

UEBER DEN WIEDERHOLTEN WECHSEL DER KÖRPER- FORMEN IM LAUFE DER STAMMESGESCHICHTE DER TELEOSTOMEN

VON

OTHENIO ABEL

Professor der Paläobiologie an der Universität
IN WIEN.

(Mit 15 Textfiguren)

I. *Die grosse Mannigfaltigkeit der Körperformen der Teleostomen.*

Unter den Wirbeltieren umfasst keine andere Gruppe, selbst nicht die der so vielgestaltigen Vögel, eine solche Fülle verschiedenartiger Formen wie die Knochenfische oder Teleostomen. Wie gross die Gegensätze der allgemeinen Gestalt hier sein können, wird uns schon klar, wenn wir eine kleine Zahl spezialisierterer Gattungen an unseren Augen vorüberziehen lassen: Ostracion, Muraena, Orthogoriscus, Nemichthys, Chirolophius, Avocettina, Mene, Saccopharynx, Macrorhamphosus, Idiacanthus, Psettus, Phyllopteryx, Halosaurus, Oneirodes, Bregmaceros, Ogcocephalus, Trachypterus, Rhombus, Opisthoproctus, Macrurus, Histiophorus, Mormyrus, Exocoetus, Diodon, Loricaria, Melanocetus, Syngnathus, Thynnus, Peristedion, Fistularia, Cetomimus und es erscheint auf den ersten Blick fast unmöglich, dieses Gewirr verschiedenartiger Gestalten nach bestimmten Gesichtspunkten zu gruppieren und eine Gesetzmässigkeit der Formenbildung herauszufinden.

Trotz dieser grossen Gegensätze und trotz des Umstandes, dass diese so überaus verschiedenen Typen durch zahlreiche Uebergänge miteinander verbunden erscheinen, die eine Analyse der Körperformen der Teleostomen und ihrer Beziehungen zur Lebensweise fast unmöglich zu machen schienen, ist es im Laufe der Zeit gelungen, in dieses scheinbare Chaos einige Ordnung zu bringen und die gesetzmässigen Beziehungen zwischen Körperform und Lebensweise der Knochenfische wenigstens in grossen Zügen festzustellen.

II. *Die Beziehungen zwischen den Körperformen der Fische und ihrer Lebensweise.*

Bei den Versuchen, die Beziehungen zwischen der Körperform und der Lebensweise bei den Teleostomen und den Fischen überhaupt zu ermitteln, musste zunächst von den extremen und daher am leichtesten dem Verständnisse zu erschliessenden Fällen ausgegangen werden. Die starke, bei den rochenartig gestalteten Fischen aus der Gruppe der Plagiostomen ebenso wie bei den Batrachiden unter den Teleostomen am auffallendsten in Erscheinung tretende dorsoventrale Abflachung des Körpers konnte unschwer mit der benthonischen Lebensweise dieser Typen in Verbindung gebracht werden, ebenso wie sich die in sehr verschiedenen, nicht näher miteinander verwandten Stämmen auftretende Aalform des Körpers (anguilliformer Typus) als eine Anpassung an eine Lebensweise feststellen liess, die auf konvergenten oder auf parallelen Wegen zur Ausbildung einer analogen Körpergestalt führte. Durften wir in der *depressiformen* Körpergestalt der Rochen und der *anguilliformen* Körpergestalt der

zahlreichen aalförmigen Typen aus verschiedenen Stämmen Anpassungen an die benthonische Lebensweise erblicken, wobei im ersten Falle das Liegen auf dem Boden der Gewässer, im zweiten Falle das Kriechen, Wühlen und Schlängeln auf und im Bodenschlamm als die Ursachen der Ausbildung der betreffenden Typen, als die bewirkenden Ursachen erkennbar waren, so begegneten uns unter den schnellschwimmenden Hochseeformen Typen, deren Körperform am ehesten einem Torpedo vergleichbar ist, weshalb wir für diese Typen den Begriff des *torpediformen* Körpertypus aufstellen mussten, der sich nicht nur unter den Fischen, sondern auch in anderen Gruppen des Tierreiches, unter den Wirbeltieren höherer Ordnung z. B. bei den Zahnwalen, Ichthyosauriern, Seehunden etc. ausgebildet findet. Weitere Untersuchungen zeigten, dass in einer sehr grossen Zahl verschiedener Stämme der Teleostomen eine Körpergestalt auftritt, die infolge weitgehender lateraler Compression des Körpers in Verbindung mit einer bedeutenden Höhenzunahme desselben zu einer scheibenartigen Gestalt des Rumpfes führt, eine Type, die L. DOLLO als die „compressiform-symmetrische“ der „compressiform-asy-mmetrischen“ der Pleuronectiden gegenübergestellt hat, die aber vielleicht besser als der „disciforme“ Typus zu bezeichnen wäre, auf den ja auch, wie wir jetzt wissen, die gesamten Pleuronectiden zurückgehen.

Der disciforme (bzw. „compressiform-symmetrische“) Typus ist zuerst von L. DOLLO ¹⁾ und später von mir ²⁾ in Beziehung zu der planktonischen Lebensweise der betreffenden Formen gebracht worden, ebenso wie der nadelförmige oder *aculeiforme* Typus ^{2a)}, wie er uns z. B. bei der Seenadel (*Syngnathus*) entgegentritt; ein dritter, mit der planktonischen Lebensweise der Knochenfische in Zusammenhang gebrachter Typus, der Kugeltypus oder der *globiforme* Typus, ist gleichfalls von L. DOLLO unterschieden worden ³⁾. Später haben zuerst A. LUTHER ⁴⁾ betreffs des aculeiformen und ich ⁵⁾ bezüglich des globiformen und disciformen Typus gezeigt, dass die Entstehung dieser drei Typen, die früher mit der planktonischen Lebensweise in Zusammenhang gebracht worden waren, als *eine Folgeerscheinung der verminderten Bewegungsfähigkeit im allgemeinen* angesehen werden muss, die sich ja zwar auch bei planktonischen Tieren vorfindet, aber doch auch bei einer anderen Lebensweise, und zwar speziell bei der benthonischen Lebensweise zu beobachten ist.

Ist die Aalform oder der anguilliforme Typus durch einen ovalen oder drehrunden Querschnitt des Rumpfes gekennzeichnet, so treten uns daneben Angehörige verschiedener Stämme entgegen, bei denen durch eine sehr starke seitliche Compression in Verbindung mit einer bedeutenden Verlängerung des Rumpfes der Körper eine bandartige oder *taenioforme* Gestalt erhalten hat, eine Type, die besonders häufig bei Teleostomen der Tiefsee ausgebildet erscheint ⁶⁾. Ebenso ist auch noch eine weitere, gleichfalls in sehr verschiedenen Familien zur Ausbildung gelangte Körpertypus besonders zu unterscheiden, die nach der Tiefseefischgattung *Macrurus* die *macruriforme* genannt worden ist ⁷⁾. Welche mechanischen Gesetzmässigkeiten bei der Entstehung der macruriformen Teleostomen massgebend sind, ist jedoch einstweilen noch nicht mit voller Klarheit erkennbar. Ausser den hier genannten Anpassungstypen von Fischen sind auch noch einige weitere unterschieden worden, die aber nur wenige Vertreter umfassen.

1) L. DOLLO: Poissons de l'Expédition Antarctique Belge. (Résultats du Voyage du S. M. Yacht "Belgica" en 1897, 1898, 1899, Anvers, 1904, pag. 106).

2) O. ABEL: Die Lebensweise der altpaläozoischen Fische. — Verhandl. d. K. K. Zool.-Bot. Ges. zu Wien, LVII. Bd., 1907, pag. 158.

O. ABEL: Die Anpassungsformen der Wirbeltiere an das Meeresleben. — Vorträge d. Ver. z. Verbreitung naturwiss. Kenntnisse in Wien, 48. Jahrgang, 14. Heft, Wien 1908.

O. ABEL: Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere. — Stuttgart, 1912, pag. 447.

2a) DOLLO hatte diesen Typus zuerst „aiguilliforme“ genannt.

3) M. LERICHE: Contribution à l'Étude des Poissons fossiles du Nord de la France et des régions voisines. — Mémoires de la Soc. Géol. du Nord, T. V, Mém. N^o. 1, Lille, 1906, pag. 334, Fussnote 1.

4) A. LUTHER: Stellt der „aculeiforme Anpassungstypus“ (Abel) eine Anpassung an die planktonische Lebensweise dar? — Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie, Leipzig, 1913, pag. 571.

5) O. ABEL: Paläobiologie der Cephalopoden etc. — Jena, 1916, pag. 75, 76, 79, 80.

O. ABEL: Die Methoden der paläobiologischen Forschung. — Handbuch d. biologischen Arbeitsmethoden, herausgeg. von E. ABDERHALDEN, Berlin und Wien, Verlag Urban u. Schwarzenberg, Abt. X, 1921, pag. 166, 169, 207—215.

6) L. DOLLO: Poissons de l'Expédition Antarctique Belge, l. c., pag. 226 („Poissons téniiformes“).

7) Ibidem. — Eine Uebersicht der verschiedenen Familien, Unterordnungen, Ordnungen und Klassen der Fische, in denen macruriforme Gattungen auftreten, die somit eine konvergente Entstehung dieses Typus beweisen, habe ich in meiner „Paläobiologie der Wirbeltiere“, pag. 440—441 mitgeteilt.

III. Beispiele paralleler und konvergenter Anpassungen bei den Fischen.

Dass die Entstehung der verschiedenen Körpertypen, die wir im vorigen Abschnitte kennen gelernt haben, mit der Lebensweise in ursächlichem Zusammenhange steht und durch dieselbe bedingt ist, geht aus der vollkommen unabhängigen Entstehung gleichsinniger oder analoger Anpassungen in Verbindung mit einer ganz bestimmten Lebensweise der Angehörigen verschiedener, zum Teile nur entfernt verwandter Stämme hervor, deren Vorfahren häufig gänzlich voneinander verschiedene Körperformen aufweisen und durchaus verschiedene Lebensweisen geführt haben.

Anguilliforme Typen, die zum Teile einander ausserordentlich ähnlich geworden sind, was den allgemeinen Habitus betrifft, sind in folgenden Familien vertreten:

Myxinidae:	Myxine.
Polypteridae:	Calamoichthys.
Mormyridae:	Gymnarchus.
Electrophoridae:	Electrophorus.
Siluridae:	Channolabes.
Symbranchidae:	Symbranchus.
Amphipnoidae:	Amphipnous.
Anguillidae:	Anguilla.
Derichthyidae:	Derichthys.
Muraenidae:	Muraena.
Galaxiidae:	Neochanna.
Fierasferidae:	Fierasfer.
Ammodytidae:	Ammodytes.
Ophiocephalidae:	Channa.
Congrogadidae:	Haliophis.
Mastacembelidae:	Mastacembelus.

u. s. f.

Die hier angeführten anguilliformen Typen sind neben der gleichartigen Körpergestalt durch das gänzliche Fehlen der Ventralen ¹⁾ gekennzeichnet; Beispiele von anguilliformen Fischen mit noch vorhandenen Ventralen sind dagegen Anguillavus, der älteste bisher bekannte Vertreter der Anguilliden oder echten Aale aus dem Cenoman des Libanon ²⁾, und Lepidosiren, ein Angehöriger des Stammes der Lungenfische oder Dipneusten ³⁾ aus der Familie der Ctenodontidae (mit der die Familie der Lepidosirenidae zu vereinigen ist) ⁴⁾. Ein weiteres Beispiel für eine anguilliforme Type mit Ventralen bildet ein Haifisch aus der Familie der Chlamydoselachidae, Chlamydoselachus, ebenso Muraenolepis aus der mit den Gadiden nahe verwandten Familie der Muraenolepidae.

Schon die Tatsache, dass anguilliforme Typen selbst in verschiedenen Klassen der Wirbeltiere auftreten (z. B. Cyclostomata und Pisces) und dass auch die anguilliformen Vertreter der letzteren Klasse weit voneinander getrennten Stämmen angehören, wie Chlamydoselachus, Calamoichthys, Lepidosiren, Gymnarchus, Electrophorus, Channolabes, Symbranchus, Anguilla, Neochanna, Ammodytes, Channa, Haliophis, Mastacembelus und Muraenolepis, beweist, dass es sich in dieser oft ausserordentlich weitgehenden Aehnlichkeit nur um *konvergente oder parallele Anpassungen* handeln kann, die durch die gleichen Lebensbedingungen hervorgerufen worden sind.

Ebenso wie der in der Körperform in Erscheinung tretende allgemeine Habitus sind aber auch

1) Bei den Muraeniden sind auch die Pektoralen verloren gegangen, so dass die Aehnlichkeit dieser Type mit der *drehunden Wülschlangenform*, die sich sowohl bei den Stegocephalen (Ophiderpeton, Dolichosoma) als auch bei den Apoden oder Gymnophionen (Ichthyophis), bei den Lacertiliern (Anguis) und Schlangen (Typhlops) ausgebildet findet, eine vollkommene wird.

2) O. F. HAY: On a Collection of Upper Cretaceous Fishes from Mt. Lebanon. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., Vol. XIX, 1903.

3) L. DOLLO: Sur la Phylogénie des Dipneustes. — Bull. Soc. Belge de Géol., Paléont. et Hydrol., T. IX, 1895, Mémoires, pag. 79—128.

4) O. ABEL: Die Stämme der Wirbeltiere. — Berlin und Leipzig, 1919, pag. 177.

verschiedene Begleiterscheinungen als konvergente Anpassungen zu bewerten, wie der *Verlust der Ventralen* oder die *Veränderungen in der Region der Kiemenöffnungen*.

Die Reduktion der Kiemenöffnungen, die sich bei der Mehrzahl der oben angeführten anguilliformen Fische nachweisen lässt, aber auch bei anderen Fischen beobachtet werden kann, die eine wühlende Lebensweise im Bodenschlamm führen, ist am weitesten bei den Symbranchiden vorgeschritten, wo sich die beiden Kiemenöffnungen zu einer kleinen, zentral auf der Ventralseite gelegenen Spalte verschmolzen zeigen, und eine ähnliche Spezialisierung ist auch bei den Amphipnoiden festgestellt worden. Diese Verkleinerung der Kiemenöffnungen bringt den Tieren den Vorteil, dass die Ausführungsstellen des Atemwassers leicht geöffnet und nicht so leicht verunreinigt werden können. Mit der Reduktion der Kiemenöffnungen steht auch die in einigen Fällen zu beobachtende Reduktion des Suboperculum in Zusammenhang (z. B. bei Calamoichthys, bei den Mormyriden und Siluriden).

Auch die Reduktion der Beschuppung, die eine schlängelnde Bewegungsart begünstigt, ist eine Begleiterscheinung der Ausbildung der Aalform des ganzen Körpers und führt mitunter, wie bei dem von den Kerguelen bekannt gewordenen Muraenolepis, zu einer überraschenden Konvergenz mit den echten Aalen oder Anguilliden, mit denen die Muraenolepiden nicht näher verwandt sind.

Wie weit die Ähnlichkeiten gehen können, die infolge gleichartiger Lebensweise und der durch diese bedingten Konvergenzerscheinungen in einzelnen Fällen entstanden sind, zeigt z. B. ein Vergleich des von MAX WEBER beschriebenen Halimochirurgus Alcocki mit den Arten der Gattung Macrorhamphosus¹⁾.

Ein diesem Falle an die Seite zu stellender ist die überraschende Ähnlichkeit zwischen den Gattungen Mormyrus (Mormyridae) und Sternarchorhynchus (Gymnotidae); in beiden Fällen ist es infolge gleichartiger Nahrungsweise bzw. der Art der Nahrungsaufnahme zu einer identen Gestalt der nach abwärts gebogenen Röhrenschnauze gekommen²⁾.

Derartige Konvergenzerscheinungen, die in früherer Zeit vielfach zu einer irrtümlichen systematischen Gruppierung der betreffenden Formen Anlass gegeben haben, sind innerhalb des Kreises der Teleostomen in grösserer Zahl nachzuweisen. An anderer Stelle habe ich eine Zusammenstellung der macruriformen Fische zu geben versucht³⁾; in dieser Liste erscheint auch Fierasfer, der eine Mittelform zwischen dem anguilliformen und dem macruriformen Typus einnimmt. Die Existenz derartiger Mittelformen erschwert vielfach die Erkenntnis der Anpassungstypen, die in einem bestimmten Falle vorliegt.

Eine bei den Teleostomen ausserordentlich häufige Anpassungstypen ist die disciforme⁴⁾ oder scheibenförmige; da sie in der Phylogenie der Teleostomen eine bisher noch nicht gewürdigte grosse Rolle zu spielen scheint, wollen wir uns mit derselben etwas eingehender beschäftigen.

IV. Korrelative Anpassungen bei den disciformen Teleostomen.

Wir haben bei flüchtiger Besprechung der anguilliformen Typen gesehen, dass mit der Ausbildung der aalförmigen Körpergestalt auch noch andere Spezialisierungen Hand in Hand gehen, wie die Reduktion der Kiemenöffnungen, die Reduktion der Beschuppung, der Verlust der Ventralen etc. Der Ausbildungsgrad dieser Spezialisierungen ist nicht immer derselbe und mitunter fehlt bei einer sonst durchaus dem anguilliformen Typus entsprechenden Art die eine oder andere dieser korrelativen Anpassungen. Wir wollen jetzt die Hochkörperformen unter den Teleostomen auf diese korrelativen Anpassungen hin näher betrachten, da wir daraus wichtige Schlussfolgerungen ableiten können.

Die wichtigsten korrelativen Anpassungen der disciformen Typen sind

1. Symmetrie der Dorsalis und der Anals (Analis prima).

Bei den zahlreichen lebenden Arten, die dem idealen Anpassungstypus der disciformen Fische am nächsten kommen, finden wir nicht nur die beiden Körperabschnitte oberhalb und unterhalb der

1) M. WEBER: Die Fische der Siboga-Expedition. — Siboga-Expedition, LVII, Leiden, 1913, pag. 591, Taf. IX, fig. 6.

2) G. SCHLESINGER: Die Gymnnoten. Eine phylogenetisch-ethologische Studie. — Zool. Jahrbücher, Abt. f. Syst., XXIX. Bd., 6. Heft, 1910, pag. 613.

3) O. ABEL: Paläobiologie der Wirbeltiere, I. c., pag. 440.

4) Dieser hier von mir als "disciform" unterschiedene Typus, der sich mit dem von L. DOLLO aufgestellten Begriffe des "compressiform-symmetrischen" zum grossen Teile deckt, ist durch zahlreiche Uebergangsformen mit dem "fusiformen" Typus verbunden; als eine solche muss ich jetzt auch den Typus ansehen, den der Thunfisch vertritt (Thynnus thynnus), der keineswegs den fusiformen Typus so rein repräsentiert wie z. B. ein Hochseehai.

durch die Mundspalte und Mitte der Terminalflosse gezogenen Linie etwa gleich stark entwickelt, sondern die Dorsalis und Analis weisen einen oft überraschend symmetrischen Umriss auf. Mitunter beteiligen sich auch noch die Ventralen an der Ausbildung dieser symmetrischen Gestaltung der oberen und unteren Körperhälfte, wie dies z. B. bei dem bekannten „Gotteslachs“ der „Edda“, *Lampris luna* Retz., oder bei *Platax teira* Forsk. der Fall ist. Diese Symmetrie der oberen und unteren Medianflossen tritt sowohl bei jenen Formen auf, deren Dorsalis und Analis verlängert sind und als Säume erscheinen wie bei *Caranx fordau* Forsk. oder bei *Cheirodus granulatus* Young¹⁾, sondern auch bei Formen, deren Flossen spitz-dreieckig oder gerundet und kurz sind, wie z. B. bei *Mesodon bernissartensis* Traq.²⁾ u. s. w.

Von dieser Regel machen jedoch jene Formen eine Ausnahme, deren Körperschwerpunkt nicht in der Verbindungslinie zwischen dem Vorderende des Körpers und der Mitte der Schwanzflosse, sondern entweder darüber oder darunter liegt.

Besonders deutlich ist dieser Gegensatz der drei Typen (A. Körperschwerpunkt *unterhalb* der Körperachse gelegen: Dorsalis kleiner als Analis prima. B. Körperschwerpunkt *in der* Körperachse gelegen: Dorsalis und Analis prima symmetrisch. C. Körperschwerpunkt *oberhalb* der Körperachse gelegen: Dorsalis grösser als Analis prima) innerhalb der Familie der Mormyriden (Fig. 1).

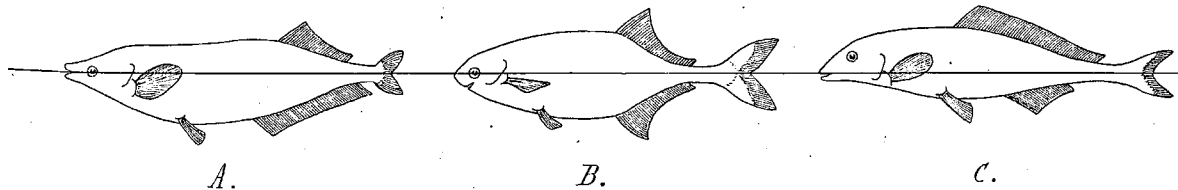


Fig. 1. Die Abhängigkeit der Länge und Grösse der Dorsalis und Analis prima von der Lage des Körperschwerpunktes: A: unterhalb der Körperachse (*Mormyrus curtus* Blgr.), B: in der Körperachse (*Petrocephalus bane* Lacép.), C: oberhalb der Körperachse (*Mormyrus ovis* Blgr.).

Den Typus „A“ (*Mormyrops curtus* Blgr.) kann man als „ausgebaucht“, den Typus „C“ (*Mormyrus ovis* Blgr.) als „gebuckelt“ bezeichnen.

Weitere Beispiele für den Typus „A“ bieten *Pelecus cultratus* L. (Fig. 11) oder die Gattung *Pempheris*. Der Typus „C“ ist besonders bei den hochrückigen Spariden und Cypriniden verbreitet.

Die Abhängigkeit der Grösse und Form der Dorsalis und Analis prima von der allgemeinen Körperform und der durch diese bedingten Lage des Körperschwerpunktes ist unverkennbar.

Wie weit dagegen die Symmetrie der Dorsalis und Analis prima bei den nach dem Typus „B“ gebauten, fast rein symmetrischen, disciformen Fischen gehen kann, zeigt z. B. *Holacanthus nicobariensis* Bl. Schn. (Fig. 2), bei dem auch die Färbung der Körperflanken der Symmetrie der oberen und unteren Körperhälfte entspricht.

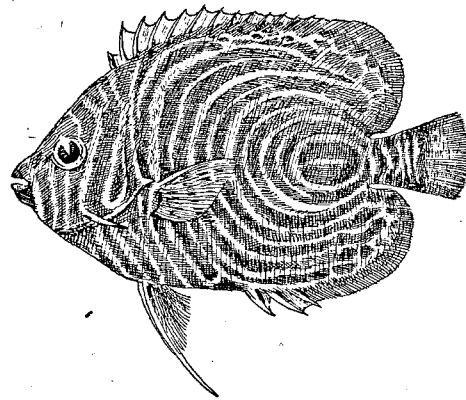


Fig. 2. Beispiel eines rein disciformen Typus mit symmetrischer Dorsalis und Analis prima, thorakalen Ventralen und symmetrischer Färbung in der oberen und unteren Hälfte der Körperflanken (*Holacanthus nicobariensis* Bl. Schn.).

2. Verschiebung der Ventralen nach vorne.

Während die ältesten Teleostomen ebenso wie die Crossopterygier abdominal gestellte Ventralen besitzen, tritt bei dem Uebergange von der fusiformen Gestalt zur disciformen eine Verschiebung der Ventralen gegen vorne ein. Beispiele für disciforme Teleostomen mit weit nach vorne verschobenen Ventralen sind:

† *Dorypterus* (Platysomidae), † *Dapedius* († Semionotidae), † *Gyrodus* († Pycnodontidae), † *Cleithrolepis* († Pholidophoridae), *Pygocentrus* (Characinidae), *Abramis* (Cyprinidae), *Icosteus* (Icosteidae), *Osphromenus* (Osphromenidae), *Hoplopteryx* (Berycidae), *Pagrus* (Sparidae), *Psettus* (Scorpididae), *Platax* (Chaetodontidae), *Teuthis* (Teuthididae), *Acanthurus* (Acanthuridae), *Drepane* (Drepanidae), *Tri-*

1) R. H. TRAQUAIR: On the Structure and Affinities of the Platysomidae. — Transactions of the Roy. Soc. of Edinburgh, Vol. XXIX, 1879, pag. 363.

2) R. H. TRAQUAIR: Les Poissons Wealdiens de Bernissart. — Mémoires du Musée Roy. Hist. nat. Belg., 1911, pag. 29.

canthus (Triacanthidae), Balistes (Balistidae), Dascyllus (Pomacentridae), Chromis (Cichlidae), Labrus (Labridae), Pseudoscarus (Scaridae), Caranx (Carangidae), Brama (Bramidae), Amphistium (Amphistiidae), Rhombus (Pleuronectidae), Zeus (Zeidae), Lampris (Lampridae), u. s. w.

3. Reduktion bis zum Verlust der Ventralen.

Bei einigen disciformen Teleostomen aus verschiedenen Familien, die einen hohen Grad der Spezialisierung bei der Annahme der disciformen Körpergestalt erreicht haben, befinden sich die Ventralen entweder in einem stark reduzierten Zustand oder sind sogar gänzlich verloren gegangen. Dies beweist, dass die Ventralen bei diesen Formen ihre einstige Bedeutung, die sie bei den Vorfahren mit abdominal stehenden Ventralen besaßen, gänzlich eingebüßt haben müssen.

Beispiele: Cheirodus (Platysomidae), Orthogoriscus (Molidae), Psettus (Fig. 3), (Scorpididae), Polyipnus (Stomiidae), Balistes (Balistidae), Monacanthus (Monacanthidae) u. s. f.

Dieselbe Reduktion der Ventralen, die bis zum gänzlichen Verlust derselben führen kann, tritt aber auch bei den *globiformen Typen* häufig auf.

4. Biegung, Knickung und Zerreissung der Seitenlinie.

Bei der Mehrzahl der Teleostomen verläuft die Seitenlinie mehr oder weniger geradlinig bis schwach gebogen über die Körperflanke, so dass sie einen oberen und unteren Flankenteil scheidet. Von den Ausnahmen dieser Regel wird später die Rede sein. Bei den hochkörperigen Teleostomen erscheint die Seitenlinie in der Regel im Sinne der Rückenkrümmung *nach oben* ausgebogen, ohne in ihrem Verlaufe unterbrochen zu sein (Fig. 3); ist jedoch das Rückenprofil scharf geknickt wie z. B. bei

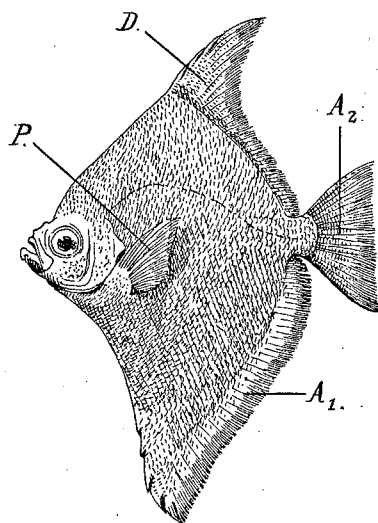


Fig. 3. Beispiel eines extrem disciformen Typs mit nach oben gebogener Seitenlinie; Anals prima (A_1) länger als Dorsalis (D), entsprechend dem Typus A in Fig. 1; Terminalflosse nur von der Anals secunda (A_2) gebildet, von paarigen Flossen nur die Pectoralflossen (P) erhalten, Ventralen verloren (*Psettus sebae*).

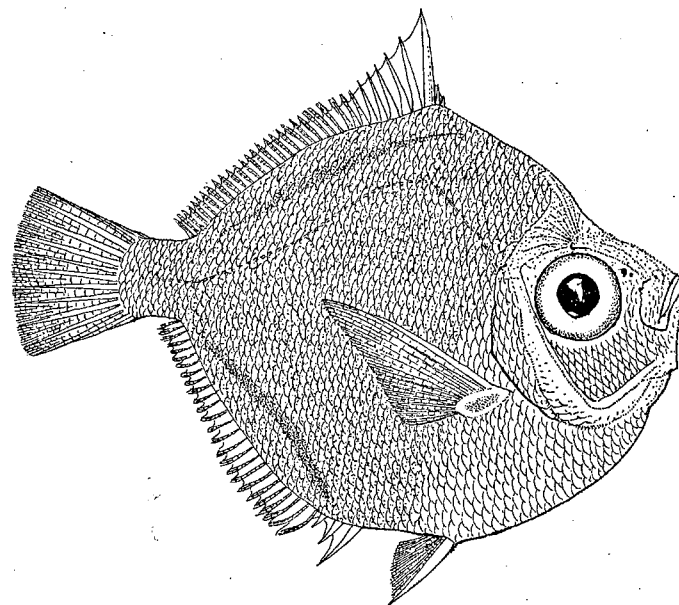


Fig. 4. Knickung der Seitenlinie infolge Höhenzunahme der vorderen Körperhälfte und gleichsinniger Verlauf derselben mit dem Rückenprofil bei einer disciformen Type (*Antigonia malayana* Weber). (Nach M. WEBER).

der von MAX WEBER¹⁾ beschriebenen *Antigonia malayana* (Caproidae), so folgt die Seitenlinie in entsprechendem Abstande diesem Verlaufe und zeigt dadurch die Abhängigkeit ihrer Lage von der Höhenzunahme und Kompression des Körpers (Fig. 4). Zuweilen kommt es aber auch im hinteren Abschnitte der Seitenlinie zu einer vollständigen Unterbrechung derselben. Als Beispiele hierfür mögen Dascyllus, Chromis, und der von MAX WEBER²⁾ beschriebene *Pomacentrus nigromanus* genannt sein.

1) M. WEBER: Die Fische der Siboga-Expedition. — I. c., pag. 300, fig. 69.

2) Ebenda, pag. 339, fig. 72.

Die Seitenlinie kann auch wellenförmig gebogen sein: ein solcher Fall liegt z. B. bei *Scatophagus argus* Gm. vor. (Fig. 5).

Jedenfalls ist kaum ein Zweifel daran möglich, dass die Abweichungen, die die Seitenlinie mancher disciformen Fische vom normalen Verlaufe zeigt, als Folgeerscheinungen der Annahme der Hochkörperform angesehen werden müssen.

Die Verdreifachung der Seitenlinie bei Pleuronectiden z. B. bei *Cynoglossus heterolepis*, wie sie von MAX WEBER¹⁾ beschrieben worden ist, ist ein Spezialfall, der hier nicht weiter besprochen werden soll, da uns dies zu weit führen würde.

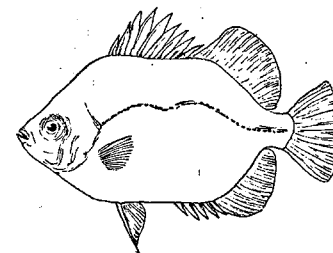


Fig. 5. Krümmung der Seitenlinie infolge Höhenzunahme des Körpers und gleichsinniger Verlauf der Seitenlinie mit dem Rückenprofil bei einer disciformen Type (*Scatophagus argus* Gm.)

5. Ausbildung von Schienenschuppen.

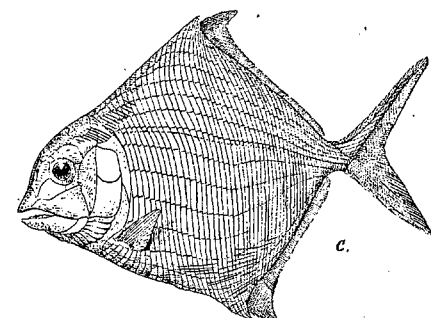
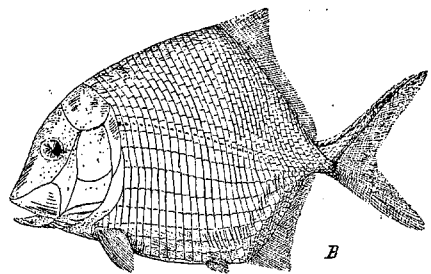
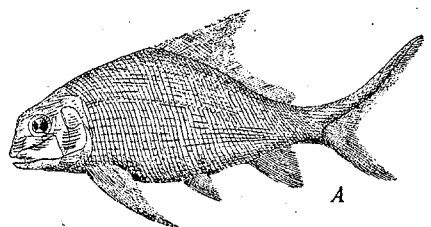


Fig. 6. Drei Vertreter der Entwicklungsreihe (Stufenreihe) der Platysomiden, um die Zunahme der Körperhöhe bei dem Uebergange von dem fusiformen zum disciformen Typus zu zeigen, wobei die Dorsalis und Analis prima symmetrisch, die ursprünglich rhombischen Ganoidschuppen zu Schienenschuppen werden und die Ventralen verloren gehen. A: *Eurynotus crenatus*, Ag., aus dem Unterkarbon Schottlands. B: *Platysomus striatus*, Ag., aus dem Perm (Magnesian limestone) Englands. C: *Cheirodon granulatus*, Young, aus dem Karbon von North Staffordshire in England. (A—C stark verkleinert). (Rekonstruktionen auf Grundlage der Rekonstruktionen von R. H. TRAQUAIR).

Während wir bei den geologisch und phylogenetisch jüngeren Teleostomen, deren Körperflanken mit Cycloid- oder Ctenoidschuppen gepanzert sind, bei der Annahme der Hochkörperform

keine Zerrung der Schuppen in dorsoventraler Richtung, sondern nur eine Zunahme der Schuppenzahl beobachten können, ist dies bei verschiedenen disciformen Teleostomen, die dem Paläozoikum und Mesozoikum angehören und deren Körper mit Ganoidschuppen gepanzert war, deutlich festzustellen. Sehr klar ist die Höhenzunahme der Schuppen, die schliesslich zu „Schienenschuppen“ geworden sind, in der Reihe *Eurynotus*-*Platysomus*-*Cheirodon* (*Platysomidae*) zu sehen (Fig. 6); das gleiche zeigt der kleine *Cleithrolepis minor* Broom (*Pholidophoridae*) aus der Trias der Kapkolonie (Fig. 7); bei den Semionotiden weist *Dapedius* einen geringeren, *Tetragonolepis* einen höheren Grad dieser Umformung der rhombischen Schuppen zu langgestreckten Schienen auf und dasselbe lässt sich auch an den nur mehr in der Ventralregion erhaltenen, sonst aber bis auf die basalen Schuppenspindeln reduzierten Schuppen der vorderen Körperregion des disciform gewordenen *Mesodon* aus den mesozoischen Ablagerungen Europas feststellen.

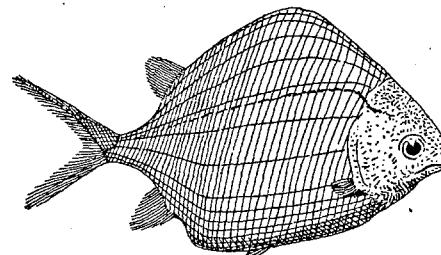


Fig. 7. Rekonstruktion von *Cleithrolepis minor* Broom aus der Trias (obere Karrooformation) der Kap-Kolonie, in Nat. Gr. — (Verlängerung der rhombischen Ganoidschuppen zu Schienenschuppen).

An dem kausalen Zusammenhang zwischen dieser Ausbildung der Schienenschuppen und der Annahme der Hochkörperform kann kaum ein Zweifel bestehen.

V. Auftreten der korrelativen Anpassungen hochkörperiger Typen bei nicht-hochkörperigen Typen.

Bei einem Ueberblick über die zahllosen, so überaus verschiedenen gestalteten Teleostomen muss es uns auffallen, dass sich jene

1) M. WEBER: Süßwasserfische aus Niederländisch Süd- und Nord-Neu-Guinea. — Nova Guinea. — Résultats de l'Expédition scient. Néerlandaise à la Nouvelle-Guinée. — Vol. IX, Zool., Livr. 4, Leiden 1913, pag. 590, Taf. XIV, Fig. 3.

Merkmale, die wir als Begleiterscheinungen der Annahme der Hochkörperform festgestellt haben, auch bei vielen Teleostomen beobachten lassen, die eine andere Körpergestalt als die disciforme besitzen, also z. B. torpediform oder anguilliform gestaltet sind. Durchmustern wir zunächst die fusiformen Teleostomen, so treten uns auch hier Typen entgegen, bei denen die Dorsal- und Analflossen opponiert und symmetrisch gestaltet sind; die Ventralen sind häufig weit nach vorne verschoben, so dass sie eine thorakale, jugulare und selbst mentale Lage besitzen, ja sie können sogar vollständig fehlen; die Seitenlinie fusiformer Teleostomen ist nicht selten stark gekrümmt oder wellig, geknickt, ja sogar unterbrochen und die beiden Teile übereinandergeschoben; endlich finden wir unter den älteren Teleostomen des Mesozoikums Beispiele dafür, dass auch bei fusiformen Typen Schienenschuppen auftreten können.

Es mag daher im ersten Momente scheinen, als wenn der Kausalnexus dieser verschiedenen korrelativen Anpassungen mit der Hochkörperform, den wir bei den disciformen Teleostomen festzustellen versuchten, kein absolut zwingender wäre, da ja auch bei Fischen von ganz anderer Körpergestalt gleichartige Erscheinungen zu beobachten sind.

1. Symmetrie der Dorsalis und der Analis (Analis prima).

a) Greifen wir aus der Fülle der Teleostomen, die mit einer fusiformen Körpergestalt eine symmetrische Gestalt der Dorsalis und Analis prima verbinden, zunächst die Gattung *Brosmius* heraus. Die Dorsalis ist zwar länger als die Analis, aber von gleicher Form. Fast von gleicher Länge sind dagegen diese beiden Flossen bei der Gattung *Merluccius*, bei der das Hinterende der beiden opponierten Flossen durch andere Gestalt von den Vorderteilen verschieden ist. Auch bei der Gattung *Gadus* selbst ist die Uebereinstimmung in Form und Grösse der beiden hinteren der drei Dorsalen und der beiden Analen (an Stelle der Analis prima) sehr auffallend.

b) Ein zweites Beispiel. *Aspidorhynchus acutirostris* Ag. aus den tithonischen Plattenkalken Bayerns hat zwar sehr kleine Medianflossen (Dorsalis und Analis), aber beide sind gleich gross und genau opponiert.

c) Auffallend ähnlich in der allgemeinen Form, wenn auch ungleich lang (die Dorsalis ist länger als die Analis) sind die medianen Flossensäume des kleinen *Pholidopleurus typus* Bronn aus der oberen Trias der Südalpen (Fig. 8).

d) Durchaus symmetrisch sind die Dorsalis und die ihr opponierte Analis bei *Malacosteus indicus*.

e) Das gleiche finden wir bei den drei Gattungen der Amblyopsiden: *Chologaster*, *Amblyopsis* und *Typhlichthys*.

f) Sehr auffallend ist die Uebereinstimmung der Dorsalis und Analis in Länge und Form bei den Scombriden; beide Flossen sind in eine grosse Zahl von Einzelflossen aufgelöst (Fig. 9), ähnlich wie dies bei *Polypterus* und *Calamoichthys* oder bei *Idiacanthus* in der Dorsalis allein der Fall ist.

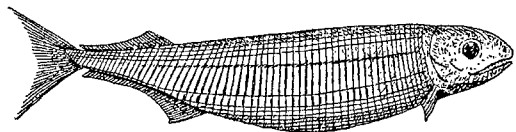


Fig. 8. Rekonstruktion von *Pholidopleurus typus* Bronn aus der oberen Trias von RAIBL in Kärnten, in Nat. Gr.

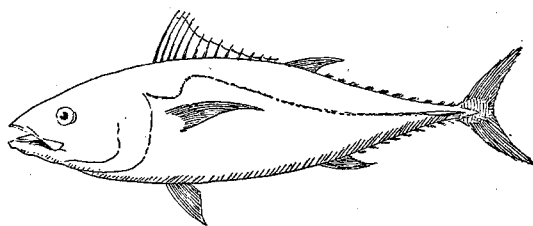


Fig. 9. Inkongruenter Verlauf der Seitenlinie im Vergleiche zum Rückenprofil, sekundäre Auflösung der Dorsalis und Analis prima im präkaudalen Abschnitte zu kleinen Einzelflossen bei einem compressiform-fusiformen Scombriden (*Thynnus thynnus* L.).

Endlich mögen noch folgende Gattungen als Beispiele für eine symmetrische Ausbildung der Dorsalis und Analis prima genannt sein, Typen, die ausnahmslos einen sehr langgestreckten Körperbau aufweisen: *Esox*, *Belonorhynchus*, *Aulostoma*, *Cyema*, *Gasterosteus*.

Obwohl diese Beispiele sehr vermehrt werden könnten, mögen sie genügen, um zu zeigen, dass die Symmetrie der Dorsalis und Analis nicht allein bei disciformen Typen auftritt.

2. Lage der Ventralen im Vorderteile des Körpers.

Während unter den primitiven Teleostomen die Ventralen stets eine abdominale Stellung be-

sitzen, überwiegen bei den modernen Teleostomen jene Typen, bei denen die Ventralen eine mehr oder weniger weit nach vorne verschobene Lage besitzen (thorakale, jugulare, mentale Ventralen). Man hat früher gemeint, dass diese Verschiebung nach vorne eine Begleiterscheinung der fortschreitenden Stammesentwicklung ist, so dass die jugulare Stellung der Ventralen die höchste Stufe der phylogenetischen Entwicklung der Teleostomen kennzeichnet. Seitdem jedoch L. DOLLO gezeigt hat, dass es *Teleostomen mit sekundär nach hinten verschobenen Ventralen* gibt, musste dieser Verschiebungsprozess in anderem Lichte erscheinen. Ich habe daher vor einigen Jahren die Frage nach der physiologischen Bedeutung dieses Verschiebungsprozesses aufgeworfen und zu zeigen versucht, dass die Verschiebung der Ventralen nach vorne keineswegs als eine Begleiterscheinung der stammesgeschichtlichen Entwicklung der fusiformen Teleostomen angesehen werden kann, sondern auf andere Ursachen zurückzuführen sein muss.

3. Reduktion bis zum Verlust der Ventralen.

Bei mehreren Teleostomen, die nicht hochkörperig und auch nicht anguilliform sind (in beiden Fällen ist die Reduktion bis zum Verlust der Ventralen, wie bereits besprochen, eine häufige Erscheinung), finden wir die Ventralen entweder in stark reduziertem Zustande oder sie sind sogar ganz verloren gegangen. Reduziert sind sie z. B. bei *Stephanoberyx*, *Gasterosteus*, *Amphisila* u. s. w., gänzlich verloren bei folgenden Formen:

Cetomimus (Cetomimidae), *Oneirodes* (Ceratiidae), *Pholidopleurus* (Pholidopleuridae), *Hippocampus* (Syngnathidae), *Ostracion* (Ostracionidae), *Comephorus* (Comephoridae), *Typhlichthys* (Amblyopsidae), *Platytrichtes* (Alepocephalidae), *Lepidopus* (Trichiuridae), *Anarrhichas* (Blenniidae), *Paraliparis* (Cyclopteridae), *Diodon* (Diodontidae), *Channa* (Ophiocephalidae) u. s. f.

Die Körperformen der genannten Typen sind sehr verschieden; wir finden fusiforme, taenioforme, globiforme und asterolepiforme Typen unter ihnen.

4. Biegung, Knickung und Unterbrechung der Seitenlinie.

Der Tatsache, dass bei sehr vielen Teleostomen, die keine Hochkörperform besitzen, die Seitenlinie einen irregulären Verlauf zeigt, ist bisher nicht genügende Aufmerksamkeit geschenkt worden. Dieser Erscheinung kommt jedoch eine grosse phylogenetische Bedeutung zu. Wenn wir z. B. bei den Scombriden die Seitenlinie entweder in ganz unregelmässiger Weise wellig gebogen sehen wie bei *Lichia glauca* L. (Fig. 10), oder im Vorderteile geknickt (bei *Thynnus thynnus* L. Fig. 9) oder in irregulärer Wellenlinie verlaufend (bei *Scomber scomber* L.) u. s. f., so muss uns dies den Gedanken nahelegen, dass hier aussergewöhnliche Erscheinungen vorliegen, die einer Erklärung bedürfen. Dieselben Erscheinungen wie bei *Scomber* zeigt auch die Seitenlinie von *Ophiocephalus*. Ebensolche unregelmässige Verbiegungen der Seitenlinie zeigt der vordere Abschnitt derselben bei *Xiphias gladius* und *Coryphaena hippurus*.

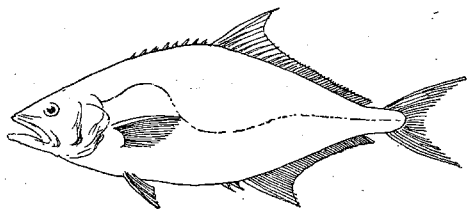


Fig. 10. Inkongruenter Verlauf der Seitenlinie im Vergleiche zum Rückenprofil, Dorsalis und Analis prima noch als kontinuierliche Säume entwickelt (*Lichia glauca* L.).

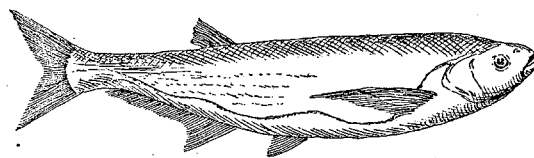


Fig. 11. Inkongruenter Verlauf der Seitenlinie im Vergleiche zum Bauchprofil, Seitenlinie der Bauchseite genähert und irregulär wellig gebogen, Analis prima nach dem Typus Fig. 1, A geformt (ausgebauchter Körpertypus): *Pelecus cultratus* L.

Eine sehr auffallende Abweichung der Seitenlinie von ihrem normalen Verlaufe zeigt *Pelecus cultratus* L.; bei dieser Art verläuft die Laterallinie in der unteren Körperhälfte statt wie gewöhnlich in der oberen, und ist stark irregulär wellenförmig gekrümmt (Fig. 11).

Beispiele für einen scharfen Knick der Seitenlinie in ihrem hinteren Abschnitte bieten *Foa fistulosa* WEBER (Fig. 12), *Julis pavo* L., *PlatyGLOSSUS guttatus* BLOCH (Fig. 13); fehlt der absteigende Teil

der Seitenlinie hinter dem Knick, so erscheint sie in zwei unabhängige Teile zerrissen, wie bei *Pomacentrus nigromanus* WEBER, *Chromis niloticus*, *Dascyllus aruanus*, *Pseudoscarus Troscheli*, *Anabas scandens*; dasselbe ist der Fall z. B. bei allen Nandiden; dort kommt es, wie bei *Plesiops Bleekeri* (Serranidae) oder *Nematochromis Annae* WEBER (Pseudochromidae) zu einer Ueberschiebung des oberen Abschnittes der Seitenlinie nach hinten über den durch einige Schuppenreihen getrennten unteren Teil des

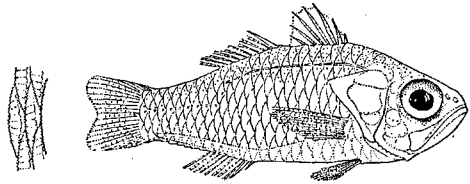


Fig. 12. Stufenförmige Knickung der Seitenlinie bei *Foa fistulosa* WEBER. (Nach M. WEBER).

hinteren Abschnittes der Seitenlinie (Fig. 14). Die gleichen Erscheinungen begegnen uns bei *Tilapia* und vielen anderen Gattungen aus verschiedenen Familien.

Fälle, in denen die Seitenlinie „verdoppelt“ oder „verdreifacht“ zu sein scheint¹⁾, bedürfen noch einer genaueren Untersuchung und Prüfung, ob es sich hier nicht um eine Weiterbildung einer Spezialisierung handelt, die z. B. schon bei *Tilapia* und analog spezialisierten Typen angebahnt ist. Der Verlauf der Seitenlinie bei *Tilapia* und den anderen Typen, deren Seitenlinie dadurch verdoppelt erscheint, dass der hintere Teil zwar parallel mit dem vorderen verläuft, aber tiefer liegt, erklärt sich ungezwungen daraus, dass bei den Vorfahren ein Knick der Seitenlinie im hinteren Körperabschnitte eingetreten war und dass dann das bei

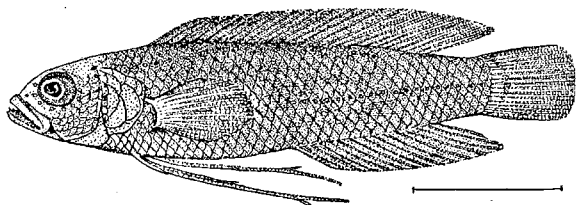


Fig. 14. Seitenlinie durch Verlust des stufenförmigen Verbindungsstückes in zwei Teile zerrissen, die sich mit ihren Enden übereinanderschieben. Oberer und unterer Abschnitt der bei den Vorfahren zusammenhängenden Seitenlinie durch drei Schuppenreihen getrennt. (*Nematochromis Annae* WEBER). (Nach M. WEBER).

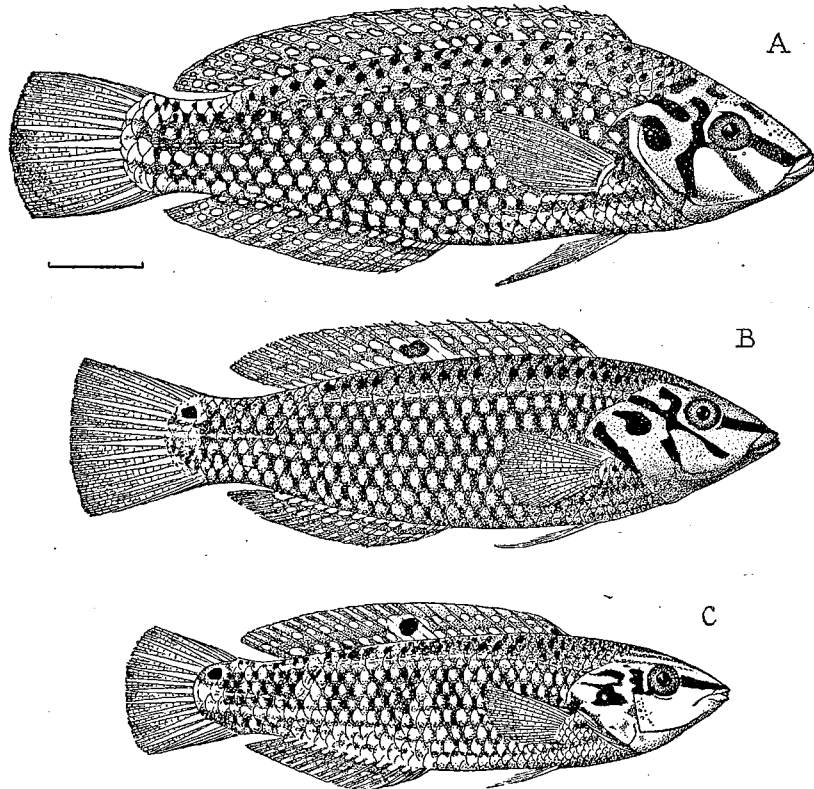


Fig. 13. Stufenförmige Knickung der Seitenlinie: inkongruenter Verlauf derselben im Vergleich mit dem Rückenprofil. Dorsalis und Anals prima symmetrisch geformt, aber erstere länger. Ventralen thorakal (*Platyglottus guttatus* Bloch). (Nach M. WEBER).

verschiedenen Arten (z. B. *Platyglottus guttatus* WEBER) noch vorhandene Verbindungsstück zwischen dem oberen und unteren Teile der Seitenlinie verloren ging. Ist diese Zerreißung der Seitenlinie eingetreten, so können sich die beiden Teile derselben verlängern, das untere nach vorne, das obere nach hinten; ein solcher Fall liegt bei *Nematochromis Annae* WEBER, *Cheilinus cingulatus* WEBER, *Tilapia Dardenii* Blgr. u. s. w. vor. Unter diesem Gesichtspunkte ist auch die Verdreifachung der Seitenlinie bei *Cryodraco antarcticus* DOLLO²⁾ zu beurteilen; sie gibt ein ausserordentlich wertvolles Hilfsmittel zur Beurteilung der Stammesgeschichte der Nototheniiden

ab (Fig. 15). Hervorgehoben sei, dass die Nototheniiden jugulare Ventralen, eine symmetrische Dorsalis

1) G. A. BOULENGER: Pisces. — Report Coll. Nat. Hist. Southern Cross. — London, 1902. — Beispiele für diese Erscheinung bieten die Nototheniiden, unter denen sowohl Gattungen mit einfacher Seitenlinie wie auch solche mit „doppelter“ (*Trematomus*, *Notothenia*, *Macronotothen*, *Dissostichus*, *Chaenichthys*, *Champscephalus*, *Gymnodraco*, *Parachaenichthys*, *Gerlachea*) als auch eine mit „verdreifachter“ Seitenlinie auftreten (*Cryodraco*).

2) L. DOLLO: Poissons. — Expédition Antarctique Belge. — Anvers, 1904, pag. 19, Pl. I, etc.

und Anals prima sowie eine sehr weit nach vorne verschobene Afteröffnung besitzen, also Merkmale, die, wie wir später sehen werden, für eine *Herkunft von disciformen Vorfahren* sprechen.

5. Schienenschuppen.

Auch bei verschiedenen nicht-hochkörperigen Teleostomen mit Ganoidschuppen treten schienenartige Verlängerungen der Schuppen auf, wie wir sie als Begleiterscheinung der Annahme der Hochkörperform bei Ganoidschuppen des Mesozoikums feststellen konnten. Ein solcher Fall liegt vor bei *Aspidorhynchus* und das gleiche zeigen verschiedene Gattungen der Pholidophoriden und Pholidopleuriden wie z. B. *Pholidopleurus typus* Bronn aus der alpinen Trias¹⁾. (Fig. 8).

6. Vereinzelt oder kombiniertes Auftreten dieser Merkmale bei nicht-hochkörperigen Formen.

Für die Beurteilung der phylogenetischen Bedeutung dieser im Vorstehenden besprochenen Erscheinungen ist es von Wichtigkeit, feststellen zu können, dass sich die für disciforme Typen bezeichnenden, aber auch bei nicht-disciformen Typen zu beobachtenden Merkmale mitunter kombiniert zeigen.

So finden wir bei *Pholidopleurus typus* Bronn aus der alpinen Trias, einem ausgesprochen fusiformen Typus, eine Symmetrie der saumartig entwickelten Dorsalis und Anals prima (die letztere ist etwas länger als die erstere), den Verlust der Ventralen und das Vorhandensein von Schienenschuppen. (Fig. 8).

Bei den Scombriden ist die sehr auffallende Symmetrie der Dorsalis und Anals prima mit dem unregelmässigen Verlaufe der Seitenlinie vergesellschaftet und die Ventralen stehen thorakal. (Fig. 9).

Bei dem blinden Höhlenfisch *Typhlichthys* sind die beiden einander opponierten Medianflossen symmetrisch geformt; die Ventralen, die bei der nahe verwandten Gattung *Amblyopsis* noch in rudimentärem Zustande vorhanden sind, fehlen bei dem blinden Höhlenfisch *Typhlichthys* ebenso wie bei der dritten Gattung dieser Familie, dem im Tümpeln und Gräben lebenden *Chologaster*. Der After ist nach vorne bis in die Kehlgasse verschoben.

Bei den Gadiden steht die Symmetrie der Dorsal- und Analflossen in Verbindung mit einer bogenförmigen, mitunter sogar wellig gekrümmten Seitenlinie; das erstere ist der Fall z. B. bei *Gadus morrhua*, das letztere bei *Lota vulgaris*. Die Ventralen der Gadiden haben stets eine jugulare Stellung.

Bei *Aspidorhynchus* finden wir die Symmetrie der Dorsalis und Anals mit der Ausbildung von Schienenschuppen vergesellschaftet.

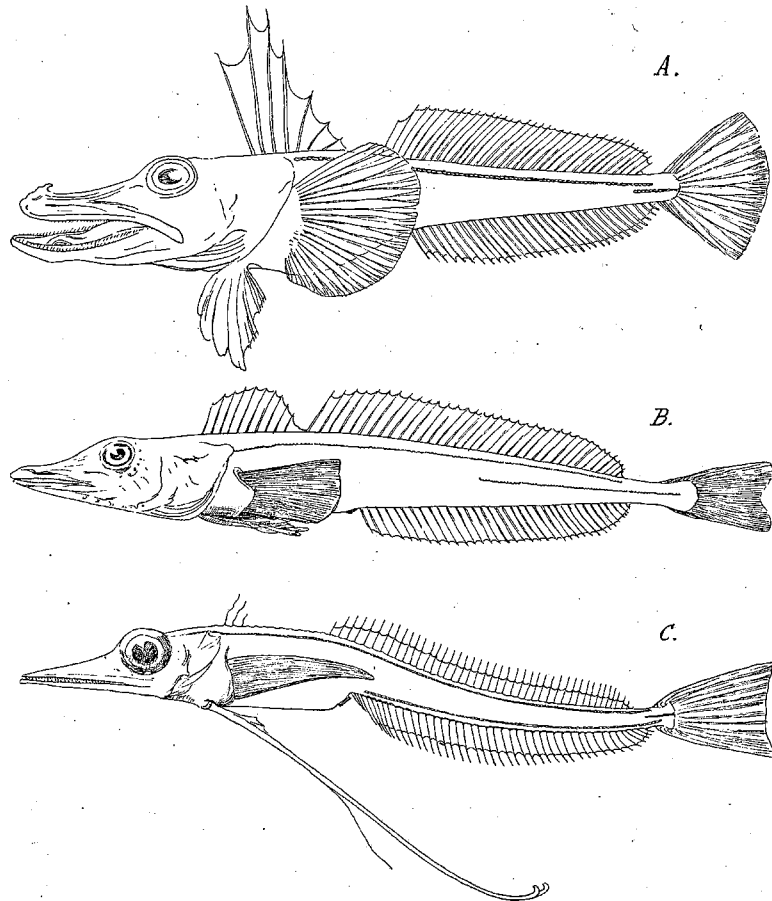


Fig. 15. Der Verlauf der Seitenlinie bei drei Vertretern der Nototheniiden. A: durch Verlust des stufenförmigen Verbindungsstückes der zwei Abschnitte der Seitenlinie ist bei *Chaenichthys rhinoceros* Rich. die Seitenlinie in einen oberen und unteren Teil zerlegt, die übereinander geschoben sind; B: bei *Champsocephalus esox* Gthr. ist diese Ueberschiebung noch stärker ausgeprägt; C: bei *Cryodraco antarcticus* Dollo hat sich ein weiteres Stück der Seitenlinie abgetrennt und verlängert, so dass sie verdreifacht erscheint. Fig. A nach J. RICHARDSON, fig. B nach F. A. SMITT, fig. C nach L. DOLLO.

(Schematische Umrisskizzen auf Grundlage der von L. DOLLO mitgeteilten Abbildungen).

1) O. ABEL: Die Stämme der Wirbeltiere. — Berlin und Leipzig, 1919, pag. 208.

Wir werden uns daher die Frage vorzulegen haben, ob die im Vorhergehenden als Anpassungsmerkmale der disciformen Teleostomen beschriebenen Erscheinungen aus dem Grunde, weil sie entweder vereinzelt oder kombiniert bei nicht-hochkörperigen Teleostomen auftreten, vielleicht keine charakteristischen Anpassungsmerkmale des disciformen Typus darstellen oder ob dies daraus zu erklären ist, dass *verschiedene nicht-hochkörperige Teleostomen in ihrer Stammesgeschichte ein disciformes Vorstadium durchlaufen haben, von dem noch einige Ueberreste auch nach dem Aufgeben des Hochkörperstadiums zurückgeblieben sind*. Es ist die Frage aufzuwerfen, ob nicht überhaupt *alle* jene Teleostomen, die eine Verlagerung der Ventralen nach vorne zeigen, dieses Merkmal während einer disciformen Vorstufe ihrer Stammesgeschichte erworben haben; ob das Vorhandensein von Schienenschuppen bei nicht-hochkörperigen Teleostomen nicht dasselbe beweist; ob der Verlust der Ventralen bei gewissen fusiformen Typen nicht darauf hindeutet, dass die Vorfahren dieser Typen die Ventralen während des Besitzes der disciformen Körpergestalt verloren haben; ob die Symmetrie der opponierten Dorsal- und Analflossen in vielen Fällen nicht für eine gleichartige Durchlaufung eines disciformen Vorfahrenstadiums spricht; und ob die eigenartigen Verbiegungen, Knickungen und die Unterbrechung der Seitenlinie nicht auch darauf hindeuten, dass jene Formen, bei denen solche Erscheinungen zu beobachten sind, früher eine andere, u. z. eine hochkörperige Körpergestalt besessen haben.

VI. Ueber bisher bekannte Fälle eines Wechsels der Körperform im Laufe der Stammesgeschichte der Teleostomen.

Die bisherigen Untersuchungen über die Phylogenie der Teleostomen haben gezeigt, dass wir verschiedene Beispiele dafür besitzen, dass die Teleostomen im Laufe ihrer Stammesgeschichte ihre Körpergestalt infolge eines Wechsels der Lebensweise geändert haben.

Eines der am besten studierten Beispiele ist die Phylogenie der Dipneusten. L. DOLLO hat gezeigt ¹⁾, dass die ältesten Dipneusten von fusiformen Typen abstammen, die sich in ihrem allgemeinen Habitus durchaus an die primitiveren Crossopterygier anschliessen, von denen sie abstammen. Hier ist also der Uebergang von den fusiformen Ahnen zu den anguilliformen, hochspezialisierten Typen unter den jüngeren Dipneusten nachgewiesen.

Ebenso ist es sichergestellt, dass der anguilliforme Calamoichthys von fusiformen Crossopterygierahnen abstammt.

Dass auch die Aale und Muränen einen von fusiformen Vorfahren abzuleitenden Stamm der Teleostomen darstellen, ist gleichfalls als sicher anzusehen.

Das ungeheuere Heer der so ungemein verschiedengestaltigen jüngeren Knochenfische geht in letzter Linie auf fusiforme Vorfahren des Paläozoikums zurück ²⁾. Die Untersuchungen der letzten Jahre haben über viele Einzelfälle Licht verbreitet.

Was jedoch noch einer gründlicheren Untersuchung bedarf, ist die Frage, ob im Laufe der Stammesgeschichte der Teleostomen nicht auch Fälle zu verzeichnen sind, in denen ein *mehrmaliger Wechsel der Körperform infolge eines wiederholten Wechsels der Lebensweise* eingetreten ist und ob unter jenen Formen, die wir als primitivere Typen anzusehen gewohnt sind, weil sie die für die primitiven Teleostomen kennzeichnende fusiforme Körpergestalt aufweisen, sich nicht auch Formen befinden, die nach Durchlaufung einer anderen Lebensweise und der Annahme einer dadurch bedingten anderen Körpergestalt erst sekundär zur fusiformen Gestalt zurückgekehrt sind.

Wenn wir jene fusiformen oder sich dem anguilliformen Typus nähernden Teleostomen ins Auge fassen, bei denen die Seitenlinie eine vom normalen Verlaufe durchaus abweichende Linienführung zeigt, so dass Verbiegungen, Ausbauchungen, Knickungen und selbst Unterbrechungen auftreten, so ist diese Erscheinung bei der Annahme, dass diese Formen *stets* eine fusiforme Körpergestalt besessen haben, schwer verständlich. Ebensowenig ist der Verlust der Ventralen bei rein fusiformen Typen erklärbar. Schon die Verschiebung der Ventralen nach vorne ist unter der Annahme, dass es sich bei dieser Verlagerung um einen Prozess bei andauerndem Besitze der fusiformen Gestalt handeln könnte, nicht verständlich und die von DOLLO nachgewiesene sekundäre Verlagerung der Ventralen in die

1) L. DOLLO: Sur la Phylogénie des Dipneustes, l. c. (1895).

2) O. ABEL: Die Stämme der Wirbeltiere. — Berlin und Leipzig, 1919.

Abdominalregion, wie sie bei den Atheriniden festgestellt werden konnte ¹⁾, ist ein Beweis dafür, dass die Verschiebung der Ventralen nach vorne ebensowenig eine Begleiterscheinung der fusiformen Typenbildung sein kann wie der gänzliche Verlust der Ventralen.

Zu diesen Erscheinungen tritt aber noch die ursprünglich bei fusiformen Teleostomen nicht vorhanden gewesene Symmetrie der Dorsalis und Analis prima, die wir als ein unverkennbares Begleitmerkmal der disciformen Typen feststellen konnten. Wenn sich bei sagittiformen Typen ²⁾ gleichfalls eine symmetrische Ausbildung der betreffenden Flossen vorfindet, so scheint es sich hier in sehr vielen Fällen um eine Körpertypen zu handeln, die auf ein disciformes Vorfahrenstadium zurückgeführt werden kann. Dass der Besitz von opponierten Dorsal- und Analflossen bei sekundärer Verlängerung des Körpers den sagittiformen Typen ein Stossrauben, d. h. ein rasches und plötzliches Zustossen auf die Beute ermöglicht, hat G. SCHLESINGER nachgewiesen.

Dass im Laufe der Stammesgeschichte der Teleostomen ein Wechsel der Körpergestalt und der damit verknüpften Anpassungserscheinungen infolge eines Wechsels der Lebensweise nachweisbar ist, erhellt aus der Tatsache, dass die „Larvenformen“, d. h. die Jungformen vieler Teleostomen eine von den erwachsenen Individuen sehr abweichende Körpergestalt besitzen können. Wenn wir z. B. finden, dass die Jungfische von *Lophius globiformis* sind ³⁾, so beweist das nicht etwa, dass hier Anpassungen an die Lebensweise der Jungfische vorliegen, sondern diese Verschiedenheiten der Körpergestalt beweisen die Verschiedenheit der Lebensweise der Vorfahren von *Lophius* und von *Lophius* selbst. Das gleiche zeigt auch die Verschiedenheit der Körpergestalt der Jungfische und der Erwachsenen bei den *Pleuronectiden* ⁴⁾, und diese Beispiele liessen sich sehr vermehren. Die vielfach als „Larvenanpassungen“ bezeichneten, sehr mannigfaltigen Anpassungserscheinungen, die uns die *Jungfische* zeigen, sind meist als *Anpassungsreste der Vorfahrenstufen* anzusehen. Bei dem Ausbaue der phylogenetischen Forschungen über Teleostomen wird diesem Umstande besondere Aufmerksamkeit geschenkt werden müssen.

VII. Der Nachweis eines disciformen Vorfahrenstadiums fusiformer Fische.

Wenn wir die fusiforme Type *Pholidopleurus typus* BRONN aus der oberen alpinen Trias auf ihre Anpassungsmerkmale untersuchen, so fällt uns in erster Linie das vollständige Fehlen der Ventralen auf. Ferner ist der Körper mit Schienenschuppen gepanzert und endlich ist eine symmetrische Ausbildung der der Terminalflosse sehr genäherten Dorsalis und Analis prima unverkennbar.

Diese Kombination von Anpassungserscheinungen kann wohl nur dahin ausgelegt werden, dass diese Art von hochkörperigen Vorfahren abstammt, und dass sie erst *sekundär* zu der fusiformen Gestalt übergegangen ist. In der Tat zeigt uns der Fund hochkörperiger Typen aus der Verwandtschaft der *Pholidophoriden* und *Pholidopleuriden*, der in der Triasformation Südafrikas gemacht worden ist (obere Karrooschichten der Kapkolonie), dass sich unter den Teleostomen, die wir in die Nähe der Ahnen von *Pholidopleurus* und seiner jüngeren Verwandten zu stellen haben, disciforme Typen vorfinden, bei denen Schienenschuppen ausgebildet (*Cleithrolepis minor* Broom), sowie die Dorsalis und Analis opponiert sind (dieselbe Art und jedenfalls auch *Hydropessum Kannemeyeri* Broom); da die Ventralen bei *Pholidopleurus* fehlen, so dürfen wir annehmen, dass mit der disciformen Gestalt der Ahnentypen der *Pholidopleuriden* auch zuweilen der Verlust der Ventralen verbunden war, wie bei so vielen anderen disciformen Teleostomen der Vorzeit (z. B. *Cheirodus granulatus* Young aus dem Karbon Englands) und der Gegenwart (z. B. *Psettus sebae* ⁵⁾).

1) L. DOLLO: Les Téléostéens à Ventrals abdominaux secondaires. — Verh. K. K. Zool.-Bot. Ges. Wien, LIX. Bd., 1909, pag. (135).

O. ABEL: Paläobiologie der Wirbeltiere. — Stuttgart, 1912, pag. 200.

O. ABEL: Methoden und Ziele der Paläobiologie. — Die Naturwissenschaften, VI. Jahrgang, Berlin, 1918, pag. 516.

O. ABEL: Die Methoden der paläobiologischen Forschung. — Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Verlag Urban und Schwarzenberg, Berlin und Wien, Abt. X, 1921, pag. 212–215.

2) G. SCHLESINGER: Der sagittiforme Anpassungstypus nektonischer Fische. — Verhandl. K. K. Zool.-Bot. Wien, LIX. Bd., 1909, pag. (140)–(156).

3) G. STIASNY: Ueber einige vorgeschrittene Entwicklungsstadien von *Lophius piscatorius* L. — Arbeiten aus den Zool. Inst., etc., T. XX, 1. Heft, Wien, 1913, pag. 1.

4) M. WEBER: Die Fische der Siboga-Expedition. — I. c., 1913, pag. 446, Fig. 86.

5) O. ABEL: Die Stämme der Wirbeltiere. — I. c., 1919, pag. 208.

Obwohl wir im Thunfisch das Vorbild einer fusiformen Type zu sehen pflegen, so darf uns doch gerade *diese* Art nicht als der phylogenetische Ausgangspunkt für die andersgestalteten Teleostomen erscheinen ¹⁾. Betrachten wir einen Thunfisch (*Thynnus thynnus*) genauer, so sehen wir, dass der Körperquerschnitt eine unverkennbare seitliche Kompression zeigt. Dazu kommt die auffallende Symmetrie der Dorsalis und Analis, die thorakale Lage der Ventralen und die starke Biegung der Seitenlinie. Dazu kommt ferner die eigenartige Auflösung der Dorsalis und Analis prima in eine Reihe selbständiger, kleiner Flossen, wie sie dann auftritt, wenn durch eine Verlängerung des Körpers eine Zerreißung von Medianflossen bewirkt wird, wie dies z. B. *Polypterus* und *Calamoichthys* oder, noch deutlicher, *Idiacanthus ferox* Gthr. zeigen, welch letzterer auf Vorfahren vom Typus des *Malacosteus indicus* und noch weiter auf disciforme Vorfahren vom Typus der *Sternoptychinae* zurückgeht. Die Thunfische und die Scombriden überhaupt sind daher wohl zweifellos auf hochkörperige Fische vom Typus eines Carangiden (z. B. *Caranx* oder *Mene*) zurückzuführen.

Aber auch die Amblyopsiden zeigen bei genauerer Analyse ihrer Anpassungsmerkmale, dass sie auf disciforme Vorfahren zurückgehen müssen. Das geht nicht nur aus der Symmetrie der Dorsalis und Analis prima, sondern auch aus der Reduktion der Ventralen hervor (bei *Chologaster* und *Typhlichthys* verloren). Auch die weit nach vorne verschobene Lage des Afters bei den Angehörigen dieser Familie weist auf eine disciforme Vorfahren-type hin.

Bei den Gadiden, die BOULENGER ²⁾ auf Macruriden-artige Ahnen zurückführte, sind gleichfalls Anzeichen dafür vorhanden, dass sie von disciformen Vorfahren abstammen, da neben der Symmetrie der Dorsalis und Analis die sehr charakteristischen Verbiegungen der Seitenlinie auftreten, die kaum anders als durch die Abstammung von hochkörperigen Vorfahren erklärbar sind.

Ganz das gleiche gilt z. B. auch für die Gobiiformes, Echeneiformes, Scorpaeniformes, sowie für die Blenniiformes, zu denen auch die Nototheniiden gehören, von denen früher die Rede war.

Ueberhaupt muss sich uns, wenn wir die modernen Teleostomen auf Grund der so gewonnenen Erkenntnisse durchmustern, der Gedanke aufdrängen, dass eine weitaus grössere Anzahl der lebenden Knochenfische, als es die hier besprochenen Beispiele darstellen, ein disciformes Vorfahrenstadium durchlaufen hat. Mit anderen Worten: die vielen heute das Meer und die süßen Gewässer bevölkernden fusiformen oder andersgestaltigen Teleostomen sind *nicht ausnahmslos die direkten Nachkommen von fusiformen Vorfahren, sondern es muss sich zwischen die fusiforme Ausgangstypen und dem jetzigen Anpassungstypus, sei er fusiform, anguilliform, taenioform, macruriform u. dgl., in sehr vielen Fällen ein disciformes Anpassungsstadium dazwischen geschoben haben.*

Der Grund für diesen wiederholten Wechsel der Körperform im Laufe der Stammesgeschichte der Teleostomen liegt in einem wiederholten Wechsel der Lebensweise und zwar in erster Linie in einem Wechsel der Bewegungsart, verbunden mit einem Wechsel des Aufenthaltsortes. Brachten es die Verhältnisse der Umwelt mit sich, dass die Bewegungsfreiheit vermindert werden konnte, ohne dass die Tiere in ihren Lebensbedürfnissen Schaden erlitten, so bildete sich infolge Abgewöhnung des schnellen Schwimmens die Hochkörperform heraus, wie sie nicht nur für Riffische, sondern auch für langsam schwimmende Fische unserer Gewässer, z. B. für die Brachsen (*Abramis*), so bezeichnend ist. In einer sehr grossen Zahl von Fällen ist aber dann im Laufe der Stammesgeschichte der einzelnen Gruppen der jüngeren Teleostomen wieder eine Lebensweise eingeschlagen worden, die eine Aenderung der Bewegungsart und damit auch eine Aenderung der Körperform im Gefolge hatte. *So erklärt es sich, dass die Angehörigen sehr vieler Teleostomenfamilien, die ja ursprünglich ausnahmslos auf fusiforme Ahnen zurückgehen, eine Zeitlang ein disciformes Anpassungsstadium durchlaufen haben und erst sekundär wieder zur fusiformen Körpertypen zurückgekehrt sind.*

VIII. Schluss.

Die wenigen hier besprochenen Beispiele sollten zeigen, dass die Geschichte der Teleostomen und die Schicksale derselben wahrscheinlich viel wechselvollere sind als man vielfach anzunehmen pflegt. Hatten wir auch schon seit längerer Zeit erkannt, dass infolge eines Wechsels des Aufenthalts-

1) H. F. OSBORN: The Origin and Evolution of Life. — New York, 1918, pag. 163 ("fusiform-compressed").

2) G. A. BOULENGER: Fishes. — Cambridge Natural History, Vol. VII, London, 1904, pag. 646.

sortes, der Bewegungsart und der Nahrungsweise die Teleostomen ebenso wie alle anderen Organismen mehr oder weniger durchgreifende Veränderungen ihrer Körperformen erfahren und verschiedene Anpassungsmerkmale erworben haben, die in kausalem Zusammenhang mit ihrer Umwelt stehen, so war es doch vielleicht nicht ganz unwichtig, den Nachweis zu versuchen, dass *das Aufgeben einer bestimmten Lebensweise nicht immer ein dauerndes gewesen ist, sondern dass mitunter nach kürzerer oder längerer Zeit wieder eine Rückkehr zur früheren Lebensweise erfolgte*. Würden die früher einmal erworbenen Anpassungsmerkmale später wieder gänzlich verschwunden sein, so hätten wir freilich keine Möglichkeit, die früheren Stufen in der Geschichte der Arten, Gattungen und Familien zu enträtseln.

Unsere Kenntnisse von den Teleostomen sind durch MAX WEBER in weitgehendem Masse gefördert worden. Diese Erwägung war es, die mich bestimmt hat, als einen kleinen Beitrag für diese Festschrift ein Thema zu wählen, das jene Tiergruppe betrifft, der er so viele Jahre erfolgreichen Studiums gewidmet hat und es möge mir gestattet sein, dieses kleine Blättchen dem Kranze einzuflechten, den ihm seine Verehrer, Freunde und Schüler am heutigen Tage überreichen.