Über undulatorische Bewegung bei Fischen.

Von

Dr. Günther Schlesinger.

Mit 6 Figuren im Texte.

(Eingelaufen am 20. März 1911.) 1)

Einleitung.

Ein flüchtiger Blick auf die Fülle von Wirbeltieren, welche Meere und Süßwässer zu ihrem ausschließlichen Aufenthalt erwählt haben, belehrt uns hinlänglich über die Mannigfaltigkeit von Körperformen dieses Lebensgebietes.

Eingehenderes Beobachten zeigt uns einerseits die stete Wiederkehr ähnlicher, oft sogar gleicher Grundzüge im Gesamtbau, andererseits einen unverkennbaren Zusammenhang zwischen diesem und den Lebensgewohnheiten des Tieres.

Von den drei Hauptpunkten, welche in der Lebensweise einer Form vornehmlich in Betracht kommen und sich am schärfsten in der Morphologie des Organismus spiegeln, sind es vor allem Aufenthalt und Lokomotion, die, meist in enger Beziehung zueinander, auf den Gesamthabitus rückwirken, während die Ernährungsweise in der Regel nur die bezüglichen Organe umbildend beeinflußt.

Der Grund, daß die Bewegungsart bei Wassertieren am Bau des ganzen Körpers in die Erscheinung tritt, wo sie bei Landbewohnern doch in der Mehrzahl der Fälle vorwiegend die Lokomotionsorgane verändert, ist wohl in der größeren Widerstandskraft des umgebenden Mediums, wie auch in der Tatsache zu suchen, daß bei aquatischen Tieren meist der Gesamtkörper an der Fortbewegung mitbeteiligt ist.

¹⁾ Das Thema wurde als Vortrag in der Sitzung der Sektion für Paläontologie und Abstammungslehre am 15. März 1911 gehalten.

Die Erkenntnis dieser Wechselwirkung zwischen Form und Leben hat zur Aufstellung mehrerer ethologischer Grundschemen oder Typen unter den Wasserwirbeltieren geführt und mit dieser zur Trennung dreier gemeinsamer Lebensbezirke: Benthos, Plankton und Nekton.

Die Tatsache, daß ein aus gleichen Daseinsbedingungen resultierender gleicher Reiz von den verschiedensten Organismen mit einer parallelen oder konvergenten Umformung beantwortet wird, berechtigt uns zu Rückschlüssen aus der Form auf die Lebensweise. Allerdings ist dabei einerseits eine gründliche Untersuchung der verschiedensten Vergleichspunkte, womöglich auch die Bestätigung durch einzelne direkte Beobachtungen des Tiers in seiner natürlichen Umgebung geboten, andererseits kann oftmals eine weitgehende Übereinstimmung deshalb nicht erwartet werden, weil ja die Adaptionsfähigkeit eines Organismus durch Grenzen eingeengt ist, welche mit seiner Organisationshöhe gegeben sind. Niemals dürfen wir von einem in einer bestimmten Richtung bereits hochspezialisierten Organ die gleiche Plastizität erwarten, welche ein primitives zeigt.

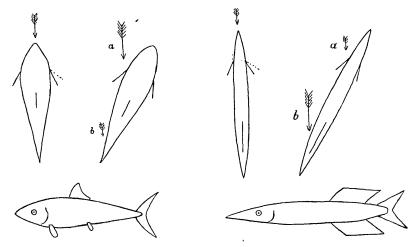
Trotz all dem haben wir damit eine Methode gewonnen, welche für die Biologie rezenter Formen ebenso unerläßlich ist wie für die paläotyper.

Besonders klar treten die vorerwähnten Wechselbeziehungen hervor, wo ein direkter Reiz unmittelbar den Körper trifft, wie dies bei der Ernährung und Bewegung der Fall ist.

Die Bewegung durch Undulation.

In der weitaus überwiegenden Mehrheit der Fälle geschieht die Bewegung des Fisches durch den Schwanz, und zwar ist bei sehr guten Schwimmern die Schwanzflosse in fortgesetzter propellerartiger Tätigkeit. Durch einen Muskelzug wird das meist gegabelte, endgestellte Lokomotionsorgan wie bei Walen in eine rasche, drehende Bewegung versetzt, welche dem Fisch einen plötzlichen, mächtigen Antrieb versetzt; ist die Flosse währenddessen wieder in die Ruhelage zurückgekehrt, so erfolgt eine Wiederholung dieses Vorganges. Die stete Erneuerung derartiger Propellerbewegungen

ermöglicht dem Tier ein andauerndes, flinkes Schwimmen, das gegen alle Wechselfälle, welche das Meer bietet, wie Wirbel, Wellenschlag u. dgl. zufolge des Körperbaues geschützt ist. Die guten Oberflächenschwimmer sind nämlich entweder fusiform (torpedoartig) oder sagittiform (pfeilartig).¹) Während der erstere Typus eine sehr vorteilhafte Anpassung an ein schnelles Wenden darstellt, daher immer bei Wanderformen auftritt, ermöglicht letzterer ein reißendes, zielsicheres Hinschießen durch die Wellen und ist für



Schema zur Darstellung der Widerstandswirkung des Wassers:

Fig. 1. Fusiformer Typus.

Fig. 2. Sagittiformer Typus.

Stoßräuber bezeichnend. Eine einfache physikalische Erwägung läßt uns dies ohne weiteres begreiflich erscheinen:

Tritt beim fusiformen Typus (Fig. 1) durch ein Auslegen der rechten Brustflosse infolge des auf ihre Fläche wirkenden Wasserdruckes eine geringfügige Ablenkung nach rechts ein, so dreht sich der Körper sofort in der gleichen Richtung um, da auf den vorderen, dicken Teil der Spindel (a) ein weit größerer Widerstand wirkt als auf den rückwärtigen dünnen (b).

¹⁾ G. Schlesinger, Der sagittiforme Anpassungstypus nektonischer Fische. Vgl. diese "Verhandlungen", 1909, S. (140).

Wird dagegen ein sagittiformer Fisch (Fig. 2) in derselben Weise abgelenkt, so erfolgt Rückdrehung in die Schwimmrichtung, da die durch Dorsalis, Analis und Caudalis gebildete Fläche (b) der größere Wasserwiderstand beeinflußt.

Neben diesen Hauptbewegungsformen, welche bei den meisten flinken Meeresfischen wiederkehren, finden wir aber etliche Lokomotionsarten, welche von diesen wesentlich abweichen und in der Regel durch besondere Verhältnisse entweder des Gesamtbaues oder der Umgebung bedingt sind.

So benützt der Seestichling (Gasterosteus spinachia) seine Brustflossen,¹) um gleichsam durch das Wasser zu fliegen; eine große Zahl von schlechteren Schwimmern, insbesondere unserer Flußfische, braucht nach Art der Kaulquappen den ganzen Schwanz, um durch seitliches Schlagen mit demselben vorwärts zu kommen.

Wie wir es hier im ersten Fall mit einer im Zusammenhang mit dem starren Körper, im zweiten infolge der bodennahen, mehr sessilen Lebensweise entstandenen Eigenart zu tun haben, so sehen wir auch die Ausbildung undulatorischer Lokomotionen im wesentlichen an ähnliche Ursachen geknüpft.

A. Die Lokomotion der Rochen und Plattfische.

Zunächst sind es zwei benthonische Typen, die Rochen und Plattfische, welche infolge ihrer Lebensweise am Grunde des Meeres und des plattgedrückten Körpers eine eigenartige Ortsbewegung entwickelt haben.

"Einmal rege geworden," teilt Brehm²) von gefangenen Rajiden mit, "schwimmen sie dicht über den Boden dahin, so daß sie mit den Flossen den Grund berühren und erwerben sich in dieser Weise ihre Nahrung. . . . Nachdem sie sich gesättigt haben, erheben sie sich in höhere Wasserschichten und treiben hier Schwimmkünste absonderlicher Art. So ungefüge sie aussehen, so leicht und zierlich durchschwimmen sie das Wasser.

¹) J. B. Pettigrew, Die Ortsbewegung der Tiere, S. 60, übersetzt von J. Rosental, Leipzig 1875.

²) A. E. Brehm, Tierleben, Bd. 8, Fische, S. 469. III. Aufl. Leipzig und Wien, 1892.

"Die Fortbewegung geschieht durch wellenförmige Schläge beider Brustflossen, derart, daß die Welle am Vorderteile beginnt und nach hinten fortläuft. Der lange Schwanz dient hiebei, obgleich er wenig benützt wird, als Steuer. Erklärlicherweise ist es den Rochen vollkommen gleichgültig, ob sie in wagrechter oder senkrechter Richtung schwimmen; in ersterem Falle schweben sie durch die Wellen wie Raubvögel durch die Luft, in letzterem erscheinen ihre Bewegungen als tanzende, um so mehr, als sie sich häufig darin gefallen, bis zur Oberfläche aufzusteigen, sich dort zu erhalten und im Wechselspiele auf und nieder zu tauchen." (Fig. 3.)

Der Großteil derer, welche Gelegenheit hatten, Rochen, sei es in ihrem natürlichen Milieu oder im Aquarium, zu beobachten, schildert dieses einem Adlerflug vergleichbare Schweben, das sich



Fig. 3. Roche in Schwimmstellung. (Nach Brehm.)

bei den großen Aetobatis- und Dicerobatis-Arten besonders schön ausnimmt.

Ein Blick auf den Bau des Körpers und des Skelets dieser Rochentypen macht uns ihre Art der Fortbewegung¹) begreiflich:

Der plattgedrückte Leib hat die Form eines Fünfeckes oder Rhombus, dessen seitliche Winkel durch die langen Brustflossen oft sehr spitz sind. Die Flossenstrahlen schließen in etwa doppelter Anzahl an die biegsamen, fast parallelen Träger an. Diese Umstände vereint mit der spitzen Schnauze und der allmählichen Längenzunahme der Pektoralstrahlen bis zur Körpermitte befähigen den Fisch, die Welle leicht anzusetzen; sie teilt sich den elastischen Trägern und so einem Teil des Körpers mit, so daß das Tier beim

¹) Eingehendere Darlegungen über die Beziehungen zwischen Lokomotion und Körperform und -bau der Rochen behalte ich meiner in Bearbeitung stehenden "Ethologie der Elasmobranchier" vor.

raschen Schwimmen infolge der vielen, hintereinander über Leib und Flosse laufenden Wellen zu fliegen scheint.

Die Fähigkeit lebhafter Eigenbewegung nimmt in dem Maße zu, als die einzelnen Arten von der benthonischen zu einer mehr pelagischen Lebensweise übergehen; dies prägt sich in der seitlichen Ausweitung des Körpers und seiner Längenabnahme aus. Während Torpedo fast vollkommen sessil ist, Raja gelegentlich im ruhigen Wasser sehr gut schwimmt, sind die Bewegungen von Aetobatis und Dicerobatis äußerst lebhaft und gewandt.

Eine ganz ähnliche Lokomotion finden wir bei einer Gruppe von Teleostiern wieder, welche infolge ihres Lebens am oder im Sande des Meeresbodens eine konvergente Ausbildung erreicht haben, den Plattfischen oder Pleuronectidae (Fig. 4).



Fig. 4.
Goldbutt (Pleuronectes platessa) in Schwimmstellung.
(Nach Brehm.)

Auch sie sind, wie schon ihr Name andeutet, gleich den Rochen abgeplattet, doch nicht dorsoventral, sondern lateral und ruhen mit der einen Seite, welche meist weiß ist und niemals die Färbung der anderen zeigt, am Grunde auf.

Die als undulatorische Organe funktionierenden Brustflossen der Batoidei werden hier durch Analis und Dorsalis ersetzt; sie sind lang, umsäumen den ganzen Körper und reichen entweder nahe an die noch entwickelte Schwanzflosse heran oder bilden mit dieser einen am Körperende spitz auslaufenden, kontinuierlichen Flossensaum. Die Pektoralen sind zwar vorhanden, doch funktionslos.

Ihrem ganzen Körperbau nach stellen die Plattfische eine vom hochgradig pelagischen Leben (kompressiform symmetrischer Typus) zum benthonischen (depressiform asymmetrischer Typus) übergegangene Gruppe dar.

Entwerfen wir uns nunmehr, bevor wir auf die Schwimmweise der Pleuronectiden näher eingehen, ein Bild vom Skelet dieser Tiere: 1)

An die Wirbelsäule schließen sich links und rechts (morphologisch gesprochen ventral und dorsal) die parallelen Dornen an; jeder derselben ist durch Ligament mit zwei Strahlenträgern verbunden, welche ebensovielen Strahlen entsprechen. Erstere sind vor ihrem distalen Ende nach Art einer Lanzette plattig verbreitert. Diese lanzettartige Ausweitung ist vorne am stärksten, nimmt gegen die Mitte hin (den breitesten Teil des Fisches) ab und verschwindet hier gänzlich. Der Strahl selbst sitzt an einer kräftigen dreieckigen Verdickung des distalen Interspinale.

Die Deutung dieser morphologischen Verhältnisse im Knochenbau, wie der weitgehenden Reduktion des Eingeweideraumes ergibt sich ohne weiteres aus der Lokomotion der Plattfische.

Wieder folgen wir Brehm²) als Gewährsmann:

"In den Sitten und Gewohnheiten, insbesondere in der Art und Weise sich zu bewegen, ähneln sich die Flachfische durchaus; ... sie liegen auf dem Grunde ihres Aufenthaltsortes, bis auf die Augen mehr oder weniger im Sande versteckt und, mit Ausnahme der Augen, bewegungslos, bis eine Beute sie hervorlockt oder ein Raubfisch sie vertreibt. Das Eingraben geschieht mit einer merkwürdigen Schnelligkeit durch wellenförmige Bewegungen ihrer Rücken- und Afterflossen, wodurch sehr bald ein flaches Loch ausgegraben und gleichzeitig die Rücken- und Bauchseite leicht mit Sand bedeckt wird. Eine einzige kräftige Bewegung genügt dann, die Sanddecke abzuschütteln und den Leib in die Höhe zu heben, worauf der Flachfisch unter fortgesetzten wellenförmigen Bewegungen seiner beiden Hauptflossen und der kräftigen Schwanzflosse weiter schwimmt, so daß die Blindseite nach unten, die Rückenseite nach oben gerichtet ist. Wenn er eine jähe Bewegung ausführen will, tritt die Schwanzflosse ebenfalls in Wirksamkeit und er schießt dann, getrieben von den kräftigen Schlägen dieses hauptsächlichsten Be-

¹⁾ Meiner Schilderung liegt ein Skelet von Solea vulgaris zugrunde, welches ich Dank der Liebenswürdigkeit des Herrn Kustos F. Siebenrock vom Wiener Hofmuseum studieren konnte.

²) A. E. Brehm, Tierleben, VIII. Bd., Fische, S. 229.

wegungswerkzeuges und geleitet durch After- und Rückenflosse, sehr rasch durch das Wasser. . . . Bei sehr langsamem Schwimmen nimmt der ganze Leib an dem wellenförmigen Spiele der Rücken- und Afterflosse teil; bei großer Eile sieht man nur die Schwanzflosse arbeiten."

Brehms Mitteilung betrifft nur die noch mit funktionellen Caudalen versehenen Gattungen; bei jenen, deren Leib von einer kontinuierlichen, spitz endenden Flosse umsäumt ist, dürfte die Undulation derselben die einzige Art der Ortsbewegung sein.

Körperform und Skeletbau lassen uns diese Lokomotion vollauf verstehen. Die elliptische oder rhombische Gesamtgestalt gestattet, wie bei den Rochen, ein leichtes Ansetzen der Welle; ihre Bildung wird durch die Entwicklung einer mächtigen Muskulatur ermöglicht.

Die Beschränkung des Eingeweideraumes auf ein Minimum ist die Folge der enormen Ausdehnung des Muskelkörpers an der Analseite, um die Entfaltung des muskulösen, dorsalen Teiles auszugleichen.

Wir werden diese morphologische Besonderheit, wie die folgenden Details in gleichen Beziehungen zur Lokomotion bei anderen undulierenden Fischen wiederkehren sehen.

Ist schon die parallele Anordnung der Dornen und Strahlenträger einer Undulation, welche hauptsächlich von der Flosse ausgeführt wird, an und für sich günstig, so offenbart sich in der distalen plattigen Verbreiterung der Interspinalia und der kräftigen Einlenkung der Strahlen die Funktion des ganzen Mechanismus sinnfällig.

Die lanzettförmigen Ausweitungen stellen die Ansatzstellen einer mächtigen, in gesondert wirkende Fasern aufgelösten Muskulatur dar, welche die Welle erzeugt; einmal angesetzt, läuft sie selbsttätig nach hinten ab, weshalb von der Mitte an die Träger gleichmäßige, normale Dicke aufweisen.

Sowohl Rochen wie Plattfische sind bodennahe Typen des ruhigen Wassers; der stürmischen oder lebhafter bewegten See gegenüber sind sie machtlos und fast bewegungsunfähig dem Spiel der Wellen preisgegeben.

B. Die Lokomotion der Lophobranchier.

Eine weitere Gruppe von Fischen, welche sich durch Undulation einer Flosse fortbewegen, sind die Lophobranchier.¹)

Sämtliche Angehörige dieser Gruppe sind Bewohner der Tangrasen des Meeres oder des Sargassos und haben in Beziehung zu ihrem Hauptaufenthalt vielfache Einrichtungen erworben, welche sie zu diesem Leben befähigen. (Greifschwanz, Haftanhänge bei Hippocampus und besonders bei Phyllopteryx.)

Je nachdem die Formen dichter bestandene oder freiere Gebiete der Tange bewohnen, finden wir verschiedene Spezialisationen, die sich durch die Anpassungstypen *Phyllopteryx* und *Hippocampus*, *Syngnathus* und endlich *Solenostoma* charakterisieren lassen.

Die ersten beiden leben im Sargasso, zum größten Teile sessil mit ihren Greifschwänzen festgeklammert und schwimmen nur zum Zweck der Veränderung ihres Jagdplatzes.

Um die Einzelheiten im Bau der verschiedenen Gattungen zu verstehen, müssen wir zunächst einen Blick auf die Nahrung und Ernährungsart der Lophobranchier werfen, welche zufolge der röhrenförmigen Ausbildung der Schnauze durchaus gleichartig sind. Ihre Beutetiere suchen sie in dem zwischen und auf den Wasserpflanzen sich bewegenden Getier; mikroskopische kleine Krebse, Weichtiere, Würmer u. dgl., ferner verschiedener Laich und junge Fischbrut bilden den Hauptbestandteil ihrer Nahrung.

¹⁾ Diese Fische sind auch durch die Art ihrer Fortpflanzung sehr interessant. Bei Hippocampus und Syngnathus, dem Seepferdehen und der Seenadel, legt das Weibehen die Eier in eine am Bauche des Männchens befindliche Bruttasche ab, wo die Jungen bis zum Ausschlüpfen bleiben. Da nun die Befruchtung nach der Eiablage erfolgt, ist das Geschlechtsverhältnis vollkommen umgekehrt. Das Weibehen übernimmt die Rolle des aktiven, suchenden Teils, während das Männchen zum empfangenden, gesuchten wird. Die Folgen dieser Umkehrung zeigen sich sehr deutlich. Die Schillerfarben, wie sie beispielsweise das Männchen unseres Bitterlings (Rhodeus amarus) zeigt, kommen bei Seenadel und Seepferdehen dem Weibehen zu; desgleichen führt dieses ein werbendes Liebesspiel vor dem anderen Geschlecht auf.

Ein sehr schönes Beispiel für die Tatsache der Einwirkung physiologischer Momente auf den Gesamtorganismus eines Tieres.

Die Aufnahme derselben geschieht in folgender Weise:¹) durch einen Muskeldruck wird alles Wasser aus Schnauze und Pharynx getrieben. In das entstehende Vakuum stürzen unter einem klatschenden Geräusch die Futtertiere ein. Eine vogelähnlich pickende Bewegung des Schädels begleitet diesen Vorgang; am Ende derselben erfolgt das Öffnen des Mundes.

Die Verhältnisse der Kiefer und ihrer Muskulatur gestatten ein sehr weites Aufsperren. Dumeril²) faßt die diesbezüglichen eingehenden Studien Corrigans zusammen:

"L'abuissement de la machoire inférieure resulte du jeu de la pièce antérieure de l'appareil hyoidien: elle porte un prolongement fourchu a sa base, constitué par deux petites tiges osseuses, qui, reunies en un angle dirigé en avant sont logées etans un enfoncement triangulaire sous la base du museau.

De chacune de deux portions de cette pièces osseuse part un ligament; avec celui du côté opposé, il remplit l'ouverture inférieure du museau et va se fixer à la machoire inférieure. A la face postérieure et inférieure de la pièce triangulaire viennent s'insérer des fibres musculaires, dont la contraction triomphe de la tension des ligaments, par lequels elle est retenue dans la cavité, où elle reste ordinairement cachée, l'abaissent et la tirent en arrière; exerçant, en même temp une traction sur les ligaments antérieurs, ils entraînent, ainsi, forcément, la machoire inférieure: d'où résulte l'amplification de la bouche."

Es ist diese morphologische Einrichtung deshalb von ausnehmendem Interesse, weil sie eine ausgesprochene Anpassung an die "pipettenhafte" Nahrungsaufnahme darstellt; für das Tier ist es zweifellos sehr vorteilhaft, wenn die Öffnung am vorderen Rohrende weit und starr ausgerundet hergestellt werden kann, was durch den von Dumeril wiedergegebenen Apparat in vollem Maße möglich ist.

Nach diesem für das Verständnis des folgenden notwendigen Exkurs kehren wir zur Lokomotion der Lophobranchier zurück.

¹⁾ G. Duncker, Abh. Ver. Hambg., XVI, Nr. 3. Hamburg, 1900.

²) A. Dumeril, Histoire naturelle de poissons, Vol. II, p. 474. Paris, 1870.

Die Undulation ist im wesentlichen dieselbe, wie in den übrigen Fällen einer derartigen Bewegung. Die Welle läuft unausgesetzt über das Hauptantriebsorgan, die Rückenflosse, je nachdem der Fisch vorwärts oder rückwärts schwimmt, von vorne nach hinten oder umgekehrt.

Einrichtungen zur Versteifung des Skelets sind infolge der vollständigen Bepanzerung der Formen unnötig. Doch finden wir nach eingehenden Muskelstudien A. Rolletts¹) über das Seepferdchen bestätigt, was uns der Skeletbau anderer Typen (Pleuronectidae, Gymnotidae, Notopteridae u. a.) lehrt: die Isolation der Muskelstränge für die einzelnen Flossenstrahlen.

Nach einer kurzen Darlegung der Lokomotionsart von Hippocampus fährt Rollett fort:

"Den Grund für die eigentümliche Art der Bewegung fand Ranvier in der Anordnung der Muskulatur der Flosse.

"Diese ist in einem knöchernen Gehäuse enthalten, welches durch eine Längsscheidewand, die von den Gräten der Flosse gebildet wird, in zwei seitliche Hälften geteilt wird. Zu beiden Seiten der Scheidewand sind kleine, konische Muskeln angeordnet, welche jeder seine besondere Sehne haben. Man muß annehmen, daß diese isolierten Muskeln nicht simultan, sondern sukzessive in Tätigkeit geraten, woraus sich das Spiel der bewegten Flosse erklärt."

An einer anderen Stelle bemerkt er, "daß diese Flossenmuskeln von den ganz anders gebauten Skeletmuskeln verschieden sind".

Ist dies bei dem mehr sessilen Hippocampus der Fall, so können wir es in noch höherem Maße für die sich freier bewegenden²) Seenadeln und Röhrenmäuler annehmen.

Fürs erstere führe ich aus der Reihe der vielen Brehm³) als Gewährsmann an:

¹⁾ A. Rollett, Über die Flossenmuskeln des Seepferdehens etc. (Arch. mikrosk. Anat., Bd. 32, S. 293. Bonn, 1888.)

²) Ein bezeichnendes Merkmal für die sessile Lebensweise von *Hippo-campus* ist nach Duncker (l. c.) die Tatsache, daß er der einzige Fisch mit winkelig zum Körper abgebogenem Kopf ist.

³⁾ A. E. Brehm, l. c., S. 411.

"Ihre beliebtesten Aufenthaltsorte sind die unterseeischen Wiesen, jene flachen, seichten Strandseen und Strandsümpfe, auf denen langblättriges Seegras üppig gedeiht. Hier sieht man sie zwischen den Seepflanzen, oft massenhaft vereinigt und in den verschiedensten Stellungen, einzelne mit dem Kopfe nach oben, andere nach unten gerichtet, diese wagrecht, jene schief sich haltend und alle langsam weiterschwimmend. Bei der außerordentlichen Länge des Körpers und der Kleinheit der Brust- und Schwanzflossen kommt eigentlich nur die Rückenflosse als Bewegungswerkzeug zur Geltung, und zwar geschieht die Ortsveränderung infolge eines ununterbrochenen Wellenschlages - ich weiß mich nicht anders auszudrücken - dieser Flosse, welche Kraftäußerung ein stetes und gleichmäßiges Weiterschieben des Körpers bewirkt. Da man neuerdings Seenadeln häufig in Gefangenschaft hält, kann man diese Art der Bewegung leicht beobachten, und es wird einem dann sehr bald klar, daß Brust- und Schwanzflosse nur zur Regelung des einzuschlagenden Weges benützt werden."

Jedenfalls ist eine Propellerbewegung der Caudalis bei Syngnathus und auch Solenostoma im Hinblick auf die vollständige Panzerung, wenn überhaupt möglich, wenig wirksam.

Die Fische benützen vielmehr ihren Schwanz — und insbesondere gilt dies von letzterer Form — als Steuer- und Richtungsorgan.

Hatten wir es in den Rochen und Schollen mit benthonischen Typen ruhiger Wasserschichten zu tun, so geben uns die Lophobranchier ein Beispiel aus ähnlichen Wasserverhältnissen des Planktons.

C. Die Lokomotion des *Gymnarchus*, der Gymnonoten und Notopteriden.¹)

Die höchste Stufe erreicht die undulatorische Lokomotion durch die Tätigkeit einer einzelnen Flosse bei Formen, welche dieses Be-

¹⁾ G. Schlesinger, Zur Ethologie der Mormyriden. Ann. d. naturh. Hofmus., Bd. 20, Heft 3 und 4, S. 290 und 303. Wien, 1909. — Derselbe: Die Gymnonoten. (Eine phylogenetisch-ethologische Studie.) Zool. Jahrb., Syst., 29. Bd., 6. Heft. Jena, 1910. — Derselbe: Die Lokomotion der Notopteriden, Zool. Jahrb., Syst., 29. Bd., 6. Heft. Jena, 1910.

wegungsorgan in ganz außerordentlicher Länge entwickeln, und zwar gelangt entweder die Dorsalis oder die Analis zur Entfaltung, immer eine auf Kosten der anderen. Dazu gesellen sich bei sämtlichen Gattungen gewisse Charaktere des Skelets, welche einerseits den Körper versteifen, andererseits die Ausbildung kräftiger isolierter Muskelstränge begünstigen.

Schon die äußere Gestalt der flinken undulatorischen Schwimmer zeigt Übereinstimmungen, welche als Folgen ihrer gleichartigen Lokomotion anzusehen sind:

Der Körper ist seitlich stark komprimiert, langgestreckt und schuppenlos. Außer den kleinen hochgestellten Pektoralen ist nur die undulatorische Flosse (bei Gymnarchus die Dorsalis, bei den Gymnotiden und Notopteriden die Analis) mächtig und funktionell entwickelt; sie beginnt meist knapp hinter dem Kopfe und reicht bis an das Schwanzende; die Caudalis ist entweder stark reduziert oder zu einem fadenförmigen Notochordalfilament umgestaltet.

Der Querschnitt des Leibes gleicht einer an der Seite der lokomotorischen Flosse spitz ausgezogenen Ellipse. Die interessantesten Details bieten uns die Skelete derartiger

Die interessantesten Details bieten uns die Skelete derartiger Fische, zumal sie in unverkennbarer Weise zeigen, wie gleiche Reize gleiche oder ähnliche Umformungsresultate zur Folge haben.

Reize gleiche oder ähnliche Umformungsresultate zur Folge haben.

Bei Gymnarchus, dem sogenannten "Nilhecht", schließen sich an die oberen, wohlentwickelten Dornen die Träger an, welche mit ersteren durch festes Fasziengewebe verbunden sind und so den Körper möglichst versteifen; in der Mitte sind die Strahlenträger, genau wie wir dies im Vorderteil der Plattfische gefunden haben, lanzettförmig verbreitert und gewähren dadurch den zahlreichen Muskelsträngen, deren isolierte Insertion auch äußerlich in der parallelen Querstreifung der dorsalen Seitenteile zu erkennen ist, vortreffliche Ansatzflächen. Die Einlenkung der Flossenstrahlen durch Gelenke, welche ihnen Spielraum nach allen Seiten gewähren, gestattet ein "Pendeln" des einzelnen Strahls und somit eine leichte Wellenbewegung der Flosse bei gesonderter Tätigkeit der Muskelstränge.

Nach dem Gesagten ist es einleuchtend, daß die Bewegungen des oft Meterlänge erreichenden Gymnarchus nach den einmütigen

Berichten der Forscher sehr rasch und zielsicher und seiner räuberischen Lebensweise äußerst förderlich sind.

Bei den Gymnotiden und Notopteriden finden wir durchaus konvergente Erscheinungen wieder, nur daß bei ihnen die Afterflosse zum lokomotorischen Organ geworden ist.

Eine genauere Betrachtung der Skelete von Giton, Gymnotus, Rhamphichthys und Xenomystus¹) führt uns die gleichsinnige Steigerung der adaptativen Charaktere vor Augen, welche in Xenomystus (einem Notopteriden) den Höhepunkt erreicht.

Bei Giton sind die an ihrem distalen Ende bereits verbreiterten, für den Ansatz der getrennten Muskelstränge geeigneten Interspinalia nur in der hinteren Körperhälfte durch ein ligamentöses Band mit den unteren Dornen verbunden, die vordere ist vom Eingeweideraum erfüllt.

Gymnotus erweist sich in allen Punkten als vorgeschrittener Typ. Das Faszienband zwischen Haemapophysen- und Trägerreihe ist zwar noch einfach, doch über die ganze Länge ausgedehnt, die Leibeshöhle nimmt nur mehr $^1/_5$ derselben ein. Die distale flach keulenförmige Verbreiterung nimmt ihren Fortgang.

Eine weitere Steigerung zeigt Rhamphichthys: bei ihm ist das Fasziengewebe reich und in mehreren, verschieden festen Schichten entwickelt. Dornen und Träger sind durch dasselbe in einer einheitlichen Fläche vereint; damit ist physiologisch der Zustand erreicht, welchen Xenomystus am vollkommensten repräsentiert: eine steife Wirbelplatte, nicht mehr Wirbelsäule.

Auch die übrigen bei den vorerwähnten Arten noch nicht vollendet ausgeprägten Charaktere lassen uns in *Rhamphichthys* den höchstspezialisierten Gymnotiden, was die undulatorische Lokomotion betrifft, erkennen:

Der Eingeweideraum ist auf ¹/₈ der Körperlänge reduziert, die Afterflosse bei *Giton* um Kopflänge hinter der Pektoralwurzel, bei *Gymnotus* unter dieser beginnend, dehnt sich von der Kehle bis zum peitschenförmigen Schwanzende aus. Im gleichen Maße nimmt die seitliche Kompression des Leibes zu, bis sie bei *Rhamph*-

¹⁾ Siehe die Tafeln 20-23 der zool. Jahrb., 29. Bd., 6. Heft, Jena, 1910.

ichthys zu einer förmlichen Platte führt, an deren unterer Kante die Flosse als beweglicher Kiel sitzt.

Betrachten wir nunmehr das Endglied dieser Anpassungsreihe, Xenomystus:

Der Körper ist wieder sehr stark seitlich kompreß und läuft ventral in eine scharfe Schneide aus, an welcher die Analis sitzt; sie reicht, etwa um Kopflänge hinter der Pektoralwurzel beginnend, bis an das Schwanzende, wo sie sich mit der Caudalis vereint.

Die untere, schneideförmige Körperhälfte weist seitlich die gleiche starke Muskelstreifung auf, wie sie für alle Gymnonoten, auch den infolge seiner im Schlamm wühlenden Lebensweise anguilliformen Zitteraal, charakteristisch ist, wie sie weiters auch bei Gymnarchus dorsal auftritt. Es kann kein Zweifel sein, daß die Streifen ebensovielen isolierten Muskelsträngen entsprechen, welche die einzelnen Flossenstrahlen pendelnd bewegen.

Die Leibeshöhle beträgt nur mehr ½ der Gesamtlänge des Tieres; der Grund für diese die ohnedies extremen Verhältnisse von Rhamphichthys noch übertreffende Minimalbeschränkung des Raumes für die zarteren Organe liegt in der Ausbildung eines enormen Muskelleibes, der für eine Bewegung durch Undulation einer einzigen Flosse äußerst vorteilhaft ist; denn abgesehen davon, daß die starke Ausbildung der Muskulatur die Funktion der inneren Organe ungünstig beeinflußen würde, könnte das Skelet ohne Einschränkung des Eingeweideraumes auf ein Minimum nicht die nötige plattenartige Versteifung erfahren.

Eine ganz ähnliche Erscheinung hatten wir schon früher bei den Plattfischen beobachten können; auch hier hatte die außerordentliche Entfaltung der Muskulatur ähnliche Folgen für den ganzen Körperbau.

Von größtem Interesse ist die Wirbelsäule von Xenomystus: Obere und untere Dornen sind nach vorne ihrer ganzen Länge nach in knöcherne Lamellen ausgezogen, welche alle Neurapophysen und Haemapophysen zu je einer geschlossenen Plattenreihe verbinden.

Die Summe all dieser Verbreiterungen ergibt eine Wirbelplatte, die ungefähr 1/3 der Höhe des Skelets einnimmt.

Die deutlichen Gelenkspfannen des distalen Trägerendes, in welche die Strahlen mit runden Köpfen passen, sprechen für eine sehr freie Pendelbewegung derselben; die Ansatzstellen der Muskelzüge sind bedeutend breiter als dies bei Rhamphichthys der Fall war.

Nach dem Gesagten haben wir im wesentlichen den gleichen Grundriß vor uns wie bei letzterwähnter Form, nur alles schärfer betont. Was wir bei den Gymnotiden als Fasziengewebe fanden, ist hier fester Knochen, in dem die Strahlenträger förmlich einzementiert sind; dadurch sind sie in den physiologisch einheitlichen Achsenkörper einbezogen.

Die Flosse hängt demnach als ein in seinen Teilen ungemein beweglicher Kiel an einem starren, stark kompressen Schiffskörper, ein Bau, der für eine Bewegung durch Undulation dieser einen Flosse äußerst vorteilhaft ist.

Zudem finden wir bei den Notopteriden noch Einzelheiten, welche aus den feineren Details ihrer Ortsbewegung klar werden.

Die Analis von Rhamphichthys beginnt unter der Kehle mit ganz kurzen Strahlen, die nach rückwärts allmählich an Länge zunehmen. Die Flosse nimmt daher die Welle klein auf und führt sie immer mehr verstärkt weiter. Dadurch wird die dynamische Kraft des Wassers, wenn nicht aufgehoben, so doch derart abgeschwächt, daß sie dem Organ nicht schaden kann.

Bei den Notopteriden liegt die Sache anders:

Die weit kürzere Analis von Xenomystus beginnt mit einem verhältnismäßig langen Strahl; sie muß sofort eine mächtige Welle ansetzen und benötigt dazu eine kräftige Muskulatur; daher ist der erste Strahlenträger etwa dreimal so stark wie die übrigen; an ihn schließt nach unten divergierend der zweite an, mit ihm durch eine Knochenplatte verbunden, welche nach vorne bis über den ersten Träger zum sogenannten "Kiel" reicht.

Dieser Kiel besteht aus zwei unten gezähnten Platten, welche sich median in einer scharfen Schneide aneinanderlegen und bedeckt die Bauchseite vor der Analis.

Er ist ein Organ zur Abschwächung der dynamischen Kraft des Wassers und verhütet, was bei Rhamphichthys das allmähliche Anwachsen der Strahlen und damit der Welle unmöglich

macht, eine mechanische Schädigung des Vorderrandes der Flosse.

Er schützt sie aber nicht nur, sondern unterstützt sie auch, indem er das Wasser teilt und der Flosse für die Undulation präformiertes Kielwasser gibt, so daß der Fisch die Welle leichter ansetzen kann.

Xenomystus stellt den höchstspezialisierten Typus eines durch Undulation einer einzelnen Flosse schwimmenden Fisches dar und gibt uns zugleich ein unzweideutiges Beispiel dafür, daß die Lebensweise selbst Feinheiten des Organbaues umgestaltend beeinflußt, wenn sie als direkter Reiz auf ihn wirkt.

D. Die Lokomotion der Aale und Bandfische.

Weit geringer ist im Verhältnis zu den besprochenen Typen die Zahl derjenigen Fische, welche sich durch Undulation des Gesamtkörpers vorwärtsbewegen, wobei ich das Wort Undulation sensu stricto fasse und alle einfachen "Schlängler", selbst die Aale, ausnehme.

Wenn ich trotzdem auf die Ortsbewegung letzterer eingehe, so geschieht dies einerseits, um die Genesis der undulatorischen Bewegung des Gesamtkörpers, wie sie einzig und allein die Bandfische ausgebildet haben, leichter verständlich zu machen, andererseits um den anguilliformen Typus in seinen Beziehungen zum Leben darzustellen. Wir werden sehen, daß er keine primäre Anpassung an das Schwimmen, sondern an das Kriechen darstellt.

Wenden wir uns zunächst der Frage nach der Entstehung der seitlichen Schlängelung zu.

Ich habe schon eingangs meiner Ausführungen erwähnt, daß die Wrickbewegung der Schwanzflosse nur im Falle höchster Spezialisation an das nektonische Leben (fusiformer und sagittiformer Typus) eine wirkliche Propellerbewegung, d. h. Drehung des Schwanzruders ohne namhaftes seitliches Ausschlagen des Schwanzes ist. Meist ist letzteres eine mehr oder weniger rasch sich abwickelnde Begleiterscheinung.

Während nun selbst bei Formen, wie es die mehr benthonischen Typen unserer Süßwässer, z. B. Gründling (Gobio fluviatilis)

Barbe (Barbus vulgaris), auch Schmerle (Nemachilus barbatulus) sind, die lebhafte Schwimmtätigkeit in der Weise vor sich geht, daß der Fisch nach mehreren Lateralschlägen des hintersten Körperabschnittes regungslos durch das Wasser schießt, dauert beim Steinbeißer (Cobitis taenia) und in noch höherem Maße beim Schlammbeißer (Misgurnus fossilis) die Schlängelung während der ganzen Lokomotion des Fisches an.

Misgurnus ist zum Schlammleben übergegangen und ist in diesem Milieu die einzige Art, welche trotz allgemein aalartigem Bau einen seitlich stark kompressen Leib aufweist, während alle anderen ähnlich lebenden langgestreckten Fische mehr drehrund sind. Die Lösung gibt uns der Steinbeißer, den wir nie auf Schlammboden, immer auf steinigem oder sandigem Grunde ziemlich rasch fließender Bäche antreffen; die laterale Kompression ist eben eine Anpassung an das Schwimmen, nicht an das Wühlen. Dies zeigt auch die durch den verhältnismäßig kurzen Körper bedingte große fächerförmige Caudalis.

Ein vorgeschritteneres Stadium der Adaptation, welches unmittelbar zum taenioformen Typus überleitet, repräsentiert die Familie der Trachypteriden.

Mit den eben gemachten Bemerkungen über den Schlammbeißer habe ich schon angedeutet, wie ich den Aaltypus auffasse: als ausschließliche Anpassung an das Kriechen am Grunde des Wassers und Wühlen im Schlamme, wobei natürlich eine rasche, freie Bewegungsfähigkeit ebensowenig ausgeschlossen ist wie bei den Schlangen.

Der Umstand, daß bei Selachiern (Chlamydoselache), Ganoiden (Calamoichthys) und Teleostiern, hier in den verschiedensten Familien, Aaltypen immer bei benthonischen Formen auftreten und daß sämtliche schlitzförmige, mit einem nach hinten überhängenden Segel verschließbare Kiemenöffnungen haben, stützt diese Auffassung zur Genüge.

Die volle Bestätigung gibt uns der Skeletbau; die weitgehende Rückbildung der oberen und unteren Dornen, wie sie bei *Monopterus, Muraena* und *Electrophorus* auftritt, gewähren dem Körper eine bedeutende Biegungsfähigkeit nach allen Seiten.

Dies ist für eine Bewegung durch seitliche Schlängelung, wie uns ein näheres Studium der Bandfische lehrt, durchaus unvorteilhaft, notwendig aber für das Einbohren in Sand oder Schlamm.

Trotzdem sind die Aale imstande, durch Schlängeln sehr wirkungsvoll zu schwimmen, was uns ohne weiteres begreiflich ist, wenn wir irgend eine Landschlange, etwa die Ringelnatter, im Wasser beobachten.

Wo aber ein endgültiger Übergang von Aalen ins Nekton erfolgte, wie dies bei einzelnen Tiefseefischen (Serrivomer, Venefica,

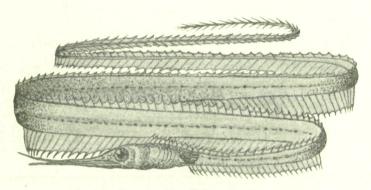


Fig. 5. Nemichthys fronto.
(Nach Garman.)

Nemichthys, Avocettina) der Fall ist, dort wird auch der Bandtypus, wenigstens physiologisch, erreicht. (Fig. 5.)

Dem früher eingehaltenen Vorgang folgend, wollen wir nun den Bau der taenioformen Fische darlegen.

Die äußere Gestalt ist mit wenigen Worten charakterisiert: Der Körper ist sehr lang und sehr stark komprimiert. Die unpaaren Flossen sind bei den höchstspezialisierten Typen bis auf eine reduziert; der Schwanz endet bei diesen spitz. Schuppen fehlen.

Von großem Interesse ist das Skelet. Bei Regalecus und Lepidopus, deren Skelete ich am eingehendsten zu studieren in der Lage war, fand ich im Prinzipe die gleiche Ausbildung.

Sämtliche Knochen sind schwach, sehr biegsam und zum größten Teile entkalkt. Die Wirbelsäule gleicht einem elastischen Stab, an den sich dorsal (bei *Lepidopus* auch ventral) die zu einer einheitlichen biegsamen Stützplatte vereinten Dornen, Träger und Flossenstrahlen anschließen. Die Zentren tragen tiefe Längsfurchen mit seitlich abstehenden Platten, welche als Ansatzflächen einer kräftigen Längsmuskulatur dienen; sie nehmen nach hinten an Stärke und Zahl ab.

Die Dornen erheben sich normal aus der Mitte des Wirbelkörpers und sind mit den Strahlenträgern durch ein elastisches Ligament verbunden.

Letztere sind V-förmig, die gegabelten Arme greifen so ineinander, daß sie eine sägeartige Zickzacklinie bilden, die beste Art einer Versteifung in sagittaler Richtung mit der Möglichkeit bedeutender transversaler Biegungsfähigkeit. An der Gabelung zeigen die Träger tiefe, vom "Stamm" über den hinteren "Ast" laufende, nach rückwärts offene Gruben für die Insertion von Muskelsträngen.

Aus der Betrachtung der beiden Skelete resultiert als typischer Grundriß für den als Körperstütze dienenden Organkomplex ein langausgezogenes Rechteck, dessen versteifte obere und untere Begrenzungslinie ein Ausbiegen in sagittaler Richtung unmöglich macht, während seitliche Krümmungen durch die Regelmäßigkeit der parallelen Dornen und Träger und die Entkalkung der Knochen auch in großer Zahl ermöglicht sind.

Ein einfaches Experiment gibt uns ein klares und unzweideutiges Bild von der Lokomotion der Bandfische:

Zieht man ein etwas steifes Band, vertikal gestellt, erst langsam, dann immer schneller durch das Wasser, so bewegt es sich in einer seitlichen Schlangenlinie, deren Bogenzahl mit der Zunahme der Geschwindigkeit des Durchziehens wächst.

Die Bandfische setzen durch Kontraktionen der lateralen Muskulatur den Körper in eine zunächst durch wenige S-förmige Bögen gebildete, langsame Bewegung; die Zahl derselben nimmt in dem Maße zu, als die Geschwindigkeit des Schwimmens wächst; nun steigern sich Bogenzahl und Geschwindigkeit gegenseitig, bis sich die Lokomotion als eine laterale Undulation des Gesamtkörpers darstellt.¹)

Von besonderem Interesse ist es nun, daß wir bei den höchstspezialisierten Taeniosomen Einrichtungen finden, die im wesentlichen der gleichen Funktion dienen, wie der Kiel der Notopteriden. (Fig. 6.)

Bei Regalecus, einer bis 6 m langen Form, sind die vorderen Flossenstrahlen (bei R. argenteus die ersten 13) stark verlängert und werden, wie aus den mächtigen Ansatzflächen an den Trägern

ersichtlich, ferner durch eine Beobachtung bezeugt ist, vom Fisch während des Schwimmens aufrecht getragen.

Die Ansicht, daß wir es hier wieder mit einem Organ zu tun haben, welches die dynamische Kraft des Wassers abschwächt, dieses teilt und für die Undulation vorbereitet, wird durch die Tatsache bestätigt, daß bei Lophotes fiski, einem ebenfallshochgradig adaptierten Typ, an gleicher

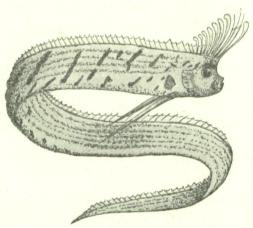


Fig. 6. Riemenfisch (Regalecus banksii). (Nach Brehm.)

Stelle ein vorne und unten messerschneidescharfer, harter Vorsprung auftritt.

Rückblickend auf die Zahl der undulierenden Fische sehen wir, daß die Ausbildung einer undulatorischen Lokomotion, mag sie nun bloß einzelne Flossen oder den Gesamtkörper betreffen, immer an die ruhigen Schichten des Wassers (Meeresboden, Tangrasen, Tiefsee, langsam fließende Schlammflüße und -sümpfe) gebunden

¹) Die genaue Darstellung siehe in G. Schlesinger, Die Lokomotion der taenioformen Fische; Zool. Jahrb., Syst., 30. Bd., Jena, 1911 (im Erscheinen begriffen).

Z. B. Ges. 61. Bd.

ist; sehen ferner, daß sie in allen Gruppen morphologische Sonderheiten bedingt hat, welche sich trotz einzelner, durch den verschiedenen Grad der phylogenetischen Höhe und Spezialisation gegebener Unterschiede als in den Grundzügen gleiche, nur aus dieser aberranten Bewegungsart begreifliche Erscheinungen darstellen.

Die Erkenntnis dieser Zusammenhänge aber gibt uns einen neuerlichen schönen Beweis für die Richtigkeit der Ansicht, daß gleiche Lebensbedingungen auch verwandtschaftlich fernestehende Formen zu vorteilhaften Organreaktionen veranlassen, welche ein und demselben Anpassungsideal mehr oder weniger nahekommen.

Beitrag zur Kenntnis der Cystiden.

Von

Frau Paula Demelius.

II.

Mit Tafel II.

(Eingelaufen am 1. April 1911.)

Den Worten, welche ich dem ersten Beitrag vorangehen ließ, habe ich nichts hinzuzufügen. Das dort Gesagte gilt vollinhaltlich auch für diesen zweiten Teil. Als Fundort kommt zu den genannten noch der Hochschneeberg hinzu.

Die Pilze, bei welchen ich von den Autoritäten (Patouillard, Tabulae analyticae Fung. und Voglino, Atti del R. Instituto Veneto, Vol. IV, Seria VI, 1886) in bezug auf das Vorkommen von Cystiden abweiche, sind:

Pleurotus ulmarius Bull.,

Russula violacea Quél.,

Russula lutea Huds.,

 ${\it Galera~tenera}$ Schaeff. (von verschiedenen Fundorten wiederholt untersucht),

Panaeolus sphinctrinus Fr., Coprinus velaris Fr.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Frueher: Verh.des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: 61

Autor(en)/Author(s): Schlesinger Günther

Artikel/Article: Über undulatorische Bewegung bei Fischen. 301-322