

Aus dem Hydrobiologischen Laboratorium der Universität Wisconsin (USA) und dem Zoophysiologischen Institut der Universität Tübingen

LAUTE UND LAUTERZEUGUNG
BEIM SÜSSWASSERTROMMLER *APLODINOTUS GRUNNIENS*
RAFINESQUE (SCIAENIDAE, PISCES)*

Von

HANS SCHNEIDER und ARTHUR D. HASLER

Mit 8 Textabbildungen

(Eingegangen am 13. Juni 1960)

Inhalt	Seite
Einleitung	499
Die Lautproduktion der Fische	500
Der Lautapparat	502
Vergleichende Untersuchung der Lautorgane	505
Zur Arbeitsweise des Lautapparates	508
Die Laute des Süßwassertrommlers	509
Diskussion	514
Summary	516
Literatur	517

Einleitung

Nach neueren Untersuchungen sind Lautäußerungen bei Fischen keineswegs so vereinzelt wie bisher angenommen wurde (FISH 1948, 1954; FISH, KELSEY u. MOWBRAY 1952; MOULTON 1958; WINN u. STOUT, im Druck). Die lauterzeugenden Mechanismen sind vielgestaltig und lassen vermuten, daß nicht alle vorkommenden Laute gleich bedeutsam sind. Es erscheint fraglich, ob solche, die durch Zusammenklappen der Kiefer oder durch Reiben von Schlundzähnen entstehen, in allen Fällen biologische Bedeutung haben. Dagegen sind andere, die auf die Tätigkeit spezieller, der Lautproduktion dienender Einrichtungen zurückgehen, ohne Zweifel Ausdruck einer bestimmten Lebensweise. Ihre Bedeutung ist auf zwei verschiedenen Gebieten zu suchen. Sie können ein Mittel darstellen, das der Verständigung der Geschlechter dient (TAVOLGA 1958), daneben könnten sie auch in Form einer Echopeilung zur Orientierung verwendet werden (GRIFFIN 1955).

Ein wohlausgebildeter Lautapparat zeichnet auch die vorwiegend marinen Umberfische (Sciaenidae) aus. Schon DUFOSSE (1874) und

* Die Untersuchungen wurden im Sommer 1959 während eines sechsmonatigen Aufenthaltes in den USA durchgeführt und durch Mittel ermöglicht, die Prof. HASLER von seiten des Office of Naval Research zur Verfügung standen.

SÖRENSEN (1884) beschäftigten sich mit der Frage der Lauterzeugung bei diesen Fischen, aber erst SMITH (1905) erkannte die Zusammenhänge des lauterzeugenden Mechanismus richtig, als er den Lautapparat einiger, in den Küstengewässern der USA heimischer Arten untersuchte. Wenig später befaßte sich TOWER (1908) beim Squeteague (*Cynoscion regalis*) eingehender mit der Wirkungsweise dieses Lautapparates. In jüngster Zeit berichtete DIJKGRAAF (1947) von *Corvina nigra*, einer im Mittelmeer lebenden Art, daß hier ebenfalls die Fähigkeit zur Lauterzeugung vorhanden ist. Von Süßwasser bewohnenden Formen liegen dagegen nur spärliche Angaben vor (SANTOS 1952). Auch der Süßwassertrommler¹, der in seinen heimischen Gewässern im östlichen Teil der USA vielfach in großer Zahl vorkommt und deshalb wirtschaftliche Bedeutung hat, blieb völlig unberücksichtigt. Ziel der vorliegenden Arbeit war daher, bei dieser Art die Entwicklung und den Bau des lauterzeugenden Mechanismus zu studieren, ferner die Bedeutung und die physikalischen Eigenschaften der Laute zu analysieren.

Die Lautproduktion der Fische

Durch Beobachten der Fische auf dem offenen See und im Aquarium versuchten wir, Hinweise auf den Sinn der Laute zu bekommen und nach Möglichkeit Einzelheiten des Verhaltens zu finden. Bei den Versuchen, die Fische im Aquarium zu halten, stellten sich jedoch große Schwierigkeiten ein. Es gelang nicht, den Tieren im Laboratorium Bedingungen zu bieten, die einen normalen Ablauf des Verhaltens gewährleisten. Die Ergebnisse fußen daher fast ganz auf Beobachtungen, die auf dem offenen See gewonnen wurden.

Als am besten geeignetes Gewässer bot sich der Lake Winnebago an. Es ist ein großer seichter See mit einer Fläche von 556 qkm und einer durchschnittlichen Tiefe von 5 m (WIRTH 1959). Der Süßwassertrommler ist in diesem See der zweithäufigste Fisch. Er bevorzugt keine besonderen Regionen, sondern besiedelt ihn gleichmäßig dicht. Das Arbeitsgebiet lag an der Westseite in der Nähe der Stadt Oshkosh und erstreckte sich nach Norden bis zur Thrones Bay, nach Süden bis zum Long Point Reef. Die Beobachtungen wurden von Mitte April bis Ende September durchgeführt. Großzügige Unterstützung des Conservation Department in Oshkosh erleichterte die Arbeit erheblich. Vor allem danken wir TOM WIRTH und seinen Mitarbeitern für die vorbildliche Zusammenarbeit.

Der Süßwassertrommler ist ein spät laichender Fisch. Unter günstigen Bedingungen beginnt die Laichzeit Anfang Juni und zieht sich

¹ Süßwassertrommler ist die deutsche Übersetzung des in den USA geläufigen Namens *freshwater drum*.

häufig über eine längere Periode hin. In manchen Jahren sind Mitte Juli, ja noch im August laichende Fische beobachtet worden. Außer der Bereitschaft der Fische spielt die Wassertemperatur die ausschlaggebende Rolle für den Beginn und die Dauer der Laichzeit. Die Temperatur muß mindestens 20° C betragen, damit die Fische in Laichstimmung kommen (WIRTH 1958). Die Ergebnisse sind daher stets unter Berücksichtigung der Temperatur- und Wetterverhältnisse zu betrachten.

Im zeitigen Frühjahr trommelten die Fische noch nicht. Die ersten kurzen und wenig wiederholten Laute konnten Ende April und Anfang Mai gehört werden. Öfter trommelten die Fische erst in der zweiten Maihälfte, als die Wassertemperatur auffällig zu steigen begann. 1959 stieg vom 28. April bis 28. Mai die Wassertemperatur im Lake Winnebago von 6 auf 19° C. In der zweiten Maihälfte waren die Laute häufiger zu hören, da mehr Fische trommelten und die Laute länger dauerten. Bei anhaltend schönem Wetter stieg bald darauf die Wassertemperatur auf 20° C. Damit war eine wichtige Voraussetzung für den Beginn des Laichens erfüllt. Die Trommeltätigkeit der Fische stieg weiter an und erreichte vor und während der Laichzeit den Höhepunkt. Dabei stellte sich ein täglicher Rhythmus ein. An diesen Tagen — es war zwischen dem 4. und 8. Juni — herrschte morgens bis etwa gegen 10 Uhr vollkommene Ruhe, obwohl die Sonne am wolkenlosen Himmel schon hoch stand und die Lufttemperatur bei 23° C lag. Einzelne Fische begannen während der darauffolgenden Stunden zu trommeln. Zwischen 12 und 13 Uhr änderte sich die Situation schnell. Die Zahl der trommelnden Fische nahm nun sehr rasch zu, und von etwa 14 Uhr an schienen alle reifen Männchen zu trommeln. Um diese Zeit war regelmäßig ein einheitliches und intensives Brummen vernehmbar, aus dem die Laute einzelner Individuen nur mit Mühe herausgehört werden konnten. Dieses Trommelkonzert hielt während der nächsten Stunden unvermindert an. Erst gegen 19 Uhr ging die Zahl der trommelnden Fische merklich zurück. Bei Sonnenuntergang waren nur mehr wenige Fische zu hören, die bald darauf ebenfalls verstummten. Sofern keine Bewölkung herrschte, wiederholte sich das täglich.

Die zeitliche Begrenzung der Trommeltätigkeit auf den Nachmittag ist auffällig. Die Sonneneinstrahlung und die Wassertemperatur dürften hierfür die Ursachen sein. An einem dieser Tage war der Himmel überwiegend bewölkt, und die Tiere blieben stumm. Als es gegen 15 Uhr aufklarte, begannen bald darauf die Fische, in steigendem Maße zu trommeln. Die Sonneneinstrahlung kann aber nicht die einzige Ursache sein, denn auch am Morgen, wenn die Fische noch nicht trommeln, sind die Lichtverhältnisse auf diesem See schon ausgezeichnet, jedenfalls viel besser als während der Abendstunden. Die tägliche Änderung der

Wassertemperatur ist als zweiter, die Aktivität bestimmender Faktor sehr gut denkbar. Gegen 21 Uhr begann die Wassertemperatur stets zu sinken und ging im Laufe der Nacht um 2° C zurück. Der Tiefstand hielt bis gegen 10 Uhr morgens an. Mit der nun merklich steigenden Temperatur fingen auch die Fische wieder zu trommeln an.

Die Männchen waren mehrere Tage früher laichreif als die Weibchen. Als auch sie dieses Stadium erreicht hatten, begann das Laichen. Zu dieser Zeit lag die Wassertemperatur ständig zwischen 21 und 23° C. Das Laichen fand an sonnigen Tagen bei unbewegtem See statt. Sowohl im offenen See als auch in den Buchten konnten laichende Fische beobachtet werden. Gruppen von 15—20 Fische kamen an die Oberfläche und schwammen langsam und in geringem Abstand durch das Wasser. Dabei laichten sie ab. WIRTH (1958) berichtet, daß mitunter mehrere Hundert Fische zum Laichen an die Oberfläche kommen können. Solch große Schulen waren in diesem Jahr an keiner Stelle zu beobachten. Die Eier der Fische haben einen Durchmesser von 1 mm und treiben pelagisch im Wasser. Bei anhaltend schönem Wetter war in wenigen Tagen abgelaicht. Mit dem Ende der Laichzeit erfolgte ein äußerst abrupter Abfall der Trommelaktivität. Viele Fische schienen nun das Trommeln ganz eingestellt zu haben, denn nur so ließ sich die geringe Zahl der Laute erklären.

Während der folgenden Wochen ging die Trommeltätigkeit mehr und mehr zurück. Gegen Ende August — die Wassertemperatur betrug immer noch 23° C — waren die Laute schon sehr selten. Bei einem halbstündigen Hören während eines sonnigen Tages konnte höchstens mit einer Lautserie gerechnet werden. Im September trommelten die Fische nicht mehr.

Der Lautapparat

Die intensiven Laute dieser Fische lassen einen gut ausgebildeten Lautapparat in Verbindung mit einem wirksamen Resonator erwarten. Die Präparation der Leibeshöhle bestätigt das in klarer Weise.

Die Schwimmblase des Süßwassertrommlers ist äußerst voluminös und nimmt einen großen Teil der Leibeshöhle ein (Abb. 1). Das Vorderende ist breit und stumpf und liegt dicht hinter dem Schädel. Sie verbreitert sich nach hinten, erreicht etwa in der Mitte den größten Durchmesser und endet in der Nähe des Afters mit einem nach unten gezogenen spitzen Ende. Im Bereich des vierten Wirbels ist sie fest mit der Wirbelsäule verwachsen, so daß sie sich kaum ohne Beschädigung ablösen läßt. Die Schwimmblase ist völlig ungegliedert und zeigt auch keinerlei Anhänge, wie sie von manchen anderen Vertretern dieser Familie bekannt sind (TOWER 1908). Die kräftige Wand besteht aus drei Schichten. Außen befindet sich eine Lage von zirkulär verlaufenden

kräftigen Fasern, auf die nach innen Bindegewebe und das innere Epithel folgen.

Auf beiden Seiten der Schwimmblase liegt je ein stattlicher und auffallender Muskel. Die normale Lage des rechten Muskels in der

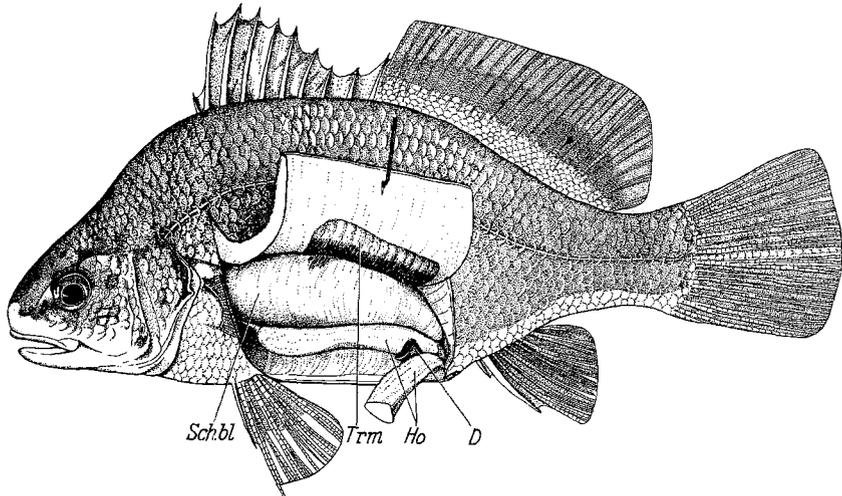


Abb. 1. Geöffnete Leibeshöhle eines geschlechtsreifen Männchens. Die große Schwimmblase und der der Körperwand ansitzende Trommelmuskel fallen besonders auf. *D* Darm (abgeschnitten); *Ho* Hoden; *Schbl* Schwimmblase; *Trm* Trommelmuskel

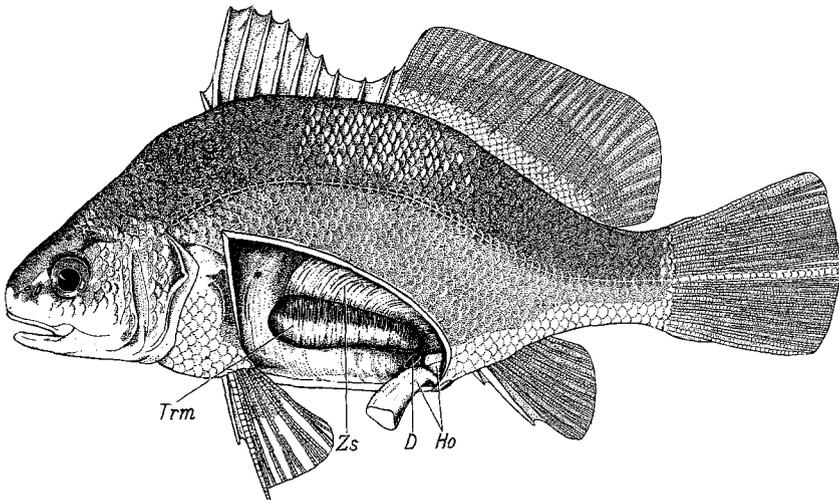


Abb. 2. Rechter Trommelmuskel mit der an ihm ansetzenden Zentralsehne in normaler Lage nach Entfernen der Eingeweide. *D* Darm (abgeschnitten); *Ho* Hoden (teilweise entfernt); *Trm* Trommelmuskel; *Zs* Zentralsehne

Leibeshöhle zeigt Abb. 2. Die Muskeln beginnen etwa in der Mitte der Leibeshöhle und ziehen in gerader Richtung nach hinten bis fast an deren Ende. Bei 30 cm langen Tieren beträgt ihre Breite etwa 7 cm.

Sie wölben sich in die Leibeshöhle vor, vornehmlich in ihrem kräftigen unteren Teil. Im Gegensatz zu den übrigen Muskeln der Fische haben sie eine auffallende tiefrote Farbe. Die untere Hälfte wird überdeckt von dem zarten und mäßig pigmentierten Peritoneum. Es lagert den Muskeln von ventral her bis ungefähr zur Mitte auf und zieht dann zur Schwimmblase. Die Fasern der Muskeln haben ihren Ursprung an der seitlichen Körperwand und inserieren an einer Sehne, die beide Muskeln verbindet. Diese Zentralsehne nimmt ihren Ausgang auf der Innenseite der Muskeln, etwa auf der Höhe, auf der das Peritoneum die Muskeln verläßt und umfaßt dorsale und laterale Abschnitte der Schwimmblase. Die Anfangsteile der Zentralsehne auf den Muskeln sind relativ dünn, der übrige Teil stellt eine großflächige und derbe Sehnenplatte dar. Alle Fasern der beiden Muskeln enden an dieser Sehne. Die untersten Fasern inserieren an ihren Unterrändern, die oberen auf den den Körperwänden zugekehrten Seiten (s. Abb. 4). Am oberen Rand der Muskeln ist die Sehne von zahlreichen feinen Spalten durchsetzt, durch die Fasern der äußeren Schwimmblasenhülle hindurchziehen und sich an der seitlichen Körperwand anheften. Besonders zahlreich sind sie in den Vorderabschnitten der Muskeln. Die Sehnenfäden dienen dazu, die Schwimmblase in der Leibeshöhle zu verankern. Die Muskeln liegen der Schwimmblase nicht unmittelbar auf, stets befindet sich zwischen ihr und den Muskeln ein dickes Fettgewebepolster. Mit dem allgemeinen Körperwachstum der Fische vergrößern sich auch die Muskeln in erheblichem Maße. Bei alten Individuen erscheinen sie immer als äußerst dicke und lange Wülste, die sich weit in die Leibeshöhle vorwölben.

Beide Muskeln werden von Zweigen der Spinalnerven innerviert. Diese ziehen auf der Innenseite der Körpermuskulatur ventralwärts. Oberhalb der Muskeln erscheinen feinere Seitenzweige, die in diese eintreten. Gewöhnlich beteiligen sich vier Spinalnerven auf jeder Seite an der Innervierung der Muskeln.

Diese geschilderten Verhältnisse gelten ausschließlich für das männliche Geschlecht. Die Schwimmblase der Weibchen ist ebenfalls groß und in der gleichen Weise wie bei den Männchen am dorsalen Vorderende mit der Wirbelsäule verwachsen. Ebenso wird sie durch Sehnenfäden in ihrer Lage in der Leibeshöhle festgehalten. Dagegen fehlen fast immer die für die Männchen so charakteristischen Muskeln. Nur hin und wieder finden sich an der gleichen Stelle rudimentäre Muskeln. Sie haben etwa die gleiche Breite wie bei den Männchen, sind jedoch äußerst kurz und aus wenigen bleichen Fasern aufgebaut. Die Zentralsehne fehlt dagegen immer. An ihrer Stelle läßt sich bei den Weibchen nur eine zarte und durchsichtige Bindegewebshaut beobachten, die die Schwimmblase von den Nieren trennt.

Bei der Untersuchung fällt auf, daß immer nur Männchen von einer bestimmten Größe diesen Lautapparat besitzen. Jungfische lassen dagegen noch jede Andeutung vermissen. Daraus läßt sich entnehmen, daß der Lautapparat offensichtlich erst auf einem späteren Entwicklungsstadium angelegt wird. Genauerem Aufschluß über den Zeitpunkt der Bildung liefert die Präparation zahlreicher Tiere, deren Alter an Hand der Schuppenstruktur genau bestimmt ist. Ein- bis zweijährige Fische haben noch keinen Lautapparat. Es fehlen sowohl die Trommelmuskeln als auch die Zentralsehne. Wie bei den reifen Weibchen ist die Schwimmblase lediglich durch eine feine Haut von den darüber liegenden Organen getrennt. Drei Jahre alte Fische haben dagegen bereits den normalen und funktionstüchtigen Lautapparat, mit dem sie Trommel- und Knurrlaute erzeugen. Er muß also im Laufe des dritten Lebensjahres gebildet werden. Weitere Untersuchungen an Fischen dieser Altersstufe fördern alle Entwicklungsstadien zutage.

Die Muskeln erscheinen auf beiden Seiten zur gleichen Zeit. Die Fasern sind sofort auf der ganzen Breite der späteren Muskeln feststellbar, aber noch bleich und außerordentlich kurz, so daß die Muskeln zunächst nur als feine Bänder in Erscheinung treten. Im Laufe der weiteren Entwicklung vermehren sich die Fasern, werden länger und nehmen die rote Farbe an.

Die Zentralsehne entsteht aus der feinen und durchsichtigen Bindegewebshaut, die sich bei den Jungfischen zwischen Schwimmblase und Nieren befindet. Durch Einlagerung kräftiger Fasern verdickt sich die Sehnenplatte und wird undurchsichtig. Gleichzeitig verlängert sie sich nach den Seiten und verbindet sich mit den Trommelmuskeln. Die Muskeln sind stets früher ausgebildet als die Zentralsehne. Drei Jahre alte Männchen sind geschlechtsreif. Die Ausbildung des Lautapparates fällt demnach mit der Reife zusammen.

Vergleichende Untersuchung der Lautorgane

Von den zahlreichen Arten der Familie Sciaenidae leben nur äußerst wenige im Süßwasser. Fast alle sind Meeresbewohner und bevorzugen dort seichte Küstenzonen mit warmem Wasser. Die Gewässer um die Vereinigten Staaten bieten daher zum Teil ein vorzügliches Wohngebiet, und es ist nicht verwunderlich, daß viele Arten an der Atlantik-, Golf- und der kalifornischen Pazifikküste vorkommen. Von manchen Arten ist seit längerer Zeit bekannt, daß sie Laute erzeugen (JORDAN 1905, SMITH 1905, TOWER 1908). Vielfach war diese besondere Fähigkeit Anlaß für den Namen von Fischarten. Namen wie Croaker, Drummer, Black Croaker, Red Drummer deuten darauf hin. Im Rahmen dieser Arbeit sollte eine vergleichende Untersuchung weiteren Aufschluß geben über das Vorkommen von Lautapparaten und ihren Bau bei anderen

Arten dieser Familie. Es konnten insgesamt 12 Arten untersucht werden, die 7 Gattungen angehören. Daß diese Untersuchung so breit angelegt werden konnte, verdanken wir der Liebenswürdigkeit von Dr. LOREN P. WOODS, Curator of Fishes im Chicago Natural History Museum. Er stellte die Fische der Sammlung bereitwilligst zur Verfügung.

Gattung *Bairdiella*. *Bairdiella chrysoleuca* GÜNTHER: Diese Art ist in der Panama Bay beheimatet. Der Lautapparat läßt zwar erkennen, daß er nach dem gleichen Prinzip gebaut ist wie bei *Aplodinotus grunniens*, doch weicht er recht beträchtlich von den dort verwirklichten Verhältnissen ab. Die langen Fasern der tiefrot gefärbten Trommelmuskeln entspringen auf der Ventralseite in der Nähe der Mittellinie und ziehen weit nach oben. Da die Muskeln fast so breit sind wie die Leibeshöhle lang ist, kleiden sie diese fast vollständig aus. Im Bereich der Insertion an der Zentralsehne sind sie am stärksten. Die Zentralsehne ist auffallend schmal. Von ventral gesehen hat sie lediglich eine Breite von etwa 7 mm. Der größte Teil der Muskeln ist somit gut sichtbar. Da die Fische dieser Art sehr groß werden, dürften die Männchen imstande sein, mit Hilfe dieses gut entwickelten Lautapparates kräftige Laute zu erzeugen. Die Weibchen haben keinen Lautapparat.

Bairdiella chrysur LACÉPÈDE: Von dieser Art berichtet TOWER (1908), daß die Männchen einen Lautapparat besitzen. Für die vorliegenden Untersuchungen standen Tiere mit einer Länge von 17,5—18,5 cm zur Verfügung, das sind etwa 2 Jahre alte Fische. Auf diesem Stadium war noch keine Andeutung eines Lautapparates erkennbar. Das läßt den Schluß zu, daß genau wie beim Süßwassertrommler der Lautapparat erst mit Erreichen der Reife angelegt wird. Gleiches gilt sicherlich auch für die bei Panama beheimatete Art *Bairdiella ensifera* JORDAN u. GILBERT, ebenso für *Bairdiella ronchus* CUVIER, deren Vertreter an den tropischen Atlantikküsten leben. Auch hier standen nur unreife, etwa 2 Jahre alte Tiere zur Verfügung, bei denen der Lautapparat fehlte.

Gattung *Eques*. *Eques lanceolatus* LINNÆUS: Diese Fischart ist im Golf von Mexiko beheimatet und weist eine eigentümliche Körperform auf, die die Verwandtschaft mit den übrigen, im allgemeinen unauffälligen Soaieniden nicht ohne weiteres erkennen läßt. Die Seiten des Körpers sind durch je zwei kräftige, braune Streifen geziert. Der After liegt in der Mitte zwischen den Bauch- und der Afterflosse, d. h. die Leibeshöhle ist sehr kurz. Der Lautapparat, der bei dieser Fischart gleichfalls nach dem bekannten Prinzip gebaut ist, paßt sich diesen Verhältnissen an. Die Trommelmuskeln sind sehr schmal, und die langen Fasern reichen weit nach oben. Der ventrale Rand der Muskeln ist nach unten bogenförmig ausgebuchtet.

Gattung *Genyonemus*. *Genyonemus lineatus* AYRES: Der geläufige Name Croaker weist schon darauf hin, daß es sich um eine Art handelt, die einen Lautapparat besitzt. Die schlanke Fischart, der der charakteristische, stark in die Höhe gezogene Rücken fehlt, findet sich an der Küste des südlichen Kalifornien bis in die Gegend von San Franzisko. Die Muskeln des Lautapparates sind sehr groß und bedecken einen beträchtlichen Teil der Leibeshöhle. Die sehr langen Fasern ziehen weit nach oben und inserieren an einer relativ schmalen und kräftigen Zentralsehne. Der obere Rand der Muskeln verläuft gerade, während der untere tief nach unten ausgebuchtet ist. Etwa in der Mitte der Muskeln entspringen die Fasern am weitesten ventral. Von der äußeren Hülle der Schwimmblase zweigen auf der ganzen Breite der Muskeln auffallend viele und starke Sehnenfäden ab, die durch die Zentralsehne hindurch zur Körperwand ziehen.

Gattung *Leiostomus*. *Leiostomus xanthurus* LACÉPÈDE: Fische dieser Art leben an der Golfküste der USA und sind unter dem Namen Posteroaker bekannt. Der nur im männlichen Geschlecht vorkommende Lautapparat läßt sich noch am ehesten mit dem des Süßwassertrommlers vergleichen. Die Muskeln haben etwa die gleiche Breite und Länge wie dort, sind aber nicht so kräftig. Sie werden von dem hier völlig schwarzen Peritoneum überdeckt. Die Fasern, die die Schwimmblase an der Körperwand verankern, treten am Hinterende der Muskeln gehäuft auf. Die Zentralsehne ist kräftig, derb und relativ breit.

Gattung *Menthicirrhus*. *Menthicirrhus americanus* LINNAEUS: Es ist eine lange und niedere Fischart mit fast drehrundem Körper, die die Golf- und Atlantikküste bis hinauf zur Chesapeake Bay bewohnt. Infolge des Körperbaus ist auch die Leibeshöhle sehr niedrig, die Körperwände sind dick und äußerst muskulös. Sowohl im männlichen als auch im weiblichen Geschlecht fehlen jegliche Andeutungen des für die bisher untersuchten Arten so charakteristischen Lautapparates. Die Fische sind offensichtlich nicht in der Lage, Laute nach dem üblichen Prinzip zu erzeugen.

Menthicirrhus nasus GÜNTHER: Diese in den Gewässern bei Panama lebende Art unterscheidet sich von der vorhergehenden vor allem durch das weit nach vorne gezogene Rostrium. Lautapparate sind nicht ausgebildet; sie fehlen auch bei den Vertretern der nächsten, an der Küste Floridas vorkommenden Art *Menthicirrhus littoralis* HOLBROOK.

Gattung *Ophioscion*. *Ophioscion scierus* JORDAN u. GILBERT: Fische dieser Art leben in den Gewässern der Panama Bay. Alle Tiere haben einen stark in die Höhe gezogenen Rücken, wie er für die meisten Sciaeniden so charakteristisch ist. Während auch hier die Weibchen keinen Lautapparat besitzen, ist er bei den Männchen nach dem herkömmlichen System gebaut. Die Muskeln erscheinen in Form von großen rechteckigen Platten von ziemlicher Stärke, die ihren Sitz im vorderen Teil der Leibeshöhle haben, sie reichen nicht sehr weit nach hinten. Die Fasern enden hoch oben an einer schmalen Zentralsehne.

Gattung *Micropogon*. *Micropogon furnieri* DESMAREST¹: Diese Fischart ist in den atlantischen Küstengewässern Mittelamerikas und des nördlichen Südamerika beheimatet. Die Tiere zeichnen sich gleichfalls durch den Besitz eines gut entwickelten Lautapparates aus, der sich in mehrfacher Hinsicht von dem anderer Sciaeniden unterscheidet (Abb. 3). Die aus vielen Fasern bestehenden Trommelmuskeln sind sehr breit und bilden eine zusammenhängende Muskellage, da sie auf der Ventralseite miteinander verbunden sind. Nach oben setzen sich die Muskeln in die Zentralsehne fort, die im vorderen Teil ihre größte Breite aufweist und sich nach hinten bis auf wenige Millimeter verschmälert. Der Vorderabschnitt der Zentralsehne ist mit Ausnahme der seitlichen Ränder fest mit der Schwimmblasenwand verwachsen. Die Wand der Schwimmblase ist äußerst kräftig und vor allem im vorderen dorsalen Teil derart verstärkt, daß sie auch

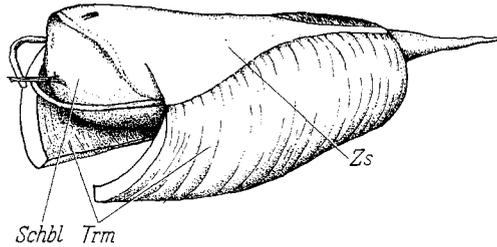


Abb. 3. Lautapparat und Schwimmblase von *Micropogon furnieri* (aus der Leibeshöhle herauspräpariert).
Schbl Schwimmblase; Trm Trommelmuskel;
Zs Zentralsehne

¹ Die Tiere für diese Untersuchung stellte uns freundlicherweise Dr. W. HERBERT ALLSOPP, Fishery Research Officer, Georgetown (Britisch Guayana), zur Verfügung, wofür wir herzlich danken.

ohne vollen Gasinhalt fast den normalen Umfang behält. Etwa in ihrer Mitte entspringt zu beiden Seiten je ein fadenförmiger, hohler Ausläufer, der zwischen Schwimmblasenwand und Zentralsehne nach vorn zieht und über das Vorderende der Schwimmblase hinausreicht.

Dieser stark abgewandelte Lautapparat findet sich nicht nur bei den Männchen, sondern in gleicher Ausbildung auch bei den weiblichen Tieren, die demnach ebenfalls in der Lage sind, Laute zu erzeugen. Untersuchungen an zweijährigen, unreifen Fischen dieser Art ergaben überraschend, daß auch sie bereits einen voll entwickelten Lautapparat besitzen. Der genaue Zeitpunkt seiner Bildung ließ sich noch nicht feststellen, da keine jüngeren Tiere verfügbar waren.

Zur Arbeitsweise des Lautapparates

Die Trommelmuskeln bilden zusammen mit der Zentralsehne den lauterzeugenden Apparat. Durch seine Tätigkeit wird der Resonator —

die gasgefüllte Schwimmblase — in Schwingungen versetzt. Es erhebt sich die Frage, auf welche Weise der Lautapparat den Resonator zum Schwingen bringt. SMITH (1905) berichtet von *Cynoscion regalis*, daß die Muskeln in enger Verbindung zur Schwimmblase stehen. Es ist daher leicht denkbar, daß während der Kontraktionen der Trommelmuskeln die Fasern an der Schwimmblasenwand reiben und so den Schall erzeugen. Bei dieser Arbeitsweise würde die Zentralsehne lediglich den kräftigen Gegenpol für die sich kontrahierenden Muskelfasern bilden.

Beim Süßwassertrommler müssen die Verhältnisse dagegen anders sein. Wie auf Abb. 4 ersichtlich ist, liegen die beiden Muskeln der Schwimmblasenwand nicht direkt auf, sondern sind durch ein dickes Fettgewebepolster von ihr getrennt. Nur die Zentralsehne hat unmittelbaren Kontakt mit der Schwimmblase. Es sind also sicherlich nicht die Muskeln, sondern die Sehne, die auf die Schwimmblase einwirkt. Zwei Möglichkeiten der Lauterzeugung sind denkbar. Kontrahieren sich die beiden Muskeln gleichzeitig und äußerst rasch, dann schlägt die kaum dehnbare Sehne

auf die Schwimmblasenwand auf und löst einen kurzen Schallstoß aus. Ferner kann man annehmen, daß die Kontraktionen der beiden Muskeln phasenverschoben erfolgen und die Sehne abwechselnd nach

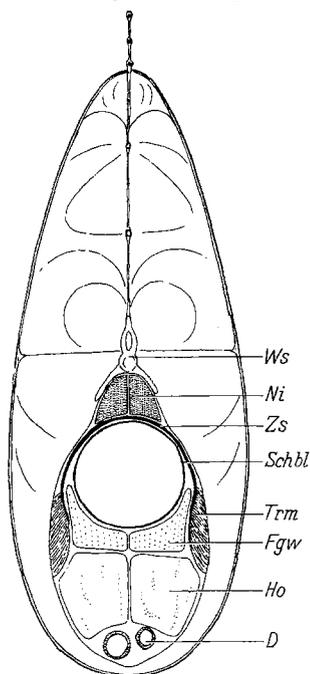


Abb. 4. Schematischer Querschnitt durch die Leibeshöhlenregion auf der Höhe des Lautapparates. Trommelmuskeln und Zentralsehne sind in ihrer Anordnung gut erkennbar. D Darm; Ho Hoden; Fgw Fettgewebe; Ni Niere; Schbl Schwimmblase; Trm Trommelmuskel; Ws Wirbelsäule; Zs Zentralsehne

links und rechts über die Schwimmblasenwand hinweggezogen wird. Beide Methoden sind zur Erzeugung von Schall anwendbar, wie man sich leicht an Hand eines Modellversuchs überzeugen kann. Sowohl durch Klopfen auf einen luftgefüllten Gummiballon als auch durch Reiben läßt sich Schall erzeugen. Nach welcher Methode der Lautapparat bei *Aplodinotus grunniens* arbeitet, ließ sich noch nicht entscheiden, da gefangene Tiere nie trommelten und auch bei Vivisektion die Muskeln völlig in Ruhe blieben. Nach den Angaben von TOWER (1908) scheinen sich bei *Cynoscion regalis* die beiden Muskeln synchron zu kontrahieren. Besonderer Prüfung bedürfen die Verhältnisse bei jenen Arten, deren Zentralsehne sehr schmal, oft nur wenige Millimeter breit ist. Ob sie ausreicht, den Resonator anzuregen oder ob die Muskeln unmittelbar einwirken, müssen weitere Untersuchungen klären.

Die Laute des Süßwassertrommlers

Methode. Die Laute der Fische wurden auf dem See auf Tonband aufgenommen und später im Laboratorium mit Hilfe eines Kathodenstrahl-Oszillographen (Tektronix Typ 531) eingehend untersucht. Zur Aufnahme der Laute diente ein mit Lithiumsulfatkristallen arbeitendes piezoelektrisches Unterwassermikrophon (Typ H 11 des Underwater Sound Reference Laboratory, Orlando, Fl.). Es arbeitet linear zwischen 5 und 2000 Hz. Als Tonbandgerät eignete sich gut der Magnecorder PT 6—6 J der Magnecord Div. of Midwestern Instr. Corp., Tulsa, Oklahoma. Eine 12 V Batterie diente auf dem See als Stromquelle in Verbindung mit einem Wandler, der den Gleichstrom in Wechselstrom von 110 V Spannung umformte. Neben dieser Ausrüstung stand noch eine zweite, einfachere zur Verfügung, die als Fishphone im Handel erhältlich ist (Erzeugnis der Firma Engineering Res. Corp., Shreveport, Louisiana). Sie besteht aus einem Mikrophon und Transistorverstärker und ermöglicht das Abhören von Unterwassergeräuschen mit Hilfe von Kopfhörern.

1. Die Trommellaute. Die Laute, die die Fische in ihrer gewohnten Umgebung hervorbringen, können am treffendsten mit der Bezeichnung Trommellaute charakterisiert werden, da sie schnellen Trommelwirbeln am ehesten vergleichbar sind. Bereits beim Hören läßt sich feststellen, daß das Grundelement dieser Laute ein kurzdauernder und rasch abklingender Schallstoß ist; er wird im folgenden als *Impuls* bezeichnet. Da diese Impulse in rascher Folge erzeugt werden, erscheint eine Impulsreihe unserem Ohr als zusammenhängender Laut. Der im folgenden häufig gebrauchte Ausdruck *Laut* kennzeichnet also immer eine *zusammenhängende Impulsfolge*, der Begriff *Lautserie* demnach eine *Folge von mehreren, durch kurze Pausen getrennte Impulsfolgen*.

Die Länge dieser Impulsfolgen schwankt außerordentlich, doch tritt eine Art von Lauten deutlich hervor. Es sind besonders lange und regelmäßige Laute, deren Dauer zwischen 3 und 5 sec liegt. Weniger einheitlich sind andere Kurzlaute, von erheblich geringerer Dauer. Die meisten haben eine Länge von etwa $\frac{1}{2}$ sec. Diese Angabe kann allerdings nur als grober Richtwert betrachtet werden, da die Abweichungen

mitunter außerordentlich groß sind. Laute, die nur etwa 200 msec dauern, sind ebenso in diese Gruppe einzuordnen wie andere, die bis zu 1 sec anhalten.

Einzelne Laute erzeugen die Fische recht selten. Gewöhnlich senden sie eine Lautserie aus, die sich aus einer wechselnden Zahl von Lauten aufbaut. Innerhalb einer solchen Serie sind die Laute durch kurze Unterbrechungen von 200—500 msec getrennt. Auf die Lautserie folgt regelmäßig eine Pause von mindestens einigen Sekunden, sofern die Fische nicht überhaupt erst nach einiger Zeit wieder zu einer neuen Serie von Trommellauten ansetzen.

Bei Beginn der Trommeltätigkeit am Morgen sind die Lautserien kurz. Sie enthalten gewöhnlich einen Hauptlaut von 3—5 sec Dauer, dem entweder ein bis zwei oder auch mehrere Kurzlaute vorausgehen oder nachfolgen. Mit der sich steigernden Trommeltätigkeit verändert sich der Charakter der Lautserien sehr schnell. Die Zahl der Laute nimmt zu, gleichzeitig treten die langen, regelmäßigen Hauptlaute vermehrt auf. Zur Zeit der stärksten Trommeltätigkeit während der Nachmittagsstunden erreichen die Lautserien ihre größte Dauer. Sie können nun bis zu 1 min oder noch länger anhalten, ehe wieder eine längere Unterbrechung folgt. Gleichzeitig treten die Kurzlaute mehr und mehr in den Hintergrund oder verschwinden sogar vollständig. Es reihen sich nun in gleichmäßiger Folge Hauptlaute von mehreren Sekunden Dauer aneinander, die nur durch kurze Pausen getrennt sind. Sofern noch Kurzlaute vorkommen, beschränken sie sich auf den Anfang der Serie. Bei abnehmender Trommeltätigkeit im Laufe der späten Nachmittags- und Abendstunden geht die Zahl der Laute, die eine Serie bilden, wieder zurück, und schließlich gleicht der Charakter der Trommellaute dem der morgendlichen.

2. Die Knurr-laute. Eine zweite Art von Lauten unterscheidet sich erheblich von den Trommellauten. Die Fische scheinen sie allerdings in ihrer normalen Umgebung nie zu erzeugen, sondern sie sind nur von reifen Männchen zu hören, die während der Laichzeit oder kurz danach in Gefangenschaft geraten. Nimmt man ein solches Tier in die Hand, dann ist deutlich zu spüren, wie die Flanken in gewissen Zeitabständen vibrieren. Es ist sicher, daß die Vibrationen auf die Tätigkeit der Trommelmuskeln zurückzuführen sind. Wiederholt man das Experiment unter Wasser und kontrolliert gleichzeitig über die Registrieranordnung, dann werden die Zusammenhänge sofort klar. Synchron mit den Vibrationen sind kurzdauernde Knurr-laute vernehmbar. Abb. 5 zeigt die Aufnahme des Oszillogramms zweier solcher Laute.

Die Laute dauern zwischen 300 und 500 msec. Deutlich ist zu sehen, daß genau wie bei den Trommellauten Impulse die Grundelemente

darstellen; sie sind hier allerdings nicht so klar voneinander abgesetzt. Die Impulse am Anfang der Laute besitzen eine niedrige Amplitude, die allmählich ansteigt, bei den folgenden aber mitunter ziemlich schwankt. Nach dem Ende des letzten Impulses scheinen die Laute sehr langsam abzuklingen. Vermutlich entspricht das Bild nicht ganz den natürlichen Verhältnissen. Die Aufnahme wurde in einem Aquarium gemacht, und wahrscheinlich ist ein Teil der nachfolgenden Schwingungen auf Reflexionen zurückzuführen.

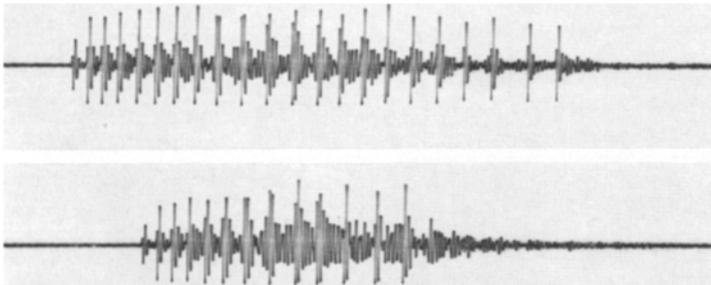


Abb. 5. Aufnahmen zweier Oszillogramme von Knurrlauten

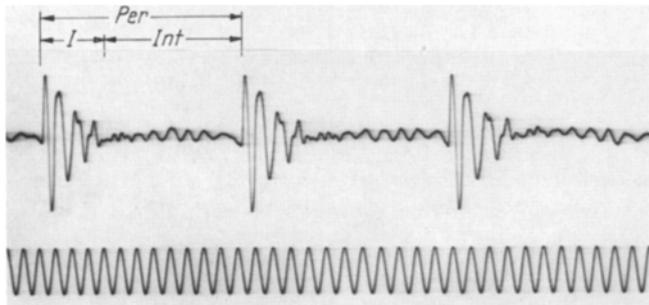


Abb. 6. Impulse aus einem Trommellaut (Zeitmarke 320 Hz; Laufgeschwindigkeit der Kamera 100 cm/sec). *I* Impulsdauer; *Int* Intervall; *Per* Periode

3. Impulse als Bauelemente der Trommellaute. *a) Form und Dauer der Impulse.* Beim Studium der Trommellaute mit Hilfe des Kathodenstrahl-Oszillographen wird klar, daß sie sich aus kurzdauernden Impulsen aufbauen, die aus einer stark gedämpften Schwingung bestehen (Abb. 6). Die Amplitude steigt plötzlich an, erreicht fast immer schon bei der ersten Schwingung den höchsten Wert und klingt rasch wieder ab. Die in Abb. 6 dargestellten Impulse erzeugte ein Fisch, der etwa 40 cm

vom Unterwassermikrophon entfernt war. Bei Tieren, die in größerer Entfernung vom Mikrophon trommelten, kommt die starke Dämpfung weniger gut zum Ausdruck, da die Amplitude zu Beginn der Impulse nicht die hohen Ausschläge zeigt. Vermutlich gehen durch den längeren Übertragungsweg im Wasser die hohen Frequenzen verloren. Bis zu Beginn des nächsten Impulses kommt das Resonatorsystem nicht vollständig zur Ruhe. Regelmäßig sind auch noch am Ende der Perioden kleine und unbedeutende Schwingungen zu beobachten. Da ihre Amplitude sehr gering ist, lassen sich die Perioden der Impulse gut in die

Tabelle. Übersicht über Mittelwerte für die Dauer der Impulse, Intervalle und Perioden einiger Trommellaute.

Die Werte errechneten sich jeweils aus einem zusammenhängenden Laut.

Fisch Nr.	Zahl der ausgewerteten Impulse	Dauer der Periode	Dauer der Impulse	Dauer der Intervalle
1	90	36,94	12,44	24,5
2	69	36,54	21,40	15,14
	11	51,98	28,94	23,04
	30	39,34	21,78	17,56
3	4	60,16	25,68	34,48
	28	54,76	23,56	31,20
4	55	38,50	18,30	20,20
5	29	55,63	22,66	32,97
6	59	53,24	19,62	33,61
7	126	40,47	15,18	25,29

Minimium 36,54 msec. Bei Lauten, die aus einer geringen Zahl von Impulsen bestehen, liegen die Mittelwerte für die Perioden höher. Dagegen errechnen sich aus langdauernden Hauptlauten mit vielen Einzelimpulsen Mittelwerte für die Perioden, die stets mehr dem Minimum zugeordnet sind. Ähnliches ist auch bei den Mittelwerten für die Impulsdauer feststellbar. Die Extremwerte betragen hier 28,94 msec für das Maximum und 12,44 msec für das Minimum. Laute, die aus zahlreichen Impulsen bestehen, besitzen niedrige Mittelwerte für die Impulsdauer. Verglichen mit diesen Werten sind die Unterschiede bei den Extremwerten der Intervalle geringer. Das Maximum liegt hier bei 34,48 msec, das Minimum bei 23,04 msec.

Die Mittelwerte allein lassen den Charakter der Laute noch nicht vollständig erkennen. Die Perioden schwanken in gewissen Grenzen von Tier zu Tier und meist auch von Laut zu Laut. Innerhalb eines solchen Lautes sind sie aber von erstaunlicher Regelmäßigkeit. Bei einem solchen Hauptlaut (Abb. 7) finden sich die kürzesten Perioden

eigentlichen Impulse und in die Intervalle trennen.

Einen Eindruck von den zeitlichen Verhältnissen der Impulse einiger Fische vermittelt die Tabelle. Den Mittelwerten für die Dauer der Perioden, Impulse und Intervalle liegt jeweils eine zusammenhängende Impulsserie zugrunde.

Die Perioden der Impulse sind relativ kurz. Bei den untersuchten Lauten beträgt das Maximum für die mittlere Periode 60,16 msec, das

stets am Anfang, im mittleren Teil schwanken sie nur wenig um den Mittelwert, während kurz vor dem Ende der Laute die Intervalle und damit die Perioden von Impuls zu Impuls länger werden, bis der Laut plötzlich abbricht. Bei den Kurzlauten sind die Verhältnisse viel uneinheitlicher. Die Perioden sind durchweg lang und schwanken in starkem Maße.

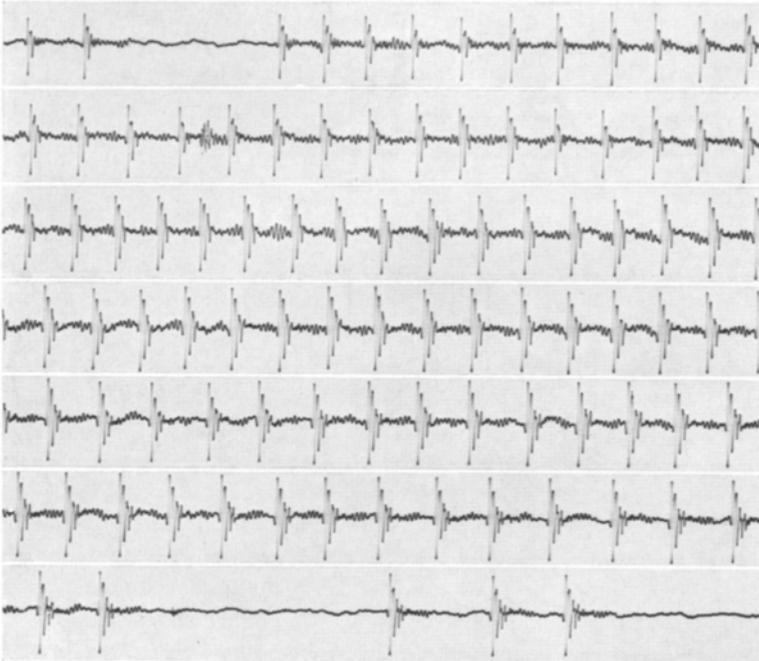


Abb. 7. Lautserie bestehend aus zwei Kurzlauten und einem Hauptlaut
(Laufgeschwindigkeit der Kamera 34,8 cm/sec)

Aus der Dauer der Laute und der Zahl der Impulse läßt sich die Häufigkeit der Impulse pro Sekunde leicht berechnen. Sie schwankt zwischen 18 und 27 Impulse pro Sekunde. Lange und regelmäßige Laute besitzen eine hohe Wiederholungsfrequenz, während bei den unregelmäßigen Kurzlauten die Werte mehr an der unteren Grenze liegen und in größerem Maße variieren.

b) *Die Frequenz.* Sowohl die ausgesprochen starke Dämpfung der Impulse als auch die Arbeitsweise des Lautapparates legen den Gedanken nahe, daß die Laute des Süßwassertrommlers ein breites Frequenzspektrum umfassen. Die Fourieranalyse bestätigt das in klarer Weise. Das in Abb. 8 wiedergegebene Spektrogramm zeigt die Verhältnisse

des auch in der Tabelle angeführten, aus 90 Impulsen bestehenden Lautes von Fisch Nr. 1.

Die Wiederholungsfolge der Impulse liegt danach bei 30 Hz, ein Wert, der mit den rein rechnerisch ermittelten Daten (26,54 I/sec) gut übereinstimmt¹. Im weiteren Verlauf zeigt das Spektrogramm eine

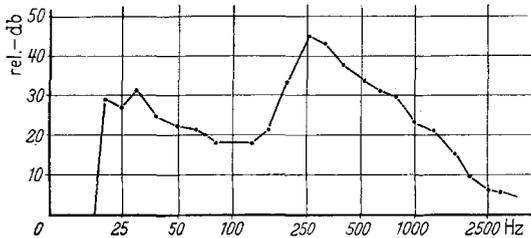


Abb. 8. Frequenzspektrogramm eines Lautes. (Die Analyse wurde mit dem Tonfrequenzspektrometer der Firma Bruel & Kjaer, Kopenhagen, durchgeführt)

kontinuierliche Folge von Frequenzen bis etwa 2000 Hz, die keine harmonische Beziehung erkennen lassen. Die Laute des Süßwassertrommlers haben demnach typisch geräuschhaften Charakter. Die größten relativen Amplituden finden sich hier bei Tonhöhen von 250—300 Hz, bei Lauten anderer Individuen liegen sie mitunter zwischen 300 und 400 Hz. Mit steigender Tonhöhe nehmen die Amplituden kontinuierlich ab.

Diskussion

Es liegt auf der Hand, daß die mit Hilfe des gut ausgebildeten Lautapparates produzierten Laute im Leben der Tiere eine wichtige Rolle spielen müssen. Bereits jetzt läßt sich aus den Beobachtungen die eingangs gestellte Frage, ob es sich um Orientierungslaute handelt oder um ein Mittel, das dem Zusammenführen der Geschlechter dient, sicher entscheiden. Es sind genügend Hinweise vorhanden, die klar erkennen lassen, daß es sich nicht um Orientierungslaute nach Art der Ultraschalllaute der Fledermäuse handeln kann. Hätten sie diesen Charakter, so sollte man sie immer und nicht nur während bestimmter Tages- und Jahreszeiten wahrnehmen können. Beweiskräftiger noch ist das Fehlen des Lautapparates bei Jungfischen und Weibchen. Diese Tiere wären dann nicht in der Lage, sich zu orientieren. Es handelt sich demnach um ein bei Fischen relativ seltenes Mittel, das während der Laichzeit dem Sichfinden der Geschlechter dient und wahrscheinlich den Weibchen den Weg zu den Männchen weist. Den sexuell bedeutsamen Charakter dieser Laute nimmt auch SMITH (1905) an, der von marinen Sciaeniden schreibt: „Die Laute sind am häufigsten während der Laichzeit zu hören; und es ist offensichtlich, daß ihre Funktion vornehmlich geschlechtlich ist.“ Besondere Eigenheiten dürfte die akustische

¹ Der geringe Unterschied ist in der Art der Durchführung begründet. Bei der Anfertigung des Spektrogramms wurde nur eine kurze Bandschleife mit einem Teil des Lautes verwendet. Es fehlten vor allem die Impulse am Ende des Lautes mit den besonders langen Perioden.

Verständigung bei den Vertretern der Gattung *Micropogon* aufweisen, da hier beide Geschlechter einen funktionstüchtigen Lautapparat besitzen.

Sollen die Laute nicht nur als allgemeines akustisches Stimulationsmittel wirken, sondern der exakten Verständigung dienen, müssen sie artspezifisch sein oder doch zumindest Merkmale enthalten, die Tieren der gleichen Spezies den Artgenossen anzeigen. Betrachten wir daraufhin die Laute des Süßwassertrommlers, so überrascht, daß alle wichtigen Parameter in gewissen Grenzen schwanken: Die Dauer der Impulsfolgen schwankt sehr und läßt nur zu Zeiten gesteigerter Aktivität einigermaßen übereinstimmende Werte erkennen; die vorherrschenden Tonhöhen ändern sich mit der Größe der Schwimmblase, die ihrerseits von dem die Größe der Tiere bestimmenden Alter abhängt; ebenso schwankt auch die Wiederholungsfolge der Impulse in starkem Maße und ergibt erst bei hoher Aktivität der Tiere einheitlichere Werte. Es mag sein, daß in diesem Gewässer, wo nach den bisherigen Angaben nur eine lautproduzierende Fischart vorkommt, diese Schwankungen bedeutungslos sind. In anderen Lebensgebieten mit mehreren, nebeneinander lebenden Arten, müssen sie naturgemäß stärker ins Gewicht fallen. Da die Art der Lauterzeugung bei allen Sciaeniden recht einheitlich ist, dürften die Hauptfrequenzen bei vielen in ähnlichen Bereichen liegen. Stark abweichende Verhältnisse können sich bei jenen Formen einstellen, deren Schwimmblase gegliedert ist oder Fortsätze aufweist.

Neben der Frequenz könnte auch eine bestimmte Impulsfolge für ein artspezifisches Muster bedeutsam sein. Bisherige Angaben lassen sogar die Vermutung zu, daß dieser eine wichtige Rolle zukommt. Nach TOWER (1908) folgen bei *Cynoscion regalis* in der Sekunde 24 Impulse aufeinander. Sowohl unter natürlichen als auch unter den verschiedensten experimentellen Bedingungen kehrte dieser Wert regelmäßig wieder; es liegt danach eine konstante Modulationsfrequenz von 24 Hz vor. Allerdings fehlen Angaben, ob Temperaturveränderungen von Einfluß sind. Anders liegen die Verhältnisse bei *Corvina nigra*. Nach DIJKGRAAF (1947) beträgt die Häufigkeit acht Impulse pro Sekunde, und der Charakter der Laute ähnelt einem ungeduldigen Klopfen an einer Zimmertür. Weitere Beobachtungen müssen zeigen, ob bei dieser Art diese Frequenz regelmäßig wiederkehrt.

Die bisherigen Beobachtungen genügen keineswegs, um weiterreichende Schlußfolgerungen abzuleiten. Eine vergleichende Untersuchung möglichst vieler Vertreter dieser Familie ist dringend erforderlich und lohnend.

Tiere mit typischen Lautorganen besitzen in der Regel einen leistungsfähigen Gehörsinn. Auch beim Süßwassertrommler und anderen Sciaeniden dürfte das Gehör gut entwickelt sein. Genauere Angaben über seine Leistungen bei Vertretern dieser Familie sind nur für *Corvina*

nigra vorhanden (DIJKGRAAF 1952). Bei dieser Art liegt die Hörschwelle zwischen 400 und 800 Hz, die obere Hörgrenze bei 1000 Hz und die Schwelle des Tonusunterscheidungsvermögens bei einem $\frac{3}{4}$ Ton. Wie erste orientierende Untersuchungen zeigten, ist auch für den Süßwassertrommler ein funktionstüchtiger Gehörsinn anzunehmen. Das Hörorgan ist gut ausgebildet. Verglichen mit den übrigen Teilen ist der Sacculus extrem groß und enthält einen auffallenden Otolithen, der bei 30 cm langen Tieren 1 cm groß ist. Im Zusammenhang mit der akustischen Verständigung kommt der Frage der Schallokalisation besondere Bedeutung zu. Für den Süßwassertrommler scheint sie einer gesonderten Prüfung wert, da nach den bisherigen Ergebnissen die Fähigkeit des Richtungshörens bei Fischen schlecht entwickelt ist (v. FRISCH u. DIJKGRAAF 1935). Denkbar wäre, daß bei der Richtungslokalisation zumindest in nahem Bereich auch die Seitenlinie eine Rolle spielt. Sie ist beim Süßwassertrommler gut entwickelt und reicht bis zum *äußersten Ende der Schwanzflosse* (s. Abb. 1). Weitere Untersuchungen sollen diese Fragen klären.

Summary

1. A hydrophone, type H-11 (U.S. Navy), was employed to record the sounds produced by the freshwater drum (*Aplodinotus grunniens* RAF.) in Lake Winnebago, Wisconsin. The fishes started drumming in early May, reached the maximum during the spawning season in June, and then the drumming decreased gradually until the end of August when no sounds were audible. During the spawning season a daily rhythm of drumming activity was observed. The first sounds were heard at about 10 a.m. and became more frequent in the following hours. During the afternoon the fishes showed the highest drumming activity. Later on it decreased gradually until sunset and stopped thereafter. This rhythm, however, is altered by changes in weather conditions.

2. The sounds are produced by a special apparatus which is located in the body cavity and is connected with the swimbladder. It consists of two elongated muscles and a tendon. The muscle fibers originate from the left and right side of the abdominal musculature and are attached to a broad central tendon which extends between the muscles and across the swimbladder. These muscles are separated from the swimbladder by adipose tissue. Contractions of the muscles actuate the tendon to produce sound on the swimbladder. Only the male possesses this structure which is fully developed by the third year of life.

3. An analysis of the recordings revealed sounds ranging from 200 msec to 5 seconds of duration. Each sound is composed of pulses and their number determines the sound-length. The pulses are short and highly damped with a very high initial amplitude. By enumerating the sounds from several recordings the mean periods were shown to range from 36.5 to

60.2 msec. The mean duration of the pulses varied from 12.4—28.9 msec and the intervals from 23.0—34.5 msec. The pulse frequency oscillates between 18—27 per second. The fishes produce mostly sound sequences consisting of different numbers of sounds. The pauses between the sounds in a sequence last 200—500 msec. Increased drumming activity showed longer sequences composed of longer sounds.

4. The frequency spectrogram shows a broad spectrum with frequencies between 150—2000 c.p.s. with no harmonics. The largest relative amplitudes are in the range of 250—400 c.p.s. As the frequencies become higher, the relative amplitude drops.

5. Because only the sexually mature male produced sounds the function appears to be for communication during spawning.

6. Specimens of twelve other species belonging to seven genera from American marine waters were investigated and the sound-producing apparatus described.

Literatur

- DIJKGRAAF, S.: Ein Töne erzeugender Fisch im Neapler Aquarium. *Experientia* (Basel) **3**, H. 12 (1947).
- DIJKGRAAF, S.: Über die Schallwahrnehmung bei Meerestischen. *Z. vergl. Physiol.* **34**, 104—122 (1952).
- FISH, M. P.: Sonic fishes of the Pacific. *Pacif. Ocean. Biol. Project, Tech. Rept.* **2**, 1—144 (1948).
- FISH, M. P.: The character and significance of the sound production among fishes of the western North Atlantic. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.* **14**, 1—109 (1954).
- FISH, M. P., E. S. KELSEY and W. H. MOWBRAY: Studies on the production of underwater sound by North Atlantic coastal fishes. *J. Marine Res. (Sears Found.)* **11**, 180—193 (1952).
- FRISCH, K. v., u. S. DIJKGRAAF: Können die Fische die Schallrichtung wahrnehmen? *Z. vergl. Physiol.* **22**, 641—655 (1935).
- MOULTON, J. M.: The acoustical behavior of some fishes in the Bimini area. *Biol. Bull.* **114**, 357—374 (1958).
- SANTOS, E.: *Nossos Peixes Marinhos*. Rio de Janeiro: Briguiet & Cia. 1952.
- SMITH, H. M.: The drumming of the drum-fishes (Sciaenidae). *Science* **22**, 376—378 (1905).
- TAVOLGA, W. N.: The significance of underwater sounds produced by males of the gobiid fish, *Bathigobius soporator*. *Physiol. Zool.* **31**, 259—271 (1958).
- TAVOLGA, W. N.: Underwater sounds produced by two species of toadfish, *Opsanus tau* and *Opsanus beta*. *Bull. Mar. Sci. of the Gulf and Caribbean* **8**, 278—284 (1958).
- TAVOLGA, W. N.: Underwater sounds produced by males of the blennioid fish, *Chasmodes bosquianus*. *Ecology* **39**, 759—760 (1958).
- TOWER, R. W.: The production of sound in the drumfishes, the sea-robin and the toadfish. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* **18**, 149—180 (1908).
- WINN, E. H., and J. F. STOUR: Sound production by the satinfin shiner, *Notropis analostanus*, and other related fishes. *Erscheint in Science*.
- WIRTH, TH.: Lake Winnebago Freshwater Drum. *Wis. Cons. Bull.* **23** (1958).
- WIRTH, TH.: Winnebago: The big Lake. *Wis. Cons. Bull.* **24**, 1—5 (1959).

Dr. HANS SCHNEIDER, Tübingen, Hölderlinstr. 12,
Zoophysiologicalisches Institut