

Zur Ethologie der Mormyriden.

Von

Dr. Günther Schlesinger.

(Mit 21 Figuren im Texte.)

Einleitung.

Gelegentlich einer Bearbeitung der Scombresociden¹⁾ wies ich auf die Lücken hin, welche unsere Kenntnis von den Mormyriden insbesondere in ethologischer Hinsicht zeigt. Die vorliegenden Blätter sind ein Versuch, wenigstens einigermaßen die Lücken auszufüllen und die Lebensgewohnheiten dieser interessanten Fischfamilie festzustellen, um einerseits einen Einblick in die Gründe zu erlangen, welche die sonderbaren Gestaltungen dieser Fische bedingten, andererseits unsere Kenntnisse von den Adaptationserscheinungen an das Wasserleben zu bereichern. Dazu bieten die Mormyren eine günstige Gelegenheit, da sie bei ihrem geologisch jungen Alter noch in regster Entfaltung begriffen sind — worauf die zahlreichen Übergangsformen deutlich hinweisen — und daher die Stufen fortschreitender Adaptation in ziemlich ununterbrochenen Reihen klar erkennen lassen.

Das Aufsuchen und die Darlegung derartiger biologischer Reihen ist ein gewichtiger Faktor in der Erkenntnis des allgemeinen genetischen Zusammenhanges des Tierreiches und ist vollkommen ungefährlich, so lange wir uns auf dem Boden des Tatsächlichen bewegen und uns nicht durch voreilige Schlüsse verleiten lassen, dort eine direkte Deszendenz anzunehmen, wo nicht alle Umstände dies sicher beweisen. Daher sind bei der Aufstellung solcher Reihen vor allem die Erscheinungen genau zu beachten und von Vererbungen zu trennen, welche wir als Parallelismen und Konvergenzen bezeichnen, des ferneren ist sorgfältig zu prüfen, ob wir nicht den Fall vor uns haben, wo das nächst höhere Glied in der Reihe in gewissen anderen Merkmalen primitiver ist als das vorangehende, einen Fall, den L. Dollo²⁾ treffend «chevauchement des specialisations» (Spezialisationskreuzung) nannte.

Bei Berücksichtigung dieser Umstände kommen wir zu dem Schluß, daß wir mehrere biologische Reihen unterscheiden müssen, die O. Abel³⁾ als Ahnen-, Stufen- und Anpassungsreihen unterschieden hat.

¹⁾ G. Schlesinger, Zur Phylogenie und Ethologie der Scombresociden. Verhandl. d. k. k. zool.-botan. Gesellsch., Bd. LIX, Heft 6, p. 302, Wien 1909.

²⁾ L. Dollo, Les lois de l'évolution. Bull. Soc. Belg. Geol., vol. VII, Bruxelles 1893.

³⁾ Auf den scharfen Unterschied zwischen Ahnenreihe und Stufenreihe und auf die große Wichtigkeit dieses Unterschiedes hat O. Abel unlängst in einem in der «Neuen Freien Presse», Wien 21. Januar 1909 erschienenen Artikel hingewiesen (O. Abel, Die Paläontologie als Stütze der Abstammungslehre) und hat im gleich betitelten Kollegium, das er im Sommersemester 1909 an der Wiener Universität hielt, eine größere Zahl von Beispielen für die verschiedenen Reihentypen (Ahnen-, Stufen-, Anpassungsreihen) eingehender besprochen. Herr Prof. Dr. O. Abel hat mir gestattet, einige dieser Beispiele mit den von ihm gegebenen Definitionen hier zum Abdruck zu bringen.

Die Unterschiede dieser drei verschiedenen Reihen sind folgende:

Die **Ahnenreihe** ist dadurch charakterisiert, daß die einzelnen Glieder, welche direkt genetisch aufeinanderfolgen, in allen Merkmalen eine gleichsinnige Spezialisationssteigerung aufweisen, also die vorangehende ältere Stufe in allen Merkmalen tiefer steht als die nachfolgende jüngere. Daß wir noch so wenige Ahnenreihen kennen, hat wohl seinen Hauptgrund in der Lückenhaftigkeit der paläontologischen Überlieferung.

In allen jenen Fällen, in welchen wir innerhalb einer geschlossenen Gruppe eine Aufeinanderfolge einer Anpassung oder eines Komplexes von Anpassungen feststellen können, müssen wir so lange von einer **Stufenreihe** sprechen, als wir nicht sicher bewiesen haben, daß keinerlei Spezialisationskreuzungen vorliegen.

Endlich können wir die Adaptation eines Tieres oder Organes an ein bestimmtes Milieu auch in verschiedenen, nicht miteinander verwandten Gruppen verfolgen, wofern wir nur gleichsinnige Steigerungen vor uns haben; in diesem Falle sprechen wir von einer **Anpassungsreihe**.

O. Abel¹⁾ charakterisiert den Unterschied zwischen Ahnenreihen und Stufenreihen folgendermaßen:

«Der Unterschied zwischen Ahnenreihe und Evolutionsstufen liegt darin, daß in allen größeren Tierstämmen mehrere aufstrebende Reihen nebeneinander dieselbe Entwicklungsstufe durchlaufen können. Zu verschiedenen Zeiten der Erdgeschichte haben sich vom Hauptstamme einer Tiergruppe kleinere Seitenzweige losgelöst, die sich selbständig weiterentwickelten, zuerst parallel mit ihren Verwandten, dann aber auf eigenen Wegen, bis sie endlich ausstarben und in einer noch heute lebenden, weit abseits stehenden Endform gipfeln. Denken wir uns nun zu verschiedenen Zeiten der Erdgeschichte einen Querschnitt durch einen derart verzweigten tierischen Stammbaum gelegt, so werden wir die Angehörigen verschiedener Zweige entweder zu derselben oder zu verschiedenen Zeiten auf derselben Evolutionshöhe eines Organs oder einer Organgruppe finden, die uns das Bild eines Ahnen des Hauptstammes vortäuscht.»

Beispiele für je eine Ahnen-, Stufen- und Anpassungsreihe sind:

I. Ahnenreihe.²⁾

6. <i>Felsinotherium</i>	Pliozän
↑	
5. <i>Metaxytherium</i>	Miozän-Pliozän
↑	
4. <i>Halitherium</i>	Oligozän-Miozän
↑	
3. <i>Prototherium</i>	Oberes Miozän
↑	
2. <i>Eosiren</i>	Oberes Miozän
↑	
1. <i>Eotherium</i>	Unteres Miozän.

¹⁾ O. Abel, Die Paläozoologie als Stütze der Abstammungslehre. Neue Freie Presse, Wien, 21. Januar 1909, S. 22.

²⁾ O. Abel, Die Sirenen der mediterranen Tertiärbildungen Österreichs. Abhandl. d. k. k. geol. Reichsanstalt XIX. 2. T., Wien 1904. (Die eingehende Darlegung der genetischen Zusammenhänge von *Halitherium* mit den älteren Sirenen ist der Monographie von O. Abel über «Die eozänen Sirenen der Mittelmeerregion» vorbehalten.)

II. Stufenreihe.¹⁾

7. <i>Protopterus</i>	Holozän
↑	
6. <i>Ceratodus</i>	Trias-Holozän (<i>Epiceratodus</i>)
↑	
5. <i>Uronemus lobatus</i>	Unterkarbon
↑	
4. <i>Phaneropleuron Andersoni</i>	Oberes Oberdevon
↑	
3. <i>Scaumenacia curta</i>	Unteres Oberdevon
↑	
2. <i>Dipterus macropterus</i>	Oberes Unterdevon
↑	
1. <i>Dipterus Valenciennesii</i>	Unteres Unterdevon

III. Anpassungsreihe.²⁾

(Stufenweise Reduktion der Hüftbeinrudimente.)

6. <i>Halicore, Delphinus, Mesoplodon</i>
↑
5. <i>Metaxytherium, Megaptera</i>
↑
4. <i>Halitherium, Balaenoptera, Balaena, Physeter</i>
↑
3. <i>Prototherium</i>
↑
2. <i>Eosiren</i>
↑
1. <i>Eotherium.</i>

Die scharfe Trennung der drei Reihentypen ist für den Phylogenetiker wie für den Ethologen von größter Wichtigkeit.

Insbesondere muß es dem Ethologen darauf ankommen, Adaptationserscheinungen an eine bestimmte Lebensweise aufzusuchen, zu generalisieren und in geschlossene biologische Reihen zu bringen, um auf diesem Wege einerseits zu einem Angriffspunkt für phylogenetische Betrachtungen zu gelangen, andererseits Stützpunkte für die Erforschung der Lebensgewohnheiten der Tiere zu gewinnen.

Gerade die Mormyren eignen sich für eine derartige Betrachtungsweise, da sie als geologisch junge Gruppe eine reiche Fülle von Zwischengliedern aufweisen.

Bevor ich mich meinem Thema zuwende, ergreife ich auch diesmal wieder freudig die Gelegenheit, um meinen hochgeschätzten Lehrer und Meister Prof. O. Abel meiner tiefsten Dankbarkeit zu versichern; desgleichen entbiete ich für die vielfache Unterstützung in Überlassung von Literatur und Material den wärmsten Dank dem Leiter der ichthyologischen Abteilung des k. k. Hofmuseums in Wien Herrn Intendant Hofrat Dr. Fr. Steindachner, wie Herrn Kustos F. Siebenrock und Herrn Assistent Dr. V. Pietschmann.

¹⁾ L. Dollo, Sur la Phylogénie des Dipneustes. Bull. Soc. Belg. Geol., T. IX, Bruxelles 1895.

²⁾ Die Beispiele für I. und III. sind mit ausdrücklicher Genehmigung des Herrn Prof Dr. O. Abel hier abgedruckt, wofür ich an dieser Stelle nochmals dem Autor herzlichst danke.

I. Systematische, phylogenetische und chorologische Betrachtungen.

Die Mormyren (*Mormyridae*) sind eine Teleostierfamilie aus der Unterordnung der *Isospondili* oder *Malacopterygii*. Unsere Kenntnis von diesen Fischen wurde insbesondere in der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts durch eine Reihe von Forschern wesentlich bereichert, so daß wir heute eine große Zahl von Arten [nach G. A. Boulenger¹⁾ bei 100] unterscheiden und in 2 Unterfamilien und 13 Gattungen zusammenfassen können. Die erste Unterfamilie der *Mormyrinae* umfaßt 12 Genera: *Mormyrops*, *Isichthys*, *Petrocephalus*, *Marcusenius*, *Hippopotamyrus*, *Stomatorhinus*, *Hyperopisus*, *Genyomyrus*, *Gnathonemus*, *Campylomormyrus*, *Myomyrus* und *Mormyrus*. Dieser steht die zweite Subfamilia der *Gymnarchinae* mit *Gymnarchus* zwar scharf, doch nicht gänzlich unvermittelt gegenüber. Schon 1898 machte Boulenger²⁾ auf die Beziehungen dieser Form zu *Mormyrops* aufmerksam, kennzeichnet aber das Verhältnis sehr treffend, wenn er sie «einen ultraspezialisierten anguilliformen Mormyriden» nennt. *Gymnarchus* steht in der Tat einerseits ganz außerhalb der übrigen Mormyren, zeigt aber andererseits in der Bezahnung sehr primitive Merkmale. Zudem bringen Reduktionserscheinungen an der Caudalis von *Myomyrus*, die nach oben erwähntem Autor «zu dem freien unregelmäßig segmentierten, kalzifizierten Notochordalfilament von *Gymnarchus* führen», letztere Form jener, in manchen Punkten primitiven, nahe. Dadurch ist der Anschluß an die Mormyriden gegeben und wir haben in *Gymnarchus* einen Typus vor uns, der wahrscheinlich sehr nahe der Wurzel in ganz eigener Richtung abgezweigt ist.

Hatte man früher schon die Frage nach der systematischen Einordnung der Mormyren unbefriedigend beantwortet, indem man sie mit den Esociden zusammenbrachte und demgemäß «Nilhechte» nannte, so warf man die Frage nach der Herkunft und dem phylogenetischen Zusammenhang dieser Fische mit anderen Gruppen gar nicht auf. Ihr näher zu treten, wenn auch nur, um zu Ergebnissen recht allgemeiner Natur zu gelangen, ist für unsere Betrachtungsweise notwendig, da wir Gewißheit haben müssen, welche Richtung die Spezialisierung geht; denn es ist nicht von vornherein ausgemacht, daß wir es immer bei kurzschnauzigen mit primitiven Typen, bei langschnauzigen mit spezialisierten zu tun haben. So sind die Ziphiiiden³⁾ mit relativ kurzer Symphyse aus den langsymphysigen Squalodontiden hervorgegangen, dergleichen hatten, wie L. Dollo⁴⁾ zeigte, die Ahnen der heutigen Meeresschildkröten (*Proeretmochelys*, *Lytoloma*, *Thalassocheles*) lange Kiefer, während diese (*Dermochelys*, *Chelone* usw.) und ihre tertiären Verwandten (*Eochelone*, *Toxochelys*) kurzsymphysig sind. G. A. Boulenger⁵⁾ beschäftigte sich schon 1899 mit dieser Frage, stellte sich den hypothetischen primitiven Typus gleich einer *Albula* vor und charakterisierte diese hypothetische Form folgendermaßen:

Dorsalis und Analis basal verlängert, Ventralis und Caudalis breit; ziemlich breites Maul, Praemaxillare, Parasphenoid und Glossohyale mit Reihen konischer Zähne bewehrt.

¹⁾ G. A. Boulenger, The Fishes of the Nile, in Andersons Zoology of Egypt, p. 27, London 1907.

²⁾ G. A. Boulenger, Proc. Zool. Soc., 1898, p. 775—821, London 1899.

³⁾ O. Abel, Les odontocètes du Bolderieu (Miocène supérieure) d'Anvers. Mémoires du Mus. Roy. Hist. Nat. de Belg., T. III, Bruxelles 1905.

⁴⁾ L. Dollo, *Eochelone brabantica*, Bull. Acad. Belg., p. 792—801, Bruxelles 1903.

⁵⁾ G. A. Boulenger, Proc. Zool. Soc. of London, p. 775—821, London 1899.

Alle diese Punkte bis auf das reich bezahnte Praemaxillare, welches er nur bei dem sonst höher spezialisierten *Mormyrus* fand, trafen bei *Mormyrops* zu.

Spätere Studien¹⁾ eröffneten dem Forscher den Anschluß der Mormyriden nach oben in den nahen Beziehungen dieser Fische zu den Cypriniden und Characniden aus der Unterordnung der *Ostariophysii*.

1907 faßte er seine Ergebnisse gelegentlich der Beschreibung der «Fishes of the Nile»²⁾ zusammen:

«The natural affinities of this family appear to be with the most generalised Teleostians (*Elopidae* and *Albulidae*) There is no relationship with the *Esocidae*, near which the *Mormyrs* have been placed by several authors, and nothing to justify the term ‚Nil-Hechte‘ (Nile-Pike), which has been bestowed on them by German writers.»

Aus all dem geht nun die für unsere Betrachtungen wichtige Tatsache hervor, daß die Stammformen der Mormyren kurzschnauzig waren, daß die Rostralverlängerungen sich erst im Verlaufe der Entwicklung, wie wir sehen werden als Anpassungen an ein bestimmtes Milieu, entwickelt haben.

Dafür spricht die Verwandtschaft mit den oben erwähnten Teleostiern, ferner die mit der Rostralverlängerung Hand in Hand gehende Reduktion der Zähne und das zahlreiche Auftreten der verschiedensten kurzschnauzigen Formen, von welchen keine eine Spur eines Rostralrudiments zeigt.

Den gleichen Weg weisen uns auch die im nächsten Abschnitt zu besprechenden biologischen Reihen.

Fossil sind die Mormyren unbekannt. Ihr Verbreitungsgebiet ist Afrika; die Fische sind einzig auf diesen Kontinent beschränkt und bevölkern daselbst die großen Ströme und Seen mit ihren Zuflüssen.

Mormyrops, *Gymnarchus*, *Petrocephalus*, *Marcusenius*, *Gnathonemus* und *Mormyrus* sind den Flußgebieten des Nil und der innerafrikanischen Ströme gemeinsam. Dagegen sind *Isichthys*, *Stomatorhinus*, *Myomyrus* und *Genyomyrus* bis jetzt nur aus dem Kongogebiet bekannt, während *Hyperopisus* nur im Nil gefangen wurde.

II. Die Typen und Stufenreihen der Mormyren.

Bei der Unmöglichkeit, jede einzelne Art der Mormyriden bei ihrer Beschreibung auch hinsichtlich ihrer Lebensweise genau zu erforschen, da der größte Teil der Formen unter Umständen erbeutet ist, die eine biologische Beobachtung ausschließen, und zudem diesem Zweige der Naturforschung erst in den letzten zwei Jahrzehnten mehr Aufmerksamkeit entgegengebracht wurde, ist es notwendig geworden, zu anderen Hilfsmitteln zu greifen, um über das Leben dieser Gruppe Aufschluß zu erhalten. Wir müssen auch hier, wie so oft im Tierreich, von der Morphologie ausgehend ethologisch forschen und die Ergebnisse dieser Betrachtungsweise mit den Ergebnissen direkter Beobachtungen, soweit uns solche vorliegen, vergleichen. Es wäre nun fast undurchführbar und eine nutzlose Spielerei, wollten wir jede einzelne der vielen Arten analysieren; denn die Natur kennt nicht so weitgehende individuelle Verschiedenheiten in der Lebensweise wie in den Gestaltungen der Tiere. Sie prägt vielmehr für ein bestimmtes Milieu insbesondere innerhalb einer geschlossenen Gruppe gewisse Grundtypen, um welche sich die einzelnen Arten und Gattungen mehr oder minder abweichend gruppieren. Je nachdem das Zuströmen zu diesem Zentrum bereits zu Ende oder

¹⁾ G. A. Boulenger, Les Poissons du Bassin du Congo, p. 53, Bruxelles 1901.

²⁾ G. A. Boulenger, The Fishes of the Nile, Andersons Zoology of Egypt, p. 27, London 1907.

noch in regem Gange ist, haben wir entweder verhältnismäßig einheitliche Typengruppen oder stufenförmig aufstrebende Reihen vor uns, zwei Möglichkeiten, die es uns gestatten, vom biologischen Gesichtspunkte aus zu generalisieren. Es wird also zunächst unsere Aufgabe sein, diese Typen und Stufenreihen herauszuschälen, um dann an den Grundschema die Verschiedenheiten in der Biologie dieser Fische zu erläutern. Es wäre verfehlt, in diesen Reihen den Entwicklungsgang im Sinne direkter Deszendenz erblicken zu wollen; dazu müßten die einzelnen Formen viel genauer überprüft werden, als es im Rahmen der vorliegenden Arbeit gelegen ist. Allerdings verlieren dadurch diese Reihen ihre phylogenetische Bedeutung nicht; nur müssen wir uns ständig vor Augen halten, daß die Glieder derselben nicht immer im Verhältnis von Vater und Sohn stehen, da sehr oft innerhalb einer entwicklungs-geschichtlich in ein und dieselbe Horizontale fallenden Gruppe Spezialisationssteigerungen erfolgen, die einem Fortschritt innerhalb der Reihe entsprechen, eine Tatsache, die sich nach Generationen in den oben erwähnten Spezialisationskreuzungen zu erkennen gibt. Wir gehen also vom Primitiven zum Spezialisierten, allerdings nur einem bestimmten Merkmal oder Komplex von Merkmalen folgend, unbekümmert um die übrigen, für unsere biologische Betrachtung belanglosen. Eines bleibt uns noch, bevor wir an diese Aufgabe schreiten, die Sicherlegung des Fundamentes, des Ausgangspunktes. Nach dem im ersten Abschnitt Ausgeführten kann es keinem Zweifel unterliegen, daß wir die kurzschnauzigen und unter diesen die reich-bezahnten Formen an die Basis unserer Reihen stellen müssen; denn einerseits tragen diejenigen Arten der Gattung *Mormyrops*, welche dem hypothetischen Stammtypus am nächsten kommen, ein verhältnismäßig reiches Gebiß, andererseits stoßen wir gerade bei den höchstspezialisierten Formen auf eine weitgehende Reduktion der Zähne an Zahl, Größe und Form. Damit haben wir nicht nur eine sichere Basis, sondern auch ein verlässliches leitendes Moment für den Aufbau unserer Stufenreihen gewonnen. Weitere Unterstützung bietet uns die allgemeine Körperform sowie das Verhältnis von Dorsalis (*D.*) und Analis (*A.*), wengleich sie in ihrer Strahlenszahl weitgehenden Variationen unterworfen sind, endlich die Zahl der Schuppen längs der Linea lateralis (*Sq.*) und um den Pediculus caudalis (*P. c.*). Allerdings ist dabei nicht außer acht zu lassen, daß wir es mit selbst innerhalb der einzelnen Arten äußerst variablen Merkmalen zu tun haben.¹⁾ Diese Variabilität, die innerhalb der Gattungen nur noch zunimmt, zeigt uns mit voller Deutlichkeit, daß wir eine in regster Artenbildung begriffene Gruppe vor uns haben; sie erschwert aber auch eine streng phylogenetische Aneinanderreihung der einzelnen Formen, da durch sie dieselben Resultate zutage treten können, welche die Folge einer Spezialisationskreuzung sind. Für unsere Reihen bleibt all das belanglos, da es nicht unsere Absicht ist, einen genauen Stammbaum zu konstruieren, sondern mehrere Deszendenzpunkte zum Zwecke biologischer Erörterungen zusammenzufassen. Wenn ich trotzdem im folgenden eine Fülle von Formen, nach der allgemeinen Abänderung der Gestalt und der Reduktion der Zähne geordnet, mit den übrigen Merkmalen (*D.*, *A.*, *Sq.*, *P. c.*) versehen, zusammenstelle, geschieht dies, um die reiche Variationsfähigkeit dieser Merkmale und die damit verbundene Schwierigkeit einer streng phylogenetischen Behandlung vor Augen zu führen. Der scheidende Faktor für unsere Typengruppen und Reihen aber muß die Lebensweise sein; und als ihre Folge die sichtbaren Wirkungen auf den Organismus, insbesondere auf Gesamthabitus und Schnauzenform.

¹⁾ P. Pappenheim, Zur Variationsstatistik der Mormyriden. Mitt. Zool. Mus. Berlin III, p. 341—368, Berlin 1907.

A. Kurzschnauzige Typen ohne Kinnanhang.

In dieser Formengruppe der Mormyriden können wir vier verschiedene Typen unterscheiden, die ich im Anschluß an die bezeichnendsten Arten als *Mormyrops*-, *Gymnarchus*-, *Petrocephalus*- und *Hyperopisus*-Typus bezeichnen möchte.

1. Der *Mormyrops*-Typus.

Der *Mormyrops*-Typus, dem auch das Genus *Isichthys* zugehört, ist durch folgende Merkmale gekennzeichnet: Der Körper ist entweder mäßig gestreckt, seitlich komprimiert und im großen und ganzen sagittiform (z. B. *M. curtus*, *M. deliciosus*) oder er nähert sich mehr oder weniger ausgeprägt dem anguilliformen Typus (z. B. *M. attenuatus*, *Isichthys henryi*). Dorsalis und Analis, die mit dem Körper ebenfalls an Länge zunehmen, sind einander opponiert, der wohlentwickelten gelappten Caudalis genähert. Die Schnauze ist leicht vorgezogen, immer aber tiefgespalten, so daß eine ziemliche Öffnung des Rachens ermöglicht wird. Die Zahl der stets in Reihen angeordneten konischen Zähne ist in der Regel verhältnismäßig groß, nimmt aber mit der Körperstreckung bedeutend ab.

Ich gebe im Folgenden eine Übersicht über eine Zahl von Arten, welche die einzelnen Übergangsformen repräsentieren.

Species	Dorsalis	Analis	Schuppenzahl		Dentes
			längs der Linea lateralis	um den Pediculus caudalis	
<i>Mormyrops deliciosus</i> Leach	21—27	41—51	85—96	16—18	$\frac{24-25}{24-35}$
» <i>nigricans</i> Blgr.	24	38	54	12	$\frac{24}{28}$
» <i>curtus</i> Blgr.	24—25	40—43	62—67	16	$\frac{22-24}{22-24}$
» <i>anguilloides</i> Leach	26—28	39—42	93—95	20	$\frac{22-24}{22-24}$
» <i>lineolatus</i> Blgr.	29	48	80	16	$\frac{16}{16}$
» <i>mariae</i> Schilthuis.	45	70	102	14	$\frac{14}{14}$
» <i>zancirostris</i> Gthr.	20—21	36—39	70—74	12	$\frac{14}{14}$
» <i>attenuatus</i> Blgr.	43	63	95	16	$\frac{12}{14}$
» <i>massuianus</i> Blgr.	30	40	93	18	$\frac{12}{14}$
» <i>engystoma</i> Blgr.	19—20	35—37	80—93	16	$\frac{12}{12}$
» <i>sirenoides</i> Blgr.	30	47	90	18	$\frac{12}{12}$
» <i>parvus</i> Blgr.	19—22	33—36	70—76	12	$\frac{10-12}{10-12}$
<i>Isichthys henryi</i> Gill.	39—40	38—47	120—140	16—20	$\frac{5-6}{6}$

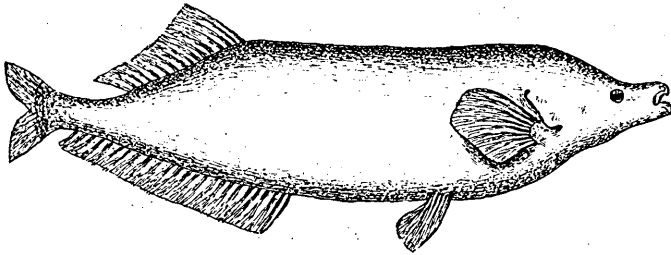


Fig. 1. *Mormyrops curtus* (schem. Zeichnung n. Boulenger, Les Poissons etc.).

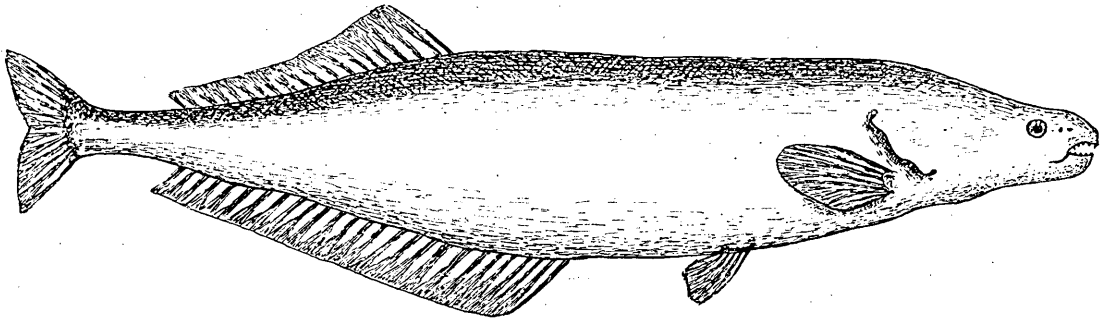


Fig. 2. *Mormyrops lineolatus* (schem. Zeichnung n. Boulenger, Matériaux etc.).

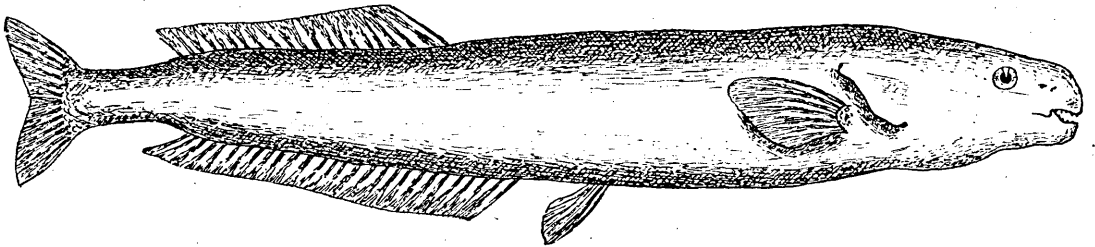


Fig. 3. *Mormyrops massuanus* (schem. Zeichnung n. Boulenger, Matériaux etc.).

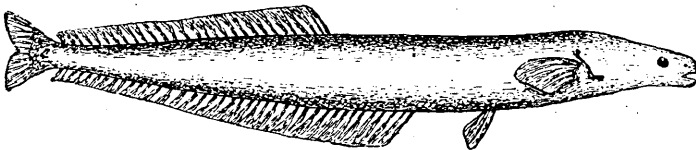


Fig. 4. *Mormyrops attenuatus* (schem. Zeichnung n. Boulenger, Les Poissons etc.).

Wir sehen nun, daß innerhalb der *Mormyrops*-Gruppe, Hand in Hand mit der Rückbildung des Gebisses, ein Annähern an die Aalgestalt erfolgt und können eine Reihe zusammenstellen, die mit *M. curtus* beginnt, über *M. lineolatus* und *M. attenuatus* geht und schließlich in *Isichthys henryi* ihren Gipfelpunkt erreicht. Mit der Verlängerung des Körpers, die sich auch in der stetigen Zunahme der Schuppen längs der Seitenlinie ausprägt, läuft die Reduktion der Zähne parallel, während das Verhältnis von Dorsalis und Analis zueinander und die Zahl der Schuppen um den Schwanzstiel ziemlich gleich bleibt.

Die Textfiguren 1—4 mögen die Reihe auch bildlich erläutern.

2. Der *Gymnarchus*-Typus.

Ein anderer von dem ersten zwar nicht hinsichtlich der Schnauze, wohl aber an Körpergestalt wesentlich verschiedener Typus ist *Gymnarchus*.

Der Körper dieses Fisches ist anguilliform, doch nicht drehrund, wie bei *Anguilla* oder vielen Muraeniden, sondern seitlich stark kompreß, dabei schuppen- und flossenlos bis auf die kleinen Pektoralen und die mächtige, bis über 200 Strahlen umfassende Dorsalis, die hinter dem Kopf beginnt und in ein peitschenförmiges Notochordalfilament ausgeht. Kopf und Kiefer weichen in ihrer Ausbildung von *Mormyrops* wenig ab; von Zähnen stehen 14 im Ober-, 23—28 im Unterkiefer. Obwohl dementsprechend auch die Nahrung die gleiche ist wie bei *Mormyrops*, glaube ich doch, ihn als einzig dastehenden Typus abtrennen zu müssen, da er einerseits gänzlich aus der Reihe der *Mormyrops*-Arten herausfällt, andererseits sein eigentümlicher Körperbau einen ganz bestimmten biologischen Hintergrund hat.

3. Der *Petrocephalus*-Typus.

Durchgreifend anders gestaltet als die beiden besprochenen Typen ist der, als dessen Leitform wir *Petrocephalus* betrachten können, in den auch *Stomatorhinus*, *Marcusenius* und *Hippopotamyrus* einzureihen sind (s. Fig. 5).

Der Körper aller dieser Formen ist zwar gleichfalls stark seitlich komprimiert, doch nicht langgestreckt, sondern vielmehr kurz, in der Mitte sehr hoch, mit langem Schwanzstiel versehen, am ehesten von unseren Flußfischen mit *Carassius* zu vergleichen. Dorsalis und Analis sind einander auf dem konvergierenden Hinterabschnitt opponiert, so daß wir ein ähnliches Bild erhalten, wie es für die kompressi-

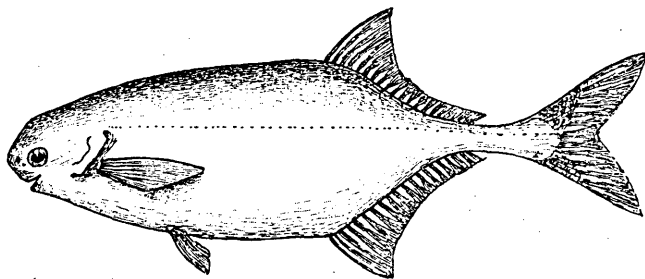


Fig. 5. *Petrocephalus bane* (schem. Zeichnung n. Boulenger, The Fishes etc.).

form-symmetrischen Korallriffische charakteristisch ist. Die in der Regel wohlentwickelte gabelige Caudalis ist durch den Schwanzstiel abgesetzt. Die Schnauze ist mehr oder minder an die Ventralseite verschoben, die Mundspalte klein; Ober- und Unterkiefer sind mit zweispitzigen oder gekerbten, im Alter meist abgekauten Zähnen besetzt, welche zwei vollständige Reihen bilden. Die Zahl derselben bei *Petrocephalus* noch sehr namhaft, nimmt noch innerhalb dieser Gattung ab, erreicht bei *Stomatorhinus* die Formel $\frac{7}{8}$, bei *Marcusenius* und *Hippopotamyrus* $\frac{5}{6}$; diese Reduktion geht in der Weise vor sich, daß die hinteren Zähne schwinden, während die vorderen in geschlossenen Reihen bleiben und entweder langsam ansteigend oder sprungweise (z. B. *Hippopotamyrus castor*) an Größe bedeutend zunehmen. Ich wähle im Folgenden dieselbe Art einer übersichtlichen Darstellung wie bei *Mormyrops*.

Species	Dorsalis	Analis	Schuppenzahl		Dentes
			längs der Linea lateralis	um den Pediculus caudalis	
<i>Petrocephalus balayi</i> Sauvage	21—24	28—30	35—37	10—12	$\frac{20-24}{30-36}$
» <i>sauvagii</i> Blgr.	29—31	35—36	40—46	12	$\frac{20-24}{28-30}$
» <i>keatingii</i> Blgr.	25	38—39	41—44	10	$\frac{16}{26}$
» <i>bane</i> Lacep.	29—32	34—36	43—47	12	$\frac{11-15}{20-23}$
» <i>gliroides</i> Vincig.	27	29	40	12	$\frac{14}{24}$
» <i>bovei</i> Cuv. et Val.	24	30	41	12	$\frac{13}{23}$
» <i>simus</i> Sauvage	27—28	32—33	40—44	12	$\frac{7-12}{18-22}$
<i>Stomatorhinus walkeri</i> Gthr.	19—20	23—25	50—53	16	$\frac{10}{10}$
» <i>corneti</i> Blgr.	17	20	48	12	$\frac{9}{10}$
» <i>puncticulatus</i> Blgr.	17—18	21—22	52—55	16	$\frac{7}{8}$
» <i>humilior</i> Blgr.	18—19	20—22	51—53	14—16	$\frac{7}{8}$
<i>Marcusenius isidori</i> Cuv. et Val.	17—22	20—24	53—60	16	$\frac{7}{8}$
» <i>adpersus</i> Gthr.	20—21	27—28	46—50	12	$\frac{7}{8}$
» <i>harringtoni</i> Blgr.	30	30	80?	12	$\frac{6}{6}$
» <i>brachyhistius</i> Gill.	18	24—25	64—68	12	$\frac{5-6}{6}$
» <i>sphecodes</i> Sauvage.	20	25—26	67	12	$\frac{5}{6}$
» <i>Lhuysii</i> Stdr.	20	28	48	12	$\frac{5}{6}$
» <i>Petherici</i> Blgr.	35—36	26	55—60	12	$\frac{5}{6}$
<i>Hippopotamyrrus castor</i> Papph.	31—32	32—35	85—93	16	$\frac{5}{6-7}$

Es wäre weit gefehlt, wollte man in dieser Zusammenstellung eine genaue Ahnenreihe erblicken; es sind nichts als Typen, die biologisch zueinander gehören. Zweifellos sind diese vier Gattungen phylogenetisch einander näher als anderen, und zwar stehen nach den angegebenen Zahlen *Stomatorhinus*, *Marcusenius* und *Hippopotamyrrus* durch die Arten *Marcusenius isidori* und *M. harringtoni* enger beisammen und dem Genus *Petrocephalus* vielleicht als gemeinsamem Ahnen gegenüber; sicheren Aufschluß in dieser Frage könnte nur eine sorgfältige Prüfung aller Einzelheiten ergeben.

4. Der *Hyperopisus*-Typus.

Den letzten Typus unter den kurzschnauzigen Mormyren repräsentiert als einziger Vertreter *Hyperopisus* (s. Fig. 6).

Der Körper dieser Form ist weit niedriger als der eines *Petrocephalus*, auch weniger stark komprimiert, die unpaaren Flosselemente sind ganz einzig dastehend geformt. Die Dorsalis ist sehr kurz und sitzt an einem kleinen, schräg abfallenden Teile des ziemlich horizontalen und der oberen Schwanzstielkante parallelen Rückens. Die Analis dagegen reicht etwa von der Mitte des ganzen Körpers bis in die Nähe des ersten Ventralstrahles der kräftigen, zweilappigen, gegabelten Caudalis. Das Maul ist endgestellt, der Unterkiefer ragt etwas vor den oberen. Beide tragen wenige geriefte Zähne; dagegen sind Parasphenoid und Glossohyale, an welchen sich bei den übrigen Mormyren nur winzige konische Zähnchen zeigen, mit einem breiten Pflaster kugelig, runder Zähne besetzt. Die Zahlenverhältnisse sind folgende:

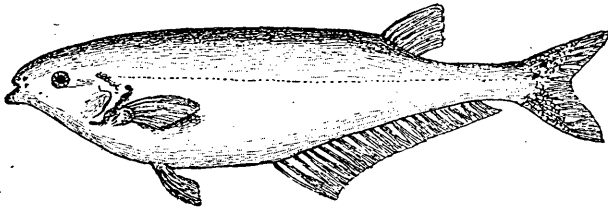


Fig. 6. *Hyperopisus bebe* (schem. Zeichnung n. Boulenger, The Fishes etc.).

Das Maul ist endgestellt, der Unterkiefer ragt etwas vor den oberen. Beide tragen wenige geriefte Zähne; dagegen sind Parasphenoid und Glossohyale, an welchen sich bei den übrigen Mormyren nur winzige konische Zähnchen zeigen, mit einem breiten Pflaster kugelig, runder Zähne besetzt. Die Zahlenverhältnisse sind folgende:

Species	Dorsalis	Analis	Schuppenzahl		Dentes
			längs der Linea lateralis	um den Pediculus caudalis	
<i>Hyperopisus tenuicauda</i> Pellegrin . . .	13—14	64	105	20—23	$\frac{3-5}{6}$
» <i>bebe</i> Lacep.	13—15	57—59	107—114	21—22	$\frac{3-5}{4-6}$

B. Kurzschnauzige Formen mit Kinnanhang.

Longibarbis-Typus.

Eine eigene Schnauzenbildung sehen wir innerhalb der Gattung *Gnathonemus*¹⁾ sich entwickeln.

Am Unterkiefer treten erst leichte Kinnschwellungen (globular swelling Blgr.) auf, welche sich zu Hautanhängen oder Bärteln (dermal appendage Gill; conical flap Blgr.) weiterbilden. Die Homologie dieser Bildungen hat P. Pappenheim²⁾ nachgewiesen. Es sind sehr feinfühligere Tastanhänge, die im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung an Länge und Stärke zunehmen und zu einem förmlichen Wührüssel werden. Von Interesse ist, daß diese Auftreibungen des Unterkiefers

¹⁾ Ich scheidet mit P. Pappenheim (Zool. Anz. 32, p. 137—139, Leipzig 1907) aus dieser Gattung alle Arten mit knöchernen, röhrenförmigen Schnauzen als *Campylomormyrus* aus und begreife in sie nur die Formen mit weichen Unterkieferverlängerungen (Kinnanhängen, Bärteln).

²⁾ P. Pappenheim, Mitt. Zool. Mus. Berlin III, p. 353, Berlin 1907.

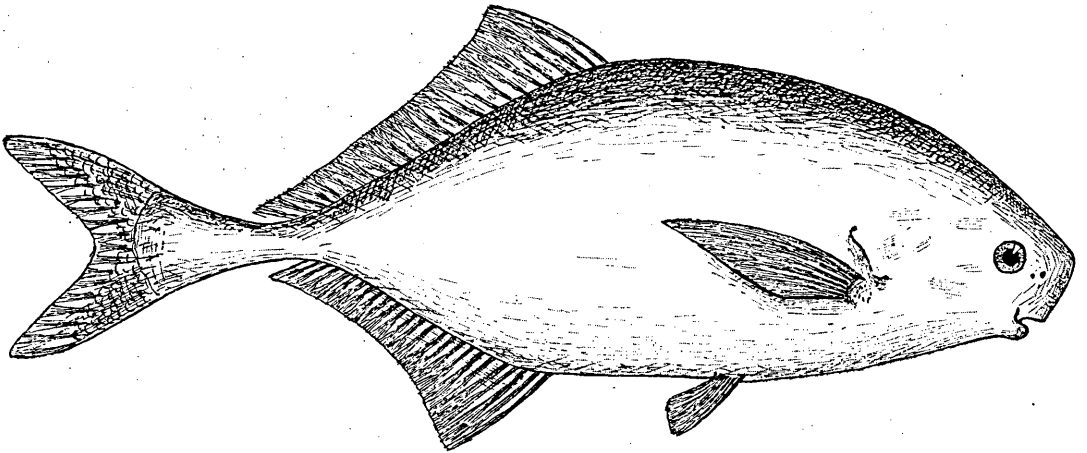


Fig. 7. *Marcusenius plagiostoma* (n. Boulenger, Matériaux pour etc.).

bereits bei einer Reihe von *Marcusenius*-Arten auftreten (s. Fig. 7), innerhalb dieser Gattung aber keine Weiterbildung erfahren, obwohl der Zahnreduktion nach die Spezialisierung fortschreitet. Im Genus *Gnathonemus* dagegen beginnt die Reihe mit einer ähnlich primitiven Zahnformel und erreicht mit einer zahnarmen Form (*Gn. longibarbis*) den Höhepunkt. Wenn wir dazu die vielfachen Ähnlichkeiten der beiden Gattungen im Gesamtbau und der Beflossung in Rechnung ziehen, wird es zumindest sehr wahrscheinlich, daß diese Genera in sehr engem phylogenetischen Verhältnis zueinander stehen, zumal eine gesonderte Anlage dieser Schwellungen ohne Weiterentwicklung zum Bärtel bei einer Lebensweise, wie sie *Marcusenius* führt, völlig nutzlos und unverständlich wäre.

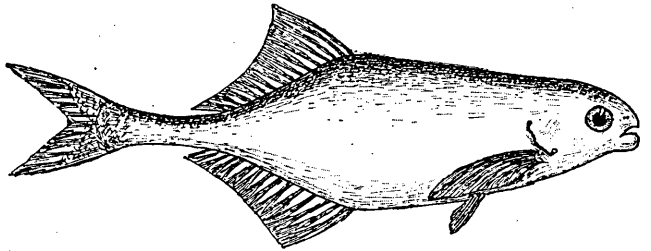


Fig. 8. *Gnathonemus kutuensis* (schem. Zeichnung n. Boulenger, Matériaux pour etc.).

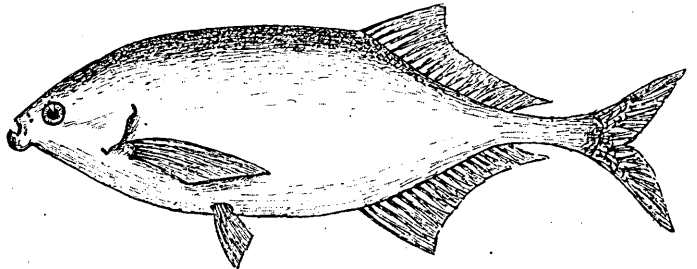


Fig. 9. *Gnathonemus cyprinoides* (schem. Zeichnung n. Boulenger, The Fishes etc.).

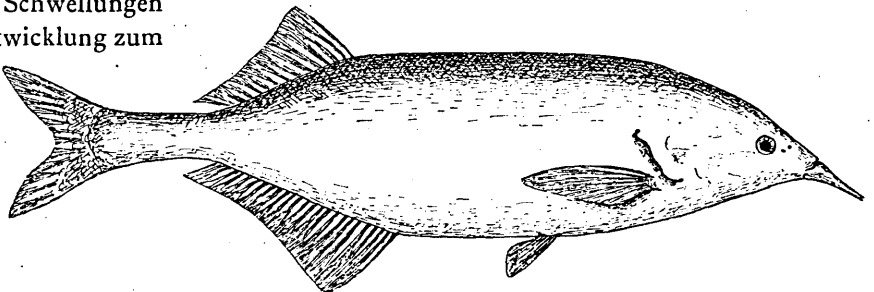


Fig. 10. *Gnathonemus longibarbis* (schem. Zeichnung n. Boulenger, The Fishes etc.).

Nachfolgend die Übersicht über beide Gattungen:

Species	Dorsalis	Analıs	Schuppenzahl		Dentes
			längs der Linea lateralis	um den Pediculus caudalis	
<i>Marcusenius nigripinnis</i> Blgr.	20—22	26—27	46—53	12	$\frac{9}{10}$
» <i>tumifrons</i> Blgr.	29	28	60	16	$\frac{9}{10}$
» <i>Ansorgii</i> Blgr.	19	24—26	67—72	16	$\frac{7}{10}$
» <i>weeksii</i> Blgr.	28	31	45	12	$\frac{5}{6}$
» <i>plagiostoma</i> Blgr.	38—40	25—27	61—68	12	$\frac{3}{6}$
» <i>psittacus</i> Blgr.	33	23	60	12	$\frac{3}{4}$
<i>Gnathonemus Bentleyi</i> Blgr.	23	34	58	12	$\frac{7}{10}$
» <i>Leopoldianus</i> Blgr.	24—25	30—31	55—60	12	$\frac{6-8}{10}$
» <i>stanleyanus</i> Blgr.	28—31	37—40	70—80	12	$\frac{7}{6}$
» <i>cyprinoides</i> ¹⁾ Leach	27	34	84—86	(16) 17	$\frac{5}{6-8}$
» <i>Schilthuisiae</i> Blgr.	27—28	33	49—54	8	$\frac{5}{6}$
» <i>mento</i> Blgr.	29—33	36	84—85	12	$\frac{5}{6}$
» <i>monteiri</i> Gthr.	29—30	36—38	78—80	12	$\frac{5}{6}$
» <i>kutuensis</i> Blgr.	29	27	42	8	$\frac{5}{6}$
» <i>macrolepidotus</i> Peters.	23—24	28—32	63—64	16	$\frac{5}{5}$
» <i>petersii</i> Gthr.	27—29	35—36	65—68	8	$\frac{3}{4-5}$
» <i>longibarbis</i> Hilgendorf.	23	29	62	8	$\frac{3}{3}$

So ferne diese letztere Reihe von einer direkten Deszendenz ist, worauf die Verschiedenheit der Zahlenverhältnisse von *Sq.* und *P. c.* hinweisen, so sehen wir doch daran das allmähliche Wachsen des Kinnanhanges mit der Steigerung der Spezialisationshöhe, bis der Typus erreicht ist, den *Gn. longibarbis* (s. Fig. 8—10) am schärfsten ausgeprägt zeigt und den ich deshalb auch weiterhin als *Longibarbis*-Typus bezeichnen möchte. Dieser Stufenreihe gemäß werden nun alle Formen, welche zu diesem Endglied Vorstufen darstellen, auch ihrer Lebensweise nach eine intermediäre Stellung ein-

¹⁾ Die Zahlen in Klammern bedeuten vereinzelte Variationen.

nehmen und je nach ihrer Spezialisierung dem einen oder anderen Extrem mehr zuneigen.

C. Langschnauzige Formen.

Unter den Mormyren, welche knöcherne Rostralverlängerungen aufweisen, können wir zwei hinsichtlich Körpergestalt, Beflossung und auch Schnauzenbildung völlig verschiedene Typen unterscheiden, wenngleich das Kopfprofil eines *Campylomormyrus tamandua* und eines *Mormyrus probosciostris* rein äußerlich manche Ähnlichkeit zeigt: den *Campylomormyrus*- und den *Mormyrus*-Typus. Obwohl ein Blick auf die Körperform, Dorsalis und Analis die beiden Gruppen als ganz anders geartet erkennen läßt, will ich doch auf die Differenzen im Bau der Rostren näher eingehen, da gerade diese trennenden Momente auch biologisch wohl bedingt sind. P. Pappenheim¹⁾ hat die Frage studiert und ist zu folgendem Ergebnis gelangt:

«Wie mir die osteologische Untersuchung des *Mormyrus*- und *Campylomormyrus*-Schädels zeigt, können diese beiden Rüsselbildungen keineswegs als homologe Bildungen betrachtet werden. Denn während am Schädel auch der langschnauzigen *Mormyrus*-Arten — mir liegt ein solcher von *M. longirostris* (Ptrs.) vor — das Articulare noch fest mit dem Dentale in der gewohnten Weise verbunden ist, sich dagegen mit dem Quadratum gelenkig verbindet, so daß

die übliche Kaubewegung mit dem Gelenkkopf des Quadratum ausgeführt werden kann, liegen die Verhältnisse beim Schädel von *Campylomormyrus* wesentlich anders: hier hat — so finde ich es an einem Schädel von *C. tamandua* (Gthr.) von Togo — das Articulare seinen Zusammenhang mit dem Dentale gelöst. Nur oberflächlich berührt noch das Ende des oberen, stark verlängerten Articularfortsatzes mit der oberen Kante seines Hinterendes die untere Kante des oberen extrem verlängerten Gabelastes des Dentale, das mit seinen exorbitant verlängerten schmalen Gabelfortsätzen gewissermaßen die Karrikatur eines Fischdentale darstellt.» Der untere Dentalast legt sich also, wie der Autor weiter folgert, nicht an das Articulare, dieses ist mit dem Quadratum unbeweglich verwachsen, der Gelenkkopf zwar deutlich erkennbar, doch funktionslos. «Denn eine Kaubewegung irgendwelcher Art ist bei diesem Knochenbau nicht mehr möglich, vielmehr ist bei *Campylomormyrus* der Schädel dauernd in einer Stellung fixiert, die der geöffneten Schnauze der anderen Mormyriden entspricht» (s. Fig. 11).

Wir können also die langschnauzigen Formen mit Recht in die beiden vorerwähnten Typenreihen trennen und charakterisieren sie folgendermaßen:

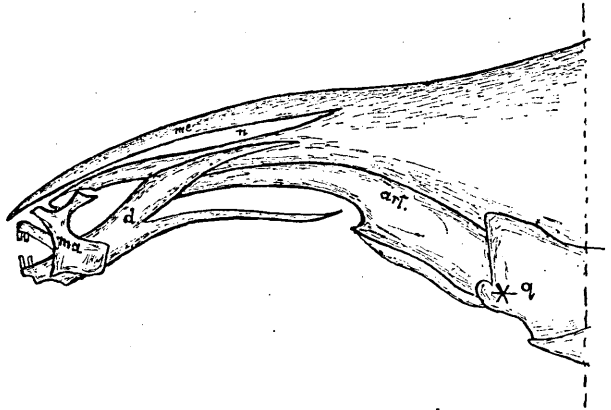


Fig. 11. Schädel von *Campylomormyrus tamandua* (n. Pappenheim, Zool. Anz. etc.).
me = Mesethmoid, n = Nasale, d = Dentale, ma = Maxillare, art = Articulare, q = Quadratum.

¹⁾ P. Pappenheim, Zur Variationsstatistik etc., p. 357.

1. Der *Campylomormyrus*-Typus.

Der Körper trägt vollständig den Habitus eines *Gnathonemus* oder *Petrocephalus*, das gleiche gilt von der Beflossung. Die Schnauze ist mehr oder weniger vorgezogen, oftmals von bedeutender Länge und bildet entweder eine gerade gestreckte oder stark nach abwärts gekrümmte, vorne offene und in dieser Stellung fixierte Knochenröhre, welche, meist etwas komprimiert, an ihrem Ende immer mit einem fleischigen Anhang versehen ist. Dieser Typus umfaßt die Gattungen *Genyomyrus* und *Campylomormyrus*. Eine Übersicht ergibt sehr sonderbare Resultate.

Species	Dorsalis	Analis	Schuppenzahl		Dentes
			längs der Linea lateralis	um den Pediculus caudalis	
<i>Genyomyrus Donnyi</i> Blgr.	31—34	36—38	79—82	12	unregelmäßig in Reihen
<i>Campylomormyrus tamandua</i> Gthr. . .	26—30	30—33	70—80	12	$\frac{3}{4}$
» <i>mirus</i> Blgr.	34	35	78	12	$\frac{3}{4}$
» <i>elephas</i> Blgr.	31	33	84 (79)	14 (11)	$\frac{3}{4}$
» <i>rhynchophorus</i> Blgr.	28—31	31—35	75—80	18	$\frac{5}{4}$
» <i>curvirostris</i> Blgr.	28—31	31—35	75—80	18	$\frac{5}{4}$
» <i>ibis</i> Blgr.	32—33	36—37	77—82	16	$\frac{6-8}{4}$
» <i>numenius</i> Blgr.	32	36	79—81	16	$\frac{7}{4-6}$

Wir sehen aus dieser Zusammenstellung, daß die Spezialisierung des Rostrums keineswegs mit einer gleichsinnigen Weiterentwicklung der Zahnreduktion vor sich

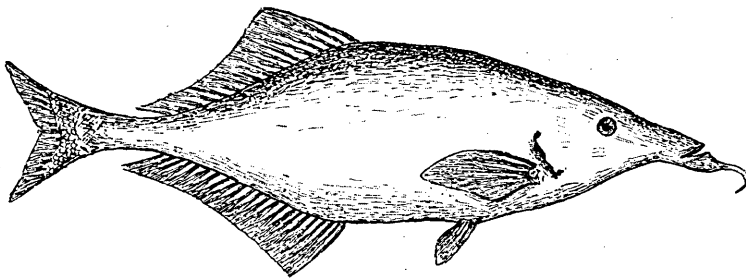


Fig. 12. *Genyomyrus Donnyi* (schem. Zeichnung n. Boulenger, Les Poissons etc.).

geht und entnehmen daraus, daß die Steigerungsstufen der Kieferadaptation nicht zugleich auch phylogenetischen Altersstufen im Sinne direkter Deszendenz entsprechen, sondern vielmehr primitivere Formen höhere Adaptationsgrade erreicht haben.

Die Verschiedenheit der einzelnen Arten prägt sich auch in den Zahlen des P. c. aus.

Obwohl wir demnach vor einer typischen Spezialisationskreuzung stehen, stellen wir doch unbedenklich eine Reihe von *Genyomyrus Donnyi* bis *Campylo-*

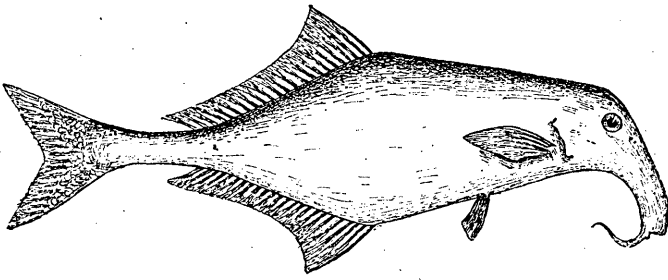


Fig. 13. *Campylomormyrus mirus* (schem. Zeichnung n. Boulenger, Matériaux etc.).

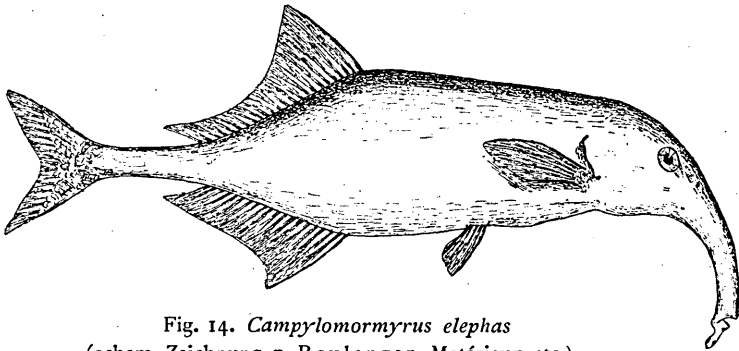


Fig. 14. *Campylomormyrus elephas*
(schem. Zeichnung n. Boulenger, Matériaux etc.).

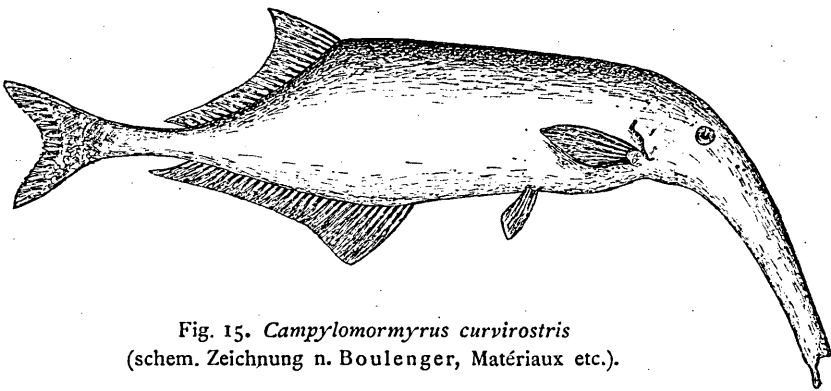


Fig. 15. *Campylomormyrus curvirostris*
(schem. Zeichnung n. Boulenger, Matériaux etc.).

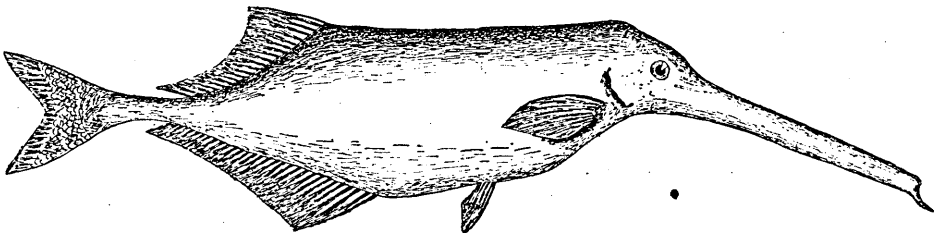


Fig. 16. *Campylomormyrus numenius* (schem. Zeichnung n. Boulenger, Matériaux etc.).

mormyrus ibis auf, der wir *C. numenius* als mutante, biologisch gleichwertige Abänderung anschließen, wohl erwägend, daß wir es mit einer Stufenreihe zum Zwecke ethologischer Forschung zu tun haben (s. Fig. 12—16).

2. Der *Mormyrus*-Typus.

Körper mäßig kompreß und mäßig hoch, der Rücken zeigt eine Krümmung, welche bei den rüsseltragenden Formen am stärksten ausgebildet erscheint. Von den paarigen Flossen sind die Pektoralen in der Regel groß und breit; von den unpaaren reicht die Dorsalis über einen großen Teil des Rückens und überwiegt an Länge und Strahlenszahl bedeutend über die Analis. Der Schwanzstiel ist kurz und kräftig, die daran sitzende Flosse zweilappig und wohlentwickelt. Die Schnauze ist vorgezogen, bei den typischen Formen rüsselartig nach abwärts gebogen, mit kleiner, doch im Kiefergelenk bewegbarer Mundspalte, so daß eine Kaubewegung möglich ist. Der Mund ist mit wulstigen, tastempfindlichen Lippen versehen. Die Zähne sind wenig zahlreich, sehr klein und gekerbt.

Ich stelle diese Form, um Mißverständnisse zu vermeiden, getrennt voran.

Species	Dorsalis	Analis	Schuppenzahl		Dentes
			längs der Linea lateralis	um den Pediculus caudalis	
<i>Myomyrus macrodon</i> Blgr.	41—42	30	88—90	20	$\frac{5-6}{6}$
<i>Mormyrus Hasselquisti</i> Lacep.	69	17	115	28	$\frac{8}{14}$
» <i>Guentheri</i> Blgr.	70	20	98	30	$\frac{8}{12}$
» <i>macrophthalmus</i> Gthr.	65	21	98	12	$\frac{7}{8}$
» <i>ovis</i> Blgr.	53	23	92	16	$\frac{5}{8}$
» <i>caschive</i> Hasselqu.	79—81	18—19	120—130	23—30	$\frac{6-7}{7-10}$
» <i>caballus</i> Blgr.	62	23	85	12	$\frac{7}{10}$
» <i>longirostris</i> Peters	73—74	18	95—96	24	$\frac{6-8}{11-13}$
» <i>kannume</i> Forskål	58—64	19—21	92—104	26—28	$\frac{6-8}{7-10}$
» <i>tapirus</i> Pappenh.	66—68	27—28	97—103	12	$\frac{5}{7-8}$
» <i>tenuirostris</i> Peters	60	20	95 (92)	18 (26)	$\frac{5}{12 (7)}$
» <i>proboscirostris</i> Blgr.	75	19	95	18	$\frac{5}{12}$

Wenn ich zu dieser Gruppe neben der Gattung *Mormyrus* auch *Myomyrus macrodon* (s. Fig. 17) trotz seines hochspezialisierten Gebisses stelle, so geschieht dies in der Erwägung, daß *Myomyrus* einerseits weitgehende Übereinstimmungen im Bau mit *Mormyrus* zeigt, andererseits in letzterem Genus kurzschnauzige Formen auftreten, die in der Schnauzenform Ähnlichkeiten aufweisen; jedenfalls ist aber festzu-

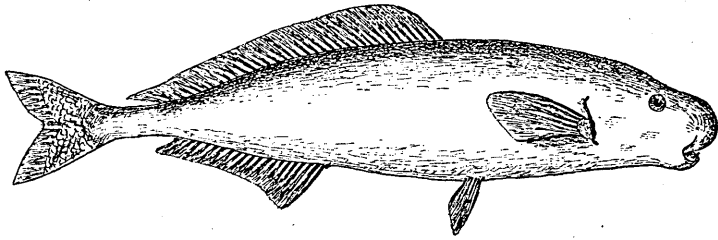


Fig. 17. *Myomyrus macrodon* (schem. Zeichn. n. Boulenger, Matériaux etc.).

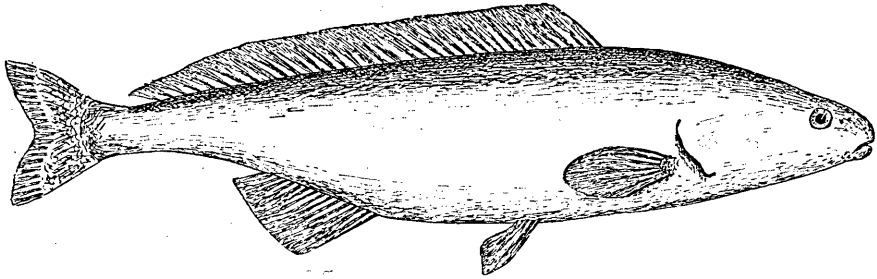


Fig. 18. *Mormyrus Hasselquisti* (schem. Zeichnung n. Boulenger, The Fishes etc.).

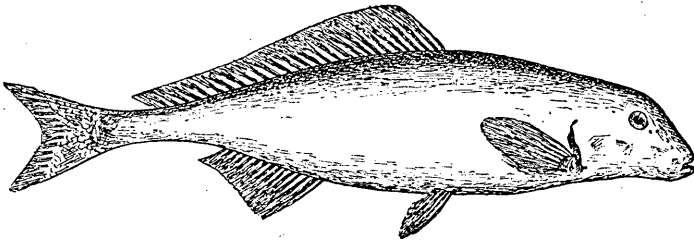


Fig. 19. *Mormyrus ovis* (schem. Zeichn. n. Boulenger, Matériaux etc.).

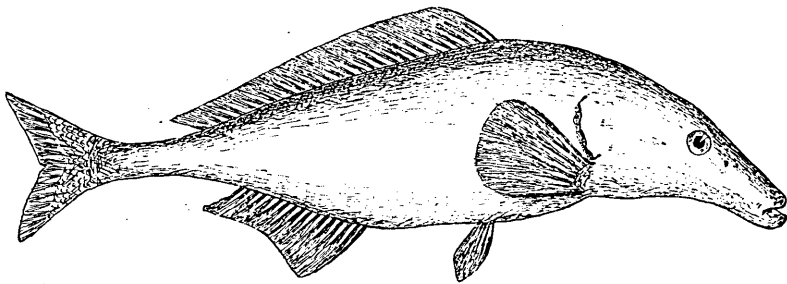


Fig. 20. *Mormyrus caballus* (schem. Zeichnung n. Boulenger, Matériaux etc.).

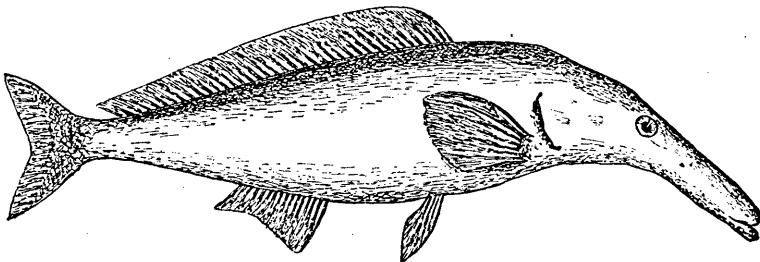


Fig. 21. *Mormyrus probosciostris* (schem. Zeichn. n. Boulenger, Matériaux etc.).

halten, daß *Myomyrus* einen in manchen Merkmalen hochspezialisierten, in anderen primitiv gebliebenen, sehr früh abgezweigten Seitenast der *Mormyrus*-Reihe repräsentiert.

Mit Rücksicht auf die voranstehenden Zahlenergebnisse, deren Differenzen besonders im P. c. ja möglicherweise nur Variationen sein können, möchte ich doch auch die im folgenden wiedergegebene Reihe nur als Stufenreihe in Anspruch nehmen. Wir sehen an ihr ein allmähliches Wachsen der Rüsselschnauze von der noch gänzlich unmodifizierten Mundform eines *M. Hasselquisti* bis zum wohlausgebildeten Rüssel von *M. proboscirostris* (s. Fig. 18—21).

Durch die behandelten Typen und Stufenreihen haben wir nunmehr neben sehr wichtigen, wenn auch großzügigen, phylogenetischen Umrissen, ganz bestimmte, scharf voneinander geschiedene Schemen gewonnen, welche, wie ich im nächsten Abschnitt darzulegen versuchen will, ganz bestimmten biologischen Erscheinungen als Anpassungen entsprechen.

III. Die Lebensweise der Mormyriden.

Wenn wir die Lebensweise einer Formengruppe ethologisch zu ergründen suchen, sind es besonders drei Hauptpunkte, welche wir vor allem zu beachten haben, da sie erstlich ein ziemlich vollständiges Bild eines Tierlebens geben, das nur gelegentlicher, unbedeutenderer Ergänzungen bedarf, zweitens sich gerade diese biologischen Momente gewöhnlich am schärfsten in der Morphologie des Organismus spiegeln: Aufenthaltsort, Lokomotionsart und Nahrungsweise. Wir gewinnen damit einen Überblick über die Tatsachen, welche uns so ziemlich alles über die Lebensweise einer Gruppe sagen.

Ich glaube eines näheren Eingehens überhoben zu sein, wenn ich auf einzelne Beispiele hinweise, die den Einfluß des Milieus recht deutlich zeigen: Tiefsee-, Höhlen- und Sumpfwasserfische (*Scopelus*, *Amblyopsis* und *Dipnoer*); aktive Schwimmer (*Thynnus*, *Alopecias*), Planktonschweber (*Tetrodon*, *Orthogoriscus*) und Bodenbewohner (*Raja*, *Solea*); endlich die Unterschiede zwischen Räubern (*Sphyraena*, *Esox*), Wühlern (*Pristis*, *Hemirhamphus*) und Muschelfressern (*Myliobatis*) in Schnauzenform und Gebiß.

Wir wollen nun in diesem Abschnitt auch bei den Mormyren diese drei Hauptpunkte einer näheren Erörterung unterziehen.

A. Aufenthaltsort.

Die Mormyren weisen eine Reihe von Eigentümlichkeiten auf, welche in engster Beziehung zu ihrem Aufenthalt stehen und dieszüglich nur einen eindeutigen Schluß gestatten.

Vor allem ist es ein Merkmal, welches die ganze Gruppe dieser Fische auszeichnet, das zwar sehr früh schon beobachtet, später aber nicht weiter hervorgehoben, noch in der gebührenden Weise gewürdigt und gedeutet wurde: die schuppenlose, lederige Kopfhaut und die damit in Zusammenhang stehende Ausbildung eines Kiemenschlitzes und eines membranösen Kiemensegels.

Marcusen¹⁾ zitiert in seiner Arbeit über die Mormyriden eine Beobachtung, die von Linné²⁾ und später auch von Lacépède³⁾ gemacht wurde, daß die Mormyren Fische sind, «qui ont une membrane branchiale»; allerdings wurden die beiden Autoren dadurch verleitet zu glauben, man habe es mit tiefstehenden Fischen «sans opercule branchiale» zu tun. Die Beobachtung war gemacht und wurde schon 1843 von Johannes Müller⁴⁾ richtig gedeutet:

«Der Kopf ist mit einer nackten, dicken Haut überzogen, welche Kiemendeckel und Kiemenstrahlen einhüllt und nur einen senkrechten Spalt als Kiemenöffnung übrig läßt».

Die gleiche Meinung vertraten Cuvier und Valenciennes⁵⁾:

«La tête entière, c'est-à-dire, non seulement tous les os du crâne et de la face, mais encore les opercules et la membrane branchiostège, sont enveloppés dans une peau épaisse muqueuse sans aucunes écailles et criblée d'un nombre considérable de cryptes et de pores».

In den späteren Arbeiten wurde dieser Tatsache kein besonderes Augenmerk geschenkt und doch ist sie ethologisch von großer Bedeutung. Abgesehen davon, daß sie bei allen Mormyren gleich auftritt und damit das für alle gleiche Milieu ankündigt, ist sie weich, schleimig und schuppenlos und überzieht faltig den ganzen Kopf, nur eine «senkrechte Spalte als Kiemenöffnung» freilassend. Diese Spalte zeigt aber eine physiologisch wohl begründete Besonderheit: die Haut ragt über sie hinweg und bildet ein weiches Kiemensegel, welches imstande ist, die Kiemenöffnung vor eindringenden Fremdkörpern zu schützen, um so mehr, als der Lappen in der Schwimmrichtung überhängt. Suchen wir nach ähnlichen Bildungen innerhalb anderer Gruppen, so finden wir sie immer bei Formen, welche in schlammigem, trübem Wasser leben; bei sämtlichen aalförmigen Fischen, den Muraeniden, Anguilliden, Mastacembeliden und Gymnotiden, bei unserem Schlammbeißer (*Misgurnus*), ja selbst bei Ganoiden (*Polypterus* und *Calamoichthys*) treten solche Segelbildungen auf. In allen diesen Fällen haben wir es mit Tieren zu tun, welche entweder an der sandreichen Meeresküste oder in stark schlammführenden Flüssen meist nahe dem Boden leben, so daß wir darin eine spezifische Folge einer derartigen Lebensweise erblicken können. Zudem deuten andere Merkmale auf einen gleichen Aufenthalt hin. Die Annäherung einzelner Formen an den anguilliformen Typus, die Entstehung der Rüssel- und Röhrenschnauzen wäre uns sonst ziemlich unverständlich; vor einem Rätsel stehen wir aber ohne die Annahme eines Lebens im Schlammwasser, wenn wir die Tatsache in Rechnung ziehen, daß *Stomatorhinus* eine pigmentlose Haut aufweist. Die Lichtundurchlässigkeit des schlammigen Wassers löst eben ähnliche Erscheinungen aus, wie wir sie bei Tiefsee oder Höhlenbewohnern treffen.

Worauf uns die ethologische Analyse hinführt, das beweisen uns zuverlässig und unwiderleglich die Literaturangaben über den Fang und die direkte Beobachtung dieser Fische.

Die Flüsse und Seen, in welchen die Mormyren vorkommen (Nil, Kongo, Zambesi, Senegal, Gaboon, Alt-Calabar, Niger usf.), sind seit alter Zeit als stark schlammführende Gewässer bekannt; zudem bestätigen Angaben gelegentlich der Beschreibung

¹⁾ J. Marcusen, Mém. Acad. Sc. St. Pétersbourg 1864, 4, St. Petersburg 1864.

²⁾ C. Linné, Systema naturae, 1735.

³⁾ E. Lacépède, Histoire naturelle des poissons, Paris l'an XI. = 1802, vol. V, p. 618.

⁴⁾ J. Müller, Wiegmanns Arch., 9. Jahrg., Bd. I, p. 7, Berlin 1843.

⁵⁾ Cuvier et Valenciennes, Hist. nat. des poiss. XIX, p. 221. Paris 1846.

einzelner Arten oder Gattungen den Aufenthalt im Schlammwasser. So sagen Cuvier und Valenciennes¹⁾: «M. Geoffroy dit, qu'ils se tiennent dans le fond du fleuve sur le fonds rocailleux». Ähnlich Steindachner²⁾: «Diese *Mormyrus*-Art (*Mormyrops senegalensis*) ist sehr geschätzt und hält sich gerne in ziemlich tiefem, fast stehendem Wasser mit schlammigem Grund auf».

Ferner³⁾: «*Mormyrops deliciosus* hält sich wie die anderen *Mormyrus*-Arten des Senegal nur in bedeutender Tiefe auf und liebt ruhige, tiefe Flußbuchten mit schlammigem Grund.»

Wir können demnach mit Sicherheit annehmen, daß sämtliche *Mormyriden* an ein Leben im lehmig-schlammigen Wasser angepaßt sind und als Folge dieser Anpassung eine Reihe von ganz eigentümlichen Spezialisierungen erworben haben. Allerdings ergeben sich auch im Aufenthaltsort Sonderunterschiede, die aber das Allgemeine nicht zu verneinen vermögen. Es ist höchst wahrscheinlich, daß die Formen vom Typus eines *Mormyrops* und *Gymnarchus* mehr das freie Wasser lieben, daß sich die langschnauzigen Arten dagegen näher dem Grunde oder dem Moorboden aufhalten; es liegen uns in der Tat dahin deutende Literaturangaben vor, die ich bei der Erörterung der Nahrungsweise beifügen werde. Desgleichen beweisen uns etliche Angaben, daß die *Petrocephalus*-Typen ähnlich unseren Karauschen das Ufergras bewohnen, ein Umstand, der ebenfalls aufs engste mit der Ernährung in Zusammenhang steht. All dies beweist nichts gegen unsere Grundannahme; die *Mormyren* sind Schlammwasserfische und alle Sonderheiten in Bau und Aufenthalt sind in diesem Milieu unter dem Einfluß biologischer Momente geworden.

B. Lokomotionsart.

Höchst verschieden, alles Gattungsmäßigen entbehrend, ist die Lokomotion der einzelnen *Mormyridengattungen*, eine Tatsache, welche die Scheidung der Typen wesentlich fördert und die uns recht begreiflich erscheint, wenn wir bedenken, daß die Bewegungen freilebender Tiere mit der Ernährung auf das innigste verbunden sind und als direkter Reiz auf die Lokomotionsorgane rückwirken.

1. *Mormyrops*.

Da die Bewegungsart eines Fisches in erster Linie auf die Gestalt der unpaaren Flosselemente von Einfluß ist, die paarigen dagegen als Balanzierorgane fungieren und deshalb geringeren Wandlungen ausgesetzt sind, sehen wir auch in unserem Fall an jenen die größten Unterschiede hervortreten. Der Typus, den *Mormyrops* hinsichtlich seiner Körpergestalt und Beflossung repräsentiert, entspricht am ehesten dem, welchen ich als sagittiform⁴⁾ vorschlug. Dorsalis und Analis sind einander opponiert und wirken richtunggebend, die Caudalis ist kräftig. Es ist dies der Typus, den neben vielen anderen Fischen auch unser Hecht darstellt. Somit können wir über die Lokomotionsart der *Mormyrops*-Arten nicht im Zweifel sein: sie bewegen sich rasch, reißend und geradlinig vorwärts; ein Ähnliches muß für die gestreckten Formen (*M.*

¹⁾ Cuvier et Valenciennes, l. c., p. 226.

²⁾ Fr. Steindachner, Sitzungsber. der kais. Akademie der Wissensch., Bd. 61, p. 552, Wien 1870.

³⁾ Fr. Steindachner, l. c., p. 556.

⁴⁾ G. Schlesinger, Der sagittiforme Anpassungstypus nektonischer Fische. Verhandl. d. k. k. zool.-botan. Gesellsch. Wien, 1909, Heft 5, p. 140.

attenuatus, *Isichthys*) gelten, wenngleich das zweifellos bodennahe Leben eine mehr schlängelnde Bewegung zur Folge hat.

2. *Gymnarchus*.

Eine ganz vereinzelt dastehende Lokomotion weist *Gymnarchus* auf. After- und Schwanzflosse fehlen gänzlich; letztere dürfte in dem Notochordalfilament enthalten sein, welches die außerordentlich lange, schon am Kopf beginnende Rückenflosse abschließt. Eine derartige Spezialisierung wird uns erklärlich, wenn wir hören, daß *Gymnarchus* in ähnlicher Weise wie die *Lophobranchier* bloß durch «Undulation der Dorsalis» schwimmt, wobei er den Körper vollkommen steif hält. Bei einer so mächtigen Entwicklung der Dorsalis ist es sehr einleuchtend, daß der Fisch durch diese «Wellenbewegungen» imstande ist, sehr rasch und zufolge des steifen, stark kompressen Körpers sehr zielsicher zu schwimmen, eine Tatsache, die mit seiner Nahrungsweise durchaus im Einklang steht.

3. *Petrocephalus*-, *Longibarbis*- und *Campylomormyrus*-Typus.

Wesentlich verschieden ist die Gruppierung von Dorsalis und Analis bei obgenannten Typen. Die beiden Flossen sind zwar auch einander opponiert, doch ist ihre Lagerung an den konvergierenden hinteren Bauch- und Rückenlinien derart, daß sie mit der langgestielten Schwanzflosse gleichsam ein gemeinsames Ruder- und Steuerorgan haben, welches an das der Riffische sehr lebhaft erinnert. Demgemäß dürfte auch die Lokomotion, ähnlich diesen und unserem *Carassius*, mehr ein Schweben zwischen den Gräsern sein, worauf auch die Fangangaben Boulengers¹⁾ bei diesen Formen stimmen. Andererseits dürfte gerade diese terminale Stellung der Flossen bei den Arten mit Röhrenschnauzen insofern von Vorteil sein, als sie dem Körper des Fisches den nötigen Nachdruck nach vorne verleiht. Daß all diese Typen mehr Schwebler als Schwimmer sind, das bedeuten uns die nur bei ihnen spitzen und verhältnismäßig schmalen, verlängerten Pectoralen, das beweist uns auch eine von Boulenger²⁾ mitgeteilte Aquariumbeobachtung Flowers an *Marcusenius isidori*:

«They spend most of their time suspended in midwater, with all their fins and tail in perpetual motion, but occasionally for a short time they will lie on the bottom of the tank with fins motionless.»

Ähnlich ist eine weitere Beobachtung desselben Forschers, doch insofern noch interessanter, als sie eine Form mit starker Kinnschwellung, *Gnathonemus cyprioides*, betrifft; wir hören nichts von «midwater», vielmehr hält sich der Fisch größtenteils nahe dem Boden auf: «They usually keep moving about the bottom of the tank, the pectoral and tail fins being almost constantly in motion, the other fins only occasionally used.»

Wenn dies bei einer Art mit verhältnismäßig kurzem Tastbärtel beobachtet wurde, können wir es um so mehr für die in gleicher Richtung weit höher spezialisierten *Longibarbis*- und *Campylomormyrus*-Typen annehmen.

¹⁾ G. A. Boulenger, Les Poissons du Bassin du Congo, Bruxelles 1901. — Derselbe, Matériaux pour la faune du Congo, Poissons nouveaux, Ann. Mus. Congo-Zool., T. I et II, Paris 1899—1902.

²⁾ G. A. Boulenger, The Fishes of the Nile etc.

4. *Hyperopisus*.

Habe ich schon oben diesen Typus eingehend charakterisiert, so will ich jetzt nur kurz auf die Folgen einer Anordnung von Rücken- und Afterflosse, wie sie diese Art zeigt, hinweisen. Ein derart namhaftes Überwiegen der weit nach hinten gerückten Analis an Länge und Kraft über die Dorsalis muß zur Folge haben, daß der Körper durch ihre Tätigkeit vorne wie durch das Wirken einer hypobatischen Caudalis emporgehoben wird. Ist die Analis in Ruhe, dann sinkt der Vorderteil wieder herab; auf diese Weise kann durch eine Folge von Ruderschlägen dieser Flosse eine pickende Bewegung entstehen, die, wie wir sehen werden, für den Fisch von großer biologischer Bedeutung ist.

5. *Mormyrus*.

Das umgekehrte gilt für *Mormyrus*. Hier überwiegt die Rückenflosse enorm, und zwar um so mehr, je länger die Schnauze wird; Hand in Hand mit beiden Erscheinungen geht auch die Verbreiterung der Brustflosse. Die Erklärung kann uns auch hier nicht ferne liegen und wir wollen sie bei Behandlung der Nahrungsweise zu geben versuchen. Vorläufig sei nur gesagt, daß das wechselweise Tätigsein und Ruhen von Dorsalis und Pectoralis eine tufende Bewegung ergeben muß, die zufolge der Rückenkrümmung in der Richtung des Rüssels erfolgt und durch den Druck der Brustflosse wesentlich verstärkt wird.

C. Nahrungsweise.

1. *Der Mormyrops- und Gymnarchus-Typus.*

Über die Nahrung und Nahrungsaufnahme der einzelnen Mormyren liegen zwar etliche wertvolle Beobachtungen und Angaben vor, entbehren aber vollkommen der Einordnung und Überprüfung; denn selbst in letzter Zeit wurde hinsichtlich der Lebensweise keine scharfe Typentrennung durchgeführt, um so weniger ist dies bei den älteren Autoren der Fall. Meist finden wir nur die Formen mit breitem Maul den engmäuligen gegenübergestellt und erst seit Boulengers Publikationen über die verschiedenen lang-schnauzigen Arten diese von den kurz-schnauzigen getrennt.

Früh schon wurde der Unterschied in der Lebensweise von *Mormyrops* und *Gymnarchus* einer- und den übrigen Arten andererseits erkannt; dies ist weniger verwunderlich, zumal das breite Maul und die spitzen entweder konischen oder gerieften Zähne den Raubfischcharakter deutlich hervortreten ließen, ferner auch diese Formen zufolge ihres häufigeren Fanges öfter untersucht wurden als andere. J. Hyrtl¹⁾ sagt darüber: «*Mormyrus anguillaris* ist ein Raubfisch; die übrigen *Mormyri* sind Pflanzenfresser. Ich habe in dem Magen von *M. anguillaris* einen kleinen *M. oxyrhynchus* halbverdaut gefunden, während die übrigen *Mormyrus*-Arten nur vegetabilische Substanzen in ihren Mägen enthielten.» Der Autor fährt nun in Betrachtungen über die Nahrung der «anderen *Mormyri*», die ich an geeigneterer Stelle wiedergeben will, fort und schließt daran folgende Bemerkungen:

¹⁾ J. Hyrtl, Untersuchungen über *Mormyrus* und *Gymnarchus*. Denkschr. der kais. Akademie der Wissensch. Wien XII, p. 1—22, T. I—VI, Wien 1856.

«Während der Magen von *M. oxyrhynchus* ein starker Muskelmagen ist, ähnlich dem einer *Heterotis* oder *Thryssa*, ist der von *M. anguillaris* ein einfach sackartig erweiterter Darm.»

«Der Magen von *Gymnarchus* stimmt mit jenem von *M. anguillaris* überein. Er enthielt in zwei untersuchten Exemplaren halbverdaute Überreste eines Fisches, der nach den Knochen zu urteilen eine Mormyrenart war.»

Marcusen¹⁾ weist auf den dünnwandigen Magen von *Mormyrops* hin und steht auf dem Standpunkte, daß unsere beiden Arten Raubfische sind, die anderen Mormyren aber nicht phytophag, sondern insectivor. Wir werden im Verlaufe dieser Auseinandersetzungen sehen, wie mit dem Fortschritt der Kenntnisse über die Mormyriden Klärung in diese zufolge mangelhaften Materials extremen Behauptungen kam.

Besonders waren es die Forschungen G. A. Boulengers, welche die Frage um ein mächtiges Stück vorwärts brachten. Schon 1898²⁾ deutete er seine Ansichten über die Nahrung dieser Fischgruppe an: «Moreover, as also pointed out by Hyrtl, and since confirmed by Peters [seine Untersuchungen³⁾ über den Mageninhalt von *Mormyrops zambanense* ergaben: Fische (*Alestes*, *Mormyrus*) und Krebse (*Palaemon*)] and by Fritsch, the *Mormyrops* are carnivorous, like *Gymnarchus*, while the other *Mormyrs* feed exclusively or mainly on vegetable matters and minute animals.» Vervollständigend wurden diese Angaben im Jahre 1901⁴⁾ und blieben bis zur letzten Bearbeitung⁵⁾ dieser Familie zurecht bestehen. Ich zitiere der Vollständigkeit halber beide:

«Les espèces à bouche relativement grande (*Mormyrops*, *Gymnarchus*) se nourrissent surtout des poissons et de crustacés; les autres se contentent de très petites proies — vers, larves d'insectes, crustacés — de végétaux et de matières en décomposition.»

«The species with comparatively large mouths (*Mormyrops*, *Gymnarchus*) feed principally on fishes and crustaceans, the others on tiny animals and vegetables and more or less decomposed matters.»

Die gleiche Meinung vertritt der Autor⁶⁾ gelegentlich der Beschreibung von *Mormyrops anguilloides*:

«The food consists chiefly of small fishes and crustaceans, the larger mouth and the stronger dentition being better suited to predatory habits than is the case in the other *Mormyrids* of the Nile, *Gymnarchus* excepted.»

Dem allen gegenüber finden wir bei Boulenger⁷⁾ selbst eine Stelle, die unsere Ansichten über die Nahrung der *Mormyrops*-Arten etwas anders gestaltet:

«Delhez, qui a observé ce poisson à Boma . . . a constaté que le *Mormyrops deliciosus* se nourrit de préférence de matières animales en putréfaction parmi les herbes des rives, qu'il fréquente en très grand nombre, surtout près des 'chimbeks' des soldats, à l'endroit, où ceux-ci jettent à l'eau les détritrus de toute espèce . . . Peters a trouvé des restes de poissons et de crabes dans l'estomac, observation que je suis à même de confirmer, l'estomac d'un exemplaire, dont j'ai fait l'autopsie, étant rempli d'os de poissons et de membres de crustacés.»

¹⁾ J. Marcusen, l. c., p. 82.

²⁾ G. A. Boulenger, Proc. Zool. Soc., 1898, p. 776, London 1899.

³⁾ C. W. Peters, Naturwissenschaftliche Reise nach Mosambique, Zool. IV. Flußfische, p. 91, Berlin 1868.

⁴⁾ G. A. Boulenger, Les Poissons etc., p. 54.

⁵⁾ G. A. Boulenger, The Fishes of the Nile, p. 28.

⁶⁾ G. A. Boulenger, The Fishes of the Nile, p. 30.

⁷⁾ G. A. Boulenger, Les Poissons etc., p. 59, 66.

Nun treffen wir bei Boulenger¹⁾ eine Fangangabe über *Mormyrops nigricans* welche besagt, daß er an einem Orte erbeutet wird, «où les indigènes jettent détritits de toute espèce».

Ist es nun auch nicht notwendig, aus dem Vorkommen eines Fisches in der Nähe von Abfallstätten seine Räubernatur in Abrede zu stellen — zumal unser Hecht und viele andere Raubfische bei ihrer Gefräßigkeit alles verzehren — so geben uns die vorher angeführten Behauptungen im Verein mit einer weiteren²⁾ Bemerkung über den Magen von *Mormyrops sirenoïdes*, «était rempli de débris de grandes larves d'odonates» einen Anhaltspunkt, die Wandlung dieser Formen zum anguilliformen Typus zu erklären. Wir gelangen also zu dem Endergebnis, daß die Mormyropen zwar Raubfische sind, die allerdings ähnlich unserem Hechte alles, was verzehrbar ist, fressen, die aber in dem Maße, als sie sich dem fluviatilen Benthos zuwenden, mit der Verminderung der raschen Bewegungsfähigkeit leichter zu erhaschender Beute nachjagen, ein Umstand, der sich bei einzelnen Arten in der Streckung und Verengerung der Schnauze und der damit verbundenen Zahnreduktion kundgibt. Damit ist uns der biologische Grund zur Bildung der oben ausgeführten Stufenreihe gegeben.

Ein ausgesprochener Räuber ist *Gymnarchus*, worauf sein außerordentlich breites Maul, das reiche Gebiß und die Fähigkeit einer raschen, zielsicheren Lokomotion deutlich hinweisen.

2. Der *Petrocephalus*- und *Longibarbis*-Typus.

Der Habitus aller Formen, welche ersterem Typus zugehören, ist höchst bezeichnend für ihre Lebensweise und P. Pappenheim³⁾ griff diese Momente gelegentlich der Beschreibung von *Hippopotamyrus castor* sehr treffend heraus, wenn er ihm den Charakter eines *Marcusenius* zuweist, von dem er sich durch die sprungweise und unregelmäßige Zunahme der Zähne nach vorne unterscheidet — bei *Marcusenius* steigen sie allmählich an — und anschließend an die enorm bewurzelten Vorderzähne fortfährt: «Die Krone ist glattrandig mehr oder weniger sanft eingebuchtet. Da sie deutlich vorwärts gerichtet stehen, so bilden sie bei geschlossenem Maule mit den oberen Zähnen etwa einen rechten Winkel. Ihre relative Größe verleiht dem Fisch rein äußerlich zusammen mit dem Kopfprofil etwas vom Habitus der Nagetiere.»

Zudem begegnen wir oft der Bemerkung «Zähne abgestutzt (notched)» ja selbst «abgekaut». Rechnen wir zu all dem noch das, was ich über die Lokomotionsart und den Aufenthalt dieser Formen gesagt habe, so bleibt uns nur die eine Möglichkeit, sie für Pflanzenfresser zu erklären, die vermöge ihrer förmlichen Nagezähne die Wassergräser abbeißen und zerkauen.

Auch hier wird die ethologische Analyse durch die direkte biologische Beobachtung bestätigt.

Fritsch⁴⁾ untersuchte den Mageninhalt von *Gnathonemus cyprinoides*, *Marcusenius isidori* und *Petrocephalus bovei* und fand:

«Den relativ kleinen Magen mit einer grünen, von schwarzen Körnchen durchsetzten Masse erfüllt, welche sich unter dem Mikroskop als deutlich pflanzlicher Natur erwies. Es waren chlorophyllhaltige Reste von Blättchen und schwarze Samenschoten

¹⁾ G. A. Boulenger, Les Poissons etc., p. 59, 66.

²⁾ G. A. Boulenger, Les Poissons etc., p. 63.

³⁾ P. Pappenheim, Zool. Anz., 32, p. 137—139, Leipzig 1907.

⁴⁾ G. Fritsch, Sitzungsber. Akad. Berlin, p. 441—442, Berlin 1891.

von unbekannter Form; tierische Teile waren so spärlich, daß dieselben auch zufällig verschluckt sein konnten; sie schienen Larven von Wasserinsekten und Cyclopiden angehört zu haben.»

Ähnliches hatte weit früher Hyrtl¹⁾ gefunden; seine Untersuchungen ergaben grüne Ballen, die sich als Konvolut von im Wasser wachsenden Cyperaceen oder Gramineen erwiesen. «Umschlossen von diesen vegetabilischen Resten fanden sich allerdings auch animalische Bestandteile, welche jedoch so spärlich waren, daß sie nur zufällig mit den Vegetabilien in den Magen gelangt zu sein schienen. Sie bestanden aus Larven einer Fliegenart, die mit den einheimischen Arten der Gattung *Chironomus*, deren Larven durchaus im Wasser leben, große Verwandtschaft zeigten; ferner aus Larven einer Neuropterenart aus der Familie der Hemerobien und vielleicht aus einer Spezies der Gattung *Osmylus*.»

Anderer Ansicht ist Marcusen²⁾:

«Bei *Petrocephalus* ist der Magen auch verhältnismäßig stark; besonders seitlich zeigen sich bei ihm die beiden Hälften des Magens, da sie durch einen starken in die Höhle einspringenden Wulst getrennt sind. Im Magen eines *Petrocephalus* fand ich Sandballen mit Überresten von Flügeldecken eines Käfers und Insektenlarven. Im Magen der anderen Mormyren erinnere ich mich, immer nur Sand und kleine Würmchen gefunden zu haben, so daß ich keinen Augenblick anstehe, sie für Fleischfresser anzusehen und Hyrtls Behauptung, daß sie mit alleiniger Ausnahme von *Mormyrus anguillaris* als eines Raubfisches sämtlich phytophag seien, entgegenzutreten.»

Peters³⁾ Untersuchungen über den Mageninhalt von *Marcusenius discorrhynchus* und *Gnathonemus macrolepidotus*, der trotz seiner Kinnschwellung mehr dem *Petrocephalus*-Typus zugehört, ergaben Pflanzen und Insekten.

Boulenger äußert sich nur über den Aufenthalt einiger Formen:

Gnathonemus Monteiri (p. 99):⁴⁾ «Dans le Bas-Congo Delhez a observé que le poisson se tient parmi les herbes près de la rive du fleuve.»

Marcusenius nigripinnis (p. 67):⁵⁾ «Plusieurs exemplaires ont été recueillis par M. Delhez à Kutu (lac Léopold II) près des herbes de la rive.»

Stomatorhinus puncticulatus (p. 69):⁵⁾ «Trois spécimens ont été pris par M. Delhez à Boma parmi les herbes et les rochers du fleuve.»

Alle diese Angaben nun beweisen nichts sicheres für eine der beiden Ansichten; denn der Aufenthalt insectivorer Fische fällt mit dem phytophager zusammen. Wir werden aber in eine ganz bestimmte Richtung gewiesen, wenn wir die zwei folgenden Zitate lesen und dabei bedenken, daß wir es in beiden Arten mit Formen zu tun haben, die einen mehr oder minder entwickelten Dermalanhang tragen:

Marcusenius plagiostoma (p. 80):⁴⁾ «Le poisson se tient dans les herbes ou parmi les rochers près de rivage; il recherche les déchets de nourriture que l'on jette à l'eau.»

Gnathonemus Leopoldianus (p. 72):⁵⁾ «Ce poisson se trouve parmi les herbes dans les endroits marécageux.»

Die Formen des reinen *Petrocephalus*-Typus sind also ohne Zweifel Pflanzenfresser; ihre Maulstellung, ihre nagerartigen, abgekauten Zähne, ihr Aufenthalt und ihre Lokomotion sprechen ebenso dafür, wie das Fehlen jeglicher Einrichtungen zum

¹⁾ J. Hyrtl, Anat. Mitteil.

²⁾ J. Marcusen, l. c., p. 82.

³⁾ C. W. Peters, l. c., p. 78.

⁴⁾ G. A. Boulenger, Les Poissons etc.

⁵⁾ G. A. Boulenger, Matériaux etc.

Aufsuchen von Insekten oder *Detritus*-Stücken (Lippen, Rüssel, Tastanhänge u. dgl.) dagegen. Die Annahme aber, daß die Übergangsformen zum *Longibarbis*-Typus Insekten fressen und Detritus durchsuchen, findet ihre Bestätigung einerseits in der Tatsache, daß wir darauf hindeutende Bemerkungen in der Regel bei Formen mit Kinnanhang finden, andererseits in einer Aquariumbeobachtung Flowers¹⁾ an *Gnathonemus cyprinoides*: «Though in a state of nature their habits are apparently nocturnal, in captivity they soon learn to feed by daylight and eagerly devour the finely chopped-up earth-worms, on which they are feed daily.»

So entsprechen die Umwandlungen in der Gestalt der Schnauze dieser Fische einer stufenweisen Änderung der Lebensbedingungen und diese hinwieder bildet den Grund für Formveränderungen, denen wir ohne Zwischenglieder verständnislos gegenüberstünden.

Die Kenntnis dieser Zwischenglieder aber und ihrer ethologischen Bedeutung vermittelt uns das Verständnis der Lebensweise der Endform dieser Reihe, des *Longibarbis*-Typus.

3. Der *Hyperopisus*-Typus.

Über *Hyperopisus* oder *Phagrus*, wie ihn Marcusen²⁾ nennt, liegt uns nur eine einzige Mitteilung über die Nahrung eben von diesem Autor vor:

«Der Magen ist länglich-rund, dickwandig, zusammengedrückt, kugelig; die Muskulatur merkwürdig stark entwickelt; durch die durch starke Vertiefungen getrennten sehnigen Ausbreitungen erinnert er an einen Hühnermagen. Diese starke Muskulatur in Verbindung mit den starken, kugeligen Zähnen hängt wahrscheinlich mit der Nahrung dieser Tiere zusammen, da ich ihren Magen mit den Resten einer kleinen Nilbivalve, einer Art von *Cyclas (cornea?)* angefüllt fand . . . Möglich, daß *Phagrus* auch phytophag ist und seinen hühnerähnlichen Magen nicht bloß zum Verdauen von Mollusken und Würmern gebraucht, sondern auch wie ein Huhn Körner frißt. Wenigstens schrieb mir Bilharz aus Kairo, daß er im Magen von *Mormyrus dorsalis* ein Haferkorn gefunden habe.»

Über den Zweifel, den der Autor hegte, obwohl er nur auf ein Haferkorn begründet war, können wir heute mit Hilfe der ethologischen Analyse Klarheit schaffen.

Vor allem läßt das Gebiß nur eine Deutung zu. Wie ich schon im II. Abschnitt hervorhob, sind Glossohyale und Parasphenoid von *Hyperopisus* mit einem breiten Pflaster kugelliger Zähne besetzt. Der Ausbildung solcher Pflasterzähne, die unter den Mormyren nur diese Art trägt, begegnen wir immer bei Formen, welche eine conchifrage Lebensweise führen (z. B. *Myliobatis*, *Cestracion*, *Ptychodus*, *Placodus*, *Placochelys* usw.). Die Dickwandigkeit des Magens ist ebenso die Folge der Muschelnahrung, wie der harten Pflanzenkost.

Wir können also mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen, daß *Hyperopisus* conchifrag ist und daß ihn die Natur durch die oben geschilderte eigentümliche Anordnung der Dorsalis und Analis und die dadurch ermöglichte nickende Bewegung in vorzüglicher Weise befähigt hat, die Muscheln vom Boden aufzulesen; daraus erklärt sich auch das bei allen anderen Mormyriden fehlende Hervortreten des Unterkiefers.

¹⁾ G. A. Boulenger, Les Poissons etc., p. 52, 53.

²⁾ J. Marcusen, l. c., p. 82.

4. Der *Campylomormyrus*-Typus.

P. Pappenheim¹⁾ fügt an die Zergliederung des schon im II. Abschnitt besprochenen Schädel skeletts dieser röhrenschnauzigen Formen folgende Bemerkung:

«Die seltsame Ausbildung am Schädel von *Campylomormyrus* dürfte in inniger Beziehung zu einer eigenartigen Lebensweise stehen. Leider ist hierüber noch nichts Näheres bekannt. Die Fische sollen, wo sie in der Nähe menschlicher Wohnungen gefunden werden, Detritus fressen. Vielleicht dient ihnen dabei der Rüssel (vielleicht in Verbindung mit der Zunge) als ‚Schlammheber‘.»

Die Fische nähren sich tatsächlich von Abfällen und wohl auch von den an diesen lebenden Wassertierchen. Boulenger²⁾ sagt darüber 1901:

«M. Delhez a pu observer, au Congo, que beaucoup d'espèces recherchent les rives dans le voisinage des habitations pour se nourrir de détritns jettés à l'eau. Il est probable que les espèces à long rostre s'en servent pour saisir les animalcules réfugiés entre les pierres ou enfouis dans la vase et que l'appendice charnu dont leur lèvre inférieure est pourvue est une organe tactile, compensant l'imperfection de la vue dans la recherche de leur nourriture.»

Ähnliche Beobachtungen machte er an *Genyomyrus Donnyi*³⁾ (p. 109):

«Delhez a pêché ces poissons à l'endroit où l'on jette les déchets de cuisine et les détritns de toute espèce; ils recherchent ces matières en putréfaction et se nourrissent, en outre, de petites mollusques et de vers.»

Sechs Jahre später wiederholte er seine Angaben, fand sie also trotz erweiterter Forschungen nur bestätigt, zumal er eine recht typische Form *Campylomormyrus elephas*⁴⁾ zu beobachten Gelegenheit hatte: (p. 105) «pêché à cette dernière localité (Kutu) près des chimbeks indigènes, où il se nourrit de détritns.»

Aus all den Angaben geht für uns hervor, daß wir es in den Arten des *Campylomormyrus*-Typus mit Schlammfischen sensu stricto zu tun haben, daß diese Tiere den am Flußboden liegenden Rückstand von allerlei Abfällen vermöge ihrer ganz eigens spezialisierten Schnauze durchsuchen und Nahrungsbrocken, sicher aber auch Würmer und Insekten daraus aufnehmen. Eine ethologische Betrachtung von Schnauze und Körperform läßt dies sehr begreiflich erscheinen.

Wie ich schon gelegentlich der Charakteristik dieses Typus auseinandergesetzt habe, ist die Schnauze von *Campylomormyrus* eine vorne offene Knochenröhre, von der Haut überzogen und am Ende mit einem wohlausgebildeten Dermalanhang versehen. Nach den Untersuchungen P. Pappenheims⁵⁾ ist eine Kaubewegung irgendwelcher Art gänzlich ausgeschlossen, eine Tatsache, die sich in der weitgehenden Reduktion der Zähne kundgibt. Nun haben wir unter den Fischen Beispiele röhrenförmiger Rostren, wo die Beute ohne jede Kaubewegung durch Herstellung eines Vakuums aufgenommen wird, die *Fistulariidae*, *Centriscidae*, *Syngnathidae* usw.). Wenn auch diese Formen ihre Nahrung pipettenartig aufnehmen, erst schließen, evakuieren und in unmittelbarer Nähe der Beute öffnen, so daß diese in den Rachen gewirbelt wird, so haben wir doch insofern eine Ähnlichkeit vor uns, als auch die *Campylomormyren* durch ein Vakuum die Nahrung aufziehen dürften. Denn bei

¹⁾ P. Pappenheim, Zool. Anz., p. 139.

²⁾ G. A. Boulenger, Les Poissons etc., p. 54.

³⁾ G. A. Boulenger, Les Poissons etc.

⁴⁾ G. A. Boulenger, Les Poissons etc.

⁵⁾ P. Pappenheim, Sitzungsber. Ges. naturf. etc., p. 260 und Zur Variationsstatistik etc., p. 357.

diesem Bau des Rostrums ist nur die Vorstellung denkbar, daß diese Fische die Röhre in den weichen Schlamm oder Detritus stecken, wobei sie der Nachdruck unterstützt, den die unpaaren Flossenelemente zufolge ihrer Anordnung zu geben imstande sind, daß sie dann mit Hilfe des Tastanhanges die Futterstücke finden und in sich aufziehen.

5. Der *Mormyrus*-Typus.

Was G. A. Boulenger¹⁾ vom «Durchsuchen der Steine» von seiten der lang-schnauzigen Formen sagt, gilt von der Gattung *Mormyrus*. Die ganze Gestalt der Fische gewährt uns schon Einblick in ihre Lebensweise. Die Krümmung des Rüssels, die Einlenkung der Kiefer, die eine lebhaftere Bewegung gestatten, endlich die Ausbildung wulstiger Lippen bieten im Vereine mit dem gewölbten Körper, den breiten Pektoralen und der langen Dorsalis einerseits die Möglichkeit, durch eine wirkungsvolle Bewegung in der Richtung des Rostrums mit diesem zu den Steinen und unter dieselben zu gelangen, andererseits die darunter wohnenden Tiere zu spüren und zu erhaschen. Daß diese Formen Kaubewegungen ausführen, erhellt schon aus der Artikulation des Unterkiefers, außerdem liegt eine wichtige Bemerkung Pappenheims²⁾ über das Gebiß von *Mormyrus tapirus* vor: «An den Zähnen kann durch Abkauen eine scheinbar einfache Krone entstehen.»

Für den Beutefang ist die Möglichkeit solcher Bewegungen, zumal die Kiefer am Schnauzenende artikulieren, somit die Lippen gegeneinander gedrückt werden können, von großer Bedeutung.

Worauf uns die ethologische Analyse hinweist, das beweisen uns wieder mehrere direkte Beobachtungen.

Peters³⁾ fand im Magen von *Mormyrus longirostris* Insekten, Marcusens⁴⁾ Untersuchungen an *M. caschive* und *M. kannume* ergaben als Mageninhalt: kleine Würmer. Die sorgfältigste Mitteilung ist eine Aquariumbeobachtung Flowers an *M. kannume*, die G. A. Boulenger⁵⁾ mitteilt:

«Naturally they spend the day quietly on the bottom of the tank, but after night-fall become very active, searching energetically for food. When the light from a match or lamp falls on them in the dark, their eyes shine very remarkably, sometimes white, sometimes gleaming red. They soon learn to feed by daylight, and it is an interesting sight to see them searching the bottom of the tank, examining every stone and cavity with their long snouts, for the pieces of chopped earth-worms, which are daily put in for them to feed on.»

IV. Zusammenfassung.

1. Die Mormyren stellen eine geologisch verhältnismäßig junge Gruppe dar, innerhalb welcher sich in Anpassung an die verschiedensten Lebensbedingungen verschiedene Typen entwickelt haben.

2. Diese verschiedenen Typen können wir nach den bezeichnendsten Gattungen und Arten in sieben Typen zusammenfassen:

¹⁾ G. A. Boulenger, Les Poissons etc., p. 54.

²⁾ P. Pappenheim, Zur Variationsstatistik etc.

³⁾ C. W. Peters, Naturw. Reise etc., p. 83.

⁴⁾ J. Marcusen, l. c., p. 118.

⁵⁾ G. A. Boulenger, The Fishes of the Nile, p. 62.

- | | | |
|--|---|---|
| Kurzschnauzige Formen ohne Kinnanhang. | { | 1. <i>Mormyrops</i> -Typus (<i>Mormyrops</i> , <i>Isichthys</i>).
2. <i>Gymnarchus</i> -Typus (<i>Gymnarchus</i>).
3. <i>Petrocephalus</i> -Typus (<i>Petrocephalus</i> , <i>Marcusenius</i> , <i>Stomatorhinus</i> , <i>Hippopotamyrus</i>).
4. <i>Hyperopisus</i> -Typus (<i>Hyperopisus</i>). |
| Kurzschnauzige Formen mit Kinnanhang. | { | 5. <i>Longibarbis</i> -Typus (<i>Gnathonemus</i>). |
| Langschnauzige Formen. | { | 6. <i>Campylomormyrus</i> -Typus (<i>Genyomyrus</i> , <i>Campylomormyrus</i>).
7. <i>Mormyrus</i> -Typus (<i>Myomyrus</i> , <i>Mormyrus</i>). |

3. Innerhalb dieser Typen treffen wir einzelne biologische Stufenreihen, welche uns ein Bild von der allmählichen Adaptation der Formen an die Lebensweise des Endgliedes geben. Es sind die Reihen: *Mormyrops curtus*—*Isichthys henryi*, *Gnathonemus Bentleyi*—*Gn. longibarbis*, *Genyomyrus Donnyi*—*Campylomormyrus ibis*, *Mormyrus Hasselquisti*—*M. proboscirostris*.

4. Sämtliche Mormyren sind Schlammwasserbewohner; gemäß ihrer Nahrung sind sie entweder rasche Schwimmer (*Mormyrops*, *Gymnarchus*), Schweber im Mittel- oder Bodenwasser (die Arten des *Petrocephalus*, *Longibarbis* und *Campylomormyrus*-Typus) oder Gründler (*Mormyrus*).

5. Lokomotion und Ernährung sowie die damit verbundene Modifikation der einzelnen Organe gehen Hand in Hand. *Mormyrops* ist ein Räuber und schwimmt stoßweise, einzelne Arten gehören dem fluviatilen Benthos an. Gleichfalls ein Raubfisch ist der durch Undulation der Dorsalis sich fortbewegende *Gymnarchus*. Die Formen des *Petrocephalus*-Typus sind phytophage Mittelwasserschweber, die des *Longibarbis*-Typus suchen am Grunde nach Würmern, Insekten und Abfällen.

Campylomormyrus deckt seinen Lebensunterhalt aus dem Detritus, *Mormyrus* gründelt unter Steinen nach Würmern und Insekten.

Während all diese Formen hinsichtlich ihrer Lebensweise mehr oder weniger Beziehungen zeigen, steht *Hyperopisus* als Muschelfresser gänzlich seitab.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien](#)

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [23](#)

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

Artikel/Article: [Zur Ethologie der Mormyriden. 282-311](#)