekannte Ontogenie der Nasen von *Neoceratodus* können wir als Rekapitulation des Vorganges betrachten, in dem die zunächst offenen Rinnen zwischen vorderen und hinteren Öffnungen überwachsen und dadurch zu geschlossenen Gängen werden (Abb. 25).

Der Einbeziehung des Nasen-Mund-Feldes in das Munddach entspricht eine Ausdehnung oder Vorverlagerung des Unterkiefers nach vorn. Die bereits erwähnte, als Apomorphie der Knochenfische anzusehende rostrale Ethmoidal-Verbindung zwischen Oberkiefer und Neurocranium muß demnach als Widerlager für die neue Vorderkante des Munddaches angesehen werden, die ja nun im ebensoweit vorgezogenen Mundboden und unteren Mundrand ein topographisches und funktionelles Gegenüber bekommt. Dieser Unterschied zwischen Knorpelfischen und Knochenfischen wird besonders deutlich bei einem Vergleich der Holocephalen mit den Dipnoi, die beide im Zu-

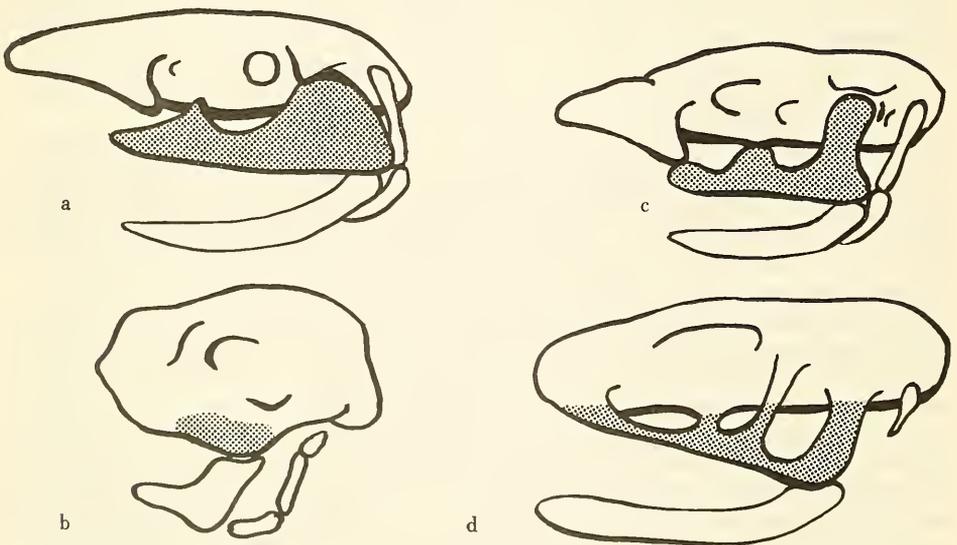


Abb. 26. Verbindungen zwischen Oberkiefer und Schädel bei Selachiern (a), Chimaerae (b), Knochenfischen (c), Dipnoi (d) nach HOFER und DEAN, Oberkiefer hervorgehoben.

sammenhang mit der Ausbildung von Knackgebissen den Oberkiefer mit dem Schädel besonders innig, bei den Dipnoi durch Brücken, bei den Holocephalen durch Verschmelzung, verbunden haben: Bei den Dipnoi zieht die vorderste Brücke von der vorderen Oberkieferspitze zur vordersten Schädelregion, bei den Holocephalen ist die vorderste Schädelregion frei (Abb. 26).

Bei den Dipnoi sind im Bereich des früheren Nasen-Mund-Feldes Zähne und als deren Träger Deckknochen vorhanden, das Prämaxillare und die Vomeres, die die Verbindung zur alten Schädelbasis herstellen. Bei den Teleostomi sind dazu die seitlichen Maxillaria getreten sowie zwischen sie und die Basis des alten Schädels als weitere großflächige Deckknochen die Pterygoidea und Palatina in ihrer jetzt erreichten Ausdehnung. Wir haben damit nicht nur eine Erklärung für die Lage der Choanen hinter dem neuen Deckknochen-Oberkiefer, sondern auch gleich für dessen bisher unerklärte Stückelung aus getrennt angelegten Teilen: Der Oberkiefer ist phylogenetisch und ontogenetisch jünger als die Nasen-Mund-Rinnen, die als Gaumenrinnen embryonal zunächst erhalten bleiben (Abb. 27).



Abb. 27. Rekonstruktion der Entstehung der hinteren inneren Nasenlöcher und ihrer Lage hinter dem Oberkiefer bei Rhipidistern und Tetrapoden.

Die Einbeziehung der Nasenregion in den Mund ist mit einem Funktionswandel der Nasen nicht verbunden; ihre Verbindung zum Mund ist nur noch inniger geworden. Ein Unterschied zwischen Wasser- und Luftatmung kommt hier gar nicht ins Spiel. Die Versorgung der Nase mit dem geruchsbeladenen Medium erfolgt in der gesamten Reihe der hier behandelten Fische und bei den Tetrapoden ursprünglich in genau gleicher Weise durch den Mundso. Ungeachtet aller Unterschiede der Atmung haben wir eine Kontinuität der morphologischen, funktionellen und biologischen Verhältnisse vor uns, die ungemein eindrucksvoll und weit stärker ist, als bisher angenommen.

Demgegenüber stellt die Verbindung zwischen Nasen und Augen etwas Neues dar: funktionell und biologisch und daher sicherlich auch morphologisch. Das bedeutet nicht, daß der Tränengang eine völlig neue Bildung sein müsse: Nach allem, was wir heute über Präadaptation wissen (siehe dazu insbesondere Bock 1965), erscheint von vorneherein wahrscheinlich, daß die Funktion der Ableitung der Augenflüssigkeit von einem Gang oder einer Rinne übernommen worden ist, die vorher bereits in anderer Funktion entstanden war. Diese Annahme wird zwingend, wenn man berücksichtigt, daß Tränengänge bereits bei den wasserlebenden Vorformen der Tetrapoden vorhanden waren, nämlich den Rhipidistern.

Fassen wir kurz zusammen: Der wiederholte Nachweis der Funktion der Nasen-Mund-Rinnen der Knorpelfische als Passagen zur Bewässerung der Nase mit Hilfe des Atemsoges und dabei unvermeidbar als akzessorische Atemwege ergibt für die morphologisch weitgehend gleichen Verhältnisse bei Chondropterygii, Dipnoi und Tetrapoden auch funktionell und biologisch eine so vollkommene Übereinstimmung, daß an einer Homologie der Bildungen, ihrer Funktion und ihrer Bedeutungen im Leben der Tiere vernünftige Zweifel nicht begründet werden können. Die damit begründete Ansicht braucht nicht als Widerspruch zur augenblicklich vorherrschenden Lehrmeinung gewertet zu werden, nach der die Tränengänge der Choanaten die Homologa der hinteren Nasengänge der Dipnoi sind: Die hinteren Nasengänge können sich geteilt haben. Diese Homologisierung ist freilich nicht unwidersprochen geblieben. Wir werden aber eine Erörterung des Tränengang-Problems zurückstellen, bis wir unsere Unter-

suchungen an Spritzlöchern dargestellt haben; diese haben nämlich auch für die Neu-
beurteilung des Tränengangproblemes neue Anhaltspunkte ergeben. Dabei werden wir
dann auch die Verhältnisse bei den anderen, nicht zur Rhipidistier-Tetrapoden-Linie
gehörenden Teleostomi besprechen.

3.5. Erörterungen

Für die Frage nach dem Vorkommen, dem Ursprung, der Funktion und der bio-
logischen Bedeutung der Nasen-Mund-Rinnen haben wir folgende Antworten erhalten:
Die Nasen-Mund-Rinnen sind ursprünglicher Besitz der Knorpelfische; nach ihrer
Homologisierung mit den Nasen der Dipnoi und Tetrapoden müssen wir sie sogar
schon der gemeinsamen Wurzel beider Linien der Höheren Gnathostomen zuschreiben.

Dieser wohl als gesichert anzusehende Nachweis legt eine Überprüfung der Ver-
hältnisse bei den Placodermen nahe. Dabei können wir uns der Ergebnisse einer Unter-
suchung bedienen, die STENSIÖ eigens dieser Frage gewidmet hat. STENSIÖ schreibt so-
wohl Arthrodiren wie Coccosteiformen Nasen-Mund-Verbindungen, zum Teil auch
Mundwinkellippen, zu; Grundlage dafür ist das Vorhandensein einer medianen Nasen-
scheidewand, die als Fortsatz von der Stirn aus mundwärts verläuft und in der Tat
den Gedanken nahelegt, sie als Stütze von medianen, die Rinnen abdeckenden Haut-
falten anzusehen. Das legt sogar die Frage nahe, ob man die Dirhinie, die Teilung der
Riechgrube in rechte und linke Nase, von hier aus erklären könnte; wir brauchen sie
aber hier nicht weiter zu verfolgen. Wir halten aber fest, daß die erschlossene Ursprüng-
lichkeit der Nasen-Mund-Rinnen für die Höheren Gnathostomen mit der wohlbegrün-
deten Annahme ihres Vorkommens bei Placodermen in Einklang steht.

Zu dem Vergleich zwischen Lungenfischen und Knorpelfischen muß noch auf fol-
gendes hingewiesen werden: Die Einbeziehung des Nasen-Mund-Feldes in das Mund-
dach könnte schon bei gemeinsamen Vorformen beider Linien erfolgt sein und bei den
Lungenfischen dennoch rekapituliert werden. Dann wäre der Zustand bei den Knorpel-
fischen sekundär und, wie andere ihrer Bauplanmerkmale, eine Pädomorphose. Diese
Möglichkeit könnte durch das Auffinden von Placodermen mit Mundverhältnissen wie
bei Dipnoern bewiesen werden. Vorerst ist sie eine theoretisch denkbare, weder be-
weisbare noch widerlegbare Alternative.

4. Die Spritzlöcher

4.1. Fragestellungen

Nach der eingangs zitierten Lehrmeinung war das aus der mandibulären Kiemen-
spalte entstandene Spritzloch funktionslos, bis es bei den Rochen oder ihren unmittel-
baren Vorformen zur Inspirationsöffnung wurde. Diese Tiere sind bei ihrer bodenge-
bundenen Lebensweise und mit ihrem unterständigen Mund auf eine dorsal gelegene
Atemöffnung angewiesen; dazu bot sich das Spritzloch an, das, morphologisch von den
anderen Kiemenspalten längst unterschieden, nun auch deren Verlagerung nach ventral
nicht mitmachte, sondern noch weiter nach dorsal rückte.

Diese Ansicht schließt zwei Gedanken ein, die einer funktionell orientierten Über-
prüfung nicht standhalten. Einmal soll die Anlagerung des Hyoidbogens an den Man-
dibularbogen quer durch den Bereich einer funktionierenden Kiemenspalte erfolgt sein
und diese nach oben abgedrängt und funktionslos gemacht haben. Zum zweiten soll das
Kiemenspaltenrudiment sich ohne Funktion erhalten haben, bis es endlich eine Aufgabe
fand. Dem zweiten Punkt kann schon ohne theoretische Erwägungen entgegengehal-
ten werden, daß offensichtlich funktionslose Spritzlöcher ja völlig verschlossen werden
— so bei den Chimären, wo das Spritzloch embryonal noch auftritt, und zwar als erste
der Kiemenöffnungen (SCHAUINSLAND 1906), und ebenso bei schnellen Haien. In bei-
den Punkten ist die aufgeführte Deutung noch ausgesprochen idealistisch-morpho-
logisch: Die Skelettstrukturen gehen autonom eine Verbindung ein, die erst nach ihrer

Vollendung eine Funktion, hier die Bildung des Kieferapparates, erhält; andere davon betroffene Strukturen — hier die erste Kiemenspalte — müssen weichen und dann warten, bis sie eine neue Funktion bekommen.

Diese Überlegungen erschienen zwingend eine andere Erklärung für die Bildung des Kieferapparates zu fordern. Sie ergab sich in dem Augenblick, als die Reihenfolge der erschlossenen Schritte geändert wurde. Nimmt man an, daß die erste Kiemenspalte in eigener Sache, nämlich im Zuge eines Funktionswechsels, zum „Spritzloch“ geworden sei, dann hätte die Verbindung zum Zuge kommen können, die zwischen mandibularem Kieferbogen und Hyoidbogen durch die Kiemenkorbmuskulatur ohnedies schon bestand, und sie hätte zu einer zunächst weichen, dann artikulierenden skeletären Verbindung im früheren Bereich des funktionsbedingt verkleinerten und nach oben gerückten Spritzloches führen können.

Da wir auch diese weitere Deduktion als schlüssig ansahen, gingen wir bei unseren Untersuchungen über das Spritzloch bereits von der Arbeitshypothese aus, daß es von vorneherein funktionstüchtig war und nie jene „nichtadaptive“, funktionslose Phase durchlaufen hätte, die die ältere, vorfunktionelle Morphologie noch immer wieder annehmen muß. Wir wurden darin durch eine Anzahl fremder und eigener Beobachtungen unterstützt, die im folgenden dargestellt werden. Ein gewichtiger Umstand war, daß die inspiratorische Rolle des Spritzloches auch für Haie schon lange bekannt ist. Bei der Suche nach einer Funktion, die schon bei der Entstehung des Spritzloches vorhanden war, müssen wir natürlich von den gegenwärtigen Verhältnissen ausgehen: und diese zeigen die inspiratorische als die einzige bekannte und dazu viel verbreitete Funktion, als gemeinhin angegeben und angenommen wird.

Zugleich präzisiert sich die Fragestellung für die Fälle, in denen das Spritzloch rückgebildet ist, dahin, daß Gründe für seine Entbehrlichkeit anzugeben sind. Beides, Entstehung wie Wegfall der Spritzlochfunktion, muß aus ihrer biologischen Bedeutung erklärt werden.

4. 2. Vorkommen

Spritzlöcher kommen in allen Unterordnungen der Haie und Rochen vor. Bei den Rochen sind sie stets groß und beobachtbar inspiratorisch tätig; über das namensgebende „Spritzen“ werden wir später sprechen.

Bei den Haien sind sie in den Unterordnungen Chlamydoselachoidea, Hexanchoidea (= Notidanoidea) und Heterodontoidea klein oder winzig. Bei den Squaloidea, Squatinoidea und Pristiophoroidea, also den Haien ohne Afterflosse, sind sie so groß wie (oder größer als) das Auge und ebenso wie bei den Rochen sichtbar inspiratorisch; auch darüber später mehr (siehe auch oben bei *Oxynotus centrina*).

Bei den Echten Haien, der formenreichsten Unterordnung Galeoidea, kommen alle Spritzlochgrößen vor, aber auch Formen mit bei Adulten nicht sichtbarem, völlig rückgebildetem Spritzloch. Eine Liste der Familien (unter Verwendung von Angaben von BIGELOW & SCHROEDER, FOWLER, SMITH u. a.) ergibt folgendes Bild:

Vorkommen und Größe des Spritzloches bei Echten Haien

Orectolobidae	vorhanden, groß oder klein
Rhincodontidae	so groß wie das relativ kleine Auge
Scapanorhynchidae	vorhanden
Carchariidae	vorhanden, klein
Isuridae	vorhanden oder fehlend
Alopiidae	winzig bis verschwindend klein
Scyliorhinidae	vorhanden
Triakidae	vorhanden oder fehlend
Pseudotriakidae	vorhanden oder fehlend
Carcharhinidae	vorhanden oder fehlend
Sphyrnidae	fehlend

Bei der Betrachtung dieser Liste muß berücksichtigt werden, daß die Galeoidea zwei Linien bilden, deren eine die Orectolobidae bis Alopiidae umfaßt, während die Scyliorhinidae bis Sphyrnidae der zweiten zugehören; die Reihenfolge entspricht ihren Abständen von der Basis der Unterordnung, soweit das linear darstellbar ist (WHITE 1937). Der Trend geht also offensichtlich zur Reduktion der Spritzlöcher.

Das wird durch die Feststellung von deutlich ausgebildeten Spritzlöchern bei embryonalen Hammerhaien bestätigt, die mir Dr. CLARK zur Untersuchung überlassen hat (unveröffentlicht).

Eine Untersuchung des Vorkommens und der Größe innerhalb der Familien, die hier aus Raummangel im einzelnen nicht angeführt wird, ergab ebenso wie die Übersicht über die Familien insgesamt eine Bestätigung eines lange bekannten Sachverhaltes. RAY & CIAMPI (1956: 138) formulieren ihn so: Spritzlöcher sind bei Haien des freien Wassers im allgemeinen klein oder fehlen ganz; groß sind sie nur bei bodengebundenen lebenden Formen — feilich nicht allen. Da die Evolution beider Linien der Echten Haie von litoralen Formen zu pelagischen geführt hat, ist die Richtung des Trends und die ökologische Korrelation deutlich; beide sind nun durch eine Analyse der Funktion und der biologischen Bedeutung zu erklären.

Vorher muß aber mehr Material zur Beurteilung des Sachverhaltes beigebracht werden, daß große Spritzlöcher nur bei benthonischen Galeoidea, nicht aber bei allen von ihnen vorhanden sind. Dazu wurden Orectolobidae der eigenen Sammlung sowie des Senckenberg-Museums Frankfurt untersucht. Herrn Dr. KLAUSEWITZ danke ich auch an dieser Stelle für die dazu gebotene Möglichkeit. In der folgenden Tabelle sind außer der Größe des Spritzloches noch die Lage des Ansatzes der ersten Rückenflosse sowie der Abstand zwischen 4. und 5. Kiemenspalte eingetragen, ferner das Areal. Für diese drei Angaben kann nämlich die Evolutionsrichtung sicher beurteilt werden: Als Entstehungs- und Ausbreitungszentrum der Gruppe muß das Seegebiet um Australien gelten; die Rückenflossen liegen bei den Elasmobranchiern ursprünglich beide auf dem Schwanzteil des Körpers, und der Abstand der Kiemenspalten muß ursprünglich wie bei allen anderen Haien gleich groß gewesen sein. Der Vergleich ergab folgendes Bild:

Vergleich mehrerer Angehöriger der Familien Orectolobidae

Art	Ansatz der D ₁	Abstand von 4. und 5. Kiemenspalte	Spritzlochgröße
<i>Orectolobus ornatus</i> (Australien)	über Hinterende der Bauchflossenbasis	wie zwischen 1. und 2.	größer als das Auge
<i>Hemiscyllium ocellatum</i> (Australien)	über Mitte der Bauchflossenbasis	enger als zwischen 1. und 2.	fast so groß wie das Auge
<i>Chiloscyllium indicum</i> (Indischer Ozean)	über Mitte der Bauchflossenbasis	nahe beieinander	etwa halb so groß wie das Auge
<i>Ginglymostoma cirratum</i> (Atlantik)	vor Beginn der Bauchflossenbasis	ganz eng beieinander	sehr viel kleiner als das Auge

In mir später zugänglich gewordenem weiterem Material liegen Ammenhaie mit großen Spritzlöchern vor, die dem Auge durch eine Rinne verbunden sind. Die damit belegte funktionelle Beziehung zwischen Spritzloch und Auge auch bei Haien (für Rochen siehe S. 29) entspricht auch der von GILBERT (1963) bekannt gemachten Tatsache, daß das Auge nur bei den Haien eine Nickhaut besitzt, die winzige oder geschlossene Spritzlöcher besitzen, und daß die Muskulatur der Nickhaut aus der der Spritzlochklappe entstanden ist. Ein kleines Spritzloch ist also mit Sicherheit sekundär.

Ammenhaie besitzen ausgeprägte Nasen-Mund-Verbindungen mit Parachaoanen. Das gleiche gilt für die Stierkopphaie, die Heterodontoidea, die als einzige der oben angeführten Unterordnungen mit stets kleinem Spritzloch benthonische Tiere sind (Chlamydoselachoidea und Hexanchoidea sind bathypelagische Formen). Daß Vorkommen und Größe des Spritzloches etwas mit der Atmung zu tun hat, scheint bereits deutlich. Daß die Korrelation zwischen Lebensweise und Spritzlochgröße bei den

litoralen Haien durchbrochen ist, die eine besonders wohlausgebildete Nasen-Mund-Passage und innere Nasenlöcher und damit eine akzessorische Atempassage besitzen, verdichtet diese Annahme.

Den Seekatzen, die nun noch erwähnt werden müssen, fehlen als Adulten die Spritzlöcher. Sie sind embryonal vorhanden, schließen sich aber mit der Ausbildung der Branchiostegalmembran, die als weicher äußerer Kiemendeckel die Kiemenspalten überdeckt und deren Abspreizen als Saugpumpe für die Atmung dient (siehe oben S. 18/19).

Soweit die aus vergleichenden Untersuchungen zusammengetragenen Sachverhalte. Sie scheinen bereits recht eindeutig für die Arbeitshypothese zu sprechen, daß die Spritzlöcher von vornherein Inspirationsöffnungen gewesen sind. Wegen der Bedeutung, die diesem Sachverhalt zugemessen werden muß, erschienen aber eigene Beobachtungen an lebenden Tieren wünschenswert, über die nun berichtet sei.

4.3. Funktion und biologische Bedeutung

Die inspiratorische Rolle des Spritzloches ist, wie schon erwähnt, bei Katzenhaien bereits von DARBISHIRE 1907 untersucht worden. TEICHMANN (1959) hat in Anknüpfung an BAGLIONI (1907), der die Spritzlochatemung beim Marderhai (*Mustelus*) festgestellt hat, beide Formen untersucht und die inspiratorische Rolle des Spritzloches in der Ruhe und im langsamen Schwimmen bestätigt gefunden.

Unsere eigenen Versuche an Katzenhaien ergaben hierzu nichts Neues. Neu war aber die Feststellung, daß bei narkotisierten Katzenhaien der Spritzlochverschluß unterbleibt und dann aus dem Spritzloch Expirationswasser austritt (siehe oben S. 10 und Abb. 8). Das zeigt, daß der Spritzlochverschluß in der Expiration zum Unterschied von dem passiven Verschluß der anderen Kiemenspalten in der Inspirationsphase eine aktive Leistung ist.

Bei narkotisierten Nagelrochen blieb die sichtbare Bewegung der Spritzlochklappen auch in der Narkose erhalten (siehe oben S. 12). Sie führte allerdings auch hier nicht zum Verschluß der Öffnung, sondern sperrte sie nur halb; das Expirationswasser konnte dann noch austreten. Es könnte sein, daß das gleiche auch bei den Katzenhaien der Fall ist, die darauf nicht näher untersucht wurden; die Feststellung, daß der Spritzlochverschluß eine aktive, durch Narkose ausschaltbare Leistung ist, bleibt davon unberührt.

Unsere weiteren Untersuchungen galten der Frage nach der Mechanik, der biologischen Bedeutung und dem Auslösen der „Spritzens“, des Ausstoßens von Wasser aus den Spritzlöchern. Es wird allgemein als „Umkehr des Atemwasserstromes“ beschrieben und als Reinigungsmaßnahme für die Spritzlöcher aufgefaßt. Nach RAND (1907) war bekannt, daß das Spritzen spontan auftritt, aber auch durch mechanische Reizung oder Einführen von Fremdkörpern — auch einseitig — ausgelöst werden kann.

Der Spritzlochverschluß kann also nach Reizung oder auch ohne erkennbare äußere Ursache unterbleiben; dann tritt in der Expiration Wasser aus. Die Bedeutung dieses Wasseraustrittes als Reinigungsreflex ergab sich aus einer zunächst beiläufigen Beobachtung in einem noch weiteren Sinne. Zur Prüfung der Narkose-Tiefe verwandte ich auf Vorschlag von Herrn Dr. SCHMIDT, Heidelberg, den Cornea-Reflex. Bei Landwirbeltieren löst die Berührung der Cornea ein Augen- und Lidzucken, bei anhaltendem Reiz vermehrtes Tränen aus. Bei Rochen führte die Berührung der Cornea außer einem Augenzucken auch zum Spritzen. Die biologische Bedeutung ist unmittelbar einsichtig: Das Spritzloch liegt so dicht hinter dem Auge, daß der beim Spritzen austretende Wasserstrom auch das Auge bespült. Im natürlichen Geschehen wird die Reizung des Spritzloches und eine Gefahr für das Auge, etwa durch absinkende Fremdkörper oder aufgewirbeltes Sediment, vielfach oder fast immer zusammenfallen. Das Spritzen dient also auch der Reinigung des Auges. Wir werden diesen Sachverhalt zur Erörterung des Tränengangsproblems heranziehen.

Auffällig war, daß auch bei der flachen Atmung narkotisierter Tiere der Spritzlochschwall sehr kräftig war. Ebenso ließ sich feststellen, daß ein zu Beginn des Spritzlochverschlusses gesetzter Reiz den Verschuß aufhielt, daß das Spritzen aber erst bei der nächsten Expiration die volle Kraft erreichte. Die Wiederholung der Experimente unter Beobachtung des Mundes ergab, daß das Spritzen dadurch in voller Stärke erfolgt, daß bei der vorangehenden Inspirationsphase der Mund geöffnet wird. Das Spritzwasser wird also zusätzlich, und zwar durch den Mund, aufgenommen; das Atemwasser tritt nämlich während des Spritzens aus den Kiemen aus.

Mundatmung ist bei Rochen schon länger bekannt. RAND hat sie bei *Raja* an beunruhigten Tieren im Liegen, bei ungestört liegenden Tieren vor dem Abschwimmen sowie bei schwimmenden Tieren beobachtet. Eigene Beobachtungen in den Schaubecken der Station bestätigten dies und ergaben das gleiche für die Flügelrochen (*Myliobatis*) und Stechrochen (*Dasyatis*): Sie alle öffnen den Mund beim tiefen Durchatmen vor dem Abschwimmen und während des Schwimmens, jeweils in der Inspirationsphase.

Wir können also feststellen, daß das Spritzen nicht eine Umkehr des Atemwasserstromes bedeutet; die Atemwasserführung von den Spritzlöchern zu den Kiemen wird nicht berührt, sondern von einer zusätzlichen Wasserführung durch Mund und Spritzlöcher gekreuzt und überlagert (siehe auch v. WAHLERT 1966).

Ferner können wir sagen, daß zwischen der Atmung der Haie und der der Rochen nur ein gradueller, kein prinzipieller Unterschied besteht: Bei beiden dienen sowohl Mund wie Spritzloch als Inspirationsöffnungen. Endlich zeigen die Dornhaie mit ihrer Spritzloch-atmung, daß die gesteigerte Rolle der Spritzloch-atmung nicht auf die Rochen beschränkt ist, sondern allen Selachii ohne Afterflosse zukommt.

Die inspiratorische Funktion ist die einzige sicher bekannte Funktion des Spritzloches. Sie kann seine Entstehung und seine völlige Rückbildung erklären, nicht aber die Erhaltung kleiner, offensichtlich zum Einatmen zu enger Passagen bei Formen, die auf eine solche Atempassage auch nicht mehr angewiesen sind. Das muß mit der Funktion der im Spritzloch liegenden Pseudobranchie zusammenhängen, die, über ein Wundernetz an die Carotis angeschlossen und nur arteriell versorgt, die Blutzufuhr zu Auge und Gehirn regelt (BERTIN 1958). Dazu scheint bei den Formen, die nicht ständig durch passive Atmung hyperventiliert sind, Information über das äußere Atemmilieu zu gehören. Diese Annahme würde das Vorliegen von Spritzlöchern erklären, denen keine Bedeutung als Atempassagen zuerkannt werden kann; das verbleibende Lumen würde hingegen für die Versorgung eines Chemorezeptors mit Seewasser wohl noch ausreichen.

Wir gehen nunmehr für unsere weiteren Untersuchungen davon aus, daß wir in den Spritzlöchern Inspirationsöffnungen zu erblicken haben. Für eine Beurteilung ihrer Entstehung mit dieser Funktion und der Rolle, die ihre Entstehung in der Evolution der Gnathostomen gespielt hat, seien zunächst noch einige Befunde über akzessorische Atemwege bei anderen Fischen mitgeteilt.

4.4. Akzessorische Atemwege bei anderen Fischen

Akzessorische Atemwege sind bei Fischen keineswegs selten. Sie treten in weit größerer Häufigkeit als bisher angenommen bei Bodenfischen auf und scheinen aus leicht ersichtlichen Gründen sogar unentbehrlich, wenn der Mund als Atemöffnung ausfällt. Das ist insbesondere dann der Fall, wenn der Mund als Saugorgan dient. Der vom Mund gebildete Saugkreis darf ja nicht zur Aufnahme von Atemwasser gelockert oder gesprengt werden.

Bereits in die Handbuchliteratur eingegangen sind die Befunde von HORA (siehe BERTIN 1958). So besitzt die Homalopteride *Sewellia* neben dem Mund Atemöffnungen, die offensichtlich aus Mundwinkel-Divertikeln entstanden sind (Abb. 28); das stellt eine offensichtliche Parallele zu der Mundwinkelatmung der Haie (siehe oben S. 21) dar. Bei der Schmerle *Gyrinocheilus* wird das Atemwasser den Kiemen von rückwärts, unter dem Kiemendeckel, zugeführt; der Kiemendeckel ist dafür nicht nur funktionell,

sondern auch morphologisch in einen zuleitenden und einen ableitenden Teil differenziert (Abb. 29). Diese Differenzierung der ableitenden Kiemenregion verdient unser besonderes Interesse im Hinblick auf die Entstehung des Spritzloches.

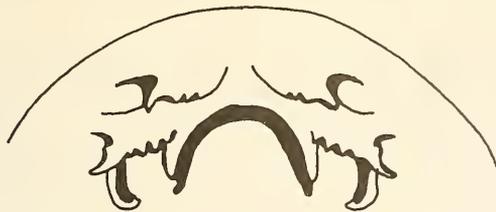


Abb. 28. Mund der Homalopteride (Ostariophysi) *Sewellia* mit seitlichen Inhalationsöffnungen, nach HORA.

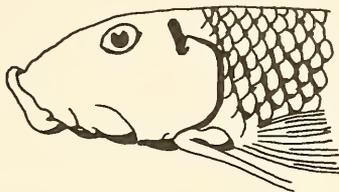


Abb. 29. Seitenansicht des Kopfes der Schmerle (Ostariophysi) *Gyrinocheilus* mit Inhalationskerbe am Oberrand des Kiemendeckels, nach HORA.

Auch Panzerwelse gehen, wenn sie sich mit dem Mund ansaugen, zur direkten Beatmung der Kiemen über; wie mir Herr Diplombiologe D. VOGT, Stuttgart, mitteilt, scheint diese Atemweise sehr weit verbreitet, keineswegs auf Welse beschränkt zu sein und auch den Rückstrom vorbeifließenden Wassers unter die Kiemendeckel auszunutzen. In eigenen Untersuchungen haben wir Panzerwelse der Gattung *Plecostomus* (Abb. 30) beobachtet, wobei wir Tusche-markiertes Wasser verwandten. Hier ergab

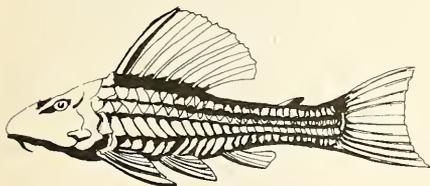


Abb. 30.
Gesamtansicht des Panzerwelses, *Plecostomus commersonii*, umgezeichnet nach STERBA.

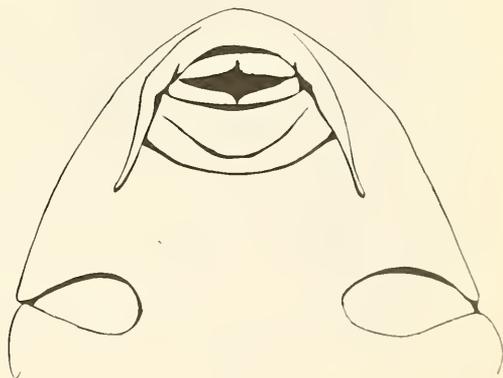


Abb. 31.
Kopfunterseite von *Plecostomus commersonii*,
Ex. Stgt. 4783.

sich der aus früheren Beobachtungen bereits erschlossene Sachverhalt, daß diese Tiere trotz festgesaugtem Munde Atemwasser durch die Mundwinkel aufnehmen. Die morphologische Untersuchung ergab folgendes Bild: In den Mundwinkeln stehen Barteln, in deren Achseln Häutchen vorhanden sind. Die Basis der Barteln ist an der Bildung des Saugkreises beteiligt. Zwischen den Barteln und dem eigentlichen Mundrand, durch die mit Häutchen ausgestatteten und so ventilartig wirkenden Achseln kann bei hinreichend starkem Sog Wasser eintreten, ohne daß der zum Ansaugen nötige Unter-

druck aufgehoben wird (Abb. 31). Es gibt also selbst bei angesaugtem Mund eine Atmung durch die Mundwinkel. Wir können daher Verhältnisse wie bei *Plecostomus* als Vorstufe zu solchen von *Sewellia* und von *Gyrinocheilus* betrachten, wo die bei *Plecostomus* beobachteten Wasserführungen morphologisch differenzierte Passagen erhalten haben.

4.5. Evolution und evolutorische Rolle

Die inspiratorische Funktion der Spritzlöcher ist durch die Beobachtung lebender Tiere auch für Haie sichergestellt. Da die Spritzlöcher aus Kiemenspalten, also Organen der respiratorischen Wasserführung, entstanden sind, ist ein Funktionswechsel von ableitenden zu zuleitenden Funktionen die nächstliegende Erklärung für die morphologische Differenzierung gegenüber den anderen Kiemenspalten. Daß es solch einen Funktionswechsel im abführenden Kiemensbereich gibt, zeigen analoge Fälle unter Knochenfischen. Beim Vergleich der Unterschiede im Vorkommen, der Größe und der biologischen Bedeutung der Spritzlöcher hat sich ihre Beurteilung als immer schon inspiratorisch wirkende Öffnungen bewährt. Vorweg ließ sich ein Funktionswechsel aus theoretischen Überlegungen bereits als Voraussetzung für die Entstehung des Kieferapparates fordern, und nach Lage der Dinge konnte es sich dabei nur um den Wechsel zur inspiratorischen Funktion handeln. Aus all dem sehen wir die Beweisführung für unsere Arbeitshypothese als hinreichend gesichert an. Das Spritzloch ist demnach aus der mandibulären Kiemenspalte nicht erst als Folge, sondern als Voraussetzung der Anlagerung des Hyoidbogens an den mandibulären Kiefer entstanden. Die so entstandene Lösung für eine Mundbewehrung und die Atemwasserführung haben wir an anderer Stelle mit denen der rezent vertretenen Agnathen-Linien verglichen (v. WAHLERT 1965, 1966).

Der Hyoidbogen ist dem Kieferbogen zunächst als hinteres Widerlager angelagert; seine suspensorische Funktion kann erst jünger und sekundär sein. Nur diese Reihenfolge erklärt nämlich ein Problem, das noch GOODRICH (1958) als unauflösbares Dilemma erschien, obwohl er die Reihenfolge der Entstehung von Spritzloch und Kieferapparat ganz wie hier dargestellt sah (vgl. dazu die Fußnote bei GOODRICH S. 149). Die Hyomandibularia der Fische konnten bisher nicht homologisiert werden, weil sie ganz unterschiedliche Lagebeziehungen zu zweifellos homologen Gefäßen, Nerven und zumindest homoiologen Muskeln aufweisen (siehe Abb. 32). Ebenso war die Deutung der bei Chimären und Dipnoi vorhandenen offensichtlichen Rudimente des Hyomandibulare fraglich; ihre Lage entspricht bei den Chimaerae der des Hyomandibulare der Knochenfische, bei den Dipnoi der bei Selachiern eher als der der jeweiligen Schwestergruppe. Diese Schwierigkeit wird ausgeräumt, wenn man aus den hier vorgebrachten Sachverhalten den Schluß zieht, daß die Anlagerung des Hyomandibulare an den Schädel erst nach Eintritt des Hyoidbogens in den Kieferapparat erfolgt ist, und zwar unabhängig, parallel zueinander in den einzelnen Untergruppen der Knorpel- und Knochenfische. Wir dürfen wohl die Auflösung dieses Problems als weiteren Beweis für die Fruchtbarkeit der hier erarbeiteten Einsichten ansehen.

Das nun erarbeitete Bild der Entstehung des Kieferapparates ist in den Abbildungen (Abb. 33) dargestellt. Nach den neuesten Untersuchungen (MILES 1964, 1965, bei v. WAHLERT 1966 noch nicht berücksichtigt) haben bereits die Acanthodier ein dem Oberkiefer angelagertes Hyomandibulare und nach Auffassung dessen Entdeckers auch ein funktionelles Spritzloch gehabt (das aber bei Adulten geschlossen gewesen sein kann; Begründung dafür siehe v. WAHLERT 1966). Für die Placodermen gilt heute der Besitz von Spritzlöchern allgemein als sicher (MILES 1965). Vielleicht war die Spritzlochentstehung auch schon Anlaß zur Entstehung des Kiefers aus dem Mandibularbogen, indem sie ihn von seiner Funktion als Kiemensbogen entband.

Für die uns bekannten Gnathostomen gehört die Anlagerung des Hyoidbogens an den Kiefer und die Umwandlung der ersten Kiemenspalte jedenfalls zum Grundbau-

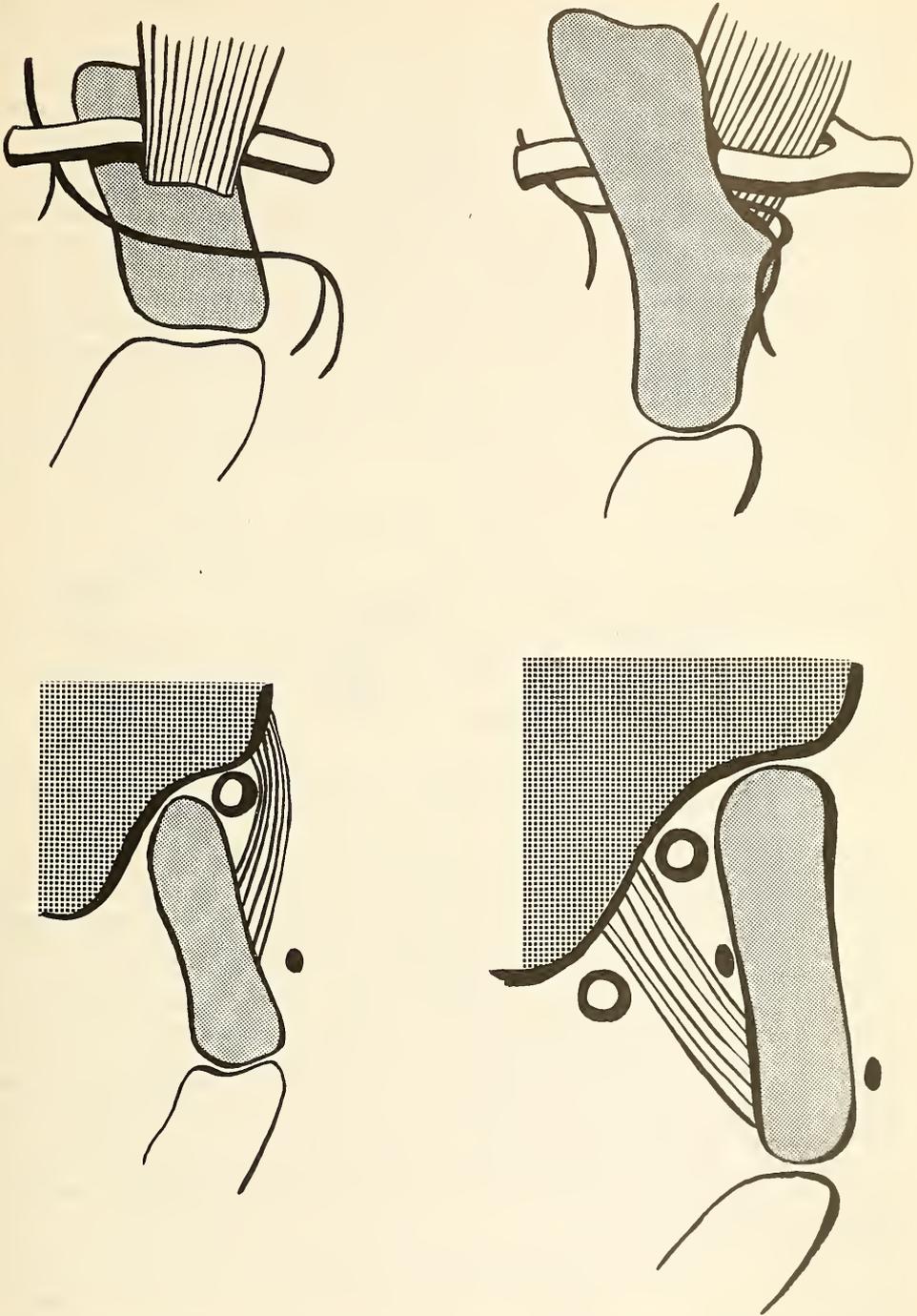


Abb. 32. Lagebeziehungen von *Hyomandibula* (feiner Raster) am Schädel (untere Reihe, grober Raster). *Musculus levator hyomandibulae* (gestreift), *Vena capitis lateralis* (weiß) und Nerv (schwarz) bei *Selachii* (links) und *Polypterus* (rechts) in Ansicht von links (obere Reihe) und im Transversal-Schnitt (untere Reihe). Umgezeichnet nach GOODRICH.

plan. Verfolgen wir nun deren weitere Geschichte. Bei den Knorpelfischen haben die Holocephalen das Spritzloch geschlossen, da es unter die Opercularklappe gerät, die als Saugpumpe das Kiemenwasser abzieht und dadurch sogar den ganzen Atemwasserstrom in Bewegung setzen kann. Innerhalb einer Saugpumpe, die mit verbrauchtem Atemwasser gefüllt ist, ist eine Inspirationsöffnung naturgemäß funktionsunfähig und sinnlos. Bei den Haien haben die Chlamydoselachioidea, Hexanchoidea und die Mehrzahl der Galeoidea das Spritzloch mit dem Übergang zur pelagischen Lebensweise verkleinert oder geschlossen, weil es als Inspirationsöffnung bei der zunehmenden Bedeutung der Mundatmung entbehrlich wurde. Bei den Heterodontoidea und Orectolobidae ist es ebenfalls verkleinert worden, hier bei benthonischer Lebensweise im Zusammenhang mit der besonders leistungsfähigen Ausbildung der Nasen-Mund-Verbindung. Bei den Selachii Ananalia (v. WAHLERT 1966) ist das Spritzloch als inspiratorische Öffnung noch wichtiger geworden; das gilt nicht nur für die benthonischen Meerengel und Sägehaie und die Rochen, sondern auch für die zwar vielfach litoralen, aber nicht benthonischen Dornhaie (Squaloidea); es ist vergrößert und bereits bei den Haien dieser Evolutionslinie noch weiter nach dorsal gerückt und stand so den zum Eingraben in den Boden übergehenden Formen als dafür notwendige Präadaptation zur Verfügung.

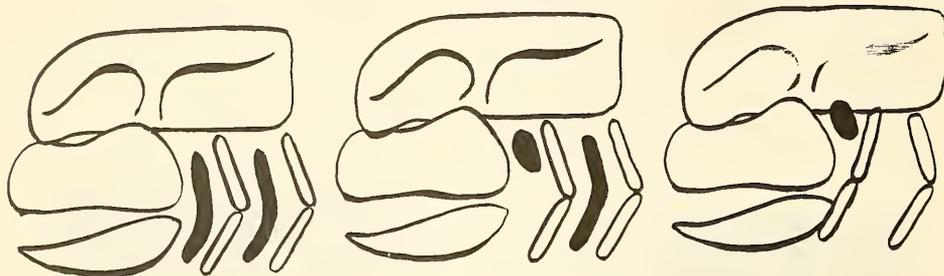


Abb. 33. Bildung des Spritzloches aus der mandibulären Kiemenpalte und des Kieferapparates durch Anlagerung des Hyoidbogens an den Kieferbogen. Rekonstruktion.

Bei den Knochenfischen fehlt das Spritzloch den Lungenfischen, was angesichts des gleich zu besprechenden Vorkommens bei Teleostomen als sekundär angesehen werden muß; ob der Übergang zur Luftatmung dafür ein hinreichender Grund ist, muß angesichts des Fortbestehens der Kiemen und ihrer Bewässerung (zur Respiration und zur Exkretion) fraglich erscheinen. Die Rhipidistia besaßen Spritzlöcher, *Latimeria* hat nur noch eine Spritzlochhöhle, *Polypterus* besitzt ein Spritzloch ohne Pseudobranchie, *Acipenser* und *Polyodon* beides, *Lepisosteus* und *Amia* sowie einige andere Actinopterygii nur noch eine Pseudobranchie, die dann umwachsen oder in Gewebe eingesenkt sein kann. Die Ursachen für diese unterschiedlichen Verhältnisse bedürfen noch einer genaueren Untersuchung, für die aber wohl erst eine bessere Kenntnis der Physiologie der Pseudobranchie abgewartet werden muß.

Für den uns hier interessierenden Zusammenhang, nämlich die Mechanik und Biologie der Atmung der Knorpelfische, dürfen wir die Rolle des Spritzloches wohl als weitgehend geklärt ansehen.

5. Nasengänge der Teleostomi

5. 1. Der Tränen gang

Der Tränen gang führt bei den Tetrapoden die Tränenflüssigkeit der Augen in die Nase ab. So zweckmäßig der Gang erscheint, so bedarf es doch einer Begründung, warum die Augen ausgerechnet zur Nase drainiert werden. Ferner bedarf einer Erklärung, wieso der Tränen gang offensichtlich schon bei Rhipidistiern vorhanden war,

darunter Formen wie *Eusthenopteron*, der, nach seiner Schwanzflosse zu urteilen, sicher nicht amphibisch lebte. Tränen und deren Ableitung können doch erst beim Verlassen des Wassers und drohender Austrocknung des Auges eine biologische Bedeutung haben; bei einem nur gelegentlichen Herausrecken der Augen aus dem Wasser müßte die Feuchthaltung durch das äußere Milieu ausreichen.

Für die Herkunft des Tränenganges bestehen mehrere Theorien. JARVIK vertritt die Auffassung von ALLIS, nach der der Tränengang aus dem hinteren Nasengang entstanden sei; er schreibt *Porolepis* zwei hintere Nasengänge mit eigenen Schädeldurchbrüchen, *Holoptychius* zwei weiche hintere Nasengänge mit gemeinsamer knöcherner Führung zu. Für *Eusthenopteron* nimmt er einen oberflächlichen Knochenkanal an, der das vordere Nasenloch mit dem Auge verbunden hat.

Dieser Auffassung fügt sich eine eigene Beobachtung an *Polypterus* an. Das hintere Nasenloch liegt bei diesen Fischen, wie schon MATTHES 1934 erwähnt, als halbmondförmiger Schlitz unmittelbar vor dem Auge. Bei einem mir vorliegenden *Polypterus*-Schädel ist die von der Schnauzenspitze zum Auge ziehende Naht zwischen Maxilla und angrenzenden Knochen auffällig tief eingesenkt. Man könnte auch daran denken, daß das Lacrimale der Tetrapoden, dessen Länge so auffällig von der der anderen Circum-Orbital-Knochen absticht, einen Deckknochen darstellt, der die zunächst als Rinne ausgebildete Verbindung zwischen vorderer Nasenöffnung und Auge abgedeckt hat. Es wäre ferner daran zu erinnern, daß der Tränengang noch bei höheren Tetrapoden zunächst als Rinne angelegt wird.

Es ist also keineswegs sicher, daß der Tränengang der Tetrapoden aus einem hinteren Nasengang entstanden ist. SCHMALHAUSEN ist überdies der Auffassung, daß die Verbindung zwischen Nase und Auge sich eines vorhandenen Sinneskanals bedient habe, der dann zum Tränengang geworden sei.

Bei dieser Ungewißheit muß ferner damit gerechnet werden — wie dies JARVIK tut —, daß die Tränengänge untereinander keineswegs strikt homolog zu sein brauchen.

Unabhängig von diesen Erwägungen stellt sich die Frage nach der ursprünglichen Bedeutung dieser Verbindung, mit der sie bereits bei Wassertieren entstanden sein kann.

Als die Vorformen der Tetrapoden das Wasser zu verlassen begannen, muß unter ihren anderen Präadaptionen offensichtlich der Gang bereits vorhanden gewesen sein, der den Überschuß der nun entstehenden Tränenproduktion abführte. Er muß bereits eine Funktion gehabt haben, und es liegt nahe, ihm eine Funktion im gleichen Funktionskreis zuzuschreiben, also dem Schutz des Auges durch Flüssigkeit. Da das Austrocknen bei Wassertieren keine Gefahr darstellt, kann es sich dann nur um die Entfernung von Fremdkörpern gehandelt haben. Hier gewinnt nun unsere schon angeführte Beobachtung an Rochen Interesse (siehe S. 29) sowie die noch nicht näher untersuchten Beziehung der Spritzlöcher zu den Augen bei Haien (S. 28).

Bei den Rochen bespült das Spritzwasser auch die Augen; wir haben festgestellt, daß dieses Ausstoßen von Wasser aus dem Spritzloch sogar vom Cornea-Reflex erfaßt wird. Das führt zu der Annahme, daß die Vorfahren der Tetrapoden ebenfalls eine Möglichkeit besaßen, das Auge durch darüberspritztes Wasser sauberzuspülen, und daß sie sich dazu eines aus der Nase ausgestoßenen Wasserstromes bedienten.

Dazu gehört nun außer der Verbindung zum Auge durch eine abgedeckte Rinne oder eine andere Passage ein Pumpmechanismus. Dafür kommt die Mundpumpe in Frage, die ja bei den Dipnoi auch der Nasenbewässerung dient; sie kann sicher einen Druck ebensogut ausüben wie einen Sog. So wäre nun das Vorhandensein von insgesamt drei Nasengängen nötig: dem vorderen, dem inneren und dem zum Auge führenden. Die von JARVIK mit morphologischen Mitteln rekonstruierte Dreizahl läßt sich also auch funktionell begründen.

Eigene Pumpeinrichtungen der Nase scheinen bei den Rhipidistiern ebensowenig vorzuliegen wie bei den Dipnoi. Wir müssen ihre Entstehung aber für die Actinistia

und Actinopterygii annehmen, wie wir gleich besprechen werden. Hier sei noch einmal festgehalten, daß unsere Befunde für die Frage nach der Herkunft der Tränengänge keine neuen Gesichtspunkte ergeben; wohl aber läßt sich nunmehr eine funktionelle Erklärung liefern, warum die Tränengänge vor den Tränendrüsen entstanden sind: Sie werden der Zuführung von Augenspülflüssigkeit gedient haben, dem wie bei den Rochen unter Benutzung vorhandenen Pumpeinrichtungen herangeführten Wasser. Nachdem dann bei den Landwirbeltieren das Auge seine eigene Flüssigkeit erzeugte, bediente es sich des vorhandenen Kanals nun zur Ableitung des Überschusses an Tränenflüssigkeit.

5.2. Die äußeren Nasenöffnungen

Latimeria besitzt keine inneren Nasenöffnungen; der hintere Nasengang mündet außerhalb des Mundes über dem Mundwinkel. Die Beziehung zum Mundwinkel, den wir bei Haien als akzessorische Atemöffnung kennengelernt haben, bleibt also erhalten; ob dieser Lagebeziehung auch eine funktionelle Beziehung entspricht, kann noch nicht entschieden werden. Über das Vorhandensein einer Pumpmechanik zur Bewässerung der Nase geben die bisherigen Veröffentlichungen keinen Aufschluß.

Von Interesse ist in diesem Zusammenhang *Polypterus*, der den Crossopterygiern nächststehende rezente Actinopterygier. Bei ihm liegt die hintere Nasenöffnung als halbmondförmiger Schlitz unmittelbar vor dem Auge. Die Nasen selbst besitzen außer der mit Riechepithel ausgestatteten Kammer noch eine weitere, die mit glatter Muskulatur versehen ist (MATTHES 1934). Es kann kein Zweifel daran bestehen, daß hier ein Nasen-eigener Pumpapparat vorliegt, der die Nase von anderen aktiv oder passiv erzeugten Wasserführungen unabhängig macht — und sicher zu einem kräftigen Wasserausstoß in der Lage ist.

Bei allen anderen Actinopterygiern sind ebenfalls nur äußere Nasenöffnungen vorhanden, meist dicht hintereinanderliegend und offensichtlich durch den Wasserstau passiv bewässert. Bei *Astrocopus*, einem Petermännchen, sollen innere Nasenöffnungen vorliegen (DAHLGREN 1908), über deren Homologie aber nichts bekannt ist. Es scheint überhaupt, daß die Homologie auch der hinteren, äußeren Nasenlöcher der Actinopterygier noch nicht als endgültig geklärt angesehen werden kann; sie könnten den inneren hinteren Nasenöffnungen der Choanata homolog sein, oder den Tränengangöffnungen, oder aus einer späteren Unterteilung der vorderen Nasenöffnungen entstanden. Diese Frage wie auch die nach der Homologie des hinteren einzigen, oberhalb des Mundwinkels, aber nicht am Auge liegenden Nasenloches von *Latimeria* muß als zur Zeit völlig offen gelten. Bei den Actinistia dürften auch die Nasen von der Verbreiterung des Mundes beeinflusst worden sein, von der im folgenden Abschnitt zu sprechen ist.

6. Zusammenfassung und Ausblick

Für die zu Beginn der Arbeit gestellten Fragen haben sich eindeutige Antworten ergeben: Die Unterdrückung des Atemreflexes bei der passiven Atmung kann auf eine Hyperventilation zurückgeführt werden; die Nasen-Mund-Verbindungen der Knorpelfische sind ursprünglich und dienen in erster Linie der Wasserführung der Nase durch den Mund; das Spritzloch muß als akzessorischer Atemweg der Gnathostomen und als Voraussetzung, nicht erst als Ergebnis der Entstehung des Kieferapparates gelten. Die damit gewonnenen Einsichten in funktionelle, morphologische und ökologische Aspekte der Evolution der Gnathostomen erlauben eine präzise Beurteilung der phylogenetischen Stellung insbesondere der Acanthodii und der einzelnen Knochenfischlinien. Vor allem ergibt die Homologisierung der Nasen-Mund-Region der Knorpelfische mit dem vorderen Munddach der Knochenfische eine lange vermißte genaue Einordnung der Dipnoi und der Actinistia. Sie sei deswegen hier noch einmal abschließend kurz erörtert.

Die Homologisierung erfolgt auf Grund der topographischen und funktionellen Identität der Nasen-Mund-Verbindungen. Sie schließt die Aussage ein, daß der Mund der Knochenfische gegenüber dem der Knorpelfische vorgeschuht ist, und schreibt die Deutung des gleichen ontogenetischen Vorganges bei *Neoceratodus* als Rekapitulation vor.

Bei der Homologisierung haben wir die Knorpelfische direkt mit den Gnathostomen verglichen, die einen breiten Mundspalt, als seine Versteifung neben dem medianen Prä-(Inter-)Maxillare seitliche Maxillaria sowie einen geschlossenen primären Gaumen im ganzen Bereich zwischen den Kiefern besitzen; dies ist in vollständig übereinstimmender Weise bei den Rhipidistern und *Polypterus*, ferner bei den Tetrapoden und mit einigen Änderungen bei den anderen Actinopterygii der Fall.

Weder von den Lungenfischen noch von den Actinistia sind seitliche Oberkiefer-Deckknochen bekannt, und die Gaumenbeine sind auf relativ kleine Flächen an der Schädelbasis beschränkt. Beides wurde bisher als unerklärte Rückbildung beurteilt, die einen genauen Anschluß und eine präzise Zuordnung unmöglich machte. Jetzt erweisen sich diese Zustände als offensichtlich ursprünglich. Lungenfische und Actinistia besitzen demnach Schädel, die die bisher vermißten Elemente nie besessen zu haben scheinen.

Diese Auffassung ist inzwischen an rezenten und fossilen Lungenfischen überprüft worden und bewährt sich auch bei *Latimeria*; darüber wird an anderer Stelle ausführlich berichtet werden. Lungenfische und Actinistia sind also nicht unkontrollierbar reduzierte und damit dem Vergleich und der genauen Einordnung entzogene aberrante Seitenzweige der frühen Knochenfische. Diese Deutung ergab sich aus der typologischen Fixierung auf die Rhipidistier-Zustände, die uns als Vorstufe der Tetrapoden-Schädel zwar aufschlußreich erscheinen müssen, nicht aber als Grundlage zur Beurteilung der ihnen vorausgehenden Zustände dienen können. Bisher waren wir zu der unbeweisbaren Hilfshypothese gezwungen, daß es noch unentdeckte Formen gegeben haben müsse, die zwischen Rhipidistern, Lungenfischen und Actinistia vermittelten. Diese Annahme ist jetzt unnötig: Wir können Lungenfische und Actinistia als Vertreter zweier Evolutionsstufen fassen, die den Rhipidistern vorangegangen sind. Die so erkannte „additive Typogenese“ (HEBERER) des Rhipidistier-Schädels steht in vollständiger Übereinstimmung mit den Ergebnissen des Flossenvergleiches, mit dem die gemeinsame Abstammung und das Schwestergruppenverhältnis der Knorpelfische und Knochenfische begründet wurde (v. WAHLERT 1962); sie liefern ferner einen Hinweis für die Bedeutung des bisher nicht allzu aussagekräftigen Befundes, daß die Archipterygien der Actinistia denen der Lungenfische noch ähnlicher sind als die deutlich gedrungeneren, kräftigeren Flossenskelette der Rhipidistia.

Wir können die Entstehung des Schädels der gemeinsamen Stammgruppe der Actinopterygii und Tetrapoden nunmehr wie folgt darstellen:

1. Vorschubung des Mundes, Anheftung der neuen Oberkieferspitze an die Schädelspitze: erhalten bei den Dipnoi,
2. Wiedererlangung einer Beweglichkeit des Oberkieferbereiches durch Gelenkbildung im Schädel (Kraniokinetik): erhalten bei den Actinistia,
3. Verbreiterung des Mundes, Bildung der seitlichen Oberkieferknochen und des dahinterliegenden Gaumens: Rhipidistia, erhalten bei den anschließenden Tetrapoda und Actinopterygii.

Das so gewonnene Bild ist widerspruchsfrei und geschlossen; es benötigt keine unbeweisbaren Hilfsannahmen wie die der Existenz unbekannter Zwischenformen und ist morphologisch, funktionell und mit biologischen Sachverhalten gesichert und überprüfbar. Es weist *Latimeria* eine gegenüber ihrer bisherigen Beurteilung noch wichtigere Stellung zu und wird durch nun mögliche Untersuchungen an dieser Art weiter zu ergänzen sein. Die phylogenetischen Beziehungen, die sich nun ergeben haben, sind im folgenden Dendrogramm dargestellt.

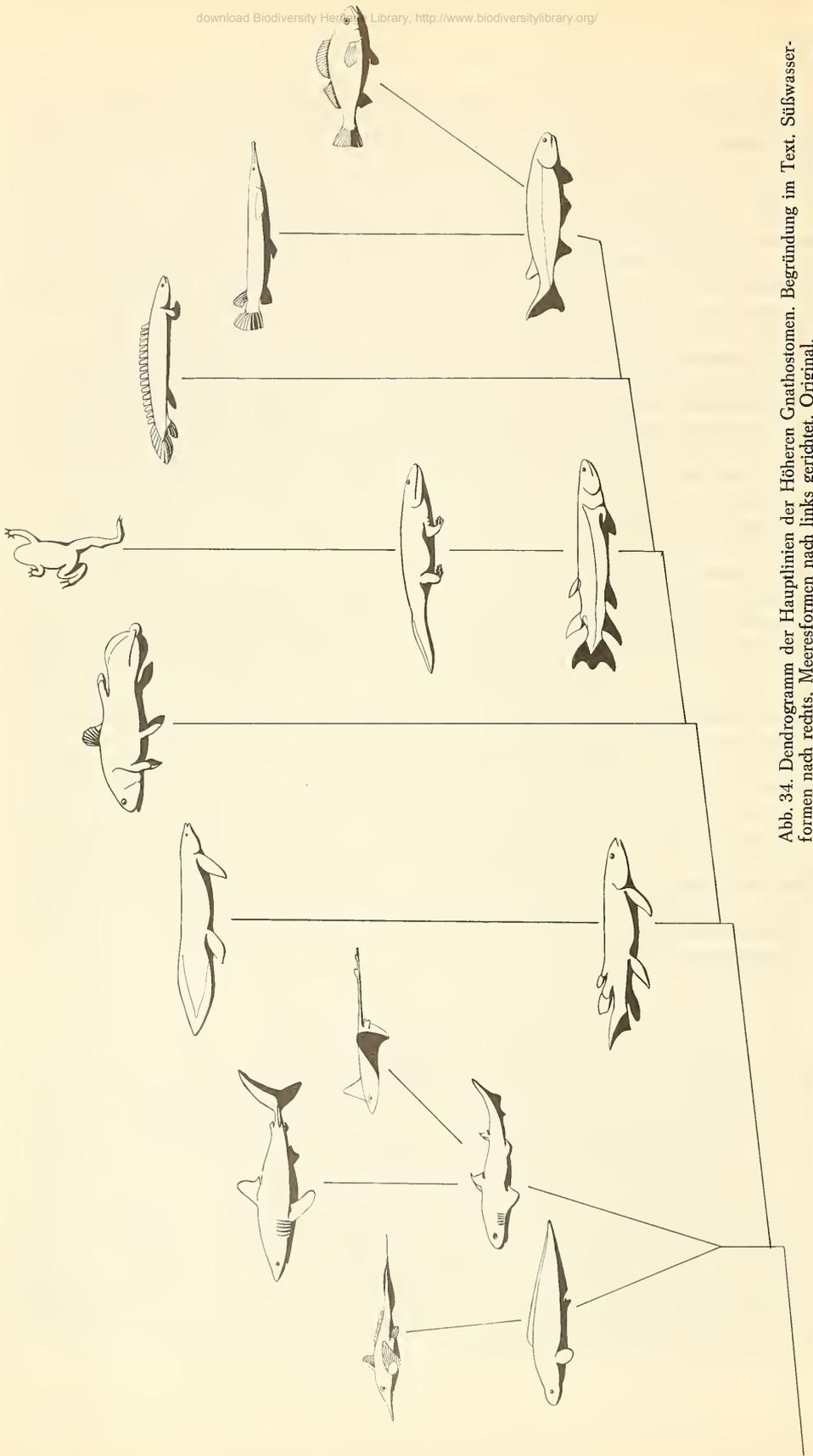


Abb. 34. Dendrogramm der Hauptlinien der Höheren Gnathostomen. Begründung im Text. Süßwasserformen nach rechts, Meeresformen nach links gerichtet. Original.

7. Summary

Experimental hyperventilation of anesthetized *Scyliorhinus* resulted in suspension of respiratory movements similar to the absence of active pumping observed in passively breathing free-swimming sharks.

Naro-oral grooves are shown to be an original primitive feature of chondrichthyes serving as passages through which the water is sucked through the noses into the mouth. The noses of the Chondropterygii and the Sarcopterygii are homologized which implies that the preoral region of the former group has been brought into the roof of the mouth of the latter group by a forward shift of the mouth. This forward shift is seen in the embryology of *Neoceratodus*.

The spiracle is an accessory inspiratory opening and has evolved in the early benthonic gnathostomes; its evolution has permitted the attachment of the hyoid arch to the mandibular arch.

The Dipnoi and the Actinistia are believed to have never possessed the broad mouth and lateral jaw bones of other bony fish; they should be regarded as fore-runners rather than sidelines of the rhipidistian stock.

8. Literatur

- ATZ, J. W.: Narial Breathing in Fishes and the Evolution of Internal Nares. — *Quart. Rev. Biol.* 27, 1952.
- BAGLIONI, S.: Zitiert nach TEICHMANN.
- BERG, L. S.: System der rezenten und fossilen Fischartigen und Fische. — VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften Berlin, 1958, herausgegeben von W. GROSS.
- BERTIN, L.: Organes de la Respiration Aquatique. — In: *Traité de Zoologie* (Ed. P. P. GRASSE) 13, 2, 1958.
- Appareil Circulatoire. Ebenda.
- BERTMAR, G.: The Olfactory Organ and Upper Lips in Dipnoi. — *Acta Zoologica* 46, 1965.
- BIGELOW, H. H., & SCHROEDER, W.: Sharks. — (Fishes of the Western North Atlantic pt. 1.) Mem. Sears Foundation Marine Res. 1, New Haven, 1948.
- BOCK, W. J.: The Role of Adaptive Mechanisms in the Origin of Higher Levels of Organization. — *Syst. Zool.* 14, 4, 1965.
- DAHLGREN, U.: Zitiert nach BERTIN, L., 1958.
- DANIEL, J. F.: The Elasmobranch Fishes. — University of California Press, Berkeley, 1934.
- DARBISHIRE, A. D.: On the Direction of the Aqueous Current in the Spiracle of the Dogfish. — *J. Linn. Soc. (Zool.)* 30, 1907.
- DEAN, B.: Chimaeroid Fishes and Their Development. — Carnegie Institution, Washington D. C., 1906.
- EVERLING, E.: Flugtechnik. — In *Hdwb. d. Naturw.* IV, 1934.
- GILBERT, P.: Electrocardiographic Studies of Free-Swimming Sharks. — *Science* 140, 3574, 1963.
- The Visual Apparatus of Sharks. — In: P. W. GILBERT (Ed.), *Sharks and Survival*; Boston 1963.
- GOODRICH, E. S.: Studies on the Structure and Development of Vertebrates. — Dover Publ., 1958.
- GREIL, D.: Entwicklung des Kopfes und Gefäßsystems von *Ceratodus Forsteri*. — In: SEMON, R., *Zoologische Forschungsreisen*, Jena, Band 1, 1893—1913.
- GROVE, A. J., & NEWELL, G. E.: A Mechanical Investigation into the Effectual Action of the Caudal Fin of Some Aquatic Chordates. — *Ann. Mag. Nat. Hist.* 17, 98, 1936.
- HOMGREN, N., & STENSIÖ, E.: Kraniaum und Visceralskelett der Akranier, Cyclostomen und Fische. — In: *Hdb. Vgl. Wirbelt.*, 4, Berlin—Wien 1936.
- HERTEL, H.: Struktur, Form, Bewegung. — *Biologie und Technik* 1, Mainz, 1963.
- JARVIK, E.: On the Structure of the Snout of Crossopterygians and Lower Gnathostomes in General. — *Zool. Bidr. Uppsala* 21, 1942.
- MARINELLI, W., & STRENGER, A.: *Vgl. Anat. u. Morph. Wirbelt.* 3, Wien, 1959.
- MATTHES, E.: Niedere Sinnesorgane (Geruchsorgan). — In: *Hdb. Vgl. Anat. Wirbelt.*, 2, 2, Berlin—Wien, 1934.
- MILES, R. S.: A Reinterpretation of the Visceral Skeleton of *Acanthodes*. — *Nature* 204, no. 4957, 1964.
- Some Features in the Cranial Morphology of Acanthodians and the Relationship of the Acanthodii. — *Acta Zool.* 46, 1965.
- MILLOT, J.: Le Troisième Coelacanthé. — *Le Naturaliste Malgache*, 1. Supplement, 1954.

- MILLOT, J., & ANTHONY, J.: Anatomie de *Latimeria chalumnae* Tome I Squelette et Muscles. — C. N. R. S. Paris, 1958.
- Crossoptérygiens actuels — *Latimeria Chalumnae*. — In: *Traité de Zoologie* 13, 3, 1958.
- RAND, H. W.: The Function of the Spiracle in the Skate. — *Amer. Natur.* 41, 1907.
- RAY, C., & CIAMPI, E.: The Underwater Guide to Marine Life. — A. S. BARNES & Co., New York, 1956.
- SCHAUMSLAND, H.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Wirbeltiere. I. — *Zoologica*, Stuttgart, 39, 1903.
- SEMON, R.: Zoologische Forschungsreisen in Australien. — *Jen. Denkschr.* Band 1, *Ceratodus*, Jena, 1893.
- STENSJÖ, E. A.: On the Snout of *Arthrodires*. — *Kgl. Svenska Vetensk. Ak. Hdlgr.* III, 20, 3, 1942.
- STRAHAN, R.: The Behavior of *Myxine* and other Myxinoids. — In: *The Biology of Myxine* (Ed. A. BRODAL, R. FÄNGE), Oslo, 1963.
- SZARSKI, H.: The Origin of the Amphibia. — *Quart. Rev. Biol.* 37, 1962.
- TEICHMANN, H.: Über den Atemmechanismus bei Haifischen und Rochen. — *Z. vgl. Physiol.* 41, 1959.
- TORTONESE, H.: Leptocardia, Ciclostomata, Selachii. — In: *Fauna d'Italia* 2., Bologna, 1956.
- WAHLERT, G. v.: Die Schlüsselmerkmale der Rochen. — *Zool. Anz.* 167, 1961.
- Über einige Skelett-Formen von Fischflossen und ihre phylogenetische Bedeutung. — *Vhdl. Deutsche Zool. Ges. Saarbrücken*, 1962.
- The Role of Ecological Factors in the Origin of Higher Levels of Organization. — *Proc. XVI. Intern. Congr. Zool. Washington* 1963, Vol. 3, 1963.
- Passive Atmung bei Haien. — *Naturwissenschaften* 51, 1964.
- Hydrodynamische Effekte der passiven Atmung bei Haien. — *Naturwissenschaften* 51, 1964.
- The Role of Ecological Factors in the Origin of Higher Levels of Organization. — *Syst. Zool.* 14, 4, 1965.
- Biologie und Evolution der Atemwege bei Haien und Rochen. — *Veröff. Inst. f. Meerestf. Bremerhaven, Sonderband*, 1966.
- WAHLERT, G. v., & WAHLERT, H. v.: Beobachtungen an einem Zitterrochen. — *Zool. Anz.* 172, 1964.
- WHITE, E. G.: A Classification and Phylogeny of the Elasmobranch Fishes. — *Amer. Mus. Novit.*, 837, 1936.
- Interrelationships of the Elasmobranchs with a Key to the Order Galea. — *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 25, 1937.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Gerd von Wahlert, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart,
Zweigstelle, 714 Ludwigsburg, Arsenalplatz 3

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Stuttgarter Beiträge Naturkunde Serie A \[Biologie\]](#)

Jahr/Year: 1966

Band/Volume: [159](#)

Autor(en)/Author(s): Wahlert Gerd von

Artikel/Article: [Atemwege und Schädelbau der Fische. 1-40](#)