

Über die Bedeutung der Heterocerkie und ähnlicher unsymmetrischer Schwanzformen schwimmender Wirbelthiere für die Ortsbewegung.

Von

Dr. Fr. Ahlborn

in Hamburg.

Mit Tafel I.

In den Sitzungsberichten der Berliner Akademie 1894, p. 1133 hat F. E. SCHULZE einen Aufsatz veröffentlicht: »Über die Abwärtsbiegung des Schwanztheiles der Wirbelsäule bei Ichthyosauren«, — in welchem über die physiologische Bedeutung der Heterocerkie sehr bemerkenswerthe Aufschlüsse gegeben werden.

Als heterocerk bezeichnet man bekanntlich die unsymmetrischen Schwanzflossen, bei denen die beiden Lappen von ungleicher Größe und Stärke sind. Bei den Haifischen (Fig. 1), dem Stür (Fig. 2) und anderen Ganoidfischen ist der obere Lappen der Schwanzflosse größer als der untere, und er hat durch das etwas emporgebogene Ende der Wirbelsäule nahe an seinem dorsalen Rande eine besondere Festigung erfahren.

Wenn nun ein solcher Fisch durch die abwechselnde Thätigkeit seiner Seitenmuskulatur gewöhnliche Wrickbewegungen ausführt, d. h. wenn er das Ende der Wirbelsäule und die damit verbundene Schwanzflosse abwechselnd nach rechts und nach links bewegt, so ist leicht einzusehen, dass der Widerstand, den das Wasser dieser Bewegung entgegensetzt, an der unsymmetrischen Flosse eine andere Wirkung hervorrufen muss, als an den symmetrischen Flossen der homocerken Fische. In beiden Fällen ist der Widerstand des Wassers die Ursache, dass die Flossen dem Grade der Biegsamkeit der einzelnen Flossenstrahlen resp. des Wirbelsäulenendes entsprechend gebogen werden: die elastisch biegsameren distalen Theile

der Flossen bleiben dabei immer ein wenig hinter der Bewegung der besser ausgesteiften proximalen Theile zurück. Im Besonderen sind bei den gabelschwänzigen, homocerken Fischen die langen oberen und unteren Ränder des Schwanzes durch stärkeren Bau und dichtere Lagerung der Flossenstrahlen ausgezeichnet, während an den heterocerken Fischschwänzen nur der obere, größere Schwanzlappen eine analoge Festigung durch das Ende der Wirbelsäule erfährt. Die Folge davon ist, dass die symmetrischen Schwanzlappen der Homocerken durch die Wrickbewegung gleichmäßig zur Seite geführt werden, und dass der Widerstand des Wassers an ihnen im Allgemeinen nur einen Antrieb nach vorn zu Stande bringt. Bei den heterocerken Fischen dagegen — so führt F. E. SCHULZE aus — geht der steifere, dorsale Rand des Schwanzes in der Wrickbewegung vorauf; die Flosse wird also im Ganzen genommen nicht in senkrechter, sondern in einer etwas geneigten Stellung seitwärts geführt, und es kommt an ihr demnach nicht nur ein Antrieb nach vorn, sondern auch ein Trieb nach oben, eine hebende Wirkung zur Geltung.

Wenn aber an dem Schwanzende des Fisches eine hebende Kraft angreift, so erfährt der Körper dadurch eine Drehung um die durch den Schwerpunkt gehende Querachse, und, falls keine Gegenwirkung eintritt, so wird das Kopfende mehr und mehr herabgedrückt werden: statt horizontal nach vorn fortzugleiten, wird also der heterocerke Fisch einer abwärts gekrümmten Bahn folgen. Allein da die Störe und Haie sog. Grundfische sind, deren Körper specifisch schwerer als Wasser ist, und die daher zu Boden sinken, sobald sie sich in Ruhe befinden, so muss der Lokomotionsapparat eine Einrichtung besitzen, durch welche sowohl die Wirkung des höheren specifischen Gewichts, als auch die Abwärtssteuerung des unsymmetrischen Schwanzes überwunden werden kann. Eine solche Einrichtung ist thatsächlich in den Brustflossen der genannten Fische vorhanden. Dieselben sind am vorderen Seitenrande der abgeplatteten Bauchfläche so angebracht, dass sie eine verstellbare Fortsetzung der letzteren bilden. Wenn nun der Fisch, indem er vorwärts schwimmt, diese Brustflossen so einstellt, dass sie nach Art von Drachenflächen mit etwas höher liegendem Vorderrande gegen das Wasser gerichtet sind, so wirken sie hebend auf den vorderen Körpertheil, und der Fisch wird dann zugleich vorn und hinten gehoben, so dass er bald frei über dem Boden des Wassers schwebt.

Diesen typisch heterocerken Fischen stehen nun die Ichthyo-

saurier (Fig. 3) gegenüber, deren wohlentwickelte, senkrechte Schwanzflosse an ihrem unteren Rande durch das zu diesem Zwecke entsprechend abwärts gebogene Ende der Wirbelsäule ausgesteift war. Hier war also, umgekehrt wie bei den Haien und Ganoiden, der untere Lappen der Schwanzflosse stärker und größer als der obere. Und wie dort bei der Wrickbewegung eine seitliche Neigung der Schwanzflosse dadurch zu Stande kommt, dass der obere Flossenrand in der Bewegung voraufgeht, während der untere zurückbleibt, so musste bei den Ichthyosauriern der untere Schwanzflossenrand voraufgehen, wenn die Thiere Wrickbewegungen ausführten. In dieser Haltung ruft aber die unsymmetrische Schwanzflosse einen Widerstand hervor, der den Fischschwanz nach vorn und unten treibt, und die nach unten wirkende Komponente strebt den Fisch um den Schwerpunkt so zu drehen, dass mit dem Herabsinken des Schwanzes der Kopf und damit die Bewegungsrichtung gehoben wird.

Sollte die Drehung des Körpers um die Querachse vermieden werden, so konnte dies nach F. E. SCHULZE durch Senken des vorderen Brustflossenrandes geschehen. Dann traf, während der Vorwärtsbewegung, der Widerstand des Wassers die nach vorn geneigte dorsale Fläche der Brustflossen und erzeugte hier eine vertikal nach unten gerichtete Druckkomponente, welche dem gleichgerichteten Drucke der Schwanzflosse das Widerspiel hielt. Durch gleichzeitige Thätigkeit des Schwanzes und der Brustflossen wurde der ganze Körper der Fischechen abwärts getrieben, eine Bewegung, welche für die Thiere offenbar sehr vortheilhaft sein musste, da sie wegen ihrer Lunge und der wahrscheinlich unter der nackten Haut vorhandenen Speckschicht specifisch leichter waren als Wasser.

Ganz analog wie bei den Ichthyosauriern liegen nun die Verhältnisse bei den fliegenden Fischen (Exocoeten) und anderen Fischen aus der Verwandtschaft der Scomberesociden. An dem homocerken Schwanz dieser Thiere (Fig. 4) ist ebenfalls die ventrale Hälfte erheblich größer, als die dorsale, und ihr unterer Rand ist durch mächtige, steife Flossenstrahlen gefestigt. Wenn also auch nicht, wie es bei Ichthyosaurus der Fall ist, durch Eintreten der Wirbelsäule in den unteren Schwanzflossenlappen eine echte negative Heterocerkie geschaffen ist, so ist doch die Schwanzflosse der Flugfische und ihrer Verwandten physiologisch gleichwerthig mit der des Ichthyosaurus. Der Wrickschlag des Exocoetus ruft gleichfalls eine Abwärtsbewegung der hinteren Körperhälfte

eine Schrägstellung des Thieres hervor, welche bei gleichzeitiger Fortbewegung eine Aufwärtssteuerung bewirkt, die nur durch geeignete Gegensteuerung vermieden werden kann. Das Mittel zu dieser Gegensteuerung bilden aber bei den Flugfischen nicht die Brustflossen, wie es F. E. SCHULZE für *Ichthyosaurus* annimmt, denn ihr Bau und ihre Anordnung lässt es nicht zu, sie so zu stellen, dass in der Vorwärtsbewegung der Widerstand des entgegenkommenden Wassers ihre dorsale Seite als Drachenfläche trifft. Die Flossen sind auch viel zu groß und unhandlich, zu wenig steif gebaut und zu schwach mit Muskeln bespannt, um bei schneller Schwimmbewegung im Wasser als Steuerflächen verwendet werden zu können, und die Beobachter berichten, wie ich a. a. O. näher ausgeführt habe¹, dass die fliegenden Fische beim schnellen Schwimmen ihre Brustflossen zusammengefaltet am Körper tragen. Aus der schrägen Anheftung der Brustflossen, sowie namentlich aus der Anordnung der Brustmuskeln, lässt sich mit Sicherheit erkennen, dass ein nach unten gerichteter lokomotorischer Antrieb nur durch aufwärts gerichtete, aktive Flossenschläge (Rückschläge), und nicht durch einfache Steuerung mit der dorsalen Flossenfläche erzeugt werden kann. Solche Flossenschläge sind aber nur bei sehr langsamer Ortsbewegung denkbar; bei Drehungen auf der Stelle, wenn das Schwanzruder nicht, oder nur schwach mitarbeitet.

Die Abwärtssteuerung kann nun aber bei den Flugfischen (*Exocoeten*) in zweckmäßiger Weise durch die Bauchflossen geschehen. Diese Organe sind hinter dem Schwerpunkte so angebracht, dass sie eine Art Fortsetzung der abgeplatteten Bauchfläche bilden. Es genügt ein mäßiges Herabdrücken der Bauchflossen, um sie gegen den vorüberziehenden Wasserstrom einzustellen und als gewöhnliche Drachenflächen auftreibend wirken zu lassen. Durch geeignete Vergrößerung des Neigungswinkels kann allem Anscheine nach der Auftrieb so gesteigert werden, dass nicht nur der Niedertrieb der Wrickbewegung des Schwanzes ausgeglichen, sondern auch noch eine Drehung um den Schwerpunkt veranlasst wird, die das Kopfende und damit die Fortbewegungsrichtung abwärts neigt.

Man sieht, dass unter diesen Verhältnissen die nach unten gerichtete Kraftkomponente, welche der unsymmetrische Schwanz bei *Exocoetus* hervorbringt, nicht zur Abwärtsbewegung des Fisches bei-

¹ Der Flug der Fische. Programm des Realgymnasiums d. Joh. Hamburg 1895.

tragen kann, sie arbeitet vielmehr der Tiefsteuerung der Bauchflossen entgegen.

Wie die großen Brustflossen, so sind übrigens auch die Bauchflossen vieler Exocoeten in erster Linie Flugorgane. Sobald sie ein gewisses mittleres Größenmaß überschreiten, werden sie, eben so wie jene, als Wasserruder für größere Geschwindigkeit mehr und mehr ungeeignet. Wenn daher bei energischer Wrickbewegung die Brustflossen zusammengefaltet bleiben müssen, so können auch die großen Bauchflossen nur noch in beschränktem Maße als Vertikalsteuer in Anwendung kommen, und es ist sehr wohl denkbar, dass bei großer horizontaler Geschwindigkeit die emportreibende Steuerung der Schwanzflosse weit stärker wirkt, als die entgegengesetzte Bauchflossensteuerung. Hieraus ergäbe sich dann die interessante Thatsache, dass die fliegenden Fische bei heftigster Wrickbewegung allemal gegen die Oberfläche des Meeres und darüber hinaus zum Fluge in die Luft getrieben würden; und als Ursache dieses Auftriebes erschiene die unsymmetrische Schwanzflosse.

Außer diesem aktiven Auftriebe besitzen übrigens die Flugfische noch einen nicht unerheblichen passiven Auftrieb, welcher durch das große Gasquantum der Schwimmblase (a. a. O. p. 39) hervorgerufen wird und der auch ohne jede Schwimmbewegung das pelagische Thier immer wieder gegen das Meeresniveau treibt. Nach einer Messung A. v. HUMBOLDT'S¹ hatte ein 38,2 g schwerer Exocoet in seiner Schwimmblase 69,4 ccm Luft, welche wohl hinreicht, das specifische Gewicht des Fisches weit unter das des Wassers herabzubringen. Sicherlich ist das spec. Gewicht der fliegenden Fische kleiner als eins. Es besteht also auch in dieser Beziehung eine auffallende Analogie zwischen den Exocoeten und Ichthyosauriern, und es ist durchaus einleuchtend, dass die eigenthümliche Schwanzform, welche wir in den beiden, systematisch so weit von einander entfernten Thiergruppen vorfinden, in ursächlichem Zusammenhange steht mit dem geringen specifischen Gewicht und dem Aufenthalt in den oberen Wasserschichten.

Wenn bei den Exocoeten, wie wir sahen, die vertikale Wirkung der Schwanzflosse durch die Bauchflossen geregelt werden kann, und wenn hierfür die Brustflossen nicht in dem Sinne geeignet sind, wie es F. E. SCHULZE für Ichthyosaurus annimmt, so ist damit natür-

¹ Reise in die äquinoctinalen Gegenden.

lich nicht gesagt, dass die Abwärtssteuerung bei Ichthyosaurus nicht unter Mitwirkung der Brustflossen hätte erfolgen können. Man wird aber zugeben müssen, dass diese gewaltigen Bewohner der jurassischen Meere auch die übrigen, als Vertikalsteuer verwendbaren Schwimmflächen ihres Körpers mit benutzt haben werden. Sehr wahrscheinlich haben auch bei Ichthyosaurus die paarigen Bauchflossen in analoger Weise als Vertikalsteuer fungirt, wie bei *Exocoetus*, indem sie als schräge Drachenflächen eine aufwärts gerichtete Widerstandskomponente erzeugten, die, hinter dem Schwerpunkte angreifend, den Körper in eine nach vorn geneigte Lage brachte und ihm die Bahn nach unten anwies.

Ferner darf nicht vergessen werden, dass es außer den aktiven Steuerorganen der Flossen auch noch gewisse passiv steuernde Oberflächentheile am Körper der schwimmenden Thiere giebt. Namentlich sind es die dorsalen und ventralen gegen die Längsachse geneigten Flächen des Vorderkopfes, welche hierbei in Frage kommen. Die breiten, nach vorn geneigten Stirn- und Rückenflächentheile der Störe, Trigliden u. a. Fische, aber auch der Krokodile und Ichthyosaurier, erfahren beim Schwimmen einen Widerstand, dessen abwärts gerichtete Komponente sicherlich geeignet ist, den Verlauf der Schwimmlinie mit zu bestimmen.

Nach der Abbildung des von E. FRAAS rekonstruirten Ichthyosaurus (Fig. 3)¹ will es mir scheinen, als hätte allein dieser Stirnwiderstand genügen können, eine durch den unsymmetrischen Schwanz veranlasste vertikale Drehung des Körpers zu verhindern, ohne dass es dazu noch einer anderen Abwärtssteuerung am Vorderkörper bedurft hätte. Vielleicht war sogar — und für große Geschwindigkeiten ist es wahrscheinlich — der vertikale Druck des Wassers gegen die Stirn- und Nackenflächen des hochrückigen Thieres so stark, dass allein schon zur Ausgleichung dieser nach unten gerichteten Wirkung ein von den Brustflossen erzeugter Auftrieb erforderlich war. Hierzu hätten aber die Brustflossen genau die entgegengesetzte Stellung beim Schwimmen einnehmen müssen, als F. E. SCHULZE vermuthete, nämlich wie bei den Haien und Stören, so dass der Widerstand des entgegenkommenden Wassers auf die Unterseite gerichtet war.

Nach diesen Ausführungen dürfte es kaum noch zweifelhaft

¹ EBERHARD FRAAS, Über einen neuen Fund von Ichthyosaurus in Württemberg. (Neues Jahrbuch für Mineralogie. 1892. Bd. II, p. 87.)

sein, dass auch bei Ichthyosaurus die durch den ungleich gelappten Schwanz hervorgerufene Aufwärtssteuerung theils passiv aufgehoben wurde durch die Wirkung des Wasserwiderstandes an den pronirten Körperflächen, namentlich der Rückenseite, theils aktiv geregelt wurde durch die verstellbaren Brust- und Bauchflossen. Ein Punkt kommt jedoch noch hinzu.

Die amphicöle Form der Wirbel, worin die jurassischen Fischsaurier mit den echten Fischen übereinstimmen, befähigte sie jedenfalls zur Ausführung starker Krümmungen der Wirbelsäule, vornehmlich in der Schwanzregion, so dass sie wie die Fische sehr wohl energische Wrickbewegungen ausführen konnten.

Diese Bewegungen liefern aber nicht nur den Antrieb nach vorn, sie bewirken auch während der schnellen Fortbewegung so gut wie ausschließlich die Steuerung nach der Seite und führen das Thier bei entsprechender Schrägstellung oder Krümmung der Wirbelsäule sowohl nach oben, wie nach unten, ohne dass dazu die Mitwirkung der paarigen Flossen erforderlich sei. Alle Wasserthiere, welche sich ihres Schwanzes als Wrickruder bedienen, ziehen bekanntlich die paarigen Gliedmaßen ein, wenn sie mit größerer Geschwindigkeit schwimmen, weil dadurch der hemmende Widerstand des Wassers verringert wird.

Die Fische aus der Verwandtschaft der Makrelen haben besondere futteralartige Vertiefungen zur Aufnahme der paarigen und Rückenflossen; bei ihnen scheinen diese Nebenorgane der Ortsbewegung nur noch ausnahmsweise zur Aufrechterhaltung des Gleichgewichts während der Ruhe an einem Orte verwendet zu werden. Ich habe im Aquarium des Zool. Gartens zu Hamburg ein solches Thier lange Zeit beobachtet, ohne auch nur ein einziges Mal zu sehen, dass es seine Flossen entfaltet hätte. Die Schwanzflosse allein leistete die ganze lokomotorische Arbeit des Antriebes und der Steuerung auch bei langsamem Gange der Bewegung.

Die meisten Fische bedienen sich der Brustflossen als Motoren für geringe Geschwindigkeit und zur Ausführung von Wendungen auf der Stelle; sobald sie sich aber durch das Wrickruder einen starken Antrieb ertheilen, ziehen sie die anderen Flossen ein. So ist es wahrscheinlich auch bei den Walen. — Unsere geschwänzten Amphibien schwimmen geschickt ohne Mitwirkung der Beine (wie die Frösche ihre Vorderbeine beim Schwimmen eingezogen in der Ruhe halten). — Wie die urodelen Amphibien, so schwimmen auch die Eidechsen, wenn man sie ins Wasser wirft, ohne irgend welche

Hilfe der Gliedmaßen. Die Schlangen sind sehr geschickte Schwimmer, obgleich sie gar keine Gliedmaßen besitzen, die ihnen für die Steuerung dienlich sein könnten. Die Krokodile endlich können ihre kurzen Beine, obwohl sie kleine Schwimmhäute zwischen den Zehen haben, nicht wesentlich anders benutzen, als die geschwänzten Amphibien: sie sind im Wasser nur für lokomotorische Impulse bei geringer translatorischer Geschwindigkeit geeignet und werden bei größerer Geschwindigkeit weder zum Antrieb, noch zur Steuerung nennenswerthe Beiträge liefern. Auch hier sind es demnach die durch Kontraktionen der Seitenmuskulatur bewirkten Krümmungen und Wrickbewegungen des hinteren Körperendes, durch welche die gesammte lokomotorische Arbeit des Antriebes und der Steuerung ohne Hilfe der Gliedmaßen verrichtet werden kann.

Wenn wir nun sehen, dass sowohl die Krokodile (Fig. 5) wie die Wasserschlängen (Platurus, Fig. 6) eine in seitlicher Ansicht deutlich unsymmetrische Schwanzflosse besitzen, deren oberer Flossensaum breiter ist als der untere (sofern dieser letztere überhaupt vorhanden); wenn wir bedenken, dass ein sogestaltetes Ruder unter allen Umständen einen das Schwanzende herabdrückenden Antrieb nach unten hervorrufft, der jedenfalls ohne Mitwirkung der paarigen Organe neutralisirt werden kann und hier offenbar auch gar nicht zur Vertikalsteuerung verwendet wird: so können wir die Meinung F. E. SCHULZE's nicht aufrecht erhalten, nach welcher die ungleichlappigen Schwanzflossen als Vertikalsteuer zu betrachten wären, dazu bestimmt, den Grundfisch nach oben und das Schwimmthier der Oberfläche nach unten hinzulenken.

Die heterocerke Schwanzflosse der Haie und Ganoiden wirkt genau der Drehung entgegen, welche das orale Ende der Körperachse nach oben zu richten strebt; und die unsymmetrischen Wrickruder der Oberflächenfische und Luftathmer arbeiten in gleicher Weise genau gegen die zum Niedertauchen erforderliche Drehung des Körpers. In beiden Fällen würde also die von F. E. SCHULZE als nützlich bezeichnete Ablenkung der Thiere gegen die mittleren Wasserschichten leichter erfolgen können, wenn die Schwanzflossen symmetrisch wären, oder noch besser, wenn gerade die Thiere der Oberfläche die heterocerke Flosse der Grundfische hätten und umgekehrt. Da dies letztere nicht der Fall ist, so erscheint die Frage nach dem Zweck der unsymmetrischen Schwanzformen der Wasserthiere nach wie vor zweifelhaft, doch bietet die

letzte Vorstellung zugleich einen Fingerzeig für die Beantwortung der Frage.

Denkt man sich nämlich einen nahe der Oberfläche schwimmenden Fisch oder ein Krokodil mit der echt heterocerken Schwanzflosse eines Störes, so ist ohne Weiteres klar, dass jede energische Wrickbewegung, die das hintere Körperende emporhebt, ohne dass der Vorderkörper folgen kann, alsbald zu einem Emportauschen des Schwanzes aus dem Wasser führen muss. In demselben Augenblick verschwindet der starke Widerstand, den das Wasser der Bewegung des Schwanzes entgegengesetzt, und die plötzlich entlastete hohe Muskelspannung löst eine explosive Schwanzbewegung aus, die bei wiederholtem Vorkommen von großem Nachtheil für den Wrickapparat ist. So geräth die Schraube eines Dampfers in rasende Rotation, wenn sie bei starkem Seegang vorübergehend aus den Wellen taucht. Einem ungeübten Ruderer kann es leicht passiren, dass er bei kräftigem Anziehen der Riemen plötzlich rücklings von der Bank stürzt. Er hat dann falsch eingesetzt, nämlich so, dass der obere Rand der Ruder vornüber geneigt ist. Der Wasserwiderstand erzeugt dann eine nach oben gerichtete Komponente, welche die Ruder beim Anziehen aus dem Wasser, und den Ruderer von der Bank wirft. Der Fehler wird dadurch vermieden, dass man das Ruder richtig einsetzt, d. h. so, dass statt des oberen, der untere Rand in der Bewegung ein wenig voraufgeht. Die dann entstehende vertikale Komponente des Widerstandes drückt die Ruder stets in das Wasser hinein, und wirkt dem Auftriebe des Holzes und dem Gewichte der führenden Hand entgegen, die so das Ruder leicht in der richtigen Höhe durch das Wasser führt. Geschieht hierbei einmal des Guten zu viel, dreht der Ruderer das Handgelenk zu stark durch, oder wenn er während der Drehung des Ruders um die Längsachse nachgreift, so wird der Neigungswinkel des Ruderprofils gegen die Vertikale zu groß, der obere Rand des Ruders bleibt zu sehr hinter dem unteren zurück, und die abwärts treibende Komponente wird zu stark, um durch den Druck der Hand leicht geregelt werden zu können. So taucht dann das Ruder zu tief in das Wasser ein und erzeugt, da es nicht schnell genug herausgehoben werden kann, eine Hemmung, die beim Wettrudern den ganzen Erfolg vereiteln kann. Im vorigen Jahre wurde der »Thames Rowing Club« durch den Ruderklub »Germania« auf der Alster besiegt, weil, wie es im Bericht hieß, ein Mann von der Themse »einen Krebs gefangen

hatte«, sein Riemen war aus dem Wasser emporgeglitten, statt richtig hineinzuschneiden.

Derartige Fehler können und dürfen erhaltungsgemäß bei der lokomotorischen Thätigkeit des Ruderschwanzes eines Schwimmthieres nicht vorkommen. Die Natur hat daher diese Geschöpfe so organisirt, dass ihre Wrickruder nie versagen oder plötzlich vorübergehend fehlerhaft wirken können. Der unsymmetrische Schwanz der Oberflächenschwimmer erhält beim Wricken in Folge seiner Biegsamkeit durch den Widerstand des Wassers stets eine derart geneigte Stellung, dass er sich in das Wasser hineinarbeitet und so vor »dem Krebsfang«, dem Ausgleiten in die Luft geschützt wird. Der echt heterocerke Schwanz des Grundfisches dagegen wird durch den von und an ihm erzeugten Auftrieb davor bewahrt, dass die unteren Flossensäume bei energischem Wricken gegen den Boden des Wassers gedrängt, hier in ihrer nützlichen Bewegung gehemmt und verletzt werden.

Wir kommen also zu dem Schluss, dass die Heterocerkie der Grundfische und die Pseudoheterocerkie der Oberflächenfische physiologisch nicht als mechanische Steuervorrichtungen zu betrachten sind, durch welche die Thiere von ihren gewöhnlichen Aufenthaltsorten gegen die Wassermitteln fortgeleitet werden, sondern dass es Einrichtungen sind, durch welche das Wricken in der gefährlichen Nähe der oberen und unteren Wassergrenze gesichert wird. Der seiner ganzen Einrichtung nach ausschließlich für den äußeren Widerstand des Wassers bestimmte Wrickapparat wird durch die unsymmetrischen Flossenlappen das eine Mal vor dem zu geringen Widerstand der Luft, das andere Mal vor dem zu großen des festen Untergrundes erfolgreich bewahrt, so dass er sich während seiner Thätigkeit stets im richtigen Medium befindet, und mit dem allein geeigneten Widerstande erfolgreich arbeiten kann.

Der heterocerke Fisch wird durch die hebende Wirkung des Schwanzes so um den Schwerpunkt gedreht, dass sein Kopf und seine Bewegungsrichtung gegen den Boden gewendet wird. Das Thier bleibt also in dem gewohnten Niveau, genau so wie das Schwimmthier der Oberfläche, trotz seiner ungleich lappigen Schwanzflosse.

Nach diesen Ergebnissen erscheinen im Allgemeinen die

äusserlich heterocerken Schwanzflossen und alle analogen, d. h. physiologisch gleichwerthigen Formen des Wrickschwanzes, welche durch ihre Thätigkeit am hinteren Körperende einen Auftrieb erzeugen, und die wir daher »epibatisch«¹ nennen wollen, — als Merkmale von Thieren, die am Grunde des Wassers leben. Die dem Typus des Exocoetusschwanzes analog gebauten »hypobatischen«¹ Schwanzflossen dagegen sind für das Schwimmen in den obersten Wasserschichten besonders geeignet.

Die **Hypobatie des Schwanzruders** ist im Ganzen seltener als die Epibatie. Wir beobachten sie vornehmlich bei Thieren, deren specifisches Gewicht in Folge des Besizes von großen Schwimmblasen, Lungen oder starken Fettablagerungen kleiner ist oder sein kann als das des Wassers, und die daher meist dem hydrostatischen Auftriebe im Wasser folgen. Hierher gehören, um es zu wiederholen, die Exocoeten, Scomberesociden, Trichiurus (Fig. 8) und vielleicht einige andere Knochenfische; ferner die Ichthyosaurier und andere Sauropsiden, wie die Wasserschlängen (Platurus) und unsere Krokodile, welche einen biegsamen Kamm auf der oberen Mittellinie, resp. den oberen Seitenkanten des Schwanzes besitzen (Fig. 5).

Der Schwanz der urodelen Amphibien, wie der Amphibienlarven entspricht durchweg dem Stadium des primitiven homocerken und »isobatischen« Schwanzes der Fischembryonen, der auch bei den Dipnoern und manchen Teleostiern (Muraeniden, Blennius etc.) keine auffällige Umformung erfahren hat.

Eine genaue Durchsicht der Fische, Amphibien und schwimmenden Reptilien ist im hohen Grade wünschenswerth, um die Verbreitung der Hypobatie und Epibatie der Schwanzflossen festzustellen. Auch das fossile Material kann hierfür ausgenutzt werden.

Mein Freund, Herr Dr. G. PFEFFER, dem ich für manche werthvolle litterarische und systematische Hilfe dankbar bin, zeigte mir einen zu den Siluriden gehörenden Fisch *Chaetostomus dolichopterus*, der mit seiner hellfarbenen, platten Bauchfläche allem Anscheine nach ein Grundfisch war. Dieser Fisch hatte dennoch, zu meiner Überraschung, eine deutlich hypobatische Schwanzflosse (Fig. 7), während doch der schlammbewohnende *Silurus glanis* und viele andere Verwandte als Grundfische unverkennbar epibatische

¹ Von *ἐπιβαίνω*, hinaufsteigen, *ὑποβαίνω*, sich herablassen. Die Einführung dieser Termini ist erforderlich, weil der morphologische Begriff der Heterocerkie bereits mehrdeutig ist.

Schwänze haben. Hier lag also eine Ausnahme vor, welche aber in so fern die Regel bestätigte, als der gefährdete untere Flossenrand, der durch die hypobatische Wirkung gegen den Untergrund gedrängt wird, durch einen in der Verlängerung der Bauchfläche nach hinten hinausragenden rauhen Stachel, den untersten Flossenstrahl, vor jeder direkten Berührung mit dem Boden geschützt war.

Ganz ähnlich wird auch der hypobatische Schwanz der Krokodile gegen den Untergrund gedrängt, wenn diese Thiere dicht über dem Boden flacher Gewässer schwimmen. Das Fehlen eines ventralen Schwanzflossenlappens schützt die Flosse vor Verletzung.

Die **Epibatie des Schwanzes** ist eine unter den Fischen weit verbreitete Erscheinung. Sie besteht bei allen äußerlich heterocerken Fischen, den Selachiern und vielen Ganoiden. In gewissen frühen Embryonalstadien haben die später diphycerken Knochenfische eine deutlich heterocerke Schwanzflosse, wie es die den Arbeiten von AGASSIZ (On the young stages of osseous fishes) entlehnte Fig. 9 zeigt. Tritt auch der Schwanz in diesem Stadium wohl nur selten in Funktion, so kann man die epibatische Form doch als unbedingt geeignet und zweckmäßig für den vorübergehenden Aufenthalt auf dem Boden des Wassers ansehen.

Während die morphologische Umwandlung der Schwanzflosse bei den höheren Teleostiern die Regel ist, findet bei manchen Physostomen zwar die Ausbildung einer homocerken Schwanzflosse statt, aber ohne dass dadurch der ganze Schwanz seine epibatischen Qualitäten einbüßt. In diesen Fällen tritt nämlich der mediane Flossensaum der Bauchseite (Afterflosse) in eine mehr oder weniger innige Beziehung zu der Schwanzflosse, während die dorsale Medianlinie des Schwanzes flossenfrei bleibt. Bei jeder Wrickbewegung erfährt dann der untere Rand der Afterflosse eine Umbiegung, an welcher eine aufwärts treibende, epibatische Wirkung des Wasserwiderstandes zu Stande kommt. So ist es bei vielen Siluriden — Silurus, Hemisilurus, Hemiarius, Phalacronotus, Miconema, Ketengus, Hemibagrus, Netuma und Anderen. — Unter den Clupeiden zeichnet sich Coilia (Fig. 10) durch eine an echte Heterocerkie erinnernde epibatische Gestalt des winzigen Schwanzruders aus, welches in seiner Wirkung durch die große Afterflosse unterstützt wird.

Bei Pempheris (Fig. 11), aus der kleinen Familie der Kurtiden, liegen die Verhältnisse ähnlich. Die Schwanzflosse ist allein genommen isobatisch, in Verbindung mit der großen Afterflosse bildet der schmale, keilförmig nach unten zugespitzte Schwanz (vgl. die

Querschnittsfigur) ein epibatisches Wrickruder, welches den Grundfisch offenbar in der abgebildeten Stellung fortschreiten lässt.

Aus der Familie der Gymnotiden erwähne ich besonders *Sternopygus* (Fig. 12) und *Rhamphichthys* (Fig. 13). *Sternopygus* schließt sich völlig an *Pempheris* an, nur dass ihm eine eigentliche Schwanzflosse gänzlich fehlt. *Rhamphichthys* ist das Gegenstück zu dem hypobatischen *Trichiurus* (Fig. 8); beide haben keine Schwanzflosse, bei *Rhamphichthys* ist nur die Afterflosse, bei *Trichiurus* nur die Rückenflosse in ganzer Länge entwickelt. Hier sei noch besonders auf die Lage der Seitenlinien aufmerksam gemacht. Bei dem epibatischen *Rhamphichthys* liegt sie nahe der Rückenlinie, bei dem hypobatischen *Trichiurus* wendet sie sich gleich hinter den Brustflossen ventral, um in geringer Entfernung von der Bauchlinie entlang zu ziehen; immer verläuft sie da, wo der Querschnitt (q der Figuren) die größte Breite hat.

Bei *Notopterus* (Fig. 14) geht die epibatische Afterflosse ganz um das hintere Körperende herum und ersetzt hierdurch die fehlende Schwanzflosse.

Endlich wären noch die merkwürdigen *Amphisilinen* (Fig. 11) aus der Verwandtschaft der *Fistularien* zu erwähnen, welche in einigen Arten aus der Mosambikstraße im Hamburger Museum vorhanden sind. Herr Dr. PFEFFER machte mich auf diese seltsamen Thiere aufmerksam. Sie haben einen messerklingenförmigen, durchsichtigen Körper, dessen oberer Rand hinten in einen langen Stachel ausläuft. Dieser Stachel ist der erste Flossenstrahl der weit nach hinten gerückten Rückenflosse, die im Verein mit der dicht darunter stehenden Schwanz- und Afterflosse ein einziges epibatisches Wrickruder zu bilden scheint.

Zum Schluss sei noch hervorgehoben, dass die Formen der Schwanzflossen uns nur über die Möglichkeit einer epibatischen oder hypobatischen Wirkung Aufschluss geben. Es bleibt immer zu bedenken, dass diese Nebenwirkungen nur dann auftreten können, wenn durch freie, normale Wrickbewegungen im Wasser auch die vortreibende Hauptwirkung ausgelöst wird.

Der in seiner Gestalt an die Aale erinnernde Schleimfisch, *Blennius*, besitzt einen schmalen, steiferen ventralen und einen breiteren, weicheren dorsalen Flossensaum. Das Schwanzruder ist also zweifellos hypobatisch. Demnach ist der Fisch kein Bewohner oberer Wasserschichten, sondern ein typischer Grundfisch, der — wie man im Aquarium beobachten kann, — mit seiner ventralen

Flosse in starken Krümmungen den Sand des Meeresbodens langsam durchpflügt, wie eine Schlange, die im Grase kriecht.

Der Stichling (*Gasterosteus*) trägt an seinem dünnen Körperende eine vollkommen symmetrische, fächerförmige Schwanzflosse, die ohne Bevorzugung des oberen oder unteren Randes in gleichen Abständen mit gleichförmigen, feinen Flossenstrahlen ausgesteift wird. Die Flosse ist also vollkommen »isobatisch«, wenn sie, wie es geschieht, mit dichter zusammengelegten Flossenstrahlen — einem zusammengefalteten Fächer ähnlich — bei energischen Wrickbewegungen verwendet wird. Sobald aber der Fisch ruhig im Wasser steht, benutzt er die entfaltete Schwanzflosse, um mit ihr (wie namentlich auch mit den gleichgestalteten Brustflossen, die dann in einer vertikalen Querebene stehen) einen das Herabsinken verhindernden Auftrieb zu erzeugen. Die Schwanzflosse wird für sich, ohne jede Seitenbewegung der Wirbelsäule, in eine gegen den unteren Rand fortschreitende Wellenbewegung versetzt, welche zusammen mit der analogen Bewegung der Brustflossen die Wirkung der Schwere ausgleicht. Der typisch isobatische Schwanz des Stichlings ist also doch zu einer, wenn auch stationären epibatischen Wirksamkeit befähigt.

Diese beiden Beispiele, die sich leicht durch weitere Studien im Aquarium vervollständigen lassen, mögen zeigen, wie ungemein interessant und mannigfaltig die Bewegungen der Fische sind, und wie wichtig es für die wissenschaftliche Beurtheilung der Flossenformen ist, den Gebrauch der Organe am lebenden Thiere zu beobachten.

Hamburg-Uhlenhorst, 8. Juni 1895.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

Fig. 1. Heterocerker oder epibatischer Schwanz von *Carcharias glaucus*. *q*, Querschnitt in der Richtung des Pfeiles.

Fig. 2. Eben so, von *Acipenser Sturio*.

Fig. 3. *Ichthyosaurus quadriscissus*, rekonstruirt von Prof. E. FRAAS (N. Jahrb. f. Min. 1892, Bd. II).

Fig. 4. Ungleichlappiger, hypobatischer Schwanz von *Exocoetus*.

Fig. 5. Schwanz von *Crocodilus spec.* *q*, Querschnitt.

Fig. 6. Schwanz der Wasserschlange *Platurus laticaudatus*.

- Fig. 7. Schwanz von *Chaetostomus dolichopterus*. Fam. Siluriden.
Fig. 8. *Trichiurus lepturus*. *q*, Querschnitt.
Fig. 9. Schwanz einer jungen Scholle nach AGASSIZ.
Fig. 10. *Coilia clupoides*. Fam. Clupeiden.
Fig. 11. *Pempheris otailensis*. Fam. Kurtiden. Tahiti. *q*, Querschnitt.
Fig. 12. *Sternopygus virescens*. Fam. Gymnotiden. Rosario. *q*, Querschnitt.
Fig. 13. *Rhamphichthys Blochii*. Fam. Gymnotiden. S. Amerika. *q*, Querschnitt.
Fig. 14. *Notopterus spec.* Süßwasser. Ostindien. *q*, Querschnitt.
Fig. 15. *Amphisile strigata*. Pelew-Inseln.
S, Schwimmblase;
R, Rückenflosse mit dem nach hinten gerichteten stachelförmigen ersten Flossenstrahl *St* derselben;
C, Schwanzflosse;
A, Afterflosse;
q, Querschnitt.
-

Fig. 8.



Fig. 9.

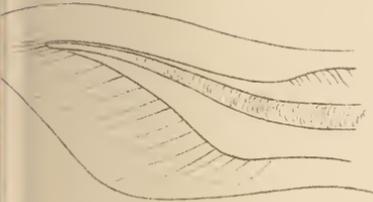


Fig. 10.

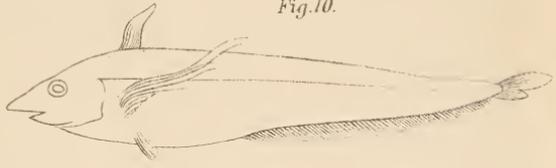


Fig. 12.

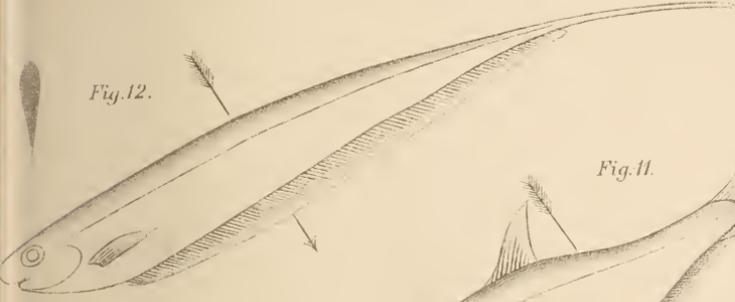


Fig. 11.

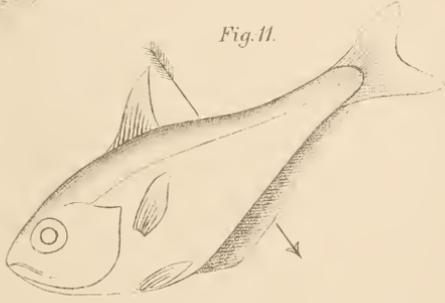


Fig. 13.

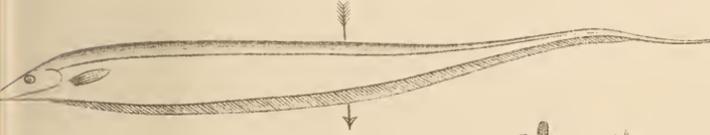


Fig. 14.

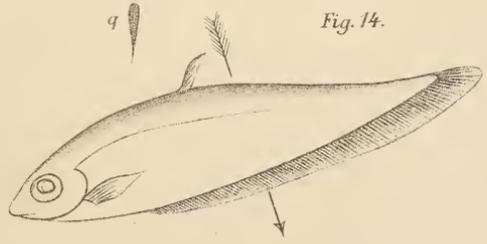


Fig. 7.

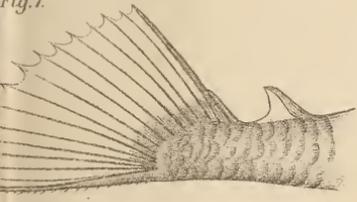
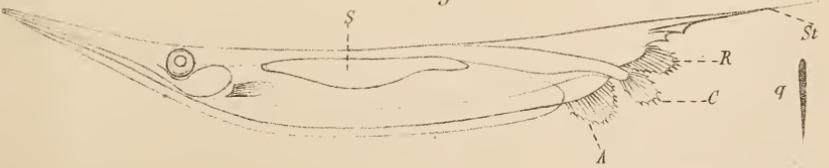


Fig. 15.



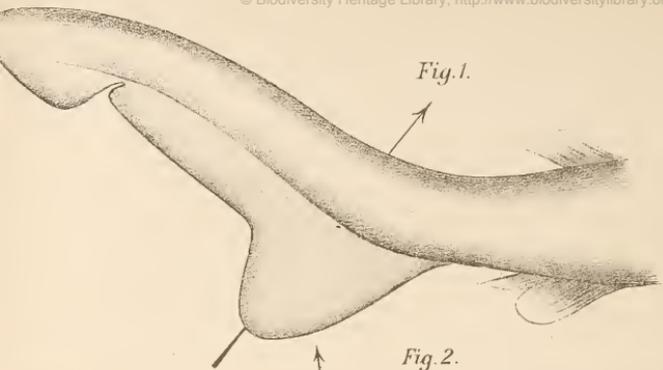


Fig. 1.

q



Fig. 4.

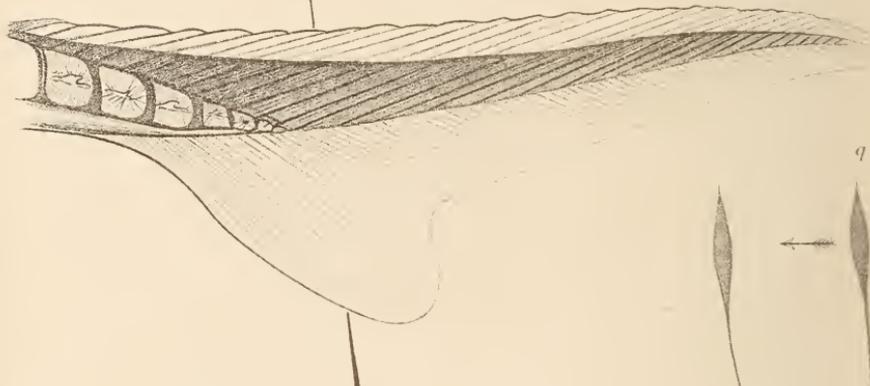
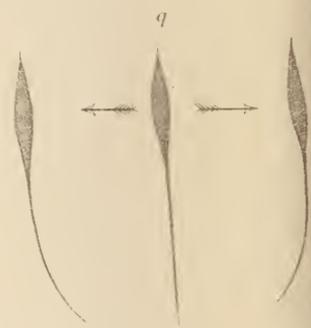


Fig. 2.



q

Fig. 3.

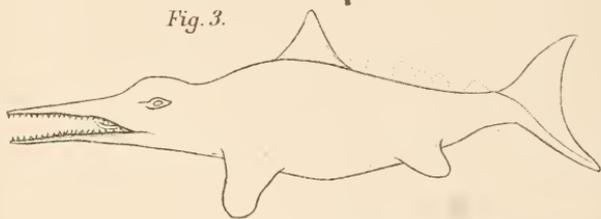
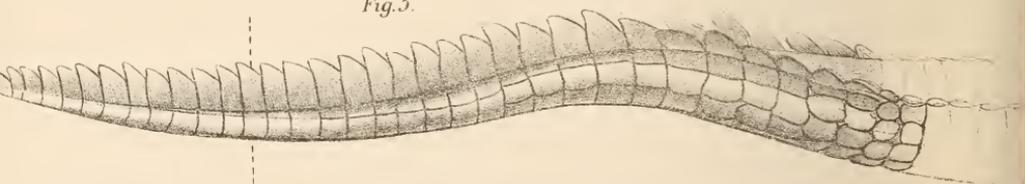
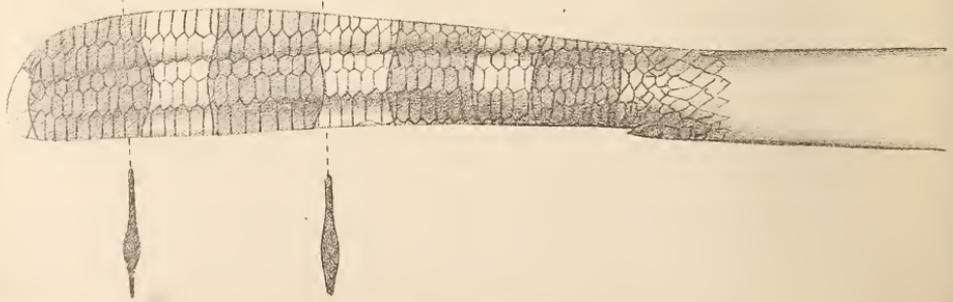


Fig. 5.



q

Fig. 6.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1895-1886

Band/Volume: [61](#)

Autor(en)/Author(s): Ahlborn Friedrich

Artikel/Article: [Über die Bedeutung der Heterocerkie und ähnlicher unsymmetrischer Schwanzformen schwimmender Wirbelthiere für die Ortsbewegung. 1-15](#)