

Aus der Zoologischen Station Neapel, der Biologischen Station Arcachon,
der Biologischen Anstalt Helgoland und dem Zoologischen Institut
der Universität München

ÜBER DIE SCHRECKREAKTION BEI FISCHEN UND DIE HERKUNFT DES SCHRECKSTOFFES*.**

Von

WOLFGANG PFEIFFER

Mit 15 Textabbildungen

(Eingegangen am 30. Juli 1960)

Inhaltsverzeichnis		Seite
A. Einleitung		578
B. Material und Methode		581
C. Ergebnisse		582
I. Untersuchungen zur Verbreitung der Schreckreaktion		582
1. Versuche mit Süßwasserfischen		582
2. Versuche mit Meeresfischen		582
II. Optisch ausgelöste Fluchtreaktionen		585
III. Der Entstehungsort des Schreckstoffes in der Haut der Fische		587
1. Die Histologie der Fischhaut mit besonderer Berücksichtigung der Kolbenzellen		587
2. Kontrollversuche mit Fischbarteln		598
3. Versuche über die Schreckreaktion der <i>Poeciliidae</i>		600
4. Die Histologie der Fischepidermis in Zusammenhang mit der Lebensweise der Fische		600
IV. Ist die Schreckreaktion an das Leben im Süßwasser gebunden? Ver- suche mit einem japanischen Meerescypriniden		601
V. Übersicht über die Verbreitung von Schreckstoffzellen und Schreck- stoff bei Fischen		609
Zusammenfassung		610
Literatur		611

A. Einleitung

Bei Hautverletzung einer Elritze (*Phoxinus laevis* Ag.) tritt aus der Wunde ein Schreckstoff aus, der sich im Wasser rasch verbreitet, in starker Verdünnung von anderen Elritzen gerochen wird und diese zur Flucht veranlaßt. Der Schreckstoff bewirkt ferner eine oft lange anhaltende Steigerung der Wachsamkeit. Die geringe Menge Schreckstoff, die frei wird, wenn ein Hecht eine Elritze mit den Zähnen verletzt, ist ausreichend, um einen Schwarm zur Flucht zu veranlassen (K. von

* Herrn Prof. Dr. K. v. FRISCH danke ich für die Anregung zu dieser Arbeit und seine ständige und fördernde Anteilnahme.

** Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München.

FRISCH 1941). „Eine Schreckstoffmenge, die einem $\frac{1}{100}$ mm² Hautfläche entstammt, genügt, um einen Elritzenschwarm in einem 14-Liter-Becken vom Futter zu vertreiben“ (F. SCHUTZ 1956). Elritzen reagieren auch auf die Hautextrakte verwandter Arten, jedoch nicht auf Extrakte systematisch ferner stehender Arten (K. VON FRISCH). Die Schreckreaktion ist bei Cypriniden allgemein verbreitet und kommt auch bei friedlichen Characiden und Cobitiden und einigen weiblichen Poeciliden vor. Dagegen haben Barsehe, Salmoniden und viele andere Arten keine Schreckreaktion. Die unspezifische Reaktion der Welse und Aale darf nicht mit der Schreckreaktion der Elritze gleichgesetzt werden (F. SCHUTZ). Die Schreckreaktion hat bei Schwarmfischen die Bedeutung, den Schwarm vor größeren Verlusten durch räuberische Überfälle zu schützen (K. VON FRISCH).

Eine ähnliche Reaktion wurde von I. EIBL-EIBESFELDT (1949) und I. HRBACEK (1950) bei den Kaulquappen der Erdkröte (*Bufo bufo* L.) festgestellt und von E. KULZER (1954) näher untersucht. Diese Tiere bilden Massenansammlungen, und ihre Schreckreaktion hat offenbar die gleiche biologische Bedeutung. Der Schreckstoff ist ebenfalls in der Haut lokalisiert und wird bei Verletzung frei und geruchlich wahrgenommen.

W. KEMPENDORFF (1942) entdeckte eine Fluchtreaktion bei der südamerikanischen Wasserschnecke *Helisoma nigricans* SPIX. Die Schnecken kriechen zu Boden und graben sich ein, wenn eine Schnecke zerquetscht wird.

E. HEINTZ (1954, 1955, 1958) glaubt eine Schreckreaktion unter anderem bei *Paramaecium*, *Tubifex*, *Drosophila*, *Tenebrio*, der Biene und der weißen Maus gefunden zu haben und hält sie daher für eine allgemeine Erscheinung im Tierreich. Zerriebene Tiere und ihre Asche sollen eine Schreckwirkung und eine giftige Wirkung haben. Beide Wirkungen sind artspezifisch. Bei der Biene ist die Schreckwirkung groß, wenn das Pulver trocken ist, klein, wenn es feucht ist. Während bei *Apis* und *Tubifex* größere Mengen Pulver abschreckend wirken, sind kleinere Mengen anziehend.

Es ist leicht ersichtlich, daß es sich hier um ganz andere Erscheinungen als bei der vorher besprochenen Schreckreaktion handelt. Ob sich die von HEINTZ beschriebenen Reaktionen untereinander vergleichen lassen, halte ich für fraglich. Seit der Arbeit von K. v. FRISCH (1941) hat sich der Name „Schreckstoff“ für eine Substanz, die unter natürlichen Bedingungen frei wird und bei Artgenossen eine Schutzreaktion hervorruft, eingebürgert. Man sollte für abstoßende Stoffe, deren Charakter und Wirkung in anderer Richtung liegen, eine andere Bezeichnung wählen, um eine Verwässerung des Begriffes Schreckstoff zu vermeiden.

J. R. BRETT und D. MACKINNON (1954) beschreiben eine Alarmreaktion bei flußaufwärts wandernden Lachsen (*Oncorhynchus kisutch* und *O. tshawytscha*). Durch Geruch von Seehund-, See-löwen-, Bären- und Menschenhaut, den Hauptfeinden der Lachse, werden schreckhaftes Verhalten, Stillstand der Wanderung und Umkehr ausgelöst. Auch bei dieser Reaktion handelt es sich um eine ganz andere Erscheinung als bei der Schreckreaktion der Elritze. Der Feind wird an seinem Geruch erkannt, worauf die Tiere fliehen. Das ist nicht dasselbe wie der Alarm durch den spezifischen Schreckstoff von Artgenossen.

Während wir durch die Arbeiten von K. v. FRISCH (1941) und F. SCHUTZ (1956) über die Schreckreaktion bei Süßwasserfischen gut unterrichtet sind, fehlt bisher eine Untersuchung der Meeresfische. Meine Aufgabe war zunächst diese Lücke auszufüllen.

Die Untersuchungen wurden während eines Aufenthaltes an der Zoologischen Station in Neapel¹ von Juni mit Oktober 1957, an der Biologischen Station in Arcachon² (Gironde) von Juni mit Oktober 1958 und an der Biologischen Anstalt Helgoland von August mit November 1959 durchgeführt. Die Versuche an der Zoologischen Station Neapel verliefen alle negativ. Da das Seewasser dort mehrmals durch die Aquarien läuft, ehe es erneuert wird, und viele Seetiere mit Fischen gefüttert werden, lag der Verdacht nahe, daß ein in der Fischhaut möglicherweise vorhandener Schreckstoff dauernd im Wasser gelöst ist und die Versuchsschwärme dadurch so abgestumpft sind, daß sie gar nicht mehr reagieren. Daß eine rasche Abstumpfung eintreten kann, zeigten K. v. FRISCH (1941) und F. SCHUTZ (1956) und habe ich selbst wiederholt feststellen müssen. Um diese Möglichkeit auszuschalten, wurden die Versuche in Arcachon nachgeprüft und fortgesetzt. In der Biologischen Station Arcachon, wie auch in der Biologischen Anstalt Helgoland, läuft dauernd frisches Seewasser vom Meer direkt in die Aquarien. Da es in Arcachon aus technischen Gründen nicht möglich war, ausreichend *Gadidae* und *Clupeidae* zu bekommen, untersuchte ich diese und andere Familien an der neuen Biologischen Anstalt auf Helgoland.

¹ Der Deutschen Forschungsgemeinschaft gilt mein aufrichtiger Dank für finanzielle Unterstützung und die Überlassung eines Arbeitsplatzes an der Biologischen Anstalt Helgoland, dem Bayerischen Kultusministerium danke ich für Überlassung des Arbeitsplatzes an der Zoologischen Station Neapel; die Arbeit wurde ferner durch Mittel gefördert, die Herrn Prof. K. v. FRISCH von seiten der *Rockefeller Foundation* zur Verfügung standen.

² Herrn Prof. Dr. ROBERT WEILL, Direktor der Biologischen Station Arcachon (Gironde), spreche ich meinen sehr verbindlichen Dank für seine großzügige Gastfreundschaft aus.

B. Material und Methode

In Neapel, Arcachon und Helgoland wurden an 225 verschiedenen Versuchsgruppen insgesamt 261 Versuche durchgeführt. Es wurden 66 Arten Meerestische aus 49 Gattungen und 32 verschiedenen Familien auf das Vorhandensein der Schreckreaktion geprüft. Die zu untersuchenden Arten wurden mit dem Ziel ausgewählt, einen aufschlußreichen Querschnitt durch die Systematik zu erhalten. Es wurden dabei schwarmbildende Arten bevorzugt. Um einwandfreie Ergebnisse zu bekommen, war es wichtig, eine Abstumpfung zu vermeiden, die durch verletzte Fische im Aquarium oder durch zu häufige Versuche vorkommen kann. Wo es nicht gelang eine Verletzung beim Fang durch Schöpfen der Fische mit Plastikbeuteln (VERHEIJEN 1955) ganz zu vermeiden, wurden verletzte Tiere nach dem Fang sofort ausgeschieden. Deshalb nahm ich an allen Ausfahrten selbst teil. Um eine Abstumpfung durch verletzte Artgenossen ganz auszuschalten, hielt ich manchmal Fische in Einzelhaft, die ich dann getrennt untersuchte oder, nachdem sie gut eingewöhnt waren und sich als gesund erwiesen hatten, zu Schwärmen vereinigte. Der Gesundheitszustand aller Fische wurde von mir täglich sorgfältig überwacht. In den meisten Fällen wurde mit jedem Schwarm nur ein Versuch durchgeführt, sonst legte ich zwischen 2 Versuche immer eine Pause von mehreren Wochen. Zur Sicherung der Ergebnisse wurden, falls möglich, mehrere Schwärme einer Art und mehrere Arten einer Familie untersucht. Die Fische wurden je nach Größe und Zahl in Rahmenaquarien von 60—600 Liter, Eternitbecken von 200 bis 900 Liter, Betonbecken von 7000 Liter mit Durchlauf und Vollglasaquarien von 10—20 Liter mit Durchlüftung gehalten. Eine Gruppe von 5—10, manchmal auch mehr Individuen bildete einen Schwarm. Die Versuche wurden immer erst durchgeführt, wenn die Tiere völlig zahm waren und sich bei Annäherung an das Aquarium am Futterplatz versammelten. Die Zeit, die verging, bis die Fische mit ihrer neuen Umgebung vertraut waren, schwankte zwischen wenigen Tagen und mehreren Wochen. Sie ist unter anderem abhängig von der relativen Größe des Aquariums und von Art zu Art verschieden. Als Futterplatz wurde ein Bereich in einer bestimmten Aquariumecke im Umkreis des eingeworfenen Futters von 5—20 cm bezeichnet, je nach Temperament und Größe der Fische, die zwischen 2 und 50 cm schwankte.

Als Futter diente in Neapel Krabben- und Miesmuschelfleisch (*Mytilus*), in Arcachon wurde Austern- und, wie auch auf Helgoland, Miesmuschelfleisch gefüttert. Eine Minute vor jeder Fütterung wurde Wasser eingegossen, um zu kontrollieren, daß auf den Strömungsreiz allein keine Reaktion erfolgt. Bei der Fütterung wurde 5 min lang nach je 15 sec die Zahl der Fische am Futterplatz notiert. Vor jedem Versuch, bei dem 1 min vor der Fütterung Hautextrakt eingegossen wurde, führte ich meistens eine registrierte Kontrollfütterung durch, um das Normalverhalten der Tiere festzustellen. Ein Protokollauszug zeigt die Versuchsdurchführung.

In diesem Fall wurde *Smaris vulgaris* C. V. (*Maenidae*), Schwarm 7, auf Schreckreaktion geprüft. Sechs Fische à 8 cm, gefischt im Golf von Neapel als Beifang von Sardinen, also völlig unverletzt mit Plastiksäcken aus dem Meer geschöpft. Seit 16. 7. 57 in einem 20-Liter-Aquarium. Als Futter diente *Mytilus*.

18. 7. 57 Kontrollfütterung¹: 0, 0, 0, 0; 0, 0, 1, 0; 1, 3, 0, 5; 0, 0, 3, 4; 3, 3, 0, 0. Die Fische sind sehr schreckhaft.

24. 7. 57 Kontrollfütterung: 6, 4, 4, 5; 3, 4, 4, 5; 3, 4, 2, 2; 3, 3, 3, 3; 4, 3, 5, 4. Schon ziemlich vertraut.

26. 7. 57 Kontrollfütterung: 6, 6, 6, 6; 6, 5, 5, 5; 6, 4, 6, 5; 5, 5, 4, 5; 5, 3, 2, 4.

¹ Die Zahlen bedeuten die Anzahl der Fische am Futterplatz nach je 15 sec.

27. 7. 57 Versuch mit 1 n *Smaris*-Extrakt + Hautstückchen¹: 6, 5, 4, 6; 6, 5, 5, 5; 6, 4, 6, 5; 5, 5, 4, 5; 5, 3, 2, 4. Verhalten normal, knabbern an den Hautstückchen ihres Artgenossen und fressen sie. *Keine Schreckreaktion*.

Das Vorhandensein und die Stärke der Schreckreaktion wurden mit den von K. v. FRISCH (1941, S. 54) eingeführten Reaktionsstufen durch die Symbole von — bis +++ protokolliert.

Um die Fische durch zu kräftige Beleuchtung nicht zu beunruhigen, wurden die meisten Aquarien nicht zu hell aufgestellt, Glasaquarien notfalls gestrichen und abgedeckt. Eine Haltung bei gedämpftem Licht erwies sich besonders bei Arten, die auch in Freiheit in wenig durchleuchtetem Biotop leben, als vorteilhaft. Mit scheuen Fischen wurden die Versuche bei Dämmerlicht durchgeführt. Nach jedem Versuch wurden die Aquarien sorgfältig gereinigt, um Reste des Hautextraktes zu entfernen.

Zur Sicherung der in den Aquarien gewonnenen Ergebnisse machte ich, soweit möglich, Freilandbeobachtungen. Dabei leisteten mir Flossen, Tauchbrille, Schnorchel und manchmal ein Preßluftgerät gute Dienste.

C. Ergebnisse

I. Untersuchungen zur Verbreitung der Schreckreaktion

1. Versuche mit Süßwasserfischen

Ehe ich Meeresfische auf Schreckstoff prüfte, machte ich zahlreiche Versuche über die Schreckreaktion der bereits von K. v. FRISCH (1941) und F. SCHUTZ (1956) untersuchten Süßwasserfische. Mit den Beobachtungen von K. v. FRISCH stimmen meine Ergebnisse ganz, mit denen von F. SCHUTZ im wesentlichen überein. Zunächst beobachtete ich Elritzen. Hier wurden die individuellen Verschiedenheiten der Schwärme deutlich, wie sie schon von K. v. FRISCH und F. SCHUTZ beschrieben worden sind.

Zwischen meinen Aufenthalten an den Meeresbiologischen Stationen in Neapel, Arcachon und Helgoland führte ich im Winter 1957/58 und 1958/59 und 1959/60 weitere Versuche mit bisher bereits untersuchten und mit noch nicht untersuchten Süßwasserfischen im Zoologischen Institut München durch, auf die ich im einzelnen später (s. S. 600) eingehen werde. Die von mir an Süßwasserfischen durchgeführten Versuche sind aus Tabelle 1 (S. 602) ersichtlich. Die Ergebnisse stimmen größtenteils mit den bisherigen Beobachtungen überein.

2. Versuche mit Meeresfischen

K. v. FRISCH erwartete eine Schreckreaktion vor allem bei schwarmbildenden Friedfischen. F. SCHUTZ stellte fest, daß die schwarmbildende Lebensweise allein für die Verbreitung dieser Reaktion nicht

¹ Die Zubereitung des Hautextraktes geschah in der von K. v. FRISCH (1941) beschriebenen Weise. 0,1 g Haut wurde in 100 cm³ Wasser $\frac{1}{2}$ Std lang extrahiert und geschüttelt. Der Extrakt wurde dekantiert oder mit den Hautstückchen eingegossen. Unverdünnter Extrakt wurde nach K. v. FRISCH als normal = n bezeichnet. Bei allen Versuchen wurde frischer Extrakt verwendet.

maßgebend ist, sondern daß Verwandtschaftsverhältnisse wesentlich mitspielen. Es galt daher, wie bereits erwähnt, Vertreter aus möglichst vielen Familien auf die Schreckreaktion zu prüfen und dabei schwarmbildende Arten besonders zu berücksichtigen. Die Meeresfische kann man nach ihrer mehr oder weniger geselligen Lebensweise in 3 Gruppen einteilen:

a) Ausgesprochene Schwarmfische: *Clupeidae*, *Scombridae*, *Trachurus*, *Ammodytes*, *Atherina* u. a.

b) Gesellig lebende Arten, die meistens in lockeren Verbänden oder kleineren Gruppen schwimmen: *Merlangus*, *Marone*, *Smaris*, *Sparidae*, *Mugilidae* u. a.

c) Solitäre Arten: *Apodes*, *Serranus*, *Apogon*, *Labridae*, *Trachinidae*, *Gobiidae*, *Callionymoidea*, *Scleroparei* u. a.

Bei Betrachtung dieser 3 Gruppen fällt folgendes auf: Die unter a) genannten, für meine Versuche besonders wichtigen, Fische sind vorwiegend leicht verletzliche, zarte Hochseefische. Deshalb ist die Beschaffung von genügend Schwärmen mit besonderen Schwierigkeiten verbunden. Die unter b) und c) aufgeführten Fische halten sich vorwiegend in Boden- oder Küstennähe auf. Da sie manche Gebiete in großer Individuenzahl dicht besiedeln, wäre eine Schreckreaktion auch bei ihnen biologisch sinnvoll.

a) **Ausgesprochene Schwarmfische: Clupeidae, Trachurus, Scombridae.** In Neapel verliefen die Versuche mit Sardinen und Sardellen negativ. Sardinen- und Sardellenhaché wurde verspeist. In Arcachon war es nicht möglich, Sardinen in einwandfreiem Zustand zu bekommen. An der spanischen Atlantikküste werden Sardinen von den spanischen Fischern mit Sardellenhaché angelockt. Bei dem Fang von Sardinen und Sardellen werden deren Häute derart verletzt, daß an der Fangstelle auf dem Wasser unzählige Schuppen schwimmen. Es müßte also beim Fang eines viele Zentner schweren Schwarmes eine große Menge Schreckstoff frei werden. Doch wird oft mehrmals hintereinander an derselben Stelle mit Erfolg gefischt. Sichere Ergebnisse konnten in Helgoland an zwei einwandfreien Schwärmen junger Heringe gewonnen werden, die mir Herr Dr. G. HEMPEL freundlicherweise zur Verfügung gestellt hat¹. Diese 8 cm großen Fische wurden in Arenabecken gehalten und mit Plankton und Eiern von *Eupagurus bernhardus* L. gefüttert. Die Versuche bestätigten die an den Neapler Sardinen und Sardellen gewonnenen negativen Ergebnisse².

¹ Für seine wertvolle Hilfe danke ich Herrn Dr. G. HEMPEL auch an dieser Stelle ganz besonders.

² F. J. VERHELJEN [Publ. Staz. zool. Napoli **31**, 1, 146—152 (1959)] führte 5 Versuche mit verschiedenen *Clupeidae* in Neapel und Utrecht durch und kam ebenfalls zu dem Ergebnis, daß *Clupeidae* keine Schreckreaktion haben.

Alle Versuche mit *Trachurus trachurus* (L.) und der einzige Versuch mit *Pelamys sarda* BLOCH, verliefen negativ. Die Tatsache, daß Makrelen bei Helgoland mit Makrelenstücken gefischt werden, wobei sich die silberglänzende Bauchseite als Köder besonders gut eignet, zeigt, daß sie keine Schreckreaktion haben.

Cyprinoidea ergreifen bei Wahrnehmung eines Schreckstoffes die Flucht, oder sie suchen ein Versteck auf. Im Lebensraum der Sardinen gibt es kein Versteck. Ein Sardinenschwarm wandert in etwa 10 m Tiefe oder tiefer, d. h. daß die Entfernung sowohl zur Wasseroberfläche als auch zum Grund groß ist. Die zarten und leichtverletzlichen Fische könnten sich bei bewegter See auch nicht nahe der Wasseroberfläche aufhalten. Eine Schreckreaktion wäre also bei ihnen kaum biologisch sinnvoll.

Einige meiner Beobachtungen an diesen Fischen seien erwähnt: *Trachurus* (*Carangidae*) und Makrelen (*Scombridae*), gewandt und schnell schwimmende Schwarmfische, kann man angeln und in großen Aquarien gut halten. Die Hauptschwierigkeit bei den Makrelen ist sie vom Fangplatz zum Aquarium zu transportieren. *Trachurus* wird in einem großen Aquarium rasch zahm, verweigert aber das Futter in zu kleinen Becken. Auffallend ist der starke Schwarmtrieb dieser Fische. Ein zu einem Schwarm gesetzter *Trachurus* oder Scombride oder Clupeide schwimmt mit dem Schwarm. Im Neapler Schaaquarium schwamm eine Makrele inmitten eines Schwarmes viel kleinerer Sardellen und Sardinen. Ein *Trachurus*, den ich zu einem Schwarm *Sparidae* setzte, schloß sich den langsam schwimmenden, viel kleineren Fischen an. Zwei gleichgroße *Trachurus* schwimmen zusammen und kümmern sich nicht um andere Fischarten oder wesentlich größere oder kleinere Artgenossen. Ein 5 cm großer *Trachurus* versuchte mit 25 cm langen Artgenossen zu schwimmen. Je länger die Fische im Aquarium eingewöhnt sind, desto lockerer ist der Verband. Diese Erscheinung beobachtete ich unter anderem an Sardinen-, Sardellen-, Hering- und *Trachurus*-Schwärmen. Sie hängt wohl mit dem Fehlen von Gefahren und den engen Aquariumverhältnissen zusammen. Bei Störung oder Gefahr ballt sich auch der eingewöhnte Schwarm. Unter normalen Umständen schwimmen die Fische zueinander parallel im Schwarm, wovon man sich durch Freilandbeobachtungen überzeugen kann.

Die Bildung riesiger Schwärme halte ich für den Nahrungserwerb für vorteilhaft. Das Gewinnen von Nahrung wird begünstigt, indem ein Schwarm von Tausenden und mehr Fischen eine größere Ausdehnung hat als Einzeltiere; stößt auch nur ein Teil des Schwarmes auf eine Ansammlung von Beutetieren, so wird er durch sein Verhalten die anderen aufmerksam machen und die günstige Gelegenheit wird gründlicher genutzt werden können als von Einzeltieren, die bald gesättigt wären.

b) **Gesellig lebende Arten.** *Sparidae*. Alle Schreckstoffversuche mit 10 verschiedenen Arten *Sparidae* in Neapel und Arcachon verliefen eindeutig negativ. Die *Sparidae* fraßen immer die vorgesetzte Haut ihrer Artgenossen. Sie fraßen auch tote Kameraden auf. Dabei wurden zuerst die Augen ausgepickt und dann der Bauch geöffnet. Häufig

wurden kranke oder geblendete Artgenossen, also Fische, die nicht wie die gesunden schwammen, angefallen und getötet. Verhältnismäßig friedlich sind *Sarpa* und *Oblada*, besonders angriffslustig gegen Artgenossen erwiesen sich *Diplodus*, *Charax*, *Cantharus* und *Pagellus*. — *Maenidae*. Zur Verfügung standen in Neapel 41 mit dem Plastikbeutel geschöpfte Fische der Art *Smaris vulgaris* C. V. Sie wurden in 7 Schwärme zu je 5—6 Tieren geteilt und in Aquarien zu je 20 Liter mit Durchlüftung gehalten. Alle Versuche zeigten, daß *Smaris*, ein friedlicher Schwarmfisch, keine Schreckreaktion auf Hautextrakt hat. Vergleiche dazu Protokollauszug S. 581. — *Mugilidae*. Junge, 3—8 cm lange *Mugilidae* lassen sich gut im Aquarium halten und werden schnell zahm. Gleich große Tiere schwimmen im Schwarm oder in kleineren Gruppen. Da *Mugilidae* Friedfische sind, die als Jungtiere in Neapel und Arcachon leicht beschafft werden konnten, wurden mit ihnen besonders viele Versuche durchgeführt. Alle Versuche endeten negativ. Zerkleinerte Artgenossen werden immer verspeist.

Statt auf die zahlreichen weiteren von mir untersuchten Meeresfische im einzelnen einzugehen, verweise ich auf Tabelle 3 (S. 604), in der sämtliche Versuche zusammengefaßt sind. Die *Meeresfische* sind in der Tabelle durch *Kursivdruck* gekennzeichnet.

II. Optisch ausgelöste Fluchtreaktionen

1. *Sparidae*. Da die *Sparidae* keinen Schreckstoff haben, untersuchte ich in Neapel ihr Verhalten einem größeren Raubfisch (*Serranus cabrilla* L.) gegenüber. *Diplodus div. spec.* und *Pagellus erythrinus* (L.) vermieden es, einem ruhig am Boden liegenden *Serranus* zu nahe zu kommen und flohen bei Verfolgung, wobei sie manchmal die Rückenflosse spreizten.

Um zu prüfen, ob dieses Fluchtverhalten optisch ausgelöst wird, wurden 2 Aquarien nebeneinander aufgestellt und in das eine ein 25 cm langer *Serranus*, in das andere ein *Pagellus*-Schwarm gesetzt. Konnte dieser den Raubfisch sehen, so hielten die Fischchen Abstand von ihm. Dabei steigerte sich ihre Schreckhaftigkeit, wenn der *Serranus* umherschwamm oder ein toter *Serranus* an einem Draht bewegt wurde. Geblendete *Pagellus* flohen nicht vor dem *Serranus*, auch wenn beide im selben Aquarium waren.

Wurde zu einem *Pagellus*-Schwarm ein *Serranus* gesetzt und gleichzeitig *Pagellus*-Hautextrakt eingegossen, so wurde das Verhalten der *Pagellus* nicht schreckhafter, als wenn nur ein *Serranus* in ihr Aquarium gesetzt wurde.

In einem Aquarium mit 5—9 cm großen *Sparidae* mehrerer Arten zeigte sich deutlich, daß die kleineren Fische einen größeren Abstand von einem 25 cm großen *Serranus* einhalten als die größeren, 5 cm lange *Sparidae* bewahrten einen Abstand von mindestens 25 cm, 8—9 cm lange *Sparidae* schwammen dagegen bis auf 5 cm an den *Serranus* heran. Wurde dieser Abstand unterschritten, so spreizten die

Sparidae ihre Rückenflosse. Daß das Spreizen der mit kräftigen Hartstrahlen versehenen Rückenflosse für ihren Besitzer von Vorteil sein kann, habe ich wiederholt beobachtet. Von vier verschlungenen *Diplodus* wurden drei von einem *Serranus* wieder ausgespuckt, nachdem sie diesen anscheinend mit den Hartstrahlen in den Gaumen gestochen hatten. *Maenidae* haben die gleiche, optisch ausgelöste Fluchtreaktion wie die *Sparidae*. Bei ihnen war die gespreizte Rückenflosse in 2 von 5 Fällen von lebensrettender Bedeutung.

R. HOAGLAND, D. MORRIS und N. TINBERGEN (1956) zeigen, daß die Hartstrahlen vom Stichling ihn weitgehend vor dem Gefressenwerden durch Hechte und Barsche schützen.

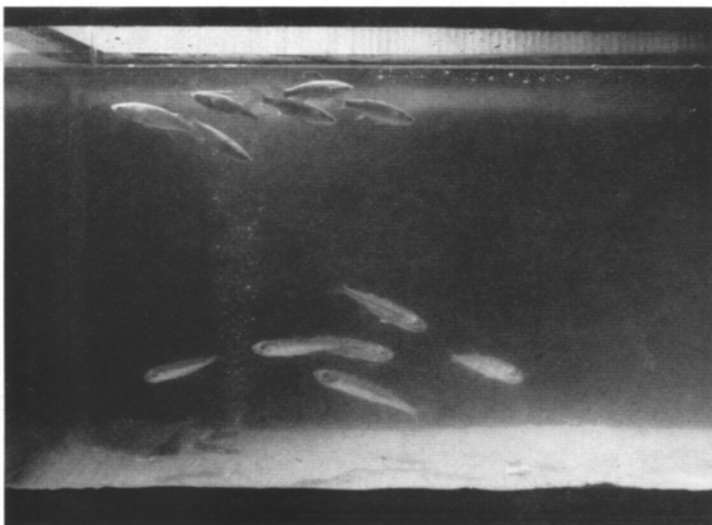


Abb. 1. Fluchtreaktion von *Mugil* zur Wasseroberfläche, ausgelöst durch einen kleinen *Torpedo*. Während *Mugil* eben zur Wasseroberfläche steigt, bleiben die *Atherina presbyter* Cuv., denen diese Reaktion fehlt, in der Aquariummitte

Sparidae und *Maenidae* sind also durch eine optisch ausgelöste Fluchtreaktion in gewissem Grade vor dem Gefressenwerden durch größere Raubfische geschützt und bei Unterschreitung der Fluchtdistanz durch Spreizen der mit Hartstrahlen bewehrten Rückenflosse.

2. *Mugilidae*. Beim Tauchen im Golf von Neapel fiel mir eines Tages ein Schwarm junger *Mugil* auf, der sich bei meiner Annäherung an die Wasseroberfläche treiben ließ, wo sich die Fische ruhig verhielten und kaum zu sehen waren. Das gleiche Verhalten zeigten 3—7 cm große *Mugil chelo* Cuv. im Aquarium, wenn ich einen größeren Fisch, etwa einen *Spariden* oder einen *Torpedo*, zu ihnen setzte (Abb. 1). Bei nicht eingewöhnten Tieren konnte das gleiche Verhalten manchmal schon durch Einschalten des Lichtes oder durch Annäherung an das Aquarium ausgelöst werden. Diese Art der Fluchtreaktion ist nicht starr festgelegt. Bei Annäherung von oben flieht *Mugil* nach unten.

Bei Verfolgung in einer Gezeiten-Lache, wie sie bei Ebbe oft entstehen, flitzen die Fische in alle Richtungen und verstecken sich unter Steinen. Aber bei Annäherung eines Feindes von unten, wie es unter natürlichen Verhältnissen die Regel ist, steigt *Mugil* ohne deutliche Flossenbewegung — anscheinend mit Hilfe der Schwimmblase — an die Wasseroberfläche und verharnt dort ruhig. Wenn ein Raubfisch einen *Mugil* aus der Mitte des Schwarmes packt, flitzen die anderen, an der Wasseroberfläche bleibend, in alle Richtungen, um sofort wieder bewegungslos zu verharren.

Eine ähnliche Fluchtreaktion an die Wasseroberfläche, aber ausgelöst durch Schreckstoff, hat F. SCHUTZ (1955) für *Esomus lineatus* E. AHL beschrieben. *Mugil* hat wie *Esomus* eine silberglänzende Unterseite und gestreifte Seiten. Der Silberglanz des Bauches und der Seiten ist eine gute Schutzfärbung (V. FRANZ 1907). Davon kann man sich beim Tauchen leicht überzeugen. Durch die Streifung der Flanken wird die Fläche aufgelöst.

III. Der Entstehungsort des Schreckstoffes in der Haut der Fische

1. Die Histologie der Fischhaut mit besonderer Berücksichtigung der Kolbenzellen

Um herauszufinden, wo in der Fischhaut der Schreckstoff gebildet wird, war es notwendig, die Haut möglichst vieler Fischarten aus verschiedenen Familien histologisch zu vergleichen.

Zur Gewinnung der Haut wurden die Fische durch Genieckschnitt getötet. Kleine Fische wurden ganz, von größeren wurden nur Hautstückchen in die Fixierungsflüssigkeit gelegt. Es erwies sich als günstig, mit Hilfe der Wasserstrahlpumpe die Luft zwischen den Schuppen zu entfernen. Alkoholgemische führten zu starken Schrumpfung. Gute Dienste leisteten die Gemische „Romeis“ und „Bouin“, die ich hauptsächlich anwandte. Nach Fixierung mit anderen Gemischen wurde, wenn nötig, mit 6% Salpetersäure entkalkt. Eingebettet wurde in Paraffin. Die Schnittdicke betrug meistens 5 μ . Gefärbt wurde hauptsächlich mit Azan, das die Drüsenzellen besonders schön hervorhebt, und mit Hämatoxylin-Eosin.

Es zeigte sich, daß sich die Verbreitung des Schreckstoffes mit der Verbreitung einer bestimmten Art Kolbenzellen deckt.

F. LEYDIG (1851) beschreibt Zellen der Fischepidermis, die er „Schleimzellen“ nennt, weil er die schlüpfrige Beschaffenheit der Haut von *Tinca*, *Anguilla*, *Lota* und *Cottus* auf sie zurückführt. Für die Schleie bezeichnet er sie als „feinkörnige“ oder mit einem „ganz hellen Inhalt versehene Blasen“. Von diesen Zellen unterscheidet LEYDIG „becherförmige, in die Oberhaut eingebettete und mit verschieden großer Öffnung auf derselben ausmündende Körper“. A. KÖLLIKER (1860) findet „zwei besondere Elemente“ in der Epidermis von *Petromyzon* und nennt sie „Schleimzellen“, im Sinne LEYDIGS, und „Körnerzellen“. M. SCHULTZE (1861) nennt die Schleimzellen von *Petromyzon* wegen ihrer kolbenförmigen Gestalt *Kolbenzellen*. Diesem Namenswechsel entsprechend, wurden von späteren Autoren auch die Schleimzellen (LEYDIGS) der „Echten Fische“ (*Pisces*) „Kolbenzellen“ genannt. M. OXNER (1905) bemerkt, daß sie sich bei den verschiedenen Fischen

erheblich in Form, Funktion und Entwicklung unterscheiden. E. PAWLOWSKY (1911) stellt fest, daß sie nicht bei allen Fischen eine ihrem Namen entsprechende Gestalt haben und weist auf eine irreguläre Gestalt bei *Anguilla*, *Silurus*, *Amiurus*, *Cyprinus* und *Lota* hin. Er behauptet, daß, wenn auch die äußere Gestalt dieser Zellen nicht immer der Bezeichnung „Kolben“ entspricht, doch der Bau aller unter diesem Namen vereinigten Zellen derselbe ist. Als Charakteristik für die Kolbenzellen führt PAWLOWSKY die Lage des Zellkernes im Zentrum oder in der Achse auf, betont aber zugleich, daß in den Kolbenzellen von *Petromyzon* der Kern an der Peripherie der Zelle liegt. Also ist der Bau der unter dem Namen „Kolbenzellen“ vereinigten Zellen nicht der gleiche! „Kolbenzellen“ wurden von

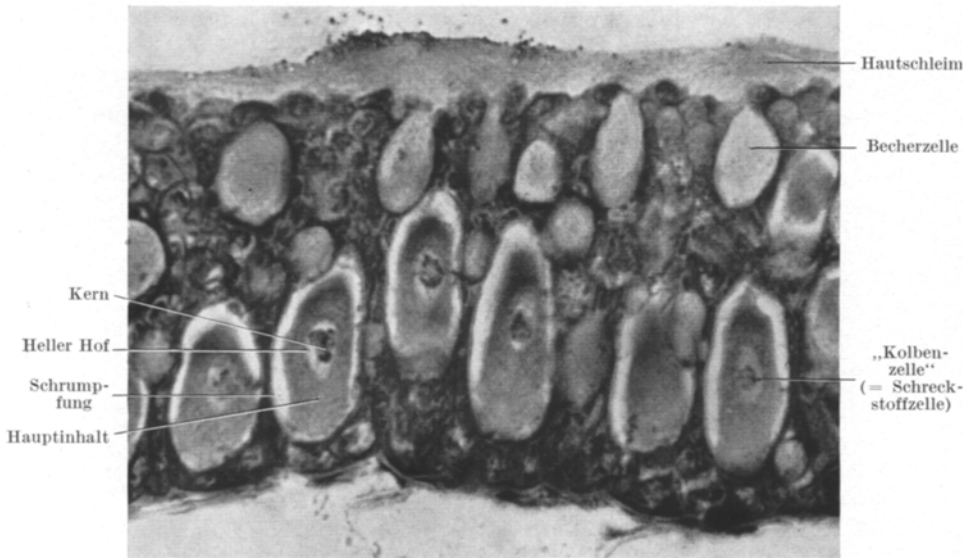


Abb. 2. Epidermis einer 7 cm großen Elritze (*Phoxinus laevis* AG.). Romeis, Azan, 5 μ , Ph 40, Kpl 20

zahlreichen Autoren untersucht und beschrieben (s. Literaturverzeichnis). Laut M. OXNER (1905) gibt es Kolbenzellen bei *Petromyzon*, *Acanthoptisidae*, *Cyprinidae*, *Apodes*, *Siluroidea* und *Gadidae*. Nach W. SCHNAKENBECK (1955) gibt es sie auch bei *Polypteridae*, *Ophidium* und *Fierasfer*.

Sowohl über die Verbreitung als auch über die Bedeutung der „Kolbenzellen“ herrscht bis heute keine Klarheit (W. SCHNAKENBECK 1955). Deshalb will ich, ohne im einzelnen auf die häufig sehr auseinandergehenden Meinungen der älteren Autoren einzugehen, zuerst die verschiedenen Typen der „Kolbenzellen“ an einigen Beispielen kurz beschreiben und anschließend ihre Unterschiede in einer Übersicht aufzeigen.

1. *Elritze (Phoxinus laevis Ag.) (Cyprinidae)*. Die Epidermis einer 7 cm langen Elritze (Abb. 2)¹ ist etwa 80—100 μ dick. Die ovalen

¹ Herrn Dr. J. O. NEDEL S. J. danke ich auch an dieser Stelle herzlich für seine wertvolle Hilfe bei der Anfertigung der Mikroaufnahmen.

„Kolbenzellen“ sind etwa $40\ \mu$ hoch und $17\ \mu$ breit. Sie reichen weder bis zur Basis noch bis zur Oberfläche der Epidermis. Häufig beschränken sich die „Kolbenzellen“ auf die unteren zwei Drittel der Epidermis, während im oberen Drittel vorwiegend Becherzellen liegen. Die runden Becherzellen sind $20\ \mu$ im Durchmesser und scheiden den Hautschleim ab, der eine $10\ \mu$ dicke Schicht über der Epidermis bilden kann. Die Epidermisdicke nimmt, wie auch die Größe der „Kolbenzellen“, mit der Fischgröße zu und kann an verschiedenen Körperstellen unterschiedlich sein. Die „Kolbenzellen“ haben keinen Ausführungsgang und

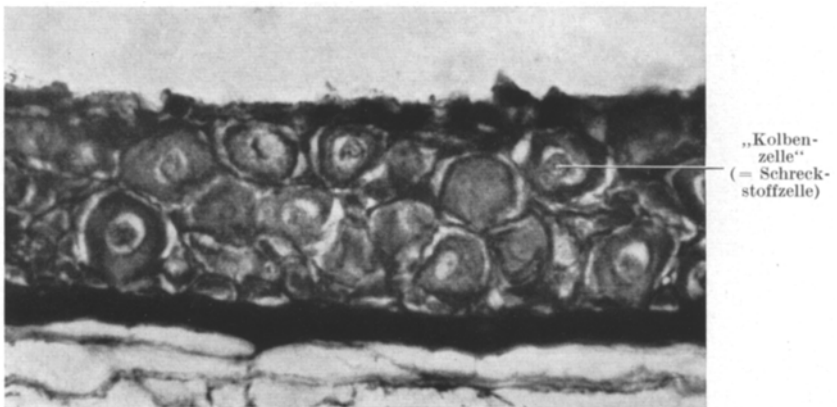


Abb. 3. Epidermis eines 35 mm großen *Tribolodon hakonensis taszanowskii* (STEINDACHNER). Bouin, HE, $5\ \mu$, Ph 40, Kpl 20

werden nicht ausgestoßen. Ihr Kern liegt in der Mitte. Um den Kern ist ein heller Hof. Daran schließt sich der mit Azan, Hämatoxylin, Eosin, Toluidinblau und Safranin färbbare Hauptinhalt. Die älteren Autoren sind darüber, ob der nicht färbbare helle Hof der Cypriniden-„Kolbenzelle“ oder der diesen umgebende Hauptinhalt das Sekret darstellt, verschiedener Meinung. F. MAURER (1895) faßt die Hauptmasse als Sekret auf, während J. NUSBAUM und W. KULZYCKI (1906), H. NORDQUIST (1908), E. PAWLOWSKY (1911) und H. v. LENGERKEN (1913) den hellen Hof für das Sekret und den Hauptinhalt für das Plasma halten. Dieser Meinung schließe ich mich auf Grund der Färbbarkeit des Hauptinhaltes an. Aber die Entscheidung darüber ist in diesem Zusammenhang nur von untergeordneter Bedeutung, wie wir später sehen werden.

2. *Tribolodon* (*Syn. Leuciscus*) *hakonensis taszanowskii* (STEINDACHNER). Die Epidermis dieses im Meer lebenden japanischen Cypriniden (Abb. 3) gleicht im wesentlichen der Epidermis der Elritze. Sie enthält mehrere Lagen rundlicher „Kolbenzellen“.

3. *Blinder Höhlensalmter* (*Anoptichthys jordani* HUBBS und INNES) (*Characidae*). Die etwa $100\ \mu$ dicke Epidermis eines 5 cm langen

Fisches enthält mehrere Lagen $15\ \mu$ großer rundlicher „Kolbenzellen“. Becherzellen sind selten und klein.

Die Epidermis der anderen untersuchten *Characiden* (*Hemigrammus*) ist dünn und enthält nur wenige, $10\ \mu$ hohe und $15\ \mu$ breite „Kolbenzellen“, die im Bau denen der Elritze gleichen.

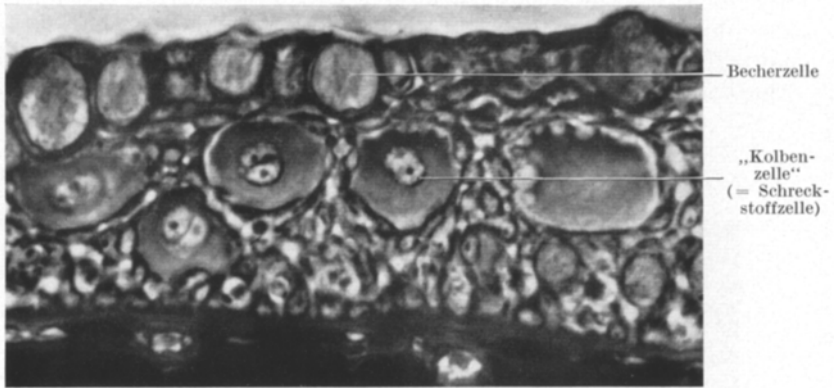


Abb. 4. Epidermis eines Zwergwels, *Amiurus nebulosus* (LESEUR). Romeis, Azan, $5\ \mu$, Ph 40, Kpl 20

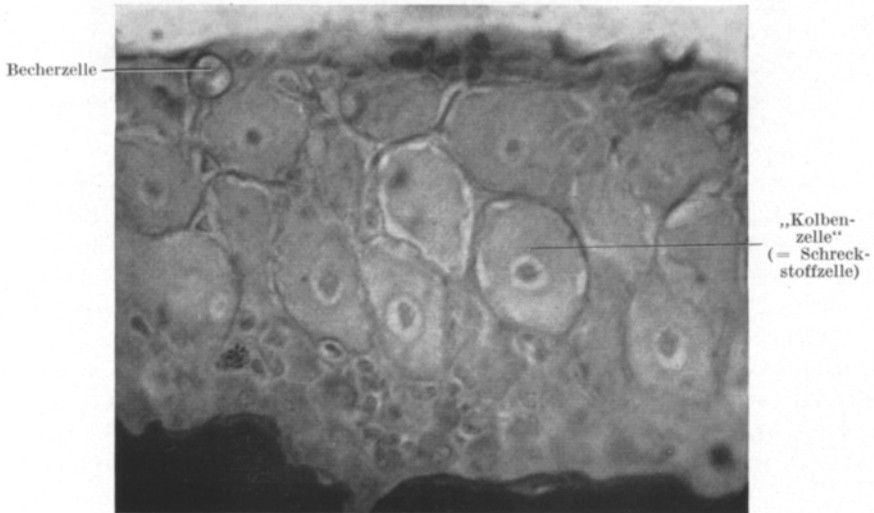


Abb. 5. Rumpfepidermis vom indischen Glaswels, *Cryptopterus bicirrhus* (CUV. und VAL.). Bouin, Azan, $5\ \mu$, Ph 40, Kpl 20. Beachte die zahlreichen, großen „Kolbenzellen“!

4. *Zwergwels* (*Amiurus nebulosus* LESEUR) (*Amiuridae*). In der $55\text{--}75\ \mu$ dicken Epidermis eines 5 cm langen Zwergwels sind die rundlichen „Kolbenzellen“ etwa $35\ \mu$ im Durchmesser. Sie haben meistens einen Doppelkern. Die Becherzellen haben einen Durchmesser von $18\ \mu$ (Abb. 4).

5. *Panzerwels (Corydoras palaeatus JENYNS) (Callichthyidae)*. Die Epidermis eines 5 cm großen Panzerwelses ist 75μ dick. Die „Kolbenzellen“ sind $20\text{--}35 \mu$ hoch und 13μ breit. Die Epidermis fällt durch 2 Arten Becherzellen auf, nämlich $20 \times 40 \mu$ große mit körnigem Inhalt, der sich mit Azan rot färbt, und $4 \times 10 \mu$ kleine mit einem, mit Azan blau gefärbten, strukturierten Inhalt. Das Gesamtvolumen der „Kolbenzellen“ bildet nur einen geringen Teil des Gesamtvolumens der Epidermis, da die „Kolbenzellen“ verhältnismäßig klein und selten sind.

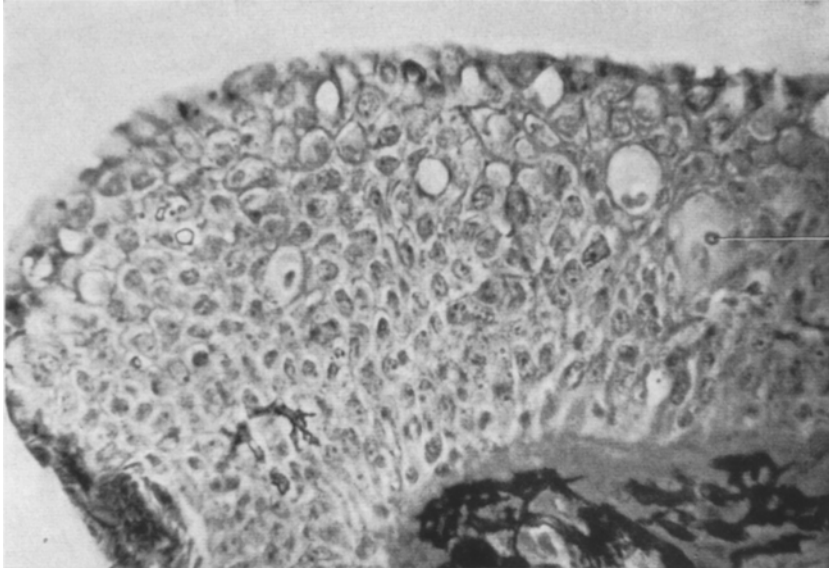
6. *Indischer Glaswels (Cryptopterus bicirrhis CUV. und VAL.) (Siluridae)*. Die Epidermis eines 7 cm langen Glaswelses ist 80μ dick. Die rundlichen „Kolbenzellen“ haben etwa 30μ Durchmesser, sind sehr zahlreich, liegen in 2—3 Schichten übereinander und bilden die Hauptmasse der Epidermis (Abb. 5). Meistens haben sie nur einen Kern. Becherzellen sind selten und nur 7μ groß.

Außer den hier aufgeführten *Ostariophysi* wurden weitere 24 Arten derselben in bezug auf „Kolbenzellen“ untersucht. Sie gehen aus Tabelle 3 (S. 604) hervor. *Zusammenfassend läßt sich für die „Kolbenzellen“ der Ostariophysi (Gymnotidae nicht untersucht!) sagen:*

Der Bau der „Kolbenzellen“ aller untersuchten *Cyprinidae*, *Characidae*, *Cobitidae* und *Siluroidea* weicht nicht grundsätzlich von dem für die Elritze beschriebenen Bau ab. Die „Kolbenzellen“ sind bei den *Ostariophysi* allgemein verbreitet. Ihre Häufigkeit kann von Art zu Art schwanken. Sie können in einer oder mehreren Lagen vorkommen. Die „Kolbenzellen“ sind über den Körper gleichmäßig verteilt. Nur auf den Fischbarteln sind sie sehr selten und klein (Abb. 6). Sie reichen weder bis an die Basis noch bis an die Oberfläche der Epidermis, haben keine Ausmündung und werden auch nicht ausgestoßen bzw. abgerieben. Ihre Form ist nie kolbenartig, sondern oval bis rundlich. Sie haben einen Kern oder einen Doppelkern, der immer in der Mitte der Zelle liegt und von einem hellen Hof umgeben ist.

7. *Fierasfer (Syn. Carapus) acus BRÜNN (Heteromi)*. Die Epidermis eines 15 cm langen *Fierasfer* ist durchschnittlich $60\text{--}120 \mu$ dick (Abb. 7—11). Die Haut ist ohne Schuppen und sehr schleimig, was wohl mit der Lebensweise dieses Fisches zusammenhängt. Auffallend sind beim ersten Anblick 2 Formen großer Zellen: Die eine Form liegt oberflächlich und mündet nach außen. Ihr ganzer, grob strukturierter Inhalt färbt sich mit Hämatoxylin stark an, so daß der Kern, der zentral liegt, nur selten zu sehen ist. Es handelt sich um Becherzellen, die ihren ganzen Inhalt nach außen entleeren. Sie sind rundlich und haben einen Durchmesser von $20\text{--}30 \mu$. Die andere Form liegt tiefer in der Epidermis und gleicht ihrem Bau nach sehr der „Kolbenzelle“ der Elritze. Um den zentralen Kern ist ein heller Hof, der von der sich homogen anfärbenden Hauptmasse umgeben ist. Diese Zellen

haben keine Ausmündung und sind meistens $30-45 \mu$ hoch und 20 bis 30μ breit. Bei genauerer Beobachtung findet man alle Zwischenformen



„Kolbenzelle“
(= Schreckstoffzelle)

Abb. 6. Bartlepidermis vom indischen Glaswels, *Cryptopterus bicirrhis* (Cuv. und VAL.). Die „Kolbenzellen“ fehlen fast ganz und sind sehr klein! Bouin, Azan, 5μ , Ph 40, Kpl 20

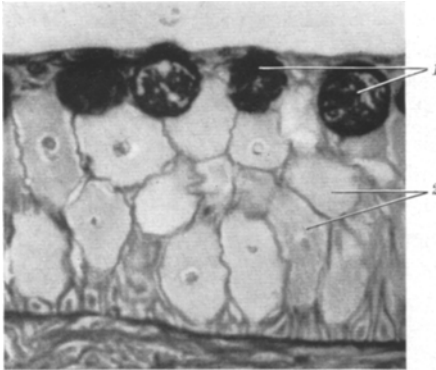


Abb. 7

Abb. 7. Epidermis von einem 15 cm langen Fieraser (*Syn. Carapus) acus* BRUNN. Bouin, HE, 5μ , Ph 40, Kpl 12,5. Übersicht.
1 Becherzellen, 2 „Kolbenzellen“

Abb. 8. Fieraser (wie Abb. 7). Ph Öl 100, Kpl 12,5. Becherzellen und beginnende Sekretbildung in den „Kolbenzellen“ (= junge Becherzellen.) 1 entleerte Becherzellen, 2 Sekret

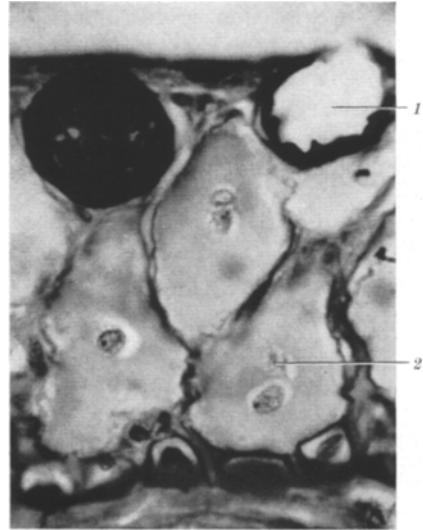


Abb. 8

zwischen den beiden genannten Typen. Es finden sich kolbenzellen-ähnliche Zellen, deren Inhalt teilweise oder ganz strukturiert ist, und

Becherzellen, deren Inhalt fein strukturiert ist (Abb. 8 und 9). Es entwickeln sich die kolbenzellenähnlichen Zellen zu Becherzellen. Das wird noch deutlicher, wenn man die Epidermis von *Fierasfer* mit der eines Cypriniden oder Siluriden vergleicht. Bei Cypriniden handelt es sich wirklich um zwei verschiedene Zellarten: „Kolbenzellen“ und

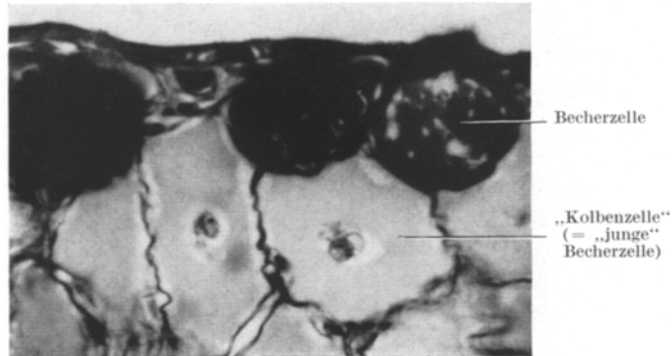


Abb. 9. *Fierasfer* (wie Abb. 7). Ph Öl 100, Kpl 12,5. „Kolbenzelle“ mit Doppelkern und Sekretbildung

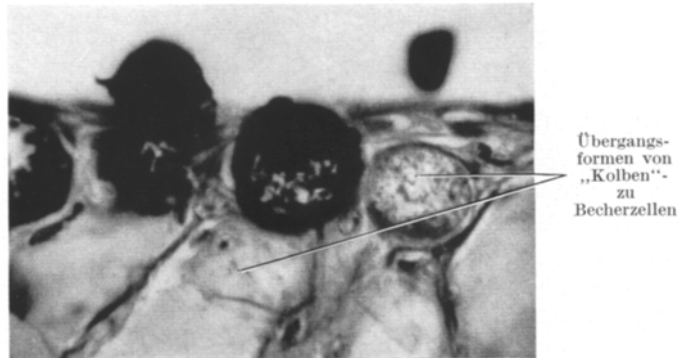


Abb. 10. *Fierasfer* (wie Abb. 7). Ph Öl 100, Kpl 12,5. Fortgeschrittene Sekretbildung

Becherzellen. Von beiden Zellarten lassen sich Entwicklungsreihen zeigen. Man findet bei den Cypriniden tief in der Epidermis, teilweise schon unter den „Kolbenzellen“, junge Becherzellen, die noch keinen Ausführungsgang haben. Ähnliche Zellen fehlen bei *Fierasfer*. Die Epidermis von *Fierasfer* ist sehr reich an Becherzellen, die sich entleeren und die dauernd ersetzt werden müssen. Zwischen diesen Becherzellen und unter ihnen liegen ihre Jugendformen, die im histologischen Bild den „Kolbenzellen“ der *Ostariophysis* ähnlich sehen.

8. *Flösselhecht* (*Polypterus spec.*) (*Polypteridae*). Über den kräftigen Schuppen liegt eine 100—200 μ dicke Epidermis. Den „Kolbenzellen“ der *Ostariophysis* ähnliche Zellen sind häufig. Sie sind 20 μ breit und

10 μ hoch. Der Kern liegt zentral. Das Plasma färbt sich mit Azan homogen an. 8—12 Schichten dieser Zellen liegen in der Epidermis übereinander und grenzen an deren Basis und Oberfläche, wo sie abgerieben werden.

9. *Motella tricirrata* BL. (*Gadidae*). Die Epidermis eines 9 cm langen Exemplares dieses *Gadiden* ist 60 μ dick und besteht aus etwa 12 Zellschichten (Abb. 12). Die „Kolbenzellen“ sind 7—10 μ hoch. Sie sind durch 2—3 Schichten Epithelzellen von der Oberfläche getrennt und münden dort mit einem schlauchförmigen Fortsatz. Ihr Kern liegt

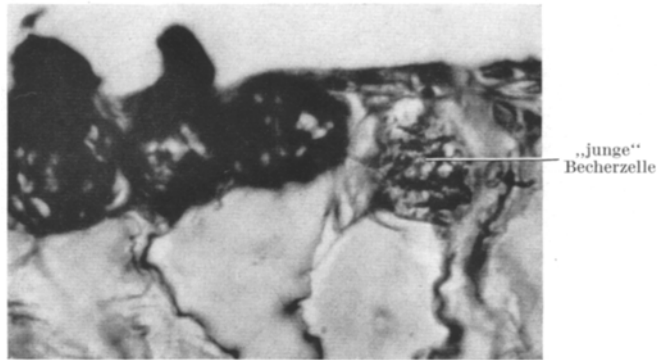


Abb. 11. Fierasfer (wie Abb. 7). Ph Öl 100, Kpl 12,5. Junge Becherzelle

basal. Die Becherzellen sind 25 μ hoch und haben einen schmalen Ausführgang. Die „Kolbenzellen“ tragen offensichtlich zur Verschleimung der Epidermis bei.

Dem Dorsch (*Gadus morrhua* L.) fehlen „Kolbenzellen“.

10. Aal (*Anguilla anguilla* L.) (*Apodes*). Die Epidermis eines 25 cm langen Aales (Abb. 13) ist etwa 220 μ dick. Die Hauptmasse der Epidermis bilden die schmalen, langen „Kolbenzellen“. Sie sind bis 150 μ hoch, an der Basis 8—11 und an dem der Oberfläche zugewandten Ende bis 25 μ breit. Diese „Kolbenzellen“ geben, wie die etwa 30 μ großen Becherzellen, ihren Inhalt nach außen ab bzw. werden abgestoßen und bilden den größten Teil des Hautschleimes. F. LEYDIG (1851) berichtet sehr richtig: „Beim Aal gibt es helle und feinkörnige Schleimzellen.“ „In einem gewissen Stadium ihres Wachstums mögen sie wohl platzen und ihren Inhalt nach außen entleeren.“ Die Epidermiszellen sind 5—7 μ groß. Die meisten „Kolbenzellen“ sitzen mit dem schlanken Stiel der Basis der Epidermis auf. Bei denen des oberen Drittels der Epidermis läßt sich oft kein Stiel feststellen. Sie erscheinen mehr kugelig. Der Kern der „Kolbenzellen“ liegt im Zentrum des oberen verdickten Endes. Die „Kolbenzellen“ haben zwei verschiedene Inhalte. Der eine liegt in Form einer Kugel dem Kern an einer Seite an und färbt sich bei jüngeren „Kolbenzellen“ mit Azan kräftig blau,

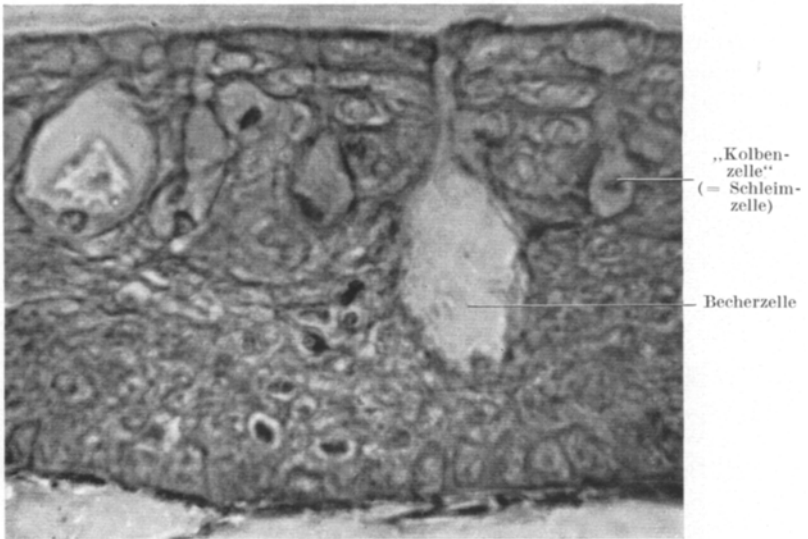


Abb. 12. Epidermis von *Motella tricirrata* Bl. (*Gadidae*). Bouin, Azan, 5 μ , Ph Öl 100, Kpl 12,5

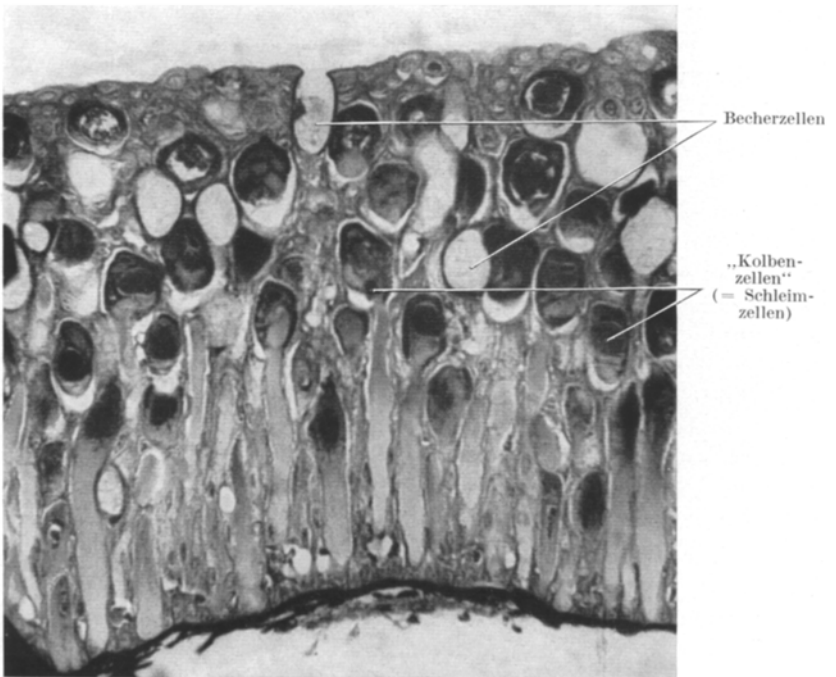


Abb. 13. Epidermis eines 25 cm langen Aales (*Anguilla anguilla* L.). Bouin, Azan, 5 μ , Ph 40, Kpl 12,5

bei älteren rotlila und ist dann gekörnt; der andere Inhalt umgibt den ersteren und bildet auch den Stiel und färbt sich bei jüngeren Zellen hellblau, bei älteren im Bereich des verdickten Endes rot.

11. *Flußneunauge* (*Petromyzon fluviatilis* L.) (*Petromyzontidae*). Die Epidermis eines 14 cm langen Neunauges ist $80\ \mu$ dick (Abb. 14). Die „Kolbenzellen“ sind $35\ \mu$ hoch und sitzen der Basis der Epidermis auf. Sie bestehen aus einem zentralen Plasmastrang, der durch die Längsachse der Zelle zieht und in dessen oberem Teil der Zellkern liegt, und aus einem peripheren Mantel, der sich mit Azan lila, an seiner distalen

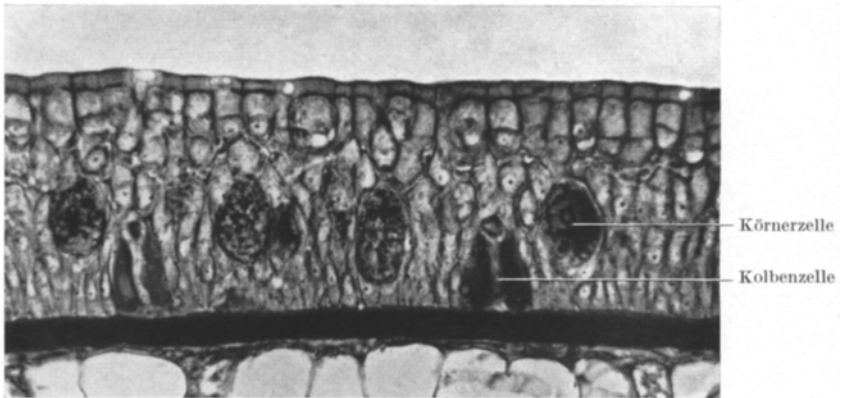


Abb. 14. Epidermis vom Flußneunauge (*Petromyzon fluviatilis* L.). Romeis, Azan, 5 μ , Ph 40, Kpl 12,5

und basalen Peripherie rot anfärbt. Bei den Körnerzellen liegt der Kern zentral. Ihr Körper „sieht so aus, wie wenn er, abgesehen von dem kleinen, aber nicht immer deutlichen Zellkern, ganz und gar mit feinen dunkleren Körnchen erfüllt wäre“ (A. KÖLLIKER 1860). Mit Azan werden die Körnchen rot, der übrige Inhalt hellblau gefärbt. Die Körnerzellen sind ebenso groß wie die „Kolbenzellen“, reichen aber nie bis an die Basis der Epidermis, sondern sind von ihr immer durch eine oder zwei Zellschichten getrennt. Die Epidermiszellen werden zur Hautoberfläche hin größer als die Basalzellen. Während der Kern bei den Basalzellen oben liegt (wie bei den „Kolbenzellen“!), liegt er bei den nächsthöheren Schichten ziemlich in der Mitte (wie bei den Körnerzellen!) und bei den der Oberfläche genäherten Epidermiszellen unten. — Auf Grund der Lage der Körnerzellen zu den „Kolbenzellen“ sowie einiger Zwischenstufen zwischen beiden Zellformen und auf Grund der Lageverhältnisse des Zellkerns sowie der färberischen Eigenschaften des peripheren Mantels der „Kolbenzellen“, der sich wie die Körner der Körnerzellen färbt, kann man annehmen, daß es sich bei „Kolben“- und Körnerzellen nicht um verschiedene Zellen handelt, sondern um verschiedene Entwicklungsstufen eines Zelltypes.

Den übrigen untersuchten Familien fehlen „Kolbenzellen“ oder kolbenzellenähnliche Zellen. Es wurden die Häute nahezu aller bisher auf Schreckstoff untersuchten und vieler anderer Arten histologisch geprüft. Es zeigt sich also, daß unter dem Namen „Kolbenzellen“ bisher verschiedenartige Drüsenzellen zusammengefaßt wurden. Die als „Kolbenzellen“ bezeichneten Drüsenzellen in der Epidermis der

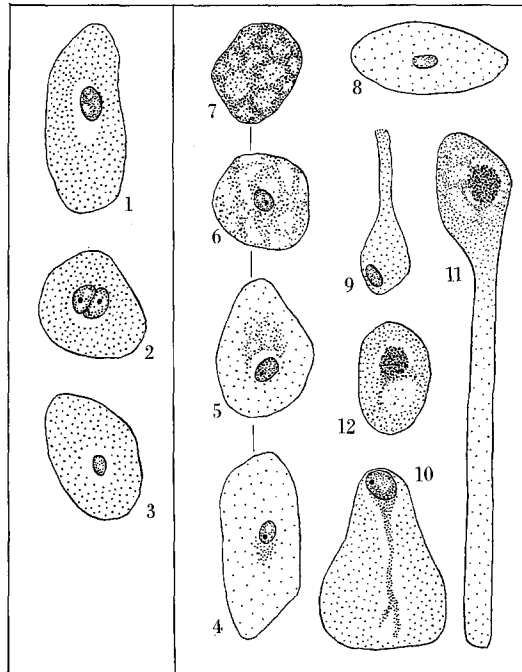


Abb. 15. Schematischer Überblick über die verschiedenen „Kolbenzellen“. 1—3 sind Schreckstoffzellen von 1. Phoxinus, 2. Amiurus, 3. Cryptopterus. 4 mit 7 zeigt die Entwicklung der Becherzellen von Fierasfer. 8 ist eine Schleimzelle von Polypterus, 9 ist eine Schleimzelle von Motella, 10 ist eine Kolbenzelle von Petromyzon, 11 und 12 sind Schleimzellen von Anguilla

Ostariophysen sind nicht kolbenförmig und sind funktionell verschieden von den kolbenförmigen Zellen bei *Petromyzon*, die M. SCHULTZE (1861) zu der Namengebung veranlaßt haben. Die „Kolbenzellen“ der Ostariophysen unterscheiden sich von den „Kolbenzellen“ aller anderen untersuchten Fische durch die oben beschriebenen und in der Übersicht (S. 598; vgl. auch Abb. 15) zusammengefaßten Merkmale. Ihre Verbreitung deckt sich mit dem Vorkommen des Schreckstoffes. Bei allen bisher untersuchten Arten mit Schreckstoff konnte dieser Typ von „Kolbenzellen“ nachgewiesen werden, bei keiner Fischart ohne Schreckstoff wurde er gefunden. Daß diese Drüsenzellen nicht zur Oberfläche aufrücken und ihr Sekret nicht nach außen entleeren, harmoniert mit der Tatsache,

daß der Schreckstoff nur bei Hautverletzung frei wird. Ihre gleichmäßige Verteilung über den Fischkörper paßt zu dem Befund, daß die Haut in allen Körperregionen gleich wirksam ist (K. v. FRISCH 1941 für Elritzen). Im folgenden Abschnitt wird noch gezeigt, daß gewisse Hautstellen der Ostariophysen, die keine oder nur wenige „Kolbenzellen“ enthalten, auch keinen oder nur wenig Schreckstoff liefern.

Übersicht über die verschiedenen „Kolbenzellen“ (K)

K reicht bis an die Basis der Epidermis	--	-	+	-	+	+
K reicht bis an die Oberfläche der Epidermis . .	-	--	+	+	+	-
K ist Vorstufe der Becherzelle	-	+	-	-	-	-
K oval oder rundlich, nicht kolbenförmig . .	+	+	+	-	-	-
Kern immer zentral, nie an Zellperipherie . .	+	+	+	-	-	-
Hauptinhalt der Zelle homogen	+	+	+	+	-	-
Höhe von K größer als $\frac{1}{2}$ der Epidermisdicke .	-	-	-	-	+	-
Höhe von K $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{4}$ der Epidermisdicke	+	+	-	-	-	+
Höhe von K kleiner als $\frac{1}{4}$ der Epidermisdicke .	-	-	+	+	-	-
Fischart	Elritze und andere Ostariophysen	Fierasler (Carapus)	Polypterus (Polypteridae)	Motella (Gadidae)	Anguilla (Aal)	Petromyzon (Neunauge)

Aus all diesen Gründen sehe ich in den „Kolbenzellen“ der Ostariophysen die Erzeuger des Schreckstoffes. Zur Unterscheidung von den schleimliefernden, nur beim Aal kolbenförmigen Zellen anderer Fischarten schlage ich für sie den Namen „Schreckstoffzellen“ vor, während die übrigen als „Schleimzellen“ (LEYDIG 1851) bezeichnet werden sollten, mit Ausnahme der „Kolbenzellen“ von *Petromyzon*, für die allein man — entsprechend ihrer Gestalt — den Namen „Kolbenzellen“ (SCHULTZE 1861) beibehalten sollte.

2. Kontrollversuche mit Fischbarteln

Der histologische Befund, daß Bartelepidermis der *Ostariophysen* nur wenige kleine „Kolbenzellen“ enthält, gab Anlaß zu einem wesentlichen Kontrollversuch: Wenn diese Zellen den Schreckstoff liefern,

müßte Bartelhaut weniger wirksam sein als Rumpfhaut. Tatsächlich ergab sich, daß die Epidermis der Barteln (Abb. 6) im Gegensatz zu einer vergleichbaren Menge Epidermis vom Rumpf (Abb. 5) keine Schreckreaktion auslöst.

Um die Wirksamkeit der Bartelepidermis mit der Wirksamkeit der Rumpfelepidermis vergleichen zu können, war es wichtig, zur Bereitung des Extraktes gleiche Mengen Haut zu verwenden. Dabei wurde darauf geachtet, daß die Volumina der Epidermis und die gesamte Fläche der Querschnitte gleich groß waren. Die Dicke der Epidermis wurde vorher an gefärbten Schnitten gemessen.

a) **Versuche mit indischen Glaswelsen (*Cryptopterus bicirrhis* Cuv. und Val.)** Vierzehn Individuen wurden in 2 Gruppen geteilt und ab 18. 11. 58 in einem 25-Liter- und in einem 40-Liter-Aquarium mit Durchlüftung bei 23—26° C gehalten. Sie gewöhnten sich rasch ein. Da sie abends ihre größte Aktivität zeigten, wurden die Versuche zu dieser Tageszeit durchgeführt. Mit jedem der beiden Schwärme wurden im Abstand von mehreren Monaten 2 Versuche durchgeführt. Alle 4 Versuche endeten ohne Schreckreaktion auf Bartelextrakt und mit einer starken Schreckreaktion auf Extrakt von Rumpfhaut. Durchführung und Ergebnis eines dieser Versuche zeigt folgender Protokollauszug:

Kontrollfütterung am 9. 1. 59: 6, 6, 6, 6; 6, 5, 6, 5; 5, 5, 5, 6; 6, 4, 5, 4; 4, 5, 5, 6. Alle fressen und bleiben ruhig am Futterplatz.

Versuch mit Bartelextrakt am 14. 1. 59: 6, 4, 5, 5; 6, 6, 5, 6; 5, 6, 6, 5; 6, 4, 5, 4; 4, 5, 5, 6. Alle fressen und verhalten sich wie bei der Kontrollfütterung.

Versuch mit Extrakt von Rumpfhaut am 21. 1. 59: Schon 10 sec nach Eingießen des Extraktes ist der nächste Fisch sehr beunruhigt und schwimmt weg. Nach 20 sec sind alle 6 Glaswelse in der dunkelsten Aquariumecke dicht über dem Boden. Eine Minute nach Eingießen des Extraktes bleiben alle Fische bei der Fütterung in der Ecke am Boden. 10 min nach dem Füttern sind sie noch in der dunklen Ecke und reagieren bei Geräuschen durch schnelles Schwimmen. Fünf Stunden nach dem Versuch haben sich die Glaswelse noch immer nicht beruhigt.

b) **Versuche mit Elritzen (*Phoxinus laevis* Ag.).** Elritzenschwärme wurden mit Bartel- bzw. Rumpfhaut vom Karpfen (*Cyprinus carpio* L.) und vom Wels (*Silurus glanis* L.) geprüft. Die Versuche endeten auf Karpfen- und Welsbarteln ohne Reaktion, auf Rumpfhaut vom Karpfen und Wels mit einer Schreckreaktion.

Versuch Nr.		1	2	3	4	5	6	7	8	9
Zahl der Elritzen		12	12	12	20	60	20	10	10	100
Reaktion auf										
Rumpfhaut vom	Karpfen	+	+	+	+	+				
	Wels						+	+—	+	(+)
Barteln vom	Karpfen	—	—	—	—	—				
	Wels						—	—	—	—

3. Versuche über die Schreckreaktion bei Poecilidae

Bei 2 Arten aus der Familie *Poecilidae* konnte F. SCHUTZ (1956) keine Schreckreaktion nachweisen, bei zwei anderen Arten fand er bei männlichen Tieren gleichfalls keine Schreckreaktion, wohl aber reagierten weibliche Tiere, und zwar sowohl auf die Haut von Weibchen wie auf solche von Männchen. Da keine Schreckstoffzellen vorhanden sind, schien dies mit der allgemeinen Verbreitung dieser Drüsenzellen bei Fischen mit Schreckreaktion in Widerspruch zu stehen. Jedoch hatte F. SCHUTZ an Poeciliden nur wenige, nicht eindeutige Versuche durchgeführt. Daher war es notwendig, sie zu überprüfen. F. SCHUTZ hatte folgende *Poecilidae* untersucht: *Platypoecilus variatus* MEEK, *Platypoecilus maculatus* GÜNTHER, *Heterandria formosa* AGASSIZ und *Lebistes reticulatus* PETERS. Mit positivem Ergebnis endigten bei *Heterandria* von 11 Versuchen nur 6 bei einem 1/5 n-Extrakt und bei *Lebistes* von 13 Versuchen nur 6 bei einem sehr starken Extrakt von 1—3 n.

Meine Versuche mit *Lebistes reticulatus* PETERS verliefen dagegen alle negativ. Vierzehn Schwärme zu je 3 Fischen, davon 9 Schwärme Weibchen und 5 Schwärme Männchen, wurden in 10-Liter-Aquarien mit 1n-Extrakt geprüft. Weitere 6 Versuche an gemischten Schwärmen zu je 6—11 Fischen verliefen mit 1—3 n-Extrakt ebenfalls negativ. *Lebistes* reagiert auch nicht auf 1n-Extrakt der Elritze. Umgekehrt wurden 3 Elritzenschwärme durch 1n-Extrakt von *Lebistes*-Weibchen nicht verschreckt. Anschließend auf ihre Reaktionsbereitschaft geprüft, erschrakten diese Elritzen auf 1/10 n-Elritzen-Extrakt sehr heftig. Die negativen Ergebnisse bei so starken Extrakten sprechen gegen eine Schreckreaktion der *Poecilidae*. Zu den 50% positiven Ergebnissen von F. SCHUTZ ist zu bemerken, daß sie nur bei starken Extrakten auftraten und als unspezifische Fluchtreaktion gedeutet werden können, ähnlich wie das beim Aal (F. SCHUTZ 1956) oder beim amerikanischen Lachs (J. R. BRETT und D. MACKINNON 1954) der Fall ist.

4. Die Histologie der Fischepidermis in Zusammenhang mit der Lebensweise der Fische

Man kann in der Epidermis der Fische im wesentlichen drei verschiedene Zellformen unterscheiden: Epithel-, Becher- und Kolbenzellen (S. KANN 1927).

S. KANN (1927) stellt biologische Typen nach dem Bau des Oberhautepithels fest und unterscheidet nach dem durch Abwehr- und Schutzfunktion bedingten Aufbau 2 Haupttypen. Fischen, die dem

einen Typ angehören, dient als Abwehrmittel gegen größere Feinde und Festsetzen kleiner Parasiten ausschließlich ihre Schlüpfbarkeit und Schleimschicht. Fische, die dem zweiten Typ angehören, haben als Abwehrvorrichtung Hartgebilde der Haut.

Diese Auffassung scheint mir nur teilweise zutreffend. Richtiger scheint mir, nach der Lebensweise Boden- und Freiwasserrische zu unterscheiden. Dabei zeigt sich, daß Bodenfische, hauptsächlich soweit sie eine unter Steinen oder im Sand verborgene Lebensweise führen (wie z. B. *Motella*, *Lepadogaster*, *Conger*, *Callionymus*, *Amiurus* u. a.), weit mehr schleimbildende Becherzellen haben als Freiwasserrische (wie z. B. *Gasterosteus*, *Esox*, *Clupeidae*, *Cyprinidae* u. a.). Besonders deutlich wird die Zunahme der Becherzellen in Zusammenhang mit der Anpassung an eine besondere Lebensweise (*Anguilla*, *Fierasjer*). Bodenfische mit einer drüsenarmen Epidermis benötigen ein kräftigeres Schuppenkleid. Hochseefische haben weder kräftige Schuppen noch viele Schleim- oder Becherzellen.

Die Fische, für die in der Literatur „Kolbenzellen“ beschrieben sind (*Lota*, *Anguilla*, *Fierasjer*, *Polypterus*, *Ostariophysis*), sind mit Ausnahme der meisten *Ostariophysis* Bodenfische, und diese „Kolbenzellen“ dienen der Schleimabsonderung im Gegensatz zu den „Kolbenzellen“ (= Schreckstoffzellen) der *Ostariophysis*.

IV. Ist die Schreckreaktion an das Leben im Süßwasser gebunden? Versuche mit einem japanischen Meereseypriiden

Nachdem sich gezeigt hat, daß die Schreckreaktion bei *Cyprinoidea* (*Cyprinidae*, *Characidae*, *Cobitidae*) und *Siluroidea* (*Siluridae*, *Amiuridae*, *Callichthyidae*) weitverbreitet ist, während sie allen anderen geprüften Fischen fehlt, entstand die Frage, ob sie an das Leben im Süßwasser gebunden ist, denn die *Ostariophysis* sind fast ausnahmslos Süßwasserfische, oder ob die Schreckreaktion auch im Meer vorkommt, ob auch Seewasser-Ostariophysen eine Schreckreaktion haben.

Die Beantwortung dieser Frage erschien zunächst recht schwierig, da es in europäischen Meeren keine *Ostariophysis* gibt. Durch eine Reihe glücklicher Umstände wurde ich auf eine japanische Cyprinidenart aufmerksam, die in 2 Unterarten vorkommt, deren eine, *Tribolodon hakonensis hakonensis* (GÜNTHER), ständig im Süßwasser, deren andere, *Tribolodon hakonensis tazanowskii* (STEINDACHNER), dagegen im Brack- und Meerwasser lebt und nur zur Fortpflanzung in die Flüsse steigt, wo sich im Süßwasser die Jungfische entwickeln. Diese können erst dauernd im Seewasser leben, wenn sie mindestens 35 mm lang sind (M. NAKAMURA und M. YAEKO 1953).

Am 28. 6. 59 bekam ich von Herrn Dr. M. NAKAMURA¹, Tokyo, je 80 Stück 12—14 mm lange Jungfische beider Unterarten. Die Seewasserform war durch künstliche Befruchtung gezüchtet, die Süßwasserform von Dr. M. NAKAMURA gefangen worden. Die zu je 20—30 Stück in Plastikbeuteln versandten Fische kamen nach der zweitägigen Flugreise von Tokyo über den Nordpol alle gut in München an. Es war von Bedeutung, daß auf der Reise keine Fische eingehen, um eine

Tabelle 1. Übersicht über einige von mir durchgeführte Versuche mit Süßwasserfischen

Die Versuche über die Wirkung von Barteleextrakt und alle Versuche mit den japanischen Süß- und Seewasser-Cyprinidae sind in dieser Übersicht nicht enthalten (vgl. Tabelle 2). Zur besseren Übersicht habe ich in dieser Tabelle nur zwischen positiver (+) und negativer (—) Reaktion unterschieden.

Schwarm von	Hautextrakt von	Wirkung	Versuche	Schwärme
Elritze	Elritze (<i>Phoxinus laevis</i> AG.)	+	14	14
Elritze	Karpfen (<i>Cyprinus carpio</i> L.)	+	2	2
Elritze	<i>Hemigrammus caudovittatus</i>	+	1	1
Elritze	Glaswels (<i>Cryptopterus bicirrhus</i> CUV. u. VAL.)	—	2	1
Elritze	Flußbarsch (<i>Perca fluviatilis</i> L.)	—	2	2
Elritze	<i>Lebistes reticulatus</i> PETERS	—	2	2
Elritze	Neunauge (<i>Petromyzon fluviatilis</i> L.)	—	2	2
Neunauge	Elritze	—	2	2
Neunauge	Neunauge	—	3	3
Karpfen	Karpfen	+	6	6
Karpfen	Elritze	+	2	2
Karpfen	Zwergwels (<i>Amiurus nebulosus</i> LESEUR)	+	2	2
Karpfen	Glaswels	—	1	1
Zwergwels	Zwergwels	+	4	4
Zwergwels	Karpfen	+	2	2
Zwergwels	Glaswels	—	2	2
Glaswels	Glaswels	+	4	2
Glaswels	Zwergwels	—	2	2
Glaswels	Elritze	—	1	1
Glaswels	Karpfen	—	1	1
Lebistes ♂	Lebistes ♂ und ♀	—	5	5
Lebistes ♀	Lebistes ♂	—	3	3
Lebistes ♀	Lebistes ♀	—	6	6
Lebistes ♂ und ♀	Lebistes ♂ und ♀	—	6	6
Lebistes ♂ und ♀	Elritze	—	3	3

¹ Ich möchte Herrn Dr. M. NAKAMURA für seine wertvolle Hilfe auch an dieser Stelle herzlich danken.

mögliche vorzeitige Abstumpfung zu vermeiden. Nach der Ankunft wurden die Fischchen auf mehrere Aquarien verteilt und mit *Daphnia*, zerriebenen *Tubifex* und Trockenfutter im veralgten Aquarium gefüttert.

Tabelle 2. Die 1959 mit *Tribolodon hakonensis taszanowskii* (STEINDACHNER) (Seewasserform) und *Tribolodon hakonensis hakonensis* (GÜNTHER) (Süßwasserform) durchgeführten Versuche

Ver- such Nr.	Datum	Schwarm der Unter- art	Fische	Größe in mm	Wasser	Haut- ex- trakt von	Konzent- ration (n)	Reaktion	Bemerkungen
1	16. 7.	h	5	20	Süßwasser	h	1/10	+++	stärkste Verdünnung!
2	16. 7.	t	5	20	Süßwasser	h	1/500	+++	
3	16. 7.	t	5	20	Süßwasser	h	1/50000	+++	
4	16. 7.	t	8	20	Süßwasser	h	1/50000	+++	
5	1. 8.	h	5	23	Süßwasser	t	1/20	++	
6	1. 8.	h	5	23	Süßwasser	t	1/50000	(+)	
7	1. 8.	t	5	23	Süßwasser	t	1/20	++	
8	1. 8.	t	5	23	Süßwasser	t	1/50000	—	
9	18. 9.	h	8	28	Süßwasser	h	1/50	++	Flossenfäule
10	18. 9.	h	5	28	Süßwasser	h	1/100	+++	
11	18. 9.	h	6	28	Süßwasser	h	1/100	+++	
12	18. 9.	h	1	27	1/2 Seewasser	h	1/100	+++	
13	18. 9.	t	4	26	Süßwasser	h	1/100	+++	
14	18. 9.	t	6	26	Süßwasser	h	1/100	++	
15	18. 9.	t	7	26	1/5 Seewasser	h	1/50	++	
16	18. 9.	t	7	26	1/5 Seewasser	h	1/50	+	
17	4. 10.	h	5	30	Süßwasser	h	1/20	++	
18	4. 10.	h	5	30	Süßwasser	h	1/100	+	
19	4. 10.	t	5	30	Süßwasser	h	1/10	+	
20	4. 10.	t	5	30	Süßwasser	h	1/50	—	
21	12. 10.	h	3	33	Süßwasser	t	1/25	+++	
22	12. 10.	t	4	33	1/2 Seewasser	t	1/25	(+)	
23	12. 10.	t	2	33	1/2 Seewasser	t	1/25	+++	
24	12. 10.	t	5	33	1/2 Seewasser	t	1/25	++	
25	12. 10.	t	2	33	Seewasser	t	1/25	+—	
26	12. 10.	t	5	33	Seewasser	t	1/25	+—	
27	21. 10.	h	3	35	Süßwasser	t	1/25	+++	
28	21. 10.	t	4	35	Süßwasser	t	1/25	++	
29	21. 10.	t	2	35	Seewasser	t	1/25	++	
30	21. 10.	t	5	35	Seewasser	t	1/25	+++	
31	21. 10.	t	2	35	Seewasser	t	1/10	+	
32	21. 10.	t	5	35	Seewasser	t	1/10	+++	
33	23. 10.	t	5	37	Seewasser	t	1/10000	+++	Mit diesen Fischen waren vorher keine Versuche durchgeführt worden
34	23. 10.	t	4	37	Seewasser	t	1/10000	++	
35	23. 10.	t	6	37	Seewasser	t	1/10000	+++	

Abkürzungen: t = ssp. *taszanowskii*, h = ssp. *hakonensis*.

Tabelle 3. *Bisher auf Schreckreaktion und Kolbenzellen untersuchte Fische*

Zeichenerklärung: F = K. v. FRISCH; S = F. SCHUTZ; O = M. OXNER; K = S. KANN; + = vorhanden; — = fehlt; N = Neapel; A = Arcachon; H = Helgoland.

Aus dieser Tabelle geht hervor:

1. Welche Arten untersucht sind auf Schreckreaktion *und* Kolbenzellen.
2. Wo die einzelnen Arten untersucht sind, soweit ich sie geprüft habe.
3. Arten, die K. v. FRISCH 1941 und F. SCHUTZ 1956 auf Schreckreaktion geprüft haben und die von mir histologisch untersucht wurden.

Soweit nicht extra angegeben, wurden die Arten von mir auf Schreckreaktion und Kolbenzellen untersucht.

Die Meeresfische sind durch *Kursivdruck* hervorgehoben.

Ordnung bzw. Familie	Gattung, Art	Schreck- reaktion	Zahl der Versuche [in () der Schwär- me]	Unter- sucht von	Ver- suche durch- geführt in	Kol- ben- zellen	Unter- sucht von
Elasmobranchii	<i>Torpedo marmorata</i> RISSO . . .	—	2		A	—	
	<i>Dasyatis pastinaca</i> (L.) Syn. <i>Trygon pastinaca</i> CUV.	—	2		A	—	
Teleostomi							
Palaeopterygii							
Acipenseridae	<i>Acipenser sturio</i> L.	—	2		A	—	
Neopterygii							
<i>Isospondyli</i>							
Clupeidae	<i>Sardina pilchardus</i> (WALB.) Syn. <i>Clupea pilchardus</i> WALB.	—	4		N	—	
	<i>Alosa sardina</i> C. V.	—	3		N	—	
	<i>Engraulis encrasicolus</i> (L.)	—	1		A	—	
	<i>Alosa fallax</i> (LAC.) Syn. <i>Clupea finta</i> CUV.	—	3 (2)		H	—	
	<i>Clupea harengus</i> L.	—					
Salmonidae	<i>Salmo iridaeus</i> V. GIBB.	—		S		—	
	div. spec.	—		S		—	O, K
<i>Haplomi</i>							
Esocidae	<i>Esox lucius</i> L.	—		S		—	
Umbridae	<i>Umbra krameri</i> JOH. MÜLLER	—		S		—	
<i>Apodes</i>							
Anguillidae	<i>Anguilla anguilla</i> (L.) Syn. <i>A. vulgaris</i> FLEM.	—		S		—	
Congridae	<i>Conger conger</i> (L.) Syn. <i>C. vulgaris</i> CUV.	—	3		A	—	
<i>Syngnathi</i>							
Belonidae	<i>Belone belone</i> (L.) Syn. <i>B. vulgaris</i> VAL.	—	5 (3)		N	—	
<i>Microcyprini</i>							
Poecilidae	<i>Lebistes reticulatus</i> PETERS	—	19			—	
	<i>Platypoecilus maculatus</i> GTHR.	—		S		—	
	<i>Platypoecilus variatus</i> S. E. MEEK	—		S		—	
<i>Solenichthyes</i>							
Syngnathidae	<i>Hippocampus guttulatus</i> CUV.	—	3		A	—	
	<i>Hippocampus brevisrostris</i> CUV. Syn. <i>H. hippocampus</i> (L.)	—	2		A	—	

Tabelle 3 (Fortsetzung)

Ordnung bzw. Familie	Gattung, Art	Schreck- reaktion	Zahl der Versuche (in () der Schwär- me]	Unter- sucht von	Ver- suche durch- geführt in	Kol- ben- zellen	Unter- sucht von
<i>Anacanthini</i> Gadidae	<i>Gadus luscus</i> L.	—	1		A	—	
	Syn. <i>Trisopterus luscus</i> (L.)	—	8 (4)		H	—	
	<i>Gadus morrhua</i> L.	—	12 (6)		H	—	
	<i>Motella tricirrata</i> YARELL Syn. <i>Gaidropsarus tricir- ratus</i> (BRÜNN)	—	1		A	—	
	<i>Percomorphi</i> <i>Percoidea</i> Serranidae	<i>Serranus cabrilla</i> L.	—	4		N	—
<i>Serranus hepatus</i> L. Syn. <i>Pomacentropri- stis hepatus</i> (L.)		—	8		N	—	
<i>Serranus scriba</i> (L.)		—	1		N	—	
<i>Marone labrax</i> L. Syn. <i>Labrax lupus</i> C. V.		—	1		A	—	
Apogonidae Centrarchidae		<i>Apogon imberbis</i> L.	—	2		N	—
	<i>Eupomotis gibbosus</i> L.	—	2			—	
Percidae Carangidae	<i>Mesogonistius chaetodon</i> BAIRD <i>Perca fluviatilis</i> L.	—		S S		—	
Maenidae Sparidae	<i>Trachurus trachurus</i> (L.) Syn. <i>Charax trachurus</i> L.	—	12 (10)		N, A	—	
	<i>Smaris vulgaris</i> C. V.	—	7		N	—	
Sparidae	<i>Diplodus sargus</i> (L.) Syn. <i>Sargus Rondeletii</i> C. V.	—	9 (7)		N	—	
	<i>Diplodus vulgaris</i> GEOFFR. ST.-HIL.	—	7 (4)		N	—	
	<i>Diplodus annularis</i> (L.)	—	4 (2)		N	—	
	<i>Charax puntazzo</i> RISSO	—	6 (3)		N	—	
	<i>Oblada melanura</i> L.	—	2 (1)		N	—	
	<i>Sarpa salpa</i> (L.) Syn. <i>Box salpa</i> C. V.	—	2 (1)		N	—	
	<i>Boops boops</i> (L.) Syn. <i>Boops vulgaris</i> C. V.	—	2 (1)		N	—	
	<i>Dentex vulgaris</i> CUV.	—	1		N	—	
	<i>Spondyliosoma cantharus</i> (L.) Syn. <i>Cantharus vulgaris</i> C. V.	—	14 (8)		N, A	—	
	<i>Pagellus erythrinus</i> (L.)	—	15		N, A	—	
	Mullidae Labridae	<i>Mullus surmuletus</i> L.	—	3		A	—
<i>Julis vulgaris</i> C. V. Syn. <i>Coris julis</i> (L.)		—	2		N	—	
Labridae	<i>Crenilabrus ocellatus</i> FORSK.	—	3		N	—	
	<i>C. rostratus</i> BLOCH.	—	2		N	—	
	<i>C. pavo</i> (CUV. u. VAL.)	—	3		A	—	
	<i>C. melops</i> L.	—	2		A	—	
	<i>Ctenolabrus rupestris</i> C. V. Syn. <i>Ct. swillus</i> (L.)	—	3		H	—	
	Cichlidae Pomacentridae	<i>Pterophyllum eimekei</i> E. AHL	—		S		—
<i>Heliastes chromis</i> L.		—	19 (12)		N	—	

Tabelle 3 (Fortsetzung)

Ordnung bzw. Familie	Gattung, Art	Schreck- reaktion	Zahl der Versuche [in () der Schwär- me]	Unter- sucht von	Ver- suche durch- geführt in	Kol- ben- zellen	Unter- sucht von
Ammodytidae	<i>Ammodytes tobianus</i> L.	—	5 (3)		H	—	
Trachinidae	<i>Trachinus vipera</i> C. V.	—	2		A	—	
<i>Scombroidea</i>							
Scombridae	<i>Pelamys sarda</i> BLOCH.	—	1		N	—	
	<i>Scomber scombrus</i> L.	—	2		H	—	
<i>Gobioidea</i>							
Gobiidae	<i>Gobius niger</i> L.	—	3		N	—	
	<i>Gobius paganellus</i> L.	—	8		N, A	—	
	<i>Gobius microps</i> KROYER	—	2		A	—	
	<i>Gobius minutus</i> PALLAS	—	2		A	—	
<i>Callionymoidea</i>							
Callionymidae	<i>Callionymus lyra</i> L.	—	3		A	—	
Blenniidae	<i>Blennius gattorugine</i> BRÜNN.	—	4 (2)		N	—	
	<i>Blennius pholis</i> L.	—	1		A	—	
<i>Anabantoidea</i>							
Anabantidae	<i>Macropodus opercularis</i> (L.)	—		S		—	
	<i>Trichogaster trichopterus</i> (PALLAS)	—		S		—	
<i>Mugiloidea</i>							
Atherinidae	<i>Telmatherina ladigese</i> AHL.	—		S		—	
	<i>Atherina presbyter</i> CUV.	—	7		A	—	
Mugilidae	<i>Mugil chelo</i> CUV.	—	2		A	—	
	<i>Mugil div. spec.</i>	—	17		N	—	
<i>Scleroparei</i>							
Scorpaenidae	<i>Scorpaena porcus</i> L.	—	2		A	—	
Triglidae	<i>Trigla lucerna</i> L.	—	2		A	—	
	<i>Trigla gurnardus</i> L.	—	1		H	—	
Cottidae	<i>Cottus gobio</i> L.	—		S		—	
	<i>Cottus scorpius</i> L.	—	2		H	—	
Agonidae	<i>Agonus cataphractus</i> L.	—	4		H	—	
Cyclopteridae	<i>Cyclopterus lumpus</i> L.	—	2		H	—	
Gasterosteidae	<i>Gasterosteus aculeatus</i> L.	—		S		—	
<i>Heterosomata</i>							
Pleuronectidae	<i>Pleuronectes platessa</i> L.	—	3 (2)		H	—	
	<i>Pleuronectes limanda</i> L.	—	2		H	—	
Rhombidae	<i>Rhombus maximus</i> L.	—	1		H	—	
Soleidae	<i>Solea vulgaris</i> QUENSEL Syn. <i>Solea solea</i> (L.)	—	1		H	—	
<i>Plectognathi</i>							
Balistidae	<i>Balistes aculeatus</i> (L.)	—	3			—	
<i>Xenopterygii</i>							
Gobiesoxidae	<i>Lepadogaster microcephalus</i> BROOK., Syn. <i>Apletodon</i> <i>microcephalus</i> (BROOK.)	—	1		A	—	
<i>Ostariophysii</i>							
<i>Cyprinioidea</i>							
Cyprinidae	<i>Phoxinus laevis</i> AG.	+		F		+	
	<i>Leuciscus erythrophthalmus</i> L.	+		F		+	

Tabelle 3 (Fortsetzung)

Ordnung bzw. Familie	Gattung, Art	Schreck- reaktion	Zahl der Versuche [in () der Schwär- me]	Unter- sucht von	Ver- suche durch- geführt in	Kol- ben- zellen	Unter- sucht von
	<i>Cyprinus carpio</i> L.	+		S		+	
	<i>Carassius carassius</i> L.	+		S		+	O
	<i>Tinca vulgaris</i> CUV.	+		S		+	K
	<i>Gobio fluviatilis</i> L.	+		S		+	
	<i>Leuciscus rutilus</i> L.	+		S		+	
	<i>Leuciscus leuciscus</i> L.	+		S		+	
	<i>Squalius cephalus</i> HECK.	+		S		+	
	<i>Idus melanotus</i> HECK.	+		S		+	
	<i>Telestes agassizi</i> HECK.	+		S		+	
	<i>Rhodeus amarus</i> BL.	+		S		+	
	<i>Alburnus bipunctatus</i> L.	+		S		+	
	<i>Alburnus lucidus</i> HECK.	+		S		+	
	<i>Leucaspius delineatus</i> STEB.	+		S		+	
	<i>Brachydanio rerio</i> (HAM.-BUCH.)	+		S		+	
	<i>Brachydanio albolineatus</i> (BLYTH)	+		S		+	
	<i>Danio malabaricus</i> (JERDON)	+		S		+	
	<i>Esomus lineatus</i> E. AHL	+		S		+	
	<i>Tanichthys albonubes</i> L.	+		S		+	
	<i>Tribolodon hakonensis hako-</i> <i>nensis</i> (GÜNTHER)	+	11 (9)			+	
	<i>Tribolodon hakonensis tasma-</i> <i>novskii</i> (STEINDACHNER)	+	24 (9)			+	
Characidae	<i>Aphyocharax rubropinnis</i> PAPPENHEIM	+		S		+	
	<i>Pristella ridlei</i> MEEK	+		S		+	
	<i>Hemigrammus ocellifer</i> (STEINDACHNER)	+		S		+	
Cobitidae	<i>Nemachilus barbatulus</i> (L.)	+		S		+	
<i>Siluroidea</i>							
Amiuridae	<i>Amiurus nebulosus</i> (LESEUR)	+	4			+	
Callichthyidae	<i>Corydoras palacatus</i> (JENYNS)	+		S		+	
Siluridae	<i>Cryptopterus bicirrhis</i> (CUV. u. VAL.)	+	5 (2)			+	

Am 16. 7. 59 waren die Fischchen zahm und auf etwa 20 mm herangewachsen. Zu diesem Zeitpunkt wurden die ersten Versuche durchgeführt. Diese und alle weiterhin durchgeführten Versuche sind aus Tabelle 2 zu ersehen. Schon bei den ersten Versuchen zeigte sich, daß diese japanischen Cypriniden eine Schreckreaktion haben. Der gefundene Schwellenwert von 1/50000 n, bei dem beide Formen noch heftig reagieren, stimmt mit dem von F. SCHUTZ (1956) für die Elritze festgestellten Wert überein. Die Tatsache, daß beide Formen auf Schreckstoff beider Formen bei dieser sehr starken Verdünnung noch stark ansprechen, zeigt ihre nahe Verwandtschaft miteinander und bestätigt die Anschauung von M. NAKAMURA und M. YAEKO (1953), die beide

Formen, im Gegensatz zu früheren Autoren, als Unterarten einer Art auffassen.

Um festzustellen, ob diese Fische auch eine Schreckreaktion haben, wenn sie größer sind und *Tribolodon hakonensis taszanowskii* (STEINDACHNER) in Seewasser lebt, nahm ich je 60 Fische mit nach Helgoland und setzte dort die Versuche fort. Die Ergebnisse dieser, aus Tabelle 2 ersichtlichen Versuche sind: Beide Formen können, auch wenn sie kleiner sind als 35 mm, in 1/2 Seewasser leben und haben in 1/2 Seewasser eine Schreckreaktion. Nur die Seewasserform kann, wenn sie mindestens 33 mm groß ist, unbegrenzt in Seewasser leben und hat in Seewasser wie in Süßwasser eine Schreckreaktion. Der Schwellenwert der Reaktion ist von der Art des Wasser unabhängig. Drei Schwärme reagierten in Seewasser noch auf 1/10000 n-Extrakt stark. Es ist gleichgültig, ob der Fisch, von dem der Schreckstoff stammt, in See- oder Süßwasser lebte.

F. SCHUTZ (1956) stellte fest, daß der Schreckstoff einer Art um so mehr auf eine andere Art schreckauslösend wirkt, je näher beide Arten miteinander verwandt sind. Seine Annahme, daß auch ausländische Cypriniden auf einheimische eine Schreckwirkung haben können und umgekehrt, wenn sie nur nahe genug verwandt sind, konnte durch folgende Versuche bestätigt werden:

1. 1/5 n-Extrakt beider Formen von *Tribolodon* wirkt in allen 3 Versuchen stark.

a) 12 Elritzen, Extrakt von *T. h. hakonensis*: +++

b) 20 Elritzen, Extrakt von *T. h. hakonensis*: ++

c) Etwa 100 Elritzen, Extrakt von *T. h. taszanowskii*: +++

2. Umgekehrt ist 1/5 n-Extrakt der Elritze schreckauslösend bei allen fünf geprüften, in Süßwasser lebenden Schwärmen von *Tribolodon h. hakonensis* und *T. h. taszanowskii*:

a) 9 *T. h. hakonensis*, 1/5 n-Extrakt der Elritze: +++

b) 6 *T. h. hakonensis*, 1/5 n-Extrakt der Elritze: ++

c) 2 *T. h. taszanowskii*, 1/5 n-Extrakt der Elritze: ++

d) 9 *T. h. taszanowskii*, 1/5 n-Extrakt der Elritze: +++

e) 5 *T. h. taszanowskii*, 1/5 n-Extrakt der Elritze: ++

Durch diese Versuche ist auch gezeigt, daß es sich bei den japanischen Cypriniden um die gleiche Schreckreaktion wie bei unseren einheimischen Cypriniden handelt. Alle Versuche mit jeweils 1/5 n-Extrakt endeten mit einer starken oder sehr starken Reaktion, woraus die relativ nahe Verwandtschaft von *Tribolodon* (*Syn. Leuciscus*) *hakonensis* mit der Elritze (*Phoxinus laevis* AG.) hervorgeht. Tabelle 3 bringt eine Übersicht über alle bisher auf die Schreckreaktion hin untersuchten Fischarten.

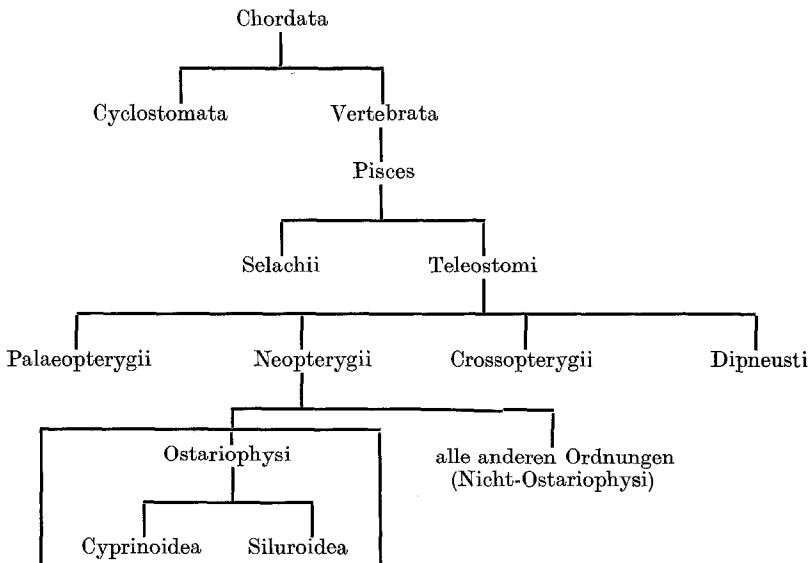
Die geographische Verbreitung der Schreckreaktion deckt sich mit der Verbreitung der *Ostariophysi*. Die Schreckreaktion wurde bisher nachgewiesen für *Ostariophysi* aus Nord- und Südamerika, Vorder- und Hinterindien, Japan und Europa. Bei sämtlichen bisher unter-

suchten Meeresfischen handelt es sich, mit Ausnahme von *Tribolodon hakonensis tazanowskii* (STEINDACHNER), um „Nicht-Ostariophysen“. Von allen untersuchten Meeresfischen hat nur diese Art eine Schreckreaktion.

Obwohl die von K. v. FRISCH 1938 bei der Elritze entdeckte *Schreck*-Reaktion innerhalb der Klasse der Fische (*Pisces*) auf die *Ostariophysen* beschränkt ist, heißt das natürlich nicht, daß alle anderen Fische keine *Flucht*-Reaktion haben. Alle von mir beobachteten Arten nehmen Gefahren wahr. Meistens sind keine besonderen Verhaltensweisen ausgebildet, sondern die Fische fliehen oder verstecken sich vor größeren Verfolgern, wenn sie nicht durch Giftdrüsen (*Pterois*) oder elektrische Organe (*Torpedo*) besonders geschützt sind. Die genauer untersuchten *Sparidae* und *Mugilidae* haben ein bestimmtes Fluchtverhalten, das optisch ausgelöst wird. Die biologische Bedeutung dieser Fluchtreaktion ist dieselbe wie die der Schreckreaktion: Schutz der Art vor Verlusten durch räuberische Überfälle. Im Unterschied zur Schreckreaktion schützt die optisch ausgelöste Fluchtreaktion nicht nur den Schwarm, sondern auch jedes einzelne Individuum. Aber sie wird unter Bedingungen, welche die Sicht erschweren (Dunkelheit, trübes Wasser, Tarnung des Feindes u. dgl.), nur mangelhaften Schutz gewähren.

V. Übersicht über die Verbreitung von Schreckstoffzellen und Schreckstoff bei Fischen

Schreckreaktion und Schreckstoffzellen sind auf die in der Übersicht umrahmten Fische beschränkt.



Wenn man annimmt, daß die Schreckreaktion entstanden ist, bevor sich die *Ostariophysi* in *Siluroidea* und *Cyprinoidea* gespalten haben, so ist ihre Entstehung etwa im Oligozän anzunehmen, denn im Eozän gab es bereits *Siluroidea*, im Miozän *Cyprinoidea*.

Nimmt man an, daß die Schreckreaktion durch Selektionsdruck entstanden ist, so kann man folgern, daß die „Ur-Ostariophysen“ in Schwärmen lebten, denn nur so konnte der Selektionsdruck ansetzen.

Zusammenfassung

1. In über 250 Versuchen wurden 66 Arten Meerestische aus 32 verschiedenen Familien und in über 100 Versuchen 7 Arten Süßwassertische aus 4 verschiedenen Familien auf die Schreckreaktion hin untersucht.

2. Die von Elritzen und anderen Cypriniden, von Cobitiden und Characiden bekannte Schreckreaktion ist unter den Ostariophysen allgemein verbreitet und auf diese Ordnung beschränkt. Sie fehlt allen untersuchten Seewassertischen der europäischen Meere.

3. Die Schreckreaktion der Welse (*Siluroidea*) ist der Schreckreaktion der Elritze gleichzusetzen.

4. Die Schreckreaktion kommt auch bei dem japanischen Meerescypriniden *Tribolodon hakonensis taszanowskii* (STEINDACHNER) vor, ist also nicht an das Leben im Süßwasser gebunden. Die Empfindlichkeit dieses Fisches in See- wie in Süßwasser auf arteigenen Schreckstoff kommt der Empfindlichkeit der Elritze gleich.

5. Meerbrassen (*Sparidae*) und Meeräschen (*Mugilidae*) haben eine optisch ausgelöste Fluchtreaktion.

6. Es wurden die Häute aller auf die Schreckreaktion hin untersucht und anderer Fische histologisch miteinander verglichen. Dabei zeigte sich, daß alle Ostariophysen „Kolbenzellen“ eines besonderen Typus haben, die einander im wesentlichen gleichen, sich aber von den „Kolbenzellen“ aller anderen Fische unterscheiden.

7. Die „Kolbenzellen“ der Ostariophysen sind rundlich oder oval, haben den Kern oder Doppelkern in der Mitte, besitzen keine Ausmündung und werden nicht abgestoßen. Sie reichen weder bis zur Basis der Epidermis noch bis zu deren Oberfläche und haben mit den Becherzellen nichts zu tun.

8. Die Kolbenzellen von *Fierasjer* sehen den „Kolbenzellen“ der Ostariophysen sehr ähnlich, doch sind sie eine Vorstufe der Becherzellen, die sich aus ihnen in reicher Zahl entwickeln.

9. Die Kolbenzellen von *Anguilla* und *Motella* haben eine Ausmündung und bilden Hautschleim. Die Kolbenzellen von *Polypterus* werden abgerieben.

10. Die Kolbenzellen von *Petromyzon* sind als einzige „Kolbenzellen“ kolbenförmig und haben wie diejenigen von *Motella* den Kern an der Peripherie, im Gegensatz zu den „Kolbenzellen“ aller anderen Fische.

11. Die „Kolbenzellen“ der *Ostariophysi* sind über den Körper gleichmäßig verteilt. Nur an den Barteln sind sie viel seltener und kleiner als am Rumpf. Die Epidermis von Barteln löst im Gegensatz zu der gleichen Menge Epidermis vom Rumpf keine Schreckreaktion aus.

12. Die Befunde dieser Untersuchungen lassen erkennen, daß der Schreckstoff der *Ostariophysi* aus ihren „Kolbenzellen“ stammt, für welche der Name „Schreckstoffzellen“ vorgeschlagen wird.

Literatur

- ANCONA, N. D.: Uova, larve e stadi giovanili di Teleostei. Fauna e Flora del Golfo di Napoli, Monogr. **38** (1937).
- BAUCHOT, M. E., R. BAUCHOT et P. LUBET: Etude de la Faune ichthyologique du bassin d'Arcachon (Gironde). Bull. Muséum, II. s. **29**, 385—406 (1957).
- BERG, L. S.: System der rezenten und fossilen Fischartigen und Fische. Berlin 1958.
- BERTIN, L.: Glandes cutanées et organes lumineux. Traité Zool. Grassé (Paris) **13**, 459—481 (1958).
- BERWEIN, M.: Beobachtungen und Versuche über das gesellige Leben von Elritzen. Z. vergl. Physiol. **28**, 402—420 (1941).
- BIELIG, H. I.: Pterine. Fiat-Ber. Biochem. **39**, 84 (1947).
- BOUTEVILLE, K. v.: Untersuchungen über den Gehörsinn von Characiden und Gymnotiden und den Bau ihres Labyrinthes. Z. vergl. Physiol. **22**, 162—191 (1935).
- BREDER jr., C. M.: Observations on coloration in reference to behavior in tidepool and other marine shore fishes. Bull. Amer. Mus. natur. Hist. **92**, 5 (1948).
— On the relationship of social behavior to pigmentation in tropical shore fishes. Bull. Amer. Mus. natur. Hist. **94**, 2 (1949).
— Studies on the structure of the fish school. Bull. Amer. Mus. natur. Hist. **98**, 1 (1951).
- BRETT, J. R., and D. MACKINNON: Some aspects of olfactory perception in migrating adult Coho and Spring Salmon. J. Fisheries Res. Board Canada **3**, 11 (1954).
- BROWN, M. E.: The Physiology of Fishes. New York 1957.
- CARUS, J. V.: Faunae Mediterranae, Bd. 2. Stuttgart 1889—1893.
- DEAN, B.: A Bibliography of Fishes. New York 1916—1923.
- DIJKGRAAF, S.: Untersuchungen über die Funktion der Seitenorgane an Fischen. Z. vergl. Physiol. **20**, 162—215 (1933).
— Über die Reizung des Ferntastsinnes bei Fischen und Amphibien. Experientia (Basel) **3**, 206 (1947).
- DIJKGRAAF, S.: Ein Töne erzeugender Fisch im Neapler Aquarium. Experientia (Basel) **3**, 493—494 (1947).
— Bau und Funktionen der Seitenorgane und des Ohrlabyrinthes bei Fischen. Experientia (Basel) **8**, 205—216 (1952).
- EIBL-EIBESFELDT, I.: Über das Vorkommen von Schreckstoffen bei Erdkrötenquappen. Experientia (Basel) **5**, 236 (1949).
— Über Symbiosen, Parasitismus und andere besondere zwischenartliche Beziehungen tropischer Meerestische. Z. Tierpsychol. **12**, 203—229 (1955).

- FRANZ, V.: Die biologische Bedeutung des Silberglanzes in der Fischhaut. *Biol. Zbl.* **27**, 278—285 (1907).
- Zur mikroskopischen Anatomie der Mormyriden. *Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog.* **42**, 91—148 (1920).
- FRISCH, K. v.: Über die Bedeutung des Sacculus und der Lagena für den Gehörsinn der Fische. *Z. vergl. Physiol.* **25**, 703—747 (1928).
- Über den Gehörsinn der Tiere. *Natur u. Museum H.* 6 (1931).
- Zur Psychologie des Fischeschwarmes. *Naturwissenschaften* **26**, 601—606 (1938).
- Die Bedeutung des Geruchssinnes im Leben der Fische. *Naturwissenschaften* **29**, 321—333 (1941).
- Über einen Schreckstoff der Fischhaut und seine biologische Bedeutung. *Z. vergl. Physiol.* **29**, 46—145 (1941).
- , u. S. DIJKGRAAF: Können Fische die Schallrichtung wahrnehmen? *Z. vergl. Physiol.* **22**, 641—655 (1935).
- , u. H. STETTER: Untersuchungen über den Sitz des Gehörsinnes bei der Elritze. *Z. vergl. Physiol.* **17**, 686—801 (1932).
- GÖZ, H.: Über den Art- und Individualgeruch bei Fischen. *Z. vergl. Physiol.* **29**, 1—45 (1941).
- GRIFFINI, A.: *Ittiologia Italiana*. Milano 1903.
- GÜNDEK, I.: Über den papierchromatographischen und fluoreszenzmikroskopischen Nachweis von Pterin und Riboflavin bei Amphibien und Reptilien. *Naturwissenschaften* **40**, 20—21 (1953).
- Nachweis und Lokalisation von Pterinen und Riboflavin in der Haut von Amphibien und Reptilien. *Z. vergl. Physiol.* **36**, 78—114 (1954).
- HASLER, A.: Odour perception and orientation in fishes. *J. Fisheries Res. Board Canada* **2**, 11 (1954).
- HEINTZ, E.: Actions répulsives exercées sur divers animaux par des substances contenues dans la peau ou le corps d'animaux de même espèce. *C. R. Soc. Biol. (Paris)* **148**, 585 (1954).
- Nouvelles actions répulsives exercées par la peau ou le corps de divers animaux sur des animaux de même espèce. *C. R. Soc. Biol. (Paris)* **148**, 717 (1954).
- Des répulsifs nouveaux: les répulsifs spécifiques. Expériences sur l'abeille et le Doryphore. *Phytiatrie-Phytopharmacie* **45**, 45—54 (1955).
- Le comportement d'*Apis mellifica* sous l'influence de broyats d'*Apis mellifica*. *Ann. Biol.* **34**, 53—83 (1958).
- HERTER, K.: *Die Fischdressuren und ihre sinnesphysiologischen Grundlagen*. Berlin 1953.
- HIATT, R. W., J. NAUGHTON and D. C. MATHEWS: Effect of chemicals on a schooling fish, *Kuhlia sandvicensis*. *Biol. Bull.* **104**, 28—44 (1953).
- HIRSCH, G. C., u. W. JACOBS: Der Arbeitsrhythmus der Mitteldarmdrüse von *Astacus leptodactylus*. *Z. vergl. Physiol.* **12**, 524—559 (1930).
- HOAGLAND, R., D. MORRIS and N. TINBERGEN: The spines of sticklebacks (*Gasterosteus* and *Pygosteus*) as means of defence against predators (*Perca* and *Esox*). *Behaviour* **10**, 205—236 (1956/57).
- HOLST, E. v.: Bausteine zu einer vergleichenden Physiologie der lokomotorischen Reflexe bei Fischen. *Z. vergl. Physiol.* **24**, 532—563 (1957).
- HRBACEK, I.: On the flight reaction of the tadpoles of the common toad caused by chemical substances. *Experientia (Basel)* **6**, 100—101 (1950).
- MAURER, F.: *Die Epidermis*. Leipzig 1895.
- MÖHRES, F. P.: Untersuchungen über die Frage der Wahrnehmung von Druckunterschieden des Mediums. *Z. vergl. Physiol.* **28**, 1—42 (1941).
- Über die Ultraschallorientierung der Hufeisennasen. *Z. vergl. Physiol.* **34**, 547—588 (1953).

- MORROW, J. E.: Schooling behavior in fishes. *Quart. Rev. Biol.* **23**, 27—38 (1948).
- NAKAMURA, M., and M. YAEKO: On the differentiation of freshwater and brackish-water forms of Japanese Cyprinid fish referred to genus *Tribolodon*. *Miscell. Rep. Res. Inst. for Natural Resources.* **32**, 11—22 (1953).
- NEURATH, H.: Über die Leistung des Geruchsinnes bei Elritzen. *Z. vergl. Physiol.* **31**, 609—627 (1949).
- NORDQUIST, H.: Zur Kenntnis der Kolbenzelle der Schleie (*Tinca vulgaris*). *Zool. Anz.* **33** (1908).
- NUSBAUM, I., u. W. KULZYCKI: Materialien zur vergleichenden Histologie der Hautdecke der Wirbeltiere. *Anat. Anz.* **28**, 337—354 (1906).
- OXNER, M.: Über die Kolbenzellen in der Epidermis der Fische. *Jena. Z. Naturwiss.* **40** (1905).
- PALOMBI, A., e M. SANTARELLI: Gli animali commestibili dei mari d'Italia. Milano 1953.
- PARR, A. E.: A contribution to the theoretical analysis of the schooling behavior of fishes. *Occas. papers of the Bingham Oceanogr. Coll.* **1**, 1—32 (1927).
- PAWLOWSKY, E.: Über den Bau der Epidermis von Haut und Lippen bei *Schizothorax intermedius* und *Capoeta heratensis*. *Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog.* **31**, 289—316 (1911).
- PERRIER, R.: La faune de la France, tome 10. Paris 1954.
- PFELFER, W.: Über die Verbreitung der Schreckreaktion bei Fischen. *Naturwissenschaften* **47**, 23 (1960).
- RASQUIN, P.: Studies to the control of pigment cells and light reactions in recent teleost fishes. *Bull. Amer. Mus. natur. Hist.* **115** (1958).
- RAUTHER, M.: Einige Beobachtungen über die Hautdrüsen der Siluriden. *Ber. oberhess. Ges. Naturwiss. Heilk.* **2** (1907).
- Echte Fische. *Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreiches.* Bd. 6. 1940.
- RIES, E.: Grundriß der Histophysiologie. Leipzig 1938.
- ROMEIS, B.: Mikroskopische Technik. München 1948.
- ROULET, F.: Methoden der pathologischen Histologie. 1948.
- SATÔ, M.: The sensibility of the barbel of *Upeneus spilurus* Bleeker with some notes on the schooling. *Sc. Rep. Tôhoku Imp. Univ. IV. s. Biol.* **12**, No 4 (1938).
- , and B. G. KOOPER: Histological observations on the barbels of Indian freshwater fishes, Alaska Codfish and *Podothecus acipenserinus*. *Annotationes Zool. Jap.* **30**, No 3 (1957).
- SCHÄPERCLAUS, W.: Fischkrankheiten. Berlin 1954.
- SCHNAKENBECK, W.: Pisces. In KÜKENTHALS Handbuch der Zoologie, Bd. 6. 1955.
- SCHULTZE, M.: Die kolbenförmigen Gebilde in der Haut von Petromyzon und ihr Verhalten im polarisierten Licht. *Arch. Anat. Du-Bois-Reymond* (1861).
- SCHULZE, F. E.: Freie Nervenendigungen in der Epidermis der Knochenfische. *S.-B. k. k. Akad. Wiss. Berlin* **8**, 87—88 (1892).
- SCHUTZ, F.: Vergleichende Untersuchungen über die Schreckreaktion bei Fischen und deren Verbreitung. *Z. vergl. Physiol.* **38**, 84—135 (1956).
- SMITH, J. L. B.: The Sea Fishes of Southern Africa. Cape Town 1953.
- SOLJAN, T.: Ribe Jadrana. Split 1948.
- SPOONER, G. M.: Some observations on schooling in fish. *J. Mar. biol. Ass. U. Kingd.* **17**, 421—428 (1930/31).
- STUDNICKA, F. K.: Drüsenzellen und Cuticulargebilde der Epidermis von Lepadogaster. *Anat. Anz.* **29** (1906).
- TACK, E.: Die Elritze, eine monographische Bearbeitung. *Arch. Hydrobiol.* **37**, 321—425 (1940).

- TEICHMANN, H.: Vergleichende Untersuchungen an der Nase der Fische. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **43**, 171—212 (1954).
- Das Riechvermögen des Aales (*Anguilla anguilla* L.). Naturwissenschaften **44**, 242 (1957).
- , u. R. TEICHMANN: Untersuchungen über den Geruchssinn der Haifische. Pubbl. Staz. zool. Napoli **31**, 76—81 (1959).
- THORPE, W. H.: Learning and Instinct in Animals. London 1956.
- TINBERGEN, N.: The Study of Instinct. Oxford 1951.
- TORTONESE, E.: Fauna e Flora del Golfo di Napoli. Monogr.
- VERHEIJEN, F. J.: On a method for collecting and keeping clupeids for experimental purposes, together with some remarks on fishery with light sources and short description of free cupulae of the lateral line organ on the trunk of the sardine, *Clupea pilchardus* Walb. Pubbl. Staz. zool. Napoli **28**, 225—240 (1955).
- Transmission of flight reaction amongst fish. Experientia (Basel) **12**, 202—203 (1956).
- WOHLFAHRT, T.: Das Ohrlabyrinth der Sardine. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **31**, 371—410 (1936).
- WUNDER, W.: Sinnesphysiologische Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme bei verschiedenen Knochenfischarten. Z. vergl. Physiol. **6**, 67—98 (1927).
- ZIEGLER-GÜNDER, I.: Pterine — Pigmente und Wirkstoffe im Tierreich. Biol. Rev. **31**, 313—348 (1956).
- Untersuchungen über die Purin- und Pterimpigmente in der Haut und in den Augen der Weißfische. Z. vergl. Physiol. **39**, 163—189 (1956).

Dr. WOLFGANG PFEIFFER,
Zoolog. Institut der Universität, München 2, Luisenstr. 14