

Myoseptenarchitektur und Rumpfmuskulatur der Actinopterygii - ein vergleichend-anatomischer Ansatz zum Verständnis der undulatorischen Lokomotion

Myoseptal architecture and trunk musculature of actinopterygian fishes - a functional analysis of undulatory locomotion by an anatomical approach

Sven Gemballa

Universität Tübingen, Lehrstuhl Spezielle Zoologie
Auf der Morgenstelle 28, D-72076 Tübingen, Germany
eMail: sven.gemballa@uni-tuebingen.de

Zusammenfassung: Durch die Modifikation und kombinierte Anwendung mikropräparatorischer, licht- und elektronenmikroskopischer Techniken in den letzten Jahren sind die Kenntnisse zur Anatomie des Lokomotionsapparates der Actinopterygii verbessert worden. Darauf basierend können mögliche Wege der Kraftübertragung bei der undulatorischen Lokomotion aufgedeckt werden. Im Zusammenhang mit Kraftübertragung bei der axialen undulatorischen Lokomotion sind die bindegewebigen Strukturen (Myosepten und horizontale Septen), die Muskulatur und das Integument (Stratum compactum) von besonderem Interesse. Diese Strukturen werden im Hinblick auf ein funktionelles Verständnis beschrieben.

Nach vergleichend-anatomischen Untersuchungen an Vertretern der großen Taxa innerhalb der Actinopterygii stellt sich heraus, daß einige Strukturen des Lokomotionsapparates sehr einheitlich ausgeprägt sind und dem Grundplan der Actinopterygii zuzuschreiben sind: 1. Innerhalb eines Myoseptums wechseln stets zugstabile Bereiche (epineurale oder epipleurale Sehnen und/oder Verknöcherungen und laterale Bänder) mit sehr dünnen Bereichen ab. 2. Der Rumpf ist mit Muskelfasern ausgefüllt, die im epaxialen Bereich einen bogenförmigen Verlauf über mehr als zehn Segmente von der dorsalen Mittellinie nach ventrolateral und anterior und weiter nach medial zum Axialskelet nehmen. 3. Das Stratum compactum besteht aus mehreren Lagen sich kreuzender Kollagenfasern. 4. Die zugstabilen Elemente des horizontalen Septums bestehen bei Teleostei aus sich kreuzenden ‚posterior oblique tendons‘ (POT's) und epicentralen Sehnen und/oder Verknöcherungen. Aus der Verlaufsrichtung der Bindegewebs- und Muskelfasern läßt sich eine Hypothese zur Kraftübertragung bei der undulatorischen Lokomotion ableiten. Kraftbögen aus weißen Muskelfasern, die durch epineurale Sehnen und laterale Bänder der Myosepten verstärkt sind, könnten die Undulationen erzeugen. Voraussetzung dafür ist, daß achsennahe Fasern gleichzeitig aktiv sind und dem Kontraktionsbogen als Widerlager dienen. Für die rote Muskulatur liegt ein Kraftschluß nahe, der Muskelkräfte über epicentrale Sehnen und ‚posterior oblique tendons‘ (POT's) auf die Wirbelsäule überträgt.

Die vorgeschlagenen Wege der Kraftübertragung gelten für die mittlere Rumpfregeion. Von den Myomeren dieser Region werden Biegemomente generiert, die nach posterior übertragen werden. Die Strukturen der hinteren Rumpfregeion (Myosepten und Stratum compactum) stehen hingegen im Dienste der Übertragung dieser Biegemomente. Für diese Hypothese liefern anatomische, elektromyographische und biomechanische Befunde Indizien.

Schlüsselwörter: Actinopterygier, undulatorische Lokomotion, Kraftübertragung, myoseptale Sehne, myoseptale Verknöcherungen, Myosepten, horizontales Septum, Stratum compactum, axiale Muskulatur

Summary: In the last few years the knowledge of the anatomy of the actinopterygian locomotory apparatus has increased because an analysis of myosepta and horizontal septa became possible by studying material that was cleared and stained in a modified way. Microdissections then allowed for an investigation of these structures with SEM and several light-microscopic techniques. Based on this research, likely pathways of transmission of muscular forces during undulatory locomotion can be identified. Myosepta, horizontal septa, and integument (stratum compactum) are the structures that are most likely to be involved in transmission of muscular forces.

Some structures of the locomotory apparatus turned out to be uniform throughout the major actinopterygian taxa, and thus have to be considered as features of the actinopterygian 'grundplan'. These structures are as follows: 1) a myoseptum bears a Y-shaped arrangement of strong tendinous structures (epineural or epipleural tendons and/or ossifications and lateral bands) whereas the remaining parts of the myoseptum is remarkably thin and weak. 2) Tracing mid body muscle fiber pathways across several myomeres a muscle arch is revealed that runs from the dorsalmost part of median septum to the axial skeleton. This arch spans more than ten myomeres. 3) The stratum compactum consists of several layers of crosswise arranged collagen fibers. 4) The horizontal septum of teleosts bears epicentral tendons (and/or ossifications) running posterolaterally that are crossed by posterior oblique tendons (POTs) running anterolaterally.

A hypothesis of pathways of force transmission during undulation is deduced from the orientation of tendinous structures and muscle fibers. Muscle arches consisting of white muscle fibers are reinforced by epineural tendons and lateral bands that may transmit forces to the backbone. This may cause bending if at the same time white muscle fibres near the axis are active and thus by radial expansion generate internal pressure acting against the muscle arches. Forces of red muscles may be transmitted to the backbone via epicentral tendons and POTs.

The proposed pathways of force transmission are valid for the midbody region. Bending moments are likely to be generated mainly in this region and thus have to be transmitted posteriorly. It is hypothesized that myomeres of the posterior body region do not generate strong bending moments but its structures (myosepta and stratum compactum) transfer bending moments to the caudal tip. This hypothesis is supported by anatomical, electromyographic, and biomechanical data.

Keywords: actinopterygians, undulatory locomotion, force transmission, intermuscular tendons, intermuscular bones, myosepta, horizontal septum, stratum compactum, axial muscles

1. Undulatorische Lokomotion als Interaktion von Fisch und Wasser

1.1. Grundlegende Prinzipien der undulatorischen Lokomotion

Nach den frühen Untersuchungen von Pettigrew (1873) und Marey (1895) legte Breder (1926) die erste systematische und vergleichende Analyse zur Fischlokomotion vor. Er schloß aus seinen Beobachtungen, daß den Undulationen in allen Fällen Kontraktionswellen der metameren Muskulatur zugrundeliegen. Vergleichende kinematische Analysen von Gray (1933a, 1933b, 1933c) erbrachten Kennt-

nisse über Prinzipien zur Vortriebserzeugung, die für die undulatorische Fortbewegung aller Fische gelten.

- Undulatorische Wellen laufen nach caudal über den Körper. Ein definierter Punkt auf dem Körper vollführt somit Pendelbewegungen zwischen zwei Maximalauslenkungen.

- Der Abstand zwischen diesen Maximalauslenkungen, die Amplitude, steigt nach caudal.

- Die Ausbreitungsgeschwindigkeit der undulatorischen Welle ist immer höher als die Schwimgeschwindigkeit des Fisches.

Die undulatorische Natur der Lokomotion ist z.B. bei aalförmigen Fischen sehr

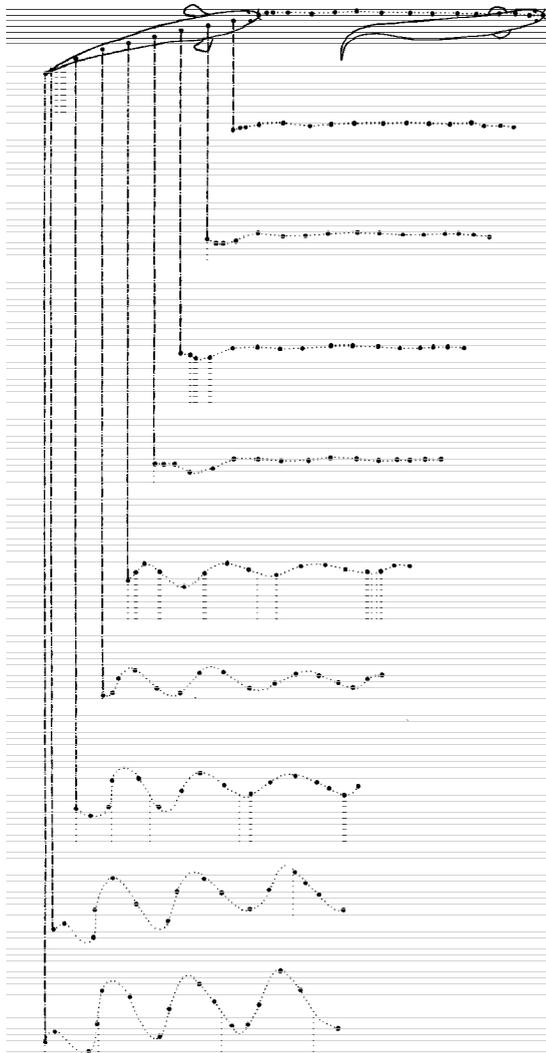


Abb. 1: Kinematische Analyse einer Schwimmsequenz von *Polypterus senegalus* 66 mm TL. Die Körperumrisse des ersten und letzten Bildes der Sequenz sind dargestellt. Die Bewegungsbahnen von neun auf dem Rumpf eingetragenen Punkte sind dargestellt. Die fetten Punkte auf einer Bahn repräsentieren je ein Einzelbild (Abstand 20 ms), die feinen Punkte sind Interpolationen zwischen den Einzelbildern. Die Amplituden für verschiedene Körperpunkte lassen sich direkt ablesen, Schwimmgeschwindigkeit und Geschwindigkeit der über den Körper laufenden Welle lassen sich aus den Daten berechnen (n. Gemballa 1991).

Fig. 1: Kinematic analysis of undulatory swimming of *Polypterus senegalus* 66 mm TL. Body outline of first and last frame are illustrated on top. The movement of nine points of the trunk are shown. Each fat dot represents a single frame (time interval 20 ms), interpolation of movement between two frames is represented by tiny dots. Amplitudes for various points of the trunk can be seen directly, swimming velocity and velocity of the undulatory wave passing backwards can be calculated from the data (after Gemballa 1991).

leicht zu erkennen, bei anderen hingegen, z.B. bei Carangiden oder Scombriden, scheint nur die Caudalis ausgelenkt zu werden. Doch auch diesen Fällen liegen die genannten Prinzipien zugrunde (Lindsey 1978). Die erwähnten Pendelbewegungen der einzelnen Körperpunkte werden durch eine kinematische Analyse deutlich (Abb. 1). Das Ausmaß der Pendelbewegungen und die Beteiligung der einzelnen Rumpfabschnitte ist bei verschiedenen

Arten jedoch sehr unterschiedlich. Man unterscheidet danach verschiedene Typen der axialen undulatorischen Lokomotion, die graduell ineinander übergehen. Eine häufig verwendete Einteilung stammt von Lindsey (1978). Bei der anguilliformen Undulation nimmt im Vergleich zur carangiformen Undulation ein größerer Bereich des Rumpfes an der Undulation teil und weist größere Amplituden auf. Die subcarangiforme Undulation (z.B. Forel-

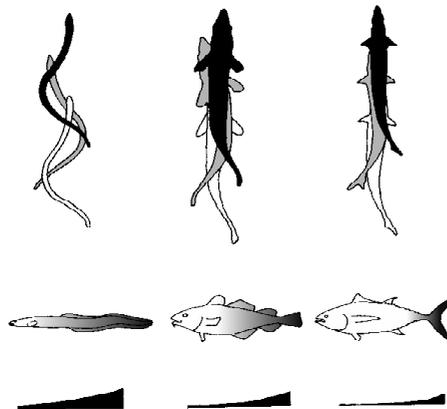


Abb. 2: Anguilliforme (links), subcarangiforme (mitte) und thunniforme (rechts) Lokomotionsweise. Die Unterschiede sind dargestellt anhand von je drei Einzelbildaufnahmen (obere Reihe), anhand der an der Undulation teilnehmenden Rumpfbereiche (mittlere Reihe, grau unterlegt) und anhand der Amplituden entlang des Rumpfes (untere Reihe, verändert nach Lindsey 1978).

Fig. 2: Anguilliform (left), subcarangiform (middle) and thunniform (right) mode of undulatory locomotion. Differences between modes are shown by three single frames (top), by body regions that take part in undulation (marked grey in middle row) and by amplitudes along body (bottom, modified after Lindsey 1978).

le oder Dorsch) liegt diesbezüglich zwischen den beiden erstgenannten Typen (Abb. 2).

Die Befunde von Gray sind in zahlreichen Lokomotionsstudien an Actinopterygii (Adulti z.B. Bainbridge 1958a, 1958b, 1963; Videler und Wardle 1978; Videler und Hess 1984; He und Wardle 1986, 1988; Wardle und He 1988; Webb et al. 1984; Webb 1988a; Archer und Johnston 1989; Gemballa 1991; Larvalstadien z.B. Rosenthal 1968; Hunter 1972; Batty 1981, 1984; Gemballa 1991; ontogenetische Veränderungen: Bartsch; Gemballa und Piotrowski 1997) bestätigt worden, so daß heute Datensätze vorliegen, die einen in-

terspezifischen Vergleich ermöglichen (Übersicht bei Videler 1993). Für Amphibien (Larven: Wassersug und Hoff 1985; Hoff und Wassersug 1986; Wassersug 1989; Hoff et al. 1989; adulte Urodelen: d'Août und Aerts 1997; Gillis 1997) sind diese Zusammenhänge ebenfalls nachgewiesen. Verschiedene hydrodynamische Antriebsmodelle sind entwickelt worden, die Schub und Arbeit aus der Bewegung des Fisches heraus berechnen (Lighthill 1971, 1975; Cheng und Blickhan 1994; Überblick: Yates 1983).

1.2. Ökomorphologischer Ansatz: Körperform und lokomotorische Fähigkeiten

Die Erforschung der Interaktion Fisch-Wasser führte zur Aufklärung von Zusammenhängen zwischen Körperform und Lebensweise (Webb 1982, 1984a,b, 1988b). Das für eine ausdauernde, aber beschleunigungsschwache undulatorische Lokomotion geeignete Design ist durch einen thunniformen Bau gegeben: Die Muskelmasse ist am Vorderkörper konzentriert, der Schwanzstiel ist dünn, die Schwanzflosse ist lunat. Das geeignete Design für einen wenig ausdauernden aber dafür beschleunigungsstarken Fisch ist durch einen esociformen Körper gegeben: Die Muskelmasse ist relativ gleichmäßig über den Rumpf verteilt, am Schwanzstiel wird die Oberfläche durch die weit hinten stehenden Flossen vergrößert. Ein dritter spezialisierter Lokomotionstyp sind die Manövrierer. Sie besitzen scheibenförmige, kurze Körper, die Drehbewegungen um die Querachse erleichtern. Ausgelöst werden diese durch oszillierende Brustflossen.

Aus hydromechanischen Prinzipien läßt sich ableiten, daß sich die Spezialisierungen ausschließen: Es kann keine Körperform geben, die sowohl für hohe Beschleunigung als auch für ausdauerndes Schwimmen oder Manövrieren ausgelegt

ist. Dieses Ausschlußprinzip wird durch ein funktionsmorphologisches Dreieck veranschaulicht (Abb. 3). Die meisten Fischarten stehen aufgrund ihres Körperdesigns nicht an einer der Ecken des Dreiecks und müssen daher eher als Lokomotionsgeneralisten bezeichnet werden. Als Beispiele sind in Abb. 3 eingetragen: die Salmoniden, die eher zu den

Dauerschwimmern zu rechnen sind, die Scorpaeniden, die eher zu den Beschleunigern zu rechnen sind, ein Lippfisch als Manövrierer und eine Brandbrasse als Lokomotionsgeneralist in jeder Hinsicht. Das Verstehen der hydromechanischen Zusammenhänge erlaubt somit eine Vorhersage der lokomotorischen Möglichkeiten aus der Körperform.

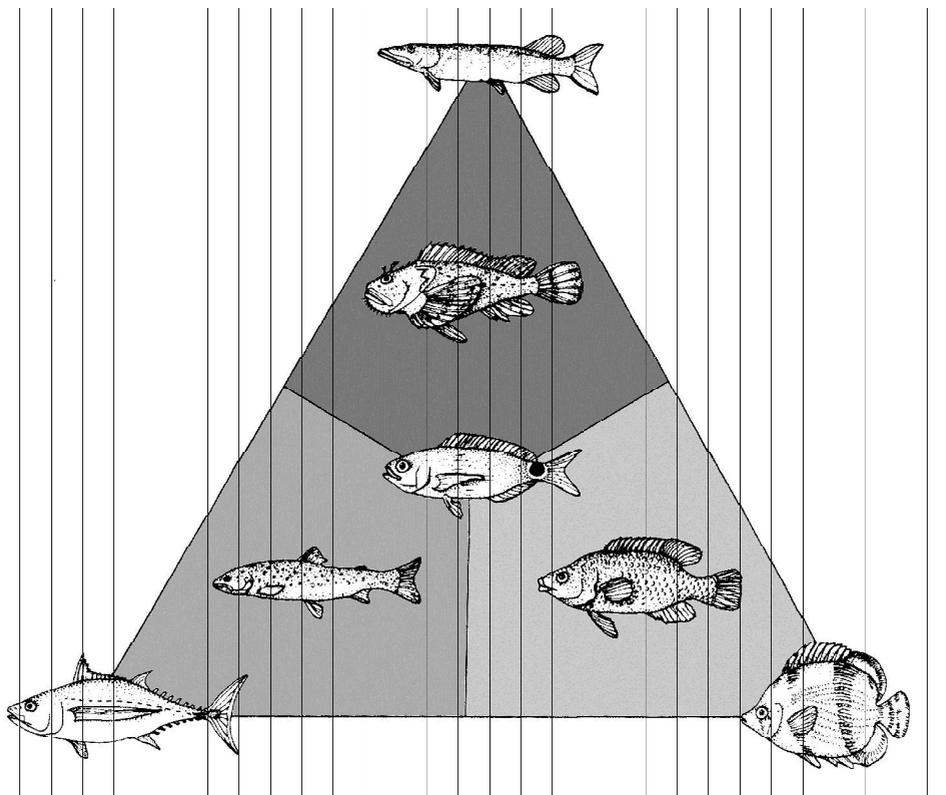


Abb. 3: Lokomotorische Fähigkeiten und Körperdesign bei Fischen. Die Vertreter an den Eckpunkten sind in ihren lokomotorischen Fähigkeiten spezialisiert: Beschleuniger (oben), Manövrierer (unten rechts) und Dauerschwimmer (unten links). Eine Spezialisierung für eine der Disziplinen bedeutet aus hydrodynamischen Gründen eine Abnahme der Fähigkeiten in einer der anderen. Je weiter innerhalb des Dreiecks ein Fisch angeordnet ist, desto mehr ist er als Lokomotionsgeneralist zu bezeichnen (verändert nach Webb 1984).

Fig. 3: Locomotory capabilities and body design in fishes. The representatives at the corner of the triangle are specialists for acceleration (top), maneuvering (right bottom) and sustainable swimming (left bottom). For hydrodynamic reasons specialization in one discipline forces a reduction of capabilities in any other discipline. Therefore fishes placed near the center are locomotory generalists (modified after Webb 1984).

2. Fragenkomplexe anatomischer Forschung: Funktionelle Morphologie und Evolution des Lokomotionsapparates

Angesichts der Fülle an Daten zur Interaktion von Fisch und Wasser ist der Frage nach den strukturellen Grundlagen der Lokomotion wenig Beachtung geschenkt worden. Körperkrümmungen müssen Biegemomente zugrundeliegen, die aus der Übertragung von Muskelkräften auf die Wirbelsäule oder die Medianebene resultieren.

Bei Landwirbeltieren werden Biegemomente erzeugt, indem Muskelkraft auf eine Sehne übertragen wird, die ein Gelenk überbrückt. Letzteres dient als Drehpunkt. Bei Fischen ist die Wirbelsäule als eine Aneinanderreihung von Drehpunkten aufzufassen. Es gibt aber keine definierten Muskeln, die direkt oder in Sehnen auslaufend und eine oder mehrere Wirbelgrenzen überschreitend an der Wirbelsäule ansetzen. Vorrangige funktionsanatomische Fragen sind daher: Welche Strukturen des Lokomotionsapparates können Muskelkräfte auf die Wirbelsäule übertragen? Wie erfolgt das Zusammenspiel von Muskelfasern mit anderen Komponenten des Lokomotionsapparates bei der Erzeugung von Körperkrümmungen?

Angesichts der hohen Diversität der Actinopterygii sind auch innerhalb des Lokomotionsapparates zahlreiche Spezialisierungen zu vermuten. Aussagen zur Evolution des Lokomotionsapparates erfordern aber zunächst die Kenntnis des Ausgangszustandes, d.h. des Grundplanzustandes einzelner Komponenten des Lokomotionsapparates bei der letzten gemeinsamen Stammart der Actinopterygii. Zu seiner Rekonstruktion bedarf es vergleichend-anatomischer Studien an Vertretern aus den verschiedenen Taxa, vorzugsweise von ursprünglichen Vertretern. Erst die Kenntnis des Grundplanzustandes

schafft die Voraussetzung, Abweichungen vom Grundplanzustand im Sinne einer adaptionsistischen Veränderung zu deuten.

3. Funktion und Interaktion der Komponenten des Lokomotionsapparates

3.1. Strukturen zur Übertragung von Muskelkräften auf die Wirbelsäule

Die möglichen kraftübertragenden Strukturen des Rumpfes, Myosepten und Septum horizontale, entzogen sich aufgrund ihrer methodischen Unzugänglichkeit lange einer genauen anatomischen Untersuchung. Aufwendige makroskopische Präparationen waren der einzige Zugang zur dreidimensionalen Auffaltung und Architektur der Myosepten. Eine genaue Darstellung der Myomer- und Myoseptenform war daher selten (Willemse 1972, Westneat et al. 1993, Jayne und Lauder 1994b), die Myoseptenarchitektur ist mit dieser Methode bisher nicht beschrieben worden. Andere Techniken, wie Abkochen oder Räuchern, verschaffen ebenfalls eine dreidimensionale Vorstellung von Myomer und Myoseptum (Videler 1993). Beide Techniken zerstören allerdings die Myosepten und können daher keine Auskunft über deren Architektur liefern. Daher war allein die dreidimensionale Auffaltung der Myosepten Gegenstand funktioneller Überlegungen.

Durch methodische Verbesserungen gelang es in den letzten Jahren, die Architektur dieser Systeme zu beschreiben und den Grundplanzustand für die Actinopterygii zu rekonstruieren. Dabei stellte sich heraus, daß einige Elemente der Rumpfkonstruktion (Sehnenstrukturen in den Myosepten und im Septum horizontale und die dreidimensionale Anordnung der Muskelfasern) im Laufe der Evolution nahezu unverändert geblieben sind. Dies kann als Hinweis auf eine hohe funktionelle Bedeutung dieser Konstruk-

tion gewertet werden. Nach bisherigen Ergebnissen lassen sich diese Verhältnisse auch für den Grundplan der Gnathostomata formulieren (Gemballa 1995).

3.1.1. Techniken zur Untersuchung von Bindegewebe

Eine Modifizierung der von Dingerkus und Uhler (1977) entwickelten clearing and staining-Technik erlaubt es in Verbindung mit Mikropräparationen die Architektur der Myosepten darzustellen (Gemballa 1995; Gemballa und Britz 1998). Bei der Technik von Dingerkus und Uhler (1977) werden Muskelproteine von fixierten Exemplaren mit Trypsin verdaut, während Bindegewebelemente erhalten bleiben. Die Überführung in Glycerin macht die Präparate transparent, da die bindegewebigen Elemente einen ähnlichen Brechungsindex haben wie Glycerin. Bei Überführung in Alkohol allerdings nimmt das Bindegewebe eine opake Farbe an und wird somit einer Mikropräparation zugänglich. Mit dieser Technik gelingt es, sowohl die genaue räumliche Anordnung der Myosepten mit ihren Ansätzen am Axialskelet, als auch die

Faserarchitektur zu erfassen. Mit feinen Iridektomiescheren können Myosepten oder horizontale Septen als Ganzes entnommen und weitergehend untersucht werden. Mit Hilfe von lichtmikroskopischen Techniken (Hellfeld und Differenz-Interferenzkontrast, DIC) und Rasterelektronenmikroskopie können Sehnenstrukturen und Faserverläufe in den Myosepten studiert werden. Aufgrund der doppelbrechenden Eigenschaft des Kollagens können die Faserverläufe durch Polarisationsmikroskopie besonders gut visualisiert werden. Kollagenfasern leuchten dabei hell auf, während die sie umgebende Matrix vor dem dunklen Hintergrund farblos erscheint. Die Anzahl und die Dicke der Fasern läßt sich bei allen genannten mikroskopischen Techniken gut abschätzen oder vermessen. Sehnenartige Strukturen in den Septen können erkannt und dargestellt werden.

3.1.2. Septum horizontale

Architektur und Grundplan der Actinopterygii

Abb. 4 zeigt eine Aufsicht auf die horizontalen Septen von *Polypterus* und *Channa*.

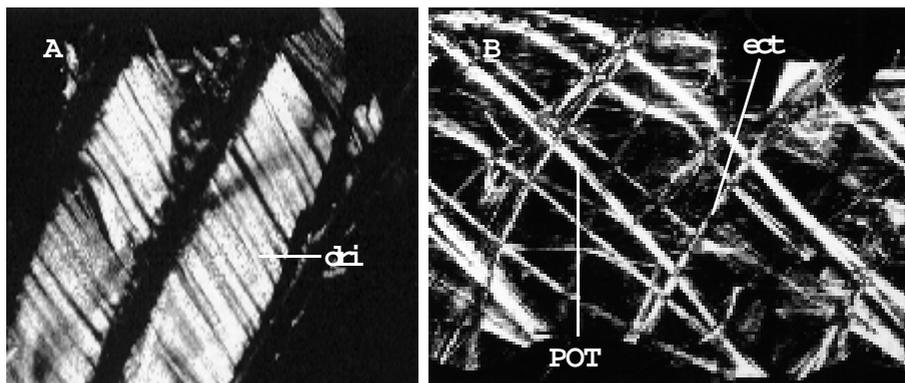


Abb. 4: Polarisationsmikroskopische Aufnahmen von horizontalen Septen, dorsale Ansicht der rechten Seite, anterior nach links, a. *Polypterus ornatipinnis*, b. *Channa obscura*. dri - dorsale Rippe, ect - epicentrale Sehne, POT - posterior oblique tendon (verändert nach Gemballa 1995).
Fig. 4: Dorsal view of horizontal septa under polarized light, right side, anterior to the left a. *Polypterus ornatipinnis*, b. *Channa obscura*. dri - dorsal rib, ect - epicentral tendon, POT - posterior oblique tendon (modified after Gemballa 1995).

Man findet zwei Verlaufsrichtungen von Kollagenfasern. In der posterolateralen Verlaufsrichtung liegen bei *Polypterus* die dorsalen Rippen. Bei *Amia* ist diese Faser-verlaufsrichtung durch homogen verteilte Fasern repräsentiert. Bei den Teleostei verdichten sich die Fasern in dieser Richtung zu epicentralen Sehnen. Diese epicentralen Sehnen sind bei allen bisher untersuchten Teleostei nachgewiesen (Kishinouye 1923; Kafuku 1950; Westneat et al. 1993; Patterson und Johnson 1995; Gemballa 1995; Gemballa und Britz 1998) und daher als Grundplanmerkmal der Teleostei zu bewerten. Sie können ossifizieren und werden dann als epicentrale Verknöcherung oder Epicentrale bezeichnet. Für die Sehnen in anterolateraler Verlaufsrichtung hat Kishinouye (1923) die Bezeichnung „posterior oblique tendon“ (POT) für die Verhältnisse bei Scombriden eingeführt, die von Kafuku (1950) und Westneat et al. (1993) übernommen wurde. Diese POT's findet man bei allen bisher untersuchten Teleostei (Patterson und Johnson 1995, Gemballa 1995, Gemballa und Britz 1998), so daß eine Homologie nicht zu bezweifeln ist. Die Bezeichnung POT wird daher auf diese Strukturen im horizontalen Septum allgemein ausgedehnt. Im Gegensatz zu den epicentralen Sehnen ossifizieren sie nie. Die scherenartig angeordnete Anordnung von epicentralen Sehnen und POT's ist zumindest ein Grundplanmerkmal der Teleostei. Bei den ursprünglichen Actinopterygii *Polypterus*, *Acipenser*, *Lepisosteus* und *Amia* gibt es keine Verdichtung der Faserverlaufsrichtungen zu Sehnenstrukturen (Gemballa 1995).

Funktionelle Interpretation

Mit dieser Erkenntnis kann auch eine funktionelle Hypothese, die von Westneat et al. (1993) für Scombriden formuliert wurde, allgemein für Teleostei formuliert werden. Sie wird in Abb. 5 schematisch veranschaulicht. Danach kommt durch

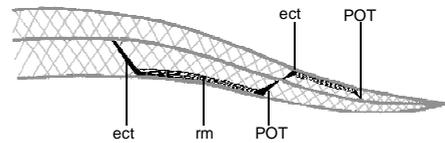


Abb. 5: Schematische Darstellung eines möglichen Kraftschlusses von epicentraler Sehne, roter Muskulatur und POT's bei der langsamen Undulation, dorsale Ansicht eines Horizontalschnittes auf Höhe des Septum horizontale, gekreuzter Verlauf von epicentralen Sehnen und POT's grau. rm - rote Muskulatur, ect - epicentrale Sehne, POT - posterior oblique tendon.

Fig. 5: Schematic representation of a likely way of transmission of red muscle forces by epicentral tendons and POT's to the backbone, dorsal view of a section through horizontal septum. Array of epicentral tendons and POT's gray. rm - red muscles, ect - epicentral tendon, POT - posterior oblique tendon.

die epicentralen Sehnen und POT's mit der dazwischenliegenden roten Muskulatur ein Kraftschluß zustande, der eine Verbiegung des Fisches bewirkt. Diese Hypothese betrifft nur die lateral liegende rote Muskulatur und damit die langsame ausdauernde Undulation. Zudem muß ein medial gelegenes Widerlager vorhanden sein, gegen das der Kontraktionsbogen arbeiten kann. Dies kann aber nur durch Aktivität der weißen Muskulatur erfolgen. Tatsächlich liegen Befunde vor, nach denen bei steigender Schwimmgeschwindigkeit neben der roten auch achsennahe weiße Muskulatur aktiv ist (Johnston et al. 1977; Bone et al. 1978; Brill und Dizon 1979; Rome et al. 1992; Jayne und Lauder 1994a).

3.1.3. Myosepten

Myoseptenfaltung und Grundplan der Actinopterygii

Ein Myoseptum ist die bindegewebige Trennfläche zwischen zwei aufeinanderfolgenden Myomeren. Mit dem Septum

horizontale als Grenze lassen sich ein hypaxialer und ein epaxialer Myoseptenbereich gegeneinander abgrenzen. Die Grundelemente der Myoseptenfaltung waren bereits seit den ersten Beschreibungen (Wikström 1897; Chevrel 1913; Greene und Greene 1913; Shann 1914; Nishi 1938) bekannt.

Die nach einer Enthäutung von lateral sichtbare Ansatzlinie des Myoseptums am Integument weist bei Arten verschiedenster systematischer Zugehörigkeit die Form eines liegenden, nach vorne offenen 'W' auf, das symmetrisch um das Septum horizontale angeordnet ist (Abb. 6). Auch die mediale Begrenzungslinie des Myoseptum, die von der ventralen Mittellinie über das Peritoneum und ventrale Rippen oder Hämalfortsätze auf das Axialskelet und weiter über Neuralfortsätze und medianes Septum zur dorsalen Mittellinie verläuft, beschreibt die Form eines liegenden 'W' (vgl. z.B. Greene und Greene 1913; Nursall 1956; Alexander 1969; Videler 1975; Videler 1985; Vronsky und Nikolaichuk 1989; Jayne und Lauder 1994). Zwischen den beiden Begrenzungslinien sind die Spitzen des 'W' in Kegel ausgezogen (Abb. 6, Abb. 7), die ineinandergeschachtelt in der Muskulatur liegen. Im Körperquerschnitt erscheint daher das typische Bild ineinanderliegender konzentrischer Kreise.

Alexander (1969) und Willemse (1972) haben für einige Teile der Myosepten Termini eingeführt, die in jüngeren Arbeiten (Gemballa 1995; Gemballa und Britz 1998) vereinheitlicht und erweitert wurden. Es lassen sich nach vorne weisende und nach hinten weisende Kegel (DAC, VAC, DPC, VPC) unterscheiden und die ventral und dorsale angrenzenden 'hypaxial' und 'epaxial flanking parts' (HFP, EFP; vgl. Abb. 6 für Erläuterungen).

Gemballa (1995) hat Vertreter der meisten großen Taxa innerhalb der Actinopterygii untersucht und eine Reihe von Gemein-

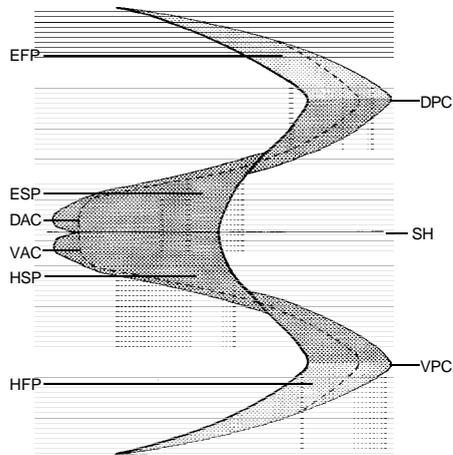


Abb. 6: Schematische Darstellung eines typischen Myoseptum der mittleren Körperregion, Lateralansicht, anterior nach links. DAC - dorsal anterior cone, DPC, VPC - dorsal, ventral posterior cone; DAC, VAC - dorsal, ventral anterior cone; EFP, HFP - epaxial, hypaxial flanking parts. Die Bereiche zwischen den 'cones' sind als ESP, HSP (epaxial, hypaxial sloping part) bezeichnet. Die mediale Ansatzlinie am Axialskelet und medianen Septum ist durch die unterbrochene Linie, die laterale Ansatzlinie am Integument durch die fette Linie wiedergegeben (verändert nach Gemballa und Britz 1998).

Fig. 6: Schematic representation of typical myoseptum from midbody in lateral view, anterior to the left. DAC - dorsal anterior cone, DPC, VPC - dorsal, ventral posterior cone; DAC, VAC - dorsal, ventral anterior cone; EFP, HFP - epaxial, hypaxial flanking parts. Area between anterior and posterior cone is called epaxial sloping part (ESP) and hypaxial sloping part (HSP) respectively. Medial line of attachment on axial skeleton and median septum is represented by a dashed line, lateral line of attachment on integument is represented by solid line (modified after Gemballa and Britz 1998).

samkeiten der Myoseptenanordnung herausgearbeitet, die dementsprechend als Grundplanmerkmal der Actinopterygii aufzufassen sind. Bisherige Daten sprechen dafür, daß sich dies auch als Grundplanmerkmal der Gnathostomata ausweisen

läßt. Folgende Aussagen lassen sich treffen:

- Der Ansatz eines Myoseptum an einem Wirbel erfolgt am Vorderrand eines Centrum. Es kann daher nicht von einer um ein halbes Segment gegeneinander versetzten Anordnung von Wirbelsegment und Myomer gesprochen werden, wie dies in einschlägigen Lehrbüchern vertreten wird (z.B. Starck 1979).
- Die mediale Ansatzlinie biegt auf dem Centrum oder der Neuralbogenbasis nach caudal um und verläuft fast horizontal über mindestens zwei weitere Segmente, bevor es auf einem Neuralfortsatz caudodorsad weiterverläuft. Insgesamt überspannt eine mediale Ansatzlinie damit einen Bereich von 4 bis fast 6 Wirbellängen (vgl. Abb. 7A).
- Auf Höhe der Neuralbögen liegen aufeinanderfolgende Myosepten dadurch so nah beieinander, daß sie hier fast eine gemeinsame Ansatzlinie bilden (vgl. Abb. 7A). Diese Ansatzlinie liegt in vorderen Segmenten auf Höhe der Neuralbogenbasis und wird zu den hinteren Segmenten hin nach dorsal verlagert.
- Der hypaxiale Myoseptenbereich ist in der hinteren Rumpffregion spiegelbildlich zum epaxialen Myoseptenbereich ausgebildet. Für die vordere Rumpffregi-

on trifft das nicht zu, da die Leibeshöhle einen erheblichen Anteil des Raumes beansprucht.

- Die mediale Ansatzlinie folgt im hypaxialen Bereich dem Verlauf der am Centrum ansetzenden ventralen Rippe oder dem am Centrum ansetzenden Hälfortsatz nach caudoventral bis zum Umkehrpunkt am ventralen hinteren Kegel (VPC, vgl. Abb. 7B).
- Die laterale Ansatzlinie folgt in ihrem Verlauf den beiden Vorzugsrichtungen der Fasern im Stratum compactum (s.Kap. 3.3.1).
- Die Myoseptenkegel (DAC, VAC, DPC, VPC) sind oft in der vorderen Rumpffregion wenig oder gar nicht, in der hinteren Rumpffregion oft sehr deutlich ausgeprägt. Hier sind sie als Bindegewebsfahnen in die Muskulatur verlängert (vgl. Kap. 3.3.1)

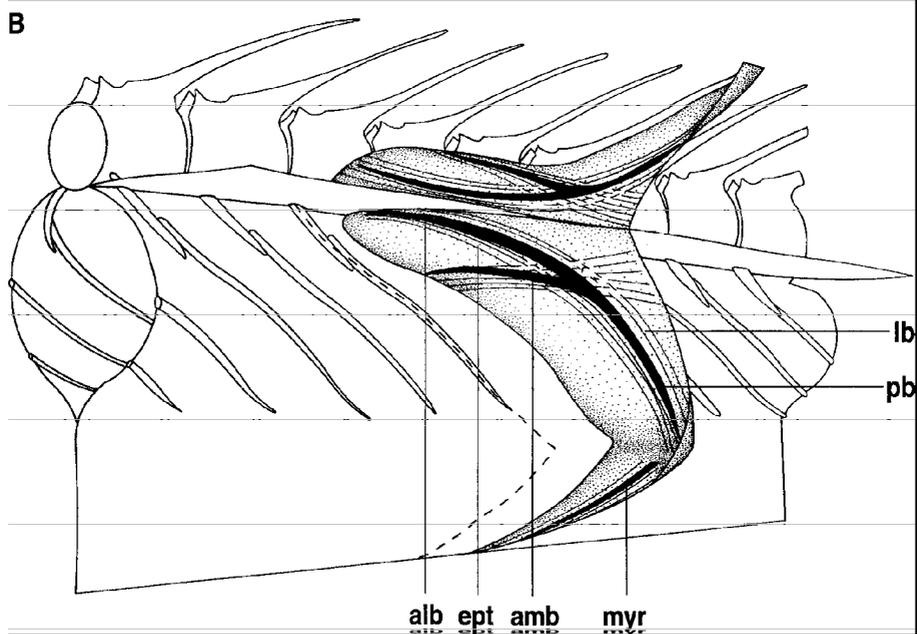
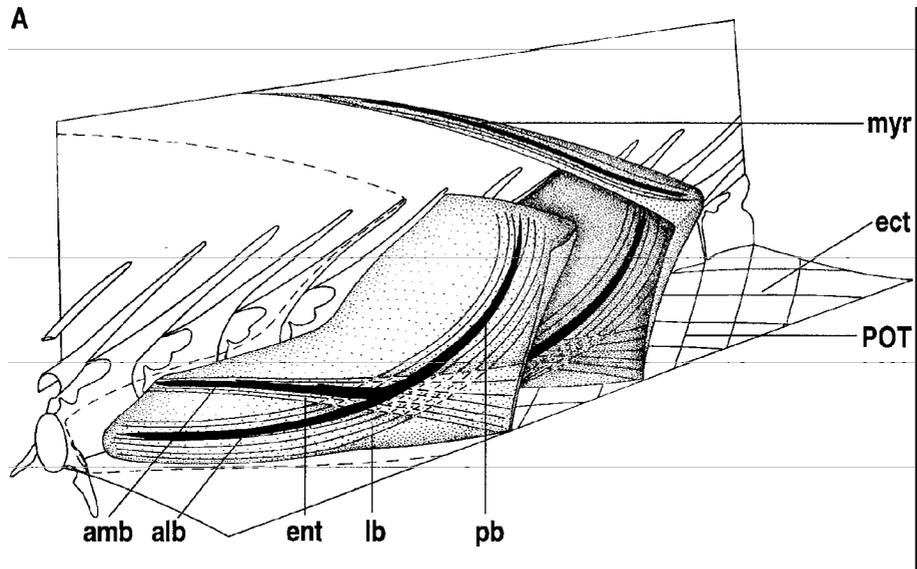
Myoseptenarchitektur und Grundplan der Actinopterygii: Myoseptale Sehnenstrukturen und ihre Ossifikationen

Architektur des epaxialen Bereiches (ohne EFP)

In diesem Myoseptenbereich findet man zwei mehr oder weniger distinkte Bündel

Abb. 7: Schematische Darstellung eines Myoseptums der mittleren Rumpffregion mit Sehnenstrukturen und deren möglichen Verknöcherungen (schwarz). A. Epaxialer Myoseptenbereich von anterodorsal, B. Hypaxialer Myoseptenbereich von anteroventral. Die mediale Ansatzlinie eines Myoseptums ist durch die unterbrochene Linie dargestellt. Die unterbrochene Linie auf dem Septum horizontale (nur in A) zeigt den Ansatz des Myoseptums und gleichzeitig den Verlauf der epicentralen Sehnen an. Die POT's verlaufen gekreuzt dazu (nur im hinteren Bereich von A als schwarze Linien), alb - anterolateraler Ast, eine Verknöcherung, im proximalen Teil des lateralen Bandes, amb - anteromedialer Ast, eine Verknöcherung, im proximalen Teil der epineuralen Sehne, ect - epicentrale Sehne, ent - epineurale Sehne, ept - epipleurale Sehne, lb - laterales Band, myr - Myorhabdoi, pb - hinterer Ast einer Verknöcherung, im posterioren Bereiches des lateralen Bandes gelegen, POT - posterior oblique tendon.

Fig. 7: Schematic representation of myoseptum from midbody showing intermuscular tendons and their possible ossifications (black). A. epaxial part, anterodorsal view, B. hypaxial part, anteroventral view. Dashed line represents the medial attachment line of a myoseptum. Dashed line on horizontal septum represents attachment of myoseptum and orientation of epicentral tendon. These are crossed by POT's (shown as solid lines in posterior part of A



only). alb - anterolateral branch of an ossification, situated in proximal part of lateral band, amb - anteromedial branch of an ossification, situated in proximal part of epineural tendon, ect - epicentral tendon, ent - epineural tendon, ept - epipleural tendon, lb - lateral band, myr - Myorhabdoi, pb - posterior branch of an ossification, situated in posterior part of lateral band, POT - posterior oblique tendon.

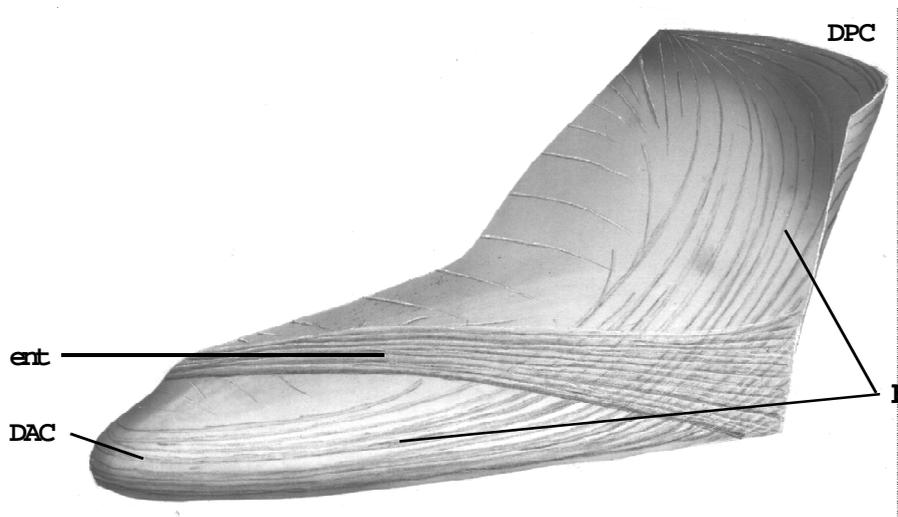


Abb. 8: Schematische Darstellung des ‚epaxial sloping part‘ (ESP) eines Myoseptums der linken mittleren Rumpfregeion von anterodorsal. ent - epineurale Sehne, lb - laterales Band, DPC - dorsal posterior cone, DAC - dorsal anterior cone (verändert nach Gemballa und Britz 1998).

Fig. 8: Schematic representation of epaxial sloping part (ESP) of midbody myoseptum of left side, anterodorsal view. Arrangement of epineural tendon (ent) and lateral band (lb) is shown. DPC - dorsal posterior cone, DAC - dorsal anterior cone (modified after Gemballa and Britz 1998).

kräftiger Fasern, während der verbleibende Bereich mit sehr dünnen Fasern ausgestattet ist (Abb. 8). Eines dieser Faserbündel zieht als mehr oder weniger distinkte Sehne vom Centrum oder Neuralbogen nach posterolateral ins Myoseptum, wo es im lateralen Bereich divergierend ausläuft. Diese Struktur wird als epineurale Sehne bezeichnet. In allen bisher dokumentierten Fällen (Patterson und Johnson 1995; Gemballa 1995; Gemballa und Britz 1998) sind diese Strukturen bei Teleostei vorhanden. Gemballa (1995) hat sie auch für die Taxa der ursprünglichen Actinopterygii (Cladistia, Chondrostei, Ginglymodi, Halecomorphi) nachgewiesen. Epineurale Sehnen sind daher als Grundplanmerkmal der Actinopterygii zu werten.

Ein zweites Band von Bindegewebsfasern verläuft in einem weiten Bogen vom DAC zum DPC (Abb. 8). Hierbei handelt es sich niemals um eine distinkte sehnenartige Struktur, sondern um eine flächen-

hafte, manchmal aponeurosenartige Sehne - das sogenannte laterale Band (Gemballa 1995, Gemballa und Britz 1998). Im Gegensatz zur epineuralen Sehne ist diese Struktur nur an herauspräparierten und im polarisierten Licht untersuchten Myosepten zu erkennen. Bei allen derart untersuchten Myosepten von Nicht-Acanthomorpha aus den meisten großen Monophyla der Actinopterygii (Gemballa 1995) und zahlreicher Acanthomorpha (Gemballa und Britz 1998) ließ sich diese Struktur nachweisen. Auch sie ist somit als Grundplanmerkmal der Actinopterygii ausgewiesen.

Abb. 9 zeigt polarisationsmikroskopische Aufnahmen des beschriebenen epaxialen Myoseptenbereiches einiger Actinopterygii. In allen drei Fällen ist die Anordnung der epineuralen Sehne und des lateralen Bandes zu erkennen. Der mediale Bereich der Myosepten hingegen weist kaum oder keine Fasern auf. Die epineuralen Sehnen sind art- und regionenspezifisch unter-

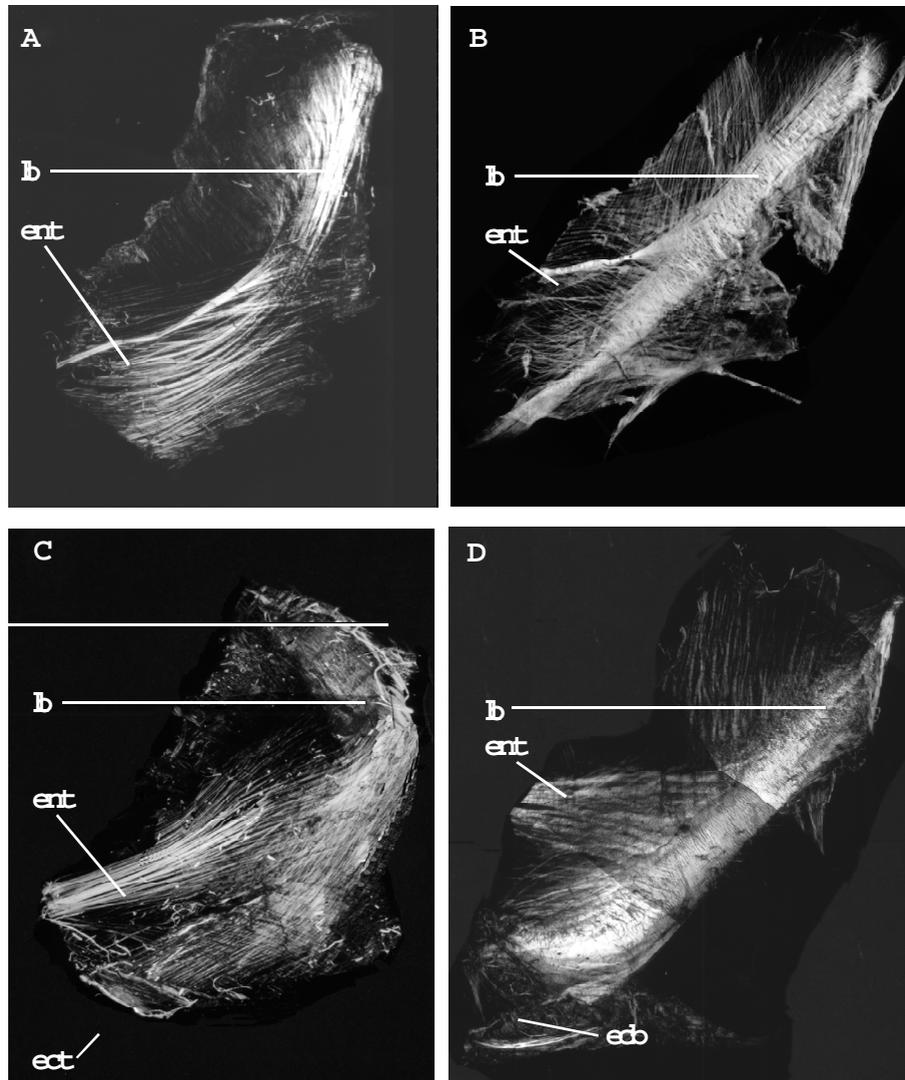


Abb. 9: Polarisationsmikroskopische Aufnahmen von Myosepten verschiedener Actinopterygii, mittlere Rumpfregeion. Die Myosepten sind jeweils so ausgebreitet, daß ihre mediale Begrenzung links liegt. A. *Salmo trutta*, B. *Sphyaena barracuda*, C. *Lates calcarifer*, D. *Molva dipterygia*. ent - epineurale Sehne, ect - epicentrale Sehne, ecb - epicentrale Verknöcherung, lb - laterales Band (B, C, D verändert nach Gemballa und Britz 1998).

Fig. 9: Micrographs of epaxial myosepta of four actinopterygians under polarized light, mid-body. The myosepta are spread out in a way that the medial line of attachment points to the left. Two tendinous structures, the epineural tendon and the lateral band can be seen in each myoseptum. The remaining medial part of the myoseptum remains thin and weak. A. *Salmo trutta*, B. *Sphyaena barracuda*, C. *Lates calcarifer*, D. *Molva dipterygia*. ent - epineural tendon, ect - epicentral tendon, ecb - epicentral bone, lb - lateral band (B, C, D modified after Gemballa and Britz 1998).

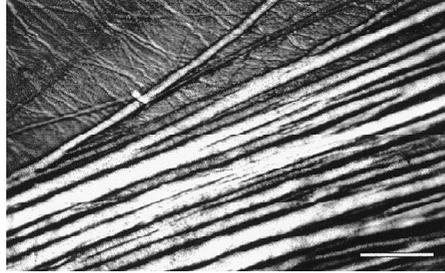


Abb. 10: Myoseptum von *Channa obscura*. Grenzbereich der Fasern der epineuralen Sehne mit dem angrenzenden dünnen Bereich des Myoseptums. Differenz-Interferenzkontrastaufnahme, Maßstrich 200 μm (verändert nach Gemballa 1995).

Fig. 10: Part of an epaxial myoseptum of *Channa obscura* showing the border between the strong fibers of the epineural tendon and the thin medial part of the myoseptum. Micrograph with difference-interference-contrast, scale bar 200 μm (modified after Gemballa 1995).

schiedlich ausgebildet. Neben epineuralen Sehnen mit einem sehr distinkten proximalen Bereich (Abb. 9A, B) findet man auch weniger distinkte eher flächig ausgebildete epineurale Sehnen (Abb. 9D) oder Übergänge (Abb. 9C).

Die Aufteilung der Myosepten in verstärkte sehnige Bereiche und im Gegensatz dazu sehr zarte, dünne Bereiche wird in DIC-Aufnahmen deutlich. Abb. 10 zeigt den Übergangsbereich zwischen einer epineuralen Sehne und dem angrenzenden dünnen Myoseptenbereich.

Ossifikationen im epaxialen Bereich (ohne EFP)

Die epineurale Sehne und das laterale Band ossifizieren nie bei den ursprünglichen Actinoperygiergruppen Cladistia, Chondrostei, Ginglymodi und Halecomorphi (Gemballa 1995). Bei den Teleostei hingegen findet man in verschiedenen Taxa ein unterschiedliches Ausmaß an Sehnenverknöcherungen vor (Patterson und Johnson 1995, Gemballa 1995). Bei vollständiger Verknöcherung der beschrie-

benen Sehnenstrukturen nehmen die Bindegewebsknochen eine Y-artige Form an (Abb. 7A). Der anteromediale Ast dieser Verknöcherung liegt in der epineuralen Sehne und kann bis zum Axialskelet ziehen. Der anterolaterale Ast liegt im vorderen Bereich des lateralen Bandes und endet frei im Myoseptum im DAC. Beide Äste verbinden sich in der Überkreuzungsregion von epineuraler Sehne und lateralem Band. Ein hinterer Ast der Verknöcherung zieht eingebettet in das laterale Band nach caudal und endet frei im DPC. Das vordere und hintere Ende der Verknöcherungen im lateralen Band können ausgefranst sein. Beim anteromedialen Ast beobachtet man dies nicht.

Das Ausmaß der Verknöcherungen ist bei verschiedenen Arten unterschiedlich und kann sich selbst innerhalb eines Individuums von rostral nach caudal graduell verändern. Als Beispiel sind in Abb. 11 drei Myosepten von *Megalops* angeführt. Der posteriore Ast ist in allen Fällen verknöchert. Bei dem vordersten Myoseptum (Abb. 11A) ist zusätzlich der anteromediale, nicht aber der anterolaterale Ast verknöchert. Die Verknöcherung erhält dadurch C-förmiges Aussehen und sitzt dem Axialskelet direkt auf. Im direkt nachfolgenden Myoseptum (Abb. 11B) ist der proximale Teil des anteromedialen Astes nicht mehr verknöchert. Zusätzlich ist der anterolaterale Ast verknöchert, so daß die Verknöcherung Y-förmiges Aussehen erhält. Zu den weiter caudal gelegenen Myosepten hin (Abb. 11C) verschwindet die anteromediale Verknöcherung graduell. Es ist nur noch das laterale Band verknöchert. Eine derartige C-förmige Verknöcherung verläuft vom DAC zum DPC und sitzt nie direkt dem Axialskelet auf.

Architektur und Ossifikationen im hypaxialen Bereich (ohne HFP)

Je nach Art sind die hypaxialen Myosepten über einen mehr oder weniger weiten

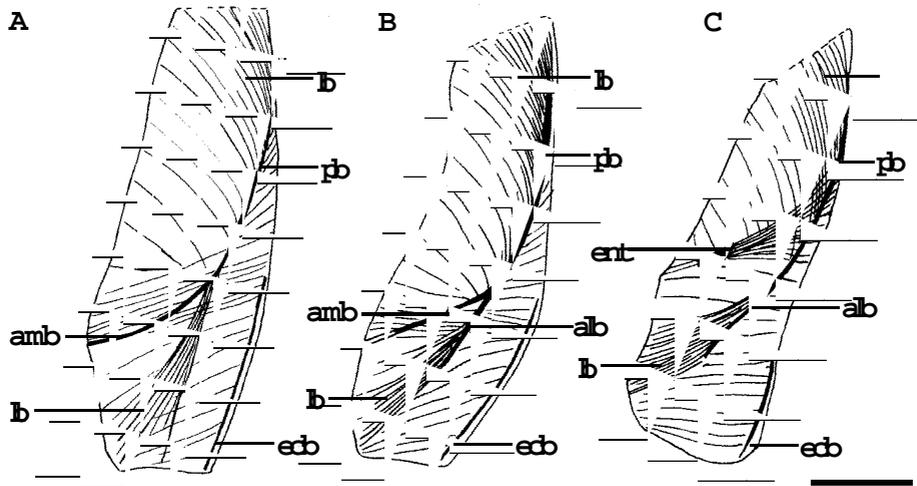


Abb. 11: *Megalops cyprinoides* 185 mm TL. Ausgebreitete Myosepten, Ausrichtung wie in Abb. 9. amb, alb, pb - anteromedialer, anterolateraler und posteriorer Ast der epineuralen Verknöcherung, ent - epineurale Sehne, ecb - epicentrale Verknöcherung, lb - laterales Band. A. Myoseptum aus dem vorderen Bereich der mittleren Rumpfregeion. C-förmige epineurale Verknöcherung (anteromedialer Ast und posteriorerAst). B. Nachfolgendes Myoseptum. Y-förmige epineurale Verknöcherung. Der proximale Teil des anteromedialen Astes ist unverknöchert, der anterolaterale Ast ist zusätzlich verknöchert. C. Myoseptum aus der Rumpfmittle mit C-förmiger epineuraler Verknöcherung. Der anteromediale Ast ist unverknöchert, die epineurale Sehne fächert sich distal auf. Der anterolaterale und der posteriore Ast sind verknöchert, Maßstrich 500 μ m (verändert nach Gemballa 1995).

Fig. 11: Myosepta of *Megalops cyprinoides* 185 mm TL spread out, for orientation see fig. 9. amb, alb, pb - anteromedial, anterolateral and posterior branch of epineural bone, ent - epineural tendon, ecb - epicentral bone, lb - lateral band. A. myoseptum of anterior part of midbody. C-shaped epineural bone, anteromedial and posterior branch ossified. B. subsequent myoseptum. Y-shaped epineural bone, proximal part of anteromedial branch not ossified, anterolateral branch ossified. C. myoseptum of midbody. C-shaped epineural bone, anteromedial branch not ossified, epineural tendon fans out distally. Anterolateral and posterior branch ossified, scale bar 500 μ m (modified after Gemballa 1995).

Rumpfbereich auf schmale Streifen eingengt. In diesen verlaufen die Bindegewebsfasern posterolateral und sind gleichmäßig verteilt. Sehnenartige Strukturen treten nicht auf.

Zum hinteren Rumpfbereich hin ändert sich das graduell. Hier findet man auch die epaxiale Myoseptenarchitektur am Septum horizontale gespiegelt im hypaxialen Myoseptum wieder (Abb. 7B). Die der epineuralen Sehne vergleichbare Struktur wird als epipleurale Sehne bezeichnet. Sie setzt am Hämalfortsatz oder an der ventralen Rippe an und verläuft

posterolateral zum Integument. Gekreuzt wird diese Sehne im lateralen Bereich vom lateralen Band, das in einem weiten Bogen vom VAC zum VPC zieht. Die Ossifikationen, die in diesen Sehnenstrukturen liegen, können analog zum epaxialen Bereich Y- oder auf verschiedene Art C-förmig ausgeprägt sein.

Architektur und Ossifikationen im EFP und HFP

Die weit dorsal und ventral gelegenen und nach anterior weisenden EFP und HFP sind entsprechend der geringen Körper-

breite an diesen Stellen sehr schmal ausgebildet. Trotzdem läßt sich bei den untersuchten Arten eine charakteristische Faserarchitektur auffinden (Gemballa 1995). Im medial gelegenen Bereich findet man besonders in der Nähe des DPC feine Fasern, die ins mediane Septum einstrahlen (in Abb. 7A, B nicht berücksichtigt). Im lateralen Bereich hingegen findet man eine sehnenartige Struktur, deren Fasern in longitudinaler Richtung von der vorderen Spitze zum DPC bzw. VPC ziehen. Diese Strukturen sind besonders im hinteren Rumpfbereich als hell glänzende Strukturen oft bereits ohne Präparation gut zu erkennen. In einigen Taxa der ursprünglichen Teleostei findet man Ossifikationen in diesen Sehnen. Die Ossifikationen selbst sind bereits früh beobachtet worden und sind von Chapman (1944) als Myorhabdoi bezeichnet worden. Sie werden unter anderem für Vertreter der Osteoglossomorpha (Taverne 1978; Patterson und Johnson 1995), viele Clupeoidei (Chapman 1944; Grande 1985), Gymnotoidei (Patterson und Johnson 1995) und Pleuronectiformes (Patterson und Johnson 1995) angegeben. Im vorderen Rumpfbereich sind die EFP besonders lang ausgezogen und die sehnenartigen Strukturen besonders ausgeprägt (Gemballa 1995). Die vordere setzt am Hinterrand des Oberschädels an. Sie übertragen die von der vorderen epaxialen Muskulatur erzeugten Kräfte auf den Oberschädel, was zu dessen Elevation führt. Die Beteiligung der epaxialen Muskulatur an der Elevation ist bereits von Lauder (1980) elektromyographisch nachgewiesen worden.

3.1.4. Räumliche Anordnung der Muskelfasern

Bei funktionellen Diskussionen über Myomere und Myosepten ist oft vereinfachend ein longitudinaler Verlauf der

Muskelfasern angenommen worden (Chevrel 1913; Greene und Greene 1913; Rockwell et al. 1938; Jarman 1961; Willemse 1966), obwohl mehrfach deutliche Abweichungen vom longitudinalen Verlauf beschrieben wurden (Maurer 1913; Shann 1914; Nursall 1956; van der Stelt 1968). Die Ergebnisse von Nursall (1956) berücksichtigen zwar die Myoseptenstruktur, die Anordnung der Muskelfasern hingegen wenig, während Alexander (1969) die räumliche Anordnung der Muskelfasern bei einigen Arten analysiert, aber die Bezüge zu den Myosepten nicht herstellt. Gemballa (1995) hat eine Dickschnitttechnik (Agar-Agar-Einbettung mit Schnittdicken von 1 bis 2 mm) und eine Farbdifferenzierung nach Laukötter (1986) mit Mikropräparationen kombiniert. Da die Dickschnitte (Schnittdicke 1 bis 2 mm) nicht vom Einbettungsmedium infiltriert sind, kann in diese hineinpräpariert werden und der räumliche Verlauf der Muskelfasern in Relation zu der bekannten Myoseptenarchitektur rekonstruiert werden. Wenn man eine Muskelfaser bis zu ihrem Ende an einem Myoseptum verfolgt und den Verlauf anhand der an der entgegengesetzten Fläche des Myoseptums ansetzenden Faser weiterverfolgt, gelangt man zu einem segmentübergreifenden Verlauf der Muskelfasern.

Alexander (1969) hat zuerst das räumliche Anordnungsmuster von Muskelfasern beschrieben und dabei zwei Sachverhalte in den Mittelpunkt gerückt. Die räumliche Anordnung der Muskelfasern ändert sich nach caudal graduell von einem sogenannten „teleost pattern“ zu einem „selachian pattern“. Der „selachian pattern“ tritt aber nach Alexander (1969) als alleiniges Anordnungsmuster in allen Rumpffregionen einiger Arten auf (Selachii: *Scyliorhinus*, Dipnoi: *Protopterus*, Cladistia: *Calamoichthys*, Chondrostei: *Acipenser*, Halecomorphi: *Amia*, Anguilliformes: *Anguilla*, Protacanthopterygii:

Salmö). Nachuntersuchungen (Gemballa 1995) haben gezeigt, daß sich diese Aussage nicht halten läßt. Es ist daher verwirrend weiterhin von einem „teleost pattern“ und einem „selachian pattern“ zu sprechen, da mit dieser Begrifflichkeit Evolutionsprozesse impliziert werden. Vielmehr zeigte sich bei Vertretern aus verschiedenen Gruppen der Actinopterygii eine weitgehende Übereinstimmung im Muskelfaserverlauf. Durch Vergleich der Anstellwinkel der Muskelfasern zur Median- und Horizontalebene in einem definierten Myoseptenbereich (z.B. Horizontalschnitte auf Höhe des DPC) bei verschiedenen Arten konnte dies gezeigt werden. Demnach muß es sich bei der nachfolgend dargestellten räumlichen Anordnung der Muskelfasern wiederum um ein Grundplanmerkmal der Actinopterygii handeln (Gemballa 1995). Die Architektur der Myosepten und des Septum horizontale und die Muskelfaseranordnung zeichnet sich nach allen bisherigen Untersuchungen folglich durch eine hohe Konstanz während der Evolution der Actinopterygii aus. Dies legt eine hohe funktionelle Bedeutung nahe.

Die bereits von Alexander (1969) festgestellte graduelle Muskelfaserverlaufsänderung von der mittleren zur hinteren Rumpfregeion hat sich bestätigt. Damit ist die Frage verknüpft, ob diese Muskelfaserverlaufsänderung ein Hinweis auf eine unterschiedliche Funktion der Muskelfasern in der mittleren und hinteren Rumpfregeion ist. Auf diese Frage und auf Besonderheiten der hinteren Rumpfregeion wird weiter unten eingegangen. Im folgenden wird nur der Muskelfaserverlauf in der mittleren Rumpfregeion erläutert.

Abb. 12 stellt eine Gruppe von Muskelfasern dar, die über etwa 15 Myosepten hinweg vom dorsalen Abschnitt des medianen Septum in einem weiten Bogen entlang des Integumentes zur Wirbelsäule zieht. Diese Anordnung wurde von Gem-

balla (1995) als Kontraktionsbogen bezeichnet. Die Fasern verlaufen von dorsomedian zunächst nach cranioventral und lateral. Sie kreuzen dabei den Bereich der DPC's. Etwa in der Mitte zwischen DPC und Septum horizontale erreichen sie einen Umkehrpunkt und verlaufen nach ventral und medial bis sie schließlich das Centrum der Wirbelkörper erreichen. Weiter caudal startende Fasern eines Kontraktionsbogens erreichen den Umkehrpunkt auch in einem weiter caudal gelegenen Myomer und laufen dann unter den anderen Faserzügen des Kontraktionsbogens zur Wirbelsäule. Ein einzelner Kontraktionsbogen ist folglich aus einzelnen helixartig ineinander verwundenen und entlang der Längsachse gegeneinander versetzten Faserzügen aufgebaut. Im Vordergrund von Abb. 12 sind die angeschnittenen Fasern des Kontraktionsbogens hinter einem transparent gezeichneten Teil eines Myoseptum sichtbar.

Die zweite in Abb. 12 dargestellte Gruppe von Muskelfasern liegt medial vom Kontraktionsbogen. Sie unterlagert den Kontraktionsbogen und führt kreuzweise dazu angeordnete Muskelfaserzüge, die den medialen dünnen Bereich der Myosepten in einem großen Winkel überqueren. Diese Faserzüge verlaufen von caudal am Neuralbogen startend nach dorsal und leicht nach lateral. Wenn sie die Ebene der DPC's erreichen gehen sie graduell in die Fasern eines weiter cranial gelegenen Kontraktionsbogens über. Trotz der hier im Hinblick auf die funktionelle Deutung (vgl. 3.2) herausgestellten Komponenten der Rumpfmuskulatur bleiben daher die Veränderungen der Muskelfaserverläufe innerhalb der Myomere graduell.

Die beschriebenen Faserzüge füllen den epaxialen Bereich aus. Wie bereits für die Myosepten beschrieben, findet man auch bezüglich des Muskelfaserverlaufes eine spiegelbildliche Anordnung zwischen epaxialem und hypaxialem Bereich, wenn

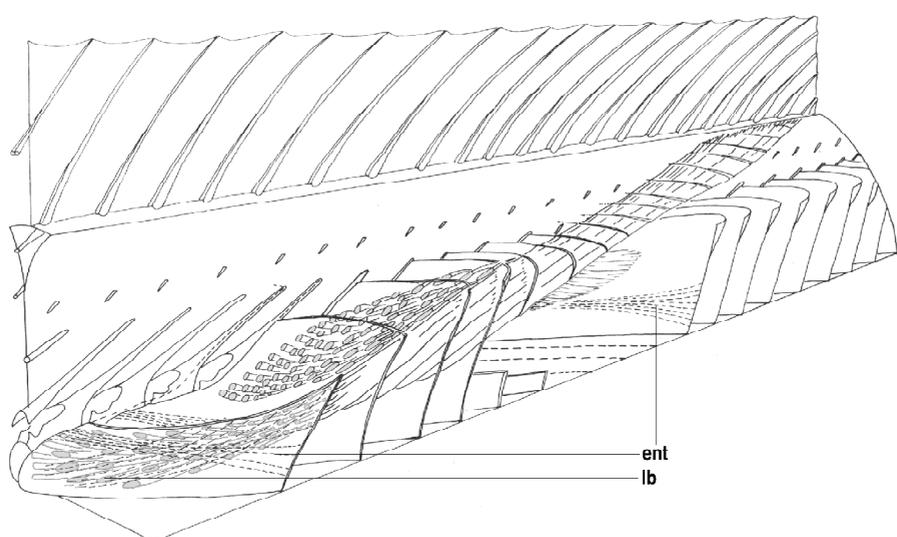


Abb. 12: Schematische Darstellung der Muskelfaserverläufe in Bezug zu den Myosepten in der mittleren Rumpffregion. Eine Gruppe von Muskelfasern bildet einen Kontraktionsbogen. Die Aktion des Kontraktionsbogens könnte dann zu einer Flexion führen, wenn die medial gelegenen, gekreuzt dazu angeordneten Muskelfasern gleichzeitig aktiv sind und ein muskuläres Widerlager bilden. Das Myoseptum im Vordergrund ist transparent dargestellt. Die im Vordergrund abgeschnittenen Fasern (grau) des Kontraktionsbogens setzen an der rückseitigen Fläche dieses Myoseptums an. Der Bezug der Muskelfasern zu Sehnenstrukturen (gestrichelte Linien) dieses Myoseptums ist dargestellt, ent - epineurale Sehne, lb - laterales Band.

Fig. 12: Schematic representation of the spatial orientation of muscle fibers and its relation to myosepta in the midbody region. A group of muscle fibers forms a muscle arch. Contraction may cause bending, if at the same time the underlying, crosswise arranged group of muscle fibers would be active and thus provides a muscular abutment. Fibers of muscle arch are cut in front. They insert at the reverse surface of the myoseptum in front (shown transparent, fibers grey). The relation of muscle fibers to tendinous structures (dashed lines) of this myoseptum is shown. ent - epineural tendon, lb - lateral band.

nicht die Leibeshöhle den überwiegenden Raum einnimmt. Die Darstellung der Muskelfaserverläufe hat zunächst nur einen beschreibenden Wert. Es stellt sich die Frage, ob sich hinter den Faserzügen auch funktionelle Einheiten verbergen.

3.2. Körperbiegung durch Interaktion von Muskelfasern und Myoseptenstrukturen

Die Myosepten und ihre Anordnung waren bereits seit den ersten Beschreibungen Gegenstand funktioneller Diskussionen im Zusammenhang mit der undulatori-

schen Lokomotion. Während einige Autoren (Willemse 1959, 1966; Szarski 1964) eine Beteiligung der Myosepten an der Kraftübertragung ablehnten, haben andere diese vor allem aufgrund der schrägen Anordnung der Myosepten zum Axialskelet für wahrscheinlich gehalten (Greene und Greene 1913; Rockwell et al. 1938; Nursall 1956; Gutmann 1966; van der Stelt 1968). Nur Nursall (1956) und van der Stelt (1968) beziehen die Muskelfaserverläufe in geringem Maße in ihre Überlegungen mit ein.

Physiologische Daten zur Muskulatur sind in den vergangenen Jahrzehnten in

zahlreichen experimentellen Arbeiten und zusammenfassenden Artikeln zusammengetragen worden (z.B. Boddeke et al. 1958; Bone 1966; Blight 1976, 1977; Bone 1978; van Raamsdonk et al. 1980; Johnston 1981; Rome et al. 1988; Altringham und Johnston 1990a, b; Johnston und Altringham 1991; Blickhan 1992; Rome et al. 1993; Altringham et al. 1993; Videler 1993) Danach werden heute ein weißer, ein roter und ein intermediärer Muskelfasertyp bei Fischen unterschieden, die durch unterschiedliche aerobe Leistungsfähigkeit und unterschiedliche Kontraktionsgeschwindigkeit charakterisiert sind: Die ausdauernde, langsam kontrahierende rote Muskulatur wird bei der langsamen, stetigen undulatorischen Lokomotion rekrutiert. Sie wird meistens durch ein schmales lateral um das horizontale Septum liegende Band längsverlaufender Muskelfasern repräsentiert und hat einen geringen Anteil an der Gesamtmuskulatur. Die Hypothese zur Übertragung der von der roten Muskulatur erzeugten Kräfte auf die Wirbelsäule über Sehnenstrukturen im Septum horizontale ist bereits dargestellt worden (s. 3.1.2).

Der Großteil der Rumpfmuskulatur wird von der anaeroben, schnell kontrahierenden weißen Muskulatur eingenommen. Sie wird bei schnelleren oder beschleunigten Bewegungen rekrutiert. Intermediäre Muskelfasern bilden eine dünne Lage zwischen weißer und roter Muskulatur. Ihr Metabolismus ist als intermediär zwischen dem der roten und weißen Muskulatur zu charakterisieren.

Die von Gemballa (1995) entwickelte Hypothese zur Interaktion von Muskelfasern mit den Sehnenstrukturen im Myoseptum bezieht sich auf die von der weißen Muskulatur angetriebenen Bewegungen. Sie postuliert, daß Muskelkräfte nur dann über Sehnenstrukturen übertragen werden können, wenn Muskelfasern in einem spitzen Winkel an diesen inse-

rieren. Dies ist nur an zwei Bereichen des Myoseptums der Fall, nämlich im Bereich des lateralen Faserbandes und im proximalen Bereich der epineuralen Sehne. Der Bezug von diesen Sehnenstrukturen zu den Muskelfasern ist aus Abb. 12 ersichtlich. In das Myoseptum im Vordergrund sind die epineurale Sehne und das laterale Band als gestrichelte Linien eingetragen. Die Muskelfasern sind hinter dem transparent dargestellten Myoseptum zu erkennen. Die Aktion eines derartigen durch Sehnen unterstützten Kontraktionsbogens kann aber nur dann Muskelkräfte auf das Axialskelet übertragen und in eine Körperkrümmung münden, wenn zur gleichen Zeit die achsennahen, kreuzweise dazu angeordneten Muskelfasern aktiv sind. Sie dienen durch ihre radiale Expansion als Widerlager. Ihre Faseranordnung ist für diese Zwecke geeignet. Zur Kraftübertragung auf Myosepten oder auf das Axialskelet sind sie hingegen nicht geeignet, da sie erstens nur die extrem dünnen Bereiche der Myosepten kreuzen und dies zweitens noch unter einem sehr großen Winkel. Weiterhin kann der vordere Myoseptenkegel (DAC) durch die Kontraktion der darinliegenden Muskulatur und die darübergespannte epineurale Sehne ebenfalls in Spannung versetzt werden und so den Körper insgesamt versteifen.

Zur Stärkung dieser Hypothese sollten durch weiterführende Experimente, z.B. Elektromyographie, Hinweise zum Zusammenspiel der Muskeln und des Bindegewebes bei der Lokomotion gesammelt werden. Diese Techniken ermöglichen inzwischen sehr elaborierte Ansätze. Jayne und Lauder (1995) ist es erstmals gelungen, experimentell an einer Art (*Micropterus salmoides*) zu überprüfen, ob alle Muskelfasern eines Myomers gleichzeitig aktiv sind. Die elektrische Aktivität wandert nach posterior von Myomer zu Myomer. In einem gegebenen Rumpfquerschnitt, der Anschnitte von mindestens

sechs Myomeren aufweist, müssen also nicht notwendigerweise alle Muskelfasern gleichzeitig aktiv sein. Allerdings ist die mittlere Aktivitätsdauer eines Myomers mit etwa 30 ms so hoch, daß bei der Ausbreitungsgeschwindigkeit der elektrischen Aktivität nach caudal (6-7 ms für sechs Myomere) 15 Myomere noch eine gemeinsame Aktivitätszeit von etwa 15 ms besitzen. Alle Myomere, die an einem Kontraktionsbogen beteiligt sind, wären somit gleichzeitig aktiv. Einschränkend muß hinzugefügt werden, daß dies für den Bereich zwischen VPC und DPC gilt, während die Befunde für die Bereiche EFP und HFP nicht eindeutig sind. Diese Bereiche scheinen nicht notwendig mit den anderen synchron aktiv zu sein. Da sich Regelmäßigkeiten aber nicht erkennen lassen, sind methodische Unzulänglichkeiten nicht ausgeschlossen. Die von Jayne und Lauder (1995) erstellten Daten gelten für moderate Schwimmaktivitäten. Bei heftigeren Schwimmbewegungen werden die Abstände des Aktivitätsbeginns hintereinanderliegender Myomere kürzer und damit die Überlappungen in der Aktivität größer. Dies gilt auch für die Bereiche EFP und HFP.

3.3. Transfer von anterior erzeugten Kräften nach posterior

Der weitaus größte Teil der Rumpfmuskulatur der Fische ist hydrodynamisch günstig am vorderen Rumpf lokalisiert. Die Biegemomente müssen aber am hinteren Rumpf zur seitlichen Auslenkung der Schwanzflosse wirksam werden. Besonders auffällig ist das bei carangiformen oder thunniformen Schwimmern. Wenn bei der undulatorischen Lokomotion nur dort Biegemomente erzeugt werden, wo Undulationen zu beobachten sind, würde das bedeuten, daß ein Großteil der Muskelmasse nur als Ballast herumgetragen wird. Daher sollte ein Mechanismus

existieren, der anterior generierte Muskelkräfte nach posterior übertragen kann (Wainwright 1983).

Wainwright et al. (1978) haben daher erstmals aufgrund experimenteller Daten aus der Untersuchung eines Hai-Integumentes (*Megapristis brevirostris*) geäußert, daß die vorderen Myomere für die Krafterzeugung zuständig sind und diese Kräfte nach hinten übertragen werden. Auf eine Kraftübertragung nach posterior gibt es mittlerweile Hinweise aus verschiedenen Quellen. Einerseits sprechen experimentelle Daten und anatomische Befunde für die Beteiligung ganz bestimmter Strukturen bei der Kraftübertragung, andererseits gibt es elektromyographische Daten, die allgemein für diese Hypothese sprechen, ohne dabei einer bestimmten Struktur eine kraftübertragende Funktion zuzuschreiben. Der direkte experimentelle Nachweis der kraftübertragenden Eigenschaft einer Struktur ist außerordentlich schwer zu erbringen. Als kraftübertragende Strukturen werden das Integument als äußere Sehne und die Myosepten selbst genannt.

3.3.1. Stratum compactum und Myosepten als Kraftüberträger

Für das Integument liegen eine Reihe anatomischer Untersuchungen vor. Hier ist aus mechanischen Gründen besonders das kräftige Stratum compactum der Dermis interessant. Nach Untersuchungen an Teleostei (Fauré-Fremiet 1938; Schnakenbeck 1962; Fuji 1968; Nadol et al. 1969; Brown und Wellings 1970; Hawkes 1974; Mittal und Banerjee 1974; Videler 1975; Leonard und Summers 1976; Hebrank 1980; Hebrank und Hebrank 1986; Gemballa 1995) besteht das Stratum compactum aus mehreren Lagen von Kollagenfasern. Innerhalb einer Lage verlaufen die Fasern parallel. Die Fasern angrenzender Lagen verlaufen gekreuzt

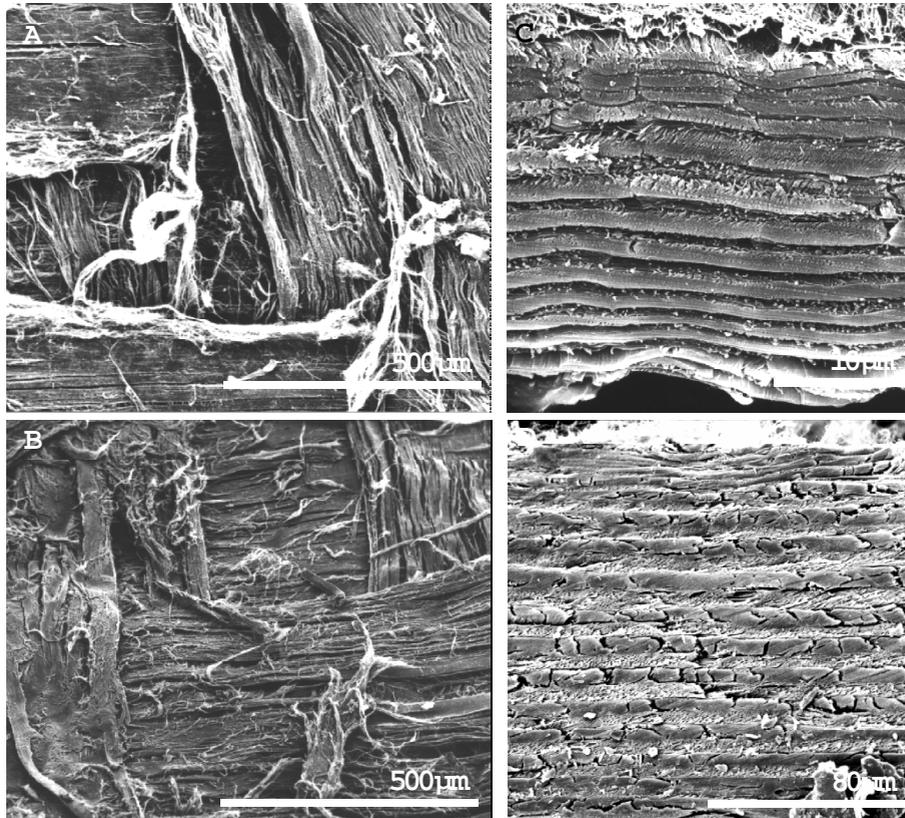


Abb. 13: Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen des Stratum compactum ursprünglicher Actinopterygii. Sowohl in der Aufsicht (A, B) als auch im Anschnitt (C, D) ist der Aufbau aus Lagen sich kreuzender Bindegewebsfasern zu erkennen. A. *Polypterus delhezi* 216 mm TL, B. *Lepisosteus platyrhincus* 524 mm TL, C. *Acipenser ruthenus* 145 mm TL, D. *Amia calva* 422 mm TL (verändert nach Gemballa 1995).

Fig. 13: Scanning electron micrographs of Stratum compactum of lower actinopterygians. The top view (A, B) and the sections (C, D) both illustrate the cross fiber array of the Stratum compactum. A. *Polypterus delhezi* 216 mm TL, B. *Lepisosteus platyrhincus* 524 mm TL, C. *Acipenser ruthenus* 145 mm TL, D. *Amia calva* 422 mm TL (modified after Gemballa 1995).

und schließen einen Winkel von etwa 90° ein. Diese Organisation des Stratum compactum liegt auch bei den ursprünglichen Actinopterygii vor (Gemballa 1995). Abb. 13 illustriert diese Verhältnisse für *Polypterus*, *Lepisosteus*, *Acipenser* und *Amia*. In der Aufsicht (Abb. 13A, B) sind die beiden Faserverlaufsrichtungen zu erkennen, im Anschnitt (Abb. 13C, D) die Anzahl der Lagen. Beide Faserverlaufsrichtungen sind gegen die Körperlängsachse um etwa 45° geneigt.

Durch das Vorkommen des scherengitterartig organisierten Stratum compactum bei allen bisher untersuchten Actinopterygii ist diese Organisation als Grundplanmerkmal der Gruppe ausgewiesen. Weitere Nachweise dieser Organisation bei anderen Taxa (Branchiostoma: Olsson 1961; Cyclostomata: Pietschmann 1962; eig. Beob.; Selachii: Willemse 1972; Motta 1977; Wainwright et al. 1978; Sarcopterygii: Gemballa 1995) liegen nahe, daß es sich um ein Grundplan-

merkmal der Vertebrata einschließlich Branchiostoma (Notochordata, Nelson 1994) handelt.

Die scherengitterartige Anordnung des Stratum compactum ergibt sich zunächst als Notwendigkeit aus den Anforderungen an die Flexibilität des Körpers. Mit dieser Anordnung ist eine maximale Dehnbarkeit in Längsrichtung gegeben, die sehr starke Krümmungen zuläßt, ohne daß die einzelnen zugstabilen Kollagenfasern dabei gedehnt werden müssen. Auch alle anderen lateral gelegenen Strukturen, d.h. die laterale Begrenzungslinie der Myosepten und die Schuppenreihen, folgen daher diesem Verlauf. Dies ist von besonderer Bedeutung bei den starr miteinander verbundenen Ganoidschuppenreihen der Flösselhechte und Knochenhechte, die dank dieser Schrägstellung keine geringerer Flexibilität besitzen als Teleostei (Gemballa 1995). Die maximale Flexibilität ist bei der undulatorischen Lokomotion nicht erfor-

derlich, da sie sich weit innerhalb der Bewegungsgrenzen abspielt. Sie wird aber in einigen Situationen, z.B. bei Wenden oder beim Beuteschlag (vgl. Abb. 14) oder bei schnellen Fluchtreaktionen, benötigt. Angesichts dieser Tatsachen ist es zunächst erstaunlich, daß gerade das Stratum compactum im Verdacht steht, bei der undulatorischen Lokomotion Muskelkräfte nach caudal zu übertragen. Zum Teil mag das daran liegen, daß das Stratum compactum die einzige experimentell leicht zugängliche Struktur des Lokomotionsapparates ist.

Nach Wainwright et al. (1978) verändert das Stratum compactum seine mechanischen Eigenschaften allerdings drastisch, wenn der Körperinnendruck steigt. Dieses Ansteigen des Körperinnendruckes ist bei der Lokomotion meßbar. Mechanische Tests haben für drei Arten tatsächlich nahegelegt, daß das Stratum compactum unter den Bedingungen der undulatorischen Lokomotion in seiner longitudinalen Dehnbarkeit erschöpft ist und jede weitere Kontraktion der anterioren Muskulatur in einem Transfer von Spannung in caudaler Richtung resultiert (Wainwright et al. 1978; Hebrank 1980; Müller et al. 1991). Für zwei andere Arten konnte die Hypothese allerdings experimentell nicht untermauert werden (Hebrank und Hebrank 1986).

Alle bisherigen mechanischen Untersuchungen am Integument zeigen, daß es eine kraftübertragende Funktion nicht aufgrund seiner passiven mechanischen Eigenschaften, sondern nur mit einer z.B. durch Muskelaktivität erzeugten Vorspannung erfüllen kann. Physikalisch betrachtet muß die hintere Rumpfregion auf eine Steifheit eingestellt werden, die es ermöglicht, einen vorne generierten Impuls nach caudal als harmonische, mechanische Schwingung, als Undulationswelle definierter Frequenz und Amplitude weiterzuleiten. Die Schwingungsfrequenz ist abhängig von der Steifheit der hinteren Rumpfregion, die durch das Stratum compactum und die Muskula-

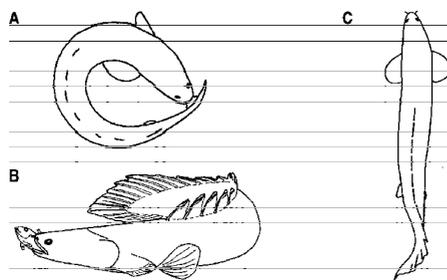


Abb. 14: Momentaufnahmen von Lokomotionssituationen bei *Polypterus*. A. Engräumige Wende, B. Wende in Verbindung mit einem Beuteschlag, C. normale undulatorische Lokomotion, die sich weit innerhalb der Grenze der Beweglichkeit (A., B.) abspielt (A, C aus Gemballa 1991, B aus Gemballa 1995).

Fig. 14: Single frames showing locomotory situations of *Polypterus*. A. narrow turn, B. turn while striking prey, C. normal undulatory locomotion. The latter is far from reaching the limit of flexibility given by A. and B. (A, C from Gemballa 1991, B from Gemballa 1995).

tur eingestellt werden könnte. Long et al. (1996, an *Lepisosteus osseus*) haben ein wichtiges Indiz für die Richtigkeit dieser Hypothese gesammelt. Ihr Ansatz war es, den Beitrag des Stratum compactum zur Steifheit des Rumpfes auszuschalten, indem es entlang einer caudalen Schuppenreihe durchtrennt wurde. Wie es nach den für eine mechanische Schwingung gültigen Gesetzen bei einer Reduktion der Steifheit zu erwarten ist, hat sich die Schwingungsfrequenz (d.h. beim schwimmenden Fisch die Schlagfrequenz der Caudalis) erhöht. Bei einer entsprechenden Durchtrennung des Stratum compactum entlang einer präcaudalen Schuppenreihe zeigte sich dieser Effekt nicht. Damit ist erstmals an einem lebenden Fisch die mechanische Bedeutung des

Stratum compactum für die Weiterleitung einer mechanischen Schwingung nach caudal demonstriert worden.

Sicherlich können aber auch die Myosepten eine Rolle bei einer caudal gerichteten Kraftübertragung spielen. Experimentell sind sie bisher nicht zugänglich. Gemballa (1995) hat allerdings auf eine Besonderheit der Myoseptenstruktur hingewiesen, die nur in der hinteren Rumpfregeion auftritt und anatomisch eine Rolle der Myosepten beim caudal gerichteten Krafttransport reflektieren kann. Abb. 15 zeigt am Beispiel eines epaxialen Myoseptenbereiches von *Polypterus*, daß die Kegel der hinteren Myosepten in bindegewebige Fahnen in die Muskulatur hinein ausgezogen sind. Diese Bindegewebsfahnen ziehen in die Kegel der nachfolgenden Myosepten hinein, was zu einer sehnartigen Verkoppelung zwischen den Myosepten führt.

Besonders auffällige Sehnenstrukturen haben Scombriden in der hinteren Rumpfregeion entwickelt. Die paarige große laterale Sehne wird aus den DAC und VAC, die paarige mediale caudale Sehne aus den DPC bzw. VPC davorliegender Myosepten abgeleitet (Fierstine und Walters 1968; Westneat et al. 1993). Diese Sehnenstrukturen könnten stammesgeschichtlich durch eine Verschmelzung derartiger Bindegewebsfahnen entstanden sein.

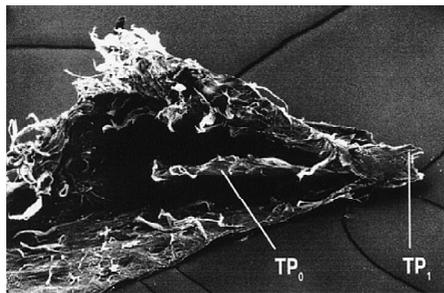


Abb. 15: *Polypterus ornatipinnis*. REM-Aufnahme eines dorsalen posterioren Kegels (DPC), hintere Rumpfregeion. Einblick in den DPC von medial. DPC's der hinteren Rumpfregeion sind mit einer Bindegewebsfahne (TP₁) nach posterior in die Muskulatur und in DPC's nachfolgender Myosepten verlängert, so daß eine bindegewebige Verkoppelung der Myosepten entsteht. Die Bindegewebsfahne des vorangehenden Myoseptum (TP₀) steckt noch im DPC (verändert nach Gemballa 1995).

Fig. 15: *Polypterus ornatipinnis*. Scanning electron micrograph of dorsal posterior cone (DPC), posterior body region, medial view. DPC's of posterior body bear tendinous projections (TP₁) directed posteriorly into musculature and subsequent DPC's. Thus myosepta of that region are coupled by connective tissue. Tendinous projection of preceding myoseptum (TP₀) can be seen in DPC (modified after Gemballa 1995).

3.3.2. Experimentelle Daten zur caudal gerichteten Kraftübertragung

Long et al. (1994) haben eine Methode entwickelt, bei der die Muskulatur von frisch toten Fischen elektrisch zu Kontraktionen stimuliert werden kann. Um annähernd die Undulationen zu erhalten, die auch bei einem lebenden Fisch beobachtet werden, genügt es, die vorderen Myomere abwechselnd rechts und links elektrisch zu reizen. Offensichtlich sind die mechanischen Eigenschaften der hinteren Rumpfregeion dazu ge-

eignet, die anterior erzeugten Kräfte nach caudal zu übertragen. Im lebenden Fisch sind selbstverständlich auch in den hinteren Myomeren Muskelaktivitäten nachweisbar.

Elektromyographie (EMG) in Kombination mit kinematischen Analysen ist seit vielen Jahren die Technik zur Erforschung des Muskeleinsatzes bei den Schwimmbewegungen der Fische (vgl. zur Übersicht Wardle et al. 1995). Der Bedeutung des zeitlichen Zusammenhangs von EMG-Aktivität und Körperkrümmungen wird erst in jüngerer Zeit Beachtung geschenkt (Altringham et al. 1993; Rome et al. 1993; Wardle und Videler 1993, 1994). Wardle et al. (1995) haben die diesbezüglich existierenden Daten zusammengestellt und einer einheitlichen Analyse unterzogen. Es muß eingeräumt werden, daß die EMG-Daten mit Unsicherheiten behaftet sind, weil eine Platzierung der Elektrode an einem bestimmten Punkt am Rumpf infolge der Faltung der Myosepten je nach Einstecktiefe Informationen über die elektrische Aktivität von zahlreichen verschiedenen Myomeren geben kann. Trotzdem läßt sich aus den vorliegenden Daten allgemein schließen, was sich in Einzelarbeiten mit unterschiedlichen experimentellen Ansätzen (Altringham et al. 1993; Johnson et al. 1994; Long et al. 1994; Johnson et al. 1995) bereits abzeichnete: Die vorderen Myomere stehen stärker im Dienste der Krafterzeugung, die hinteren stärker im Dienste der Kraftübertragung. Für diese Schlußfolgerung sind aus der kinematischen Analyse Daten zum momentanen Längenzustand der Muskelfasern wichtig. Man kann für die Muskelfasern jedes Körperpunktes sagen, ob sie sich zu einem gegebenen Zeitpunkt in Dehnung (konvexe Körperkrümmung an diesem Punkt) oder in Verkürzung (konkave Körperkrümmung an diesem Punkt) befinden. A priori sollte man erwarten, daß sich bei einer Gruppe von Muskelfa-

sern, die sich gerade verkürzt, auch eine EMG-Aktivität nachweisbar ist. Dieser Zusammenhang gilt aber meist nur für die Myomere der vorderen Körperhälfte. Diese Myomere verrichten positive Arbeit. Das weiter oben vorgestellte Modell eines Kontraktionsbogens mit darunterliegendem muskulärem Widerlager könnte in dieser Region also zutreffen.

Bei den hinteren Myomeren hingegen fällt die Phase der Muskelverkürzung, die aus den kinematischen Analysen erhalten wurde, immer weniger mit der Phase der EMG-Aktivität zusammen, da die Welle elektrischer Erregung sich schneller nach caudal ausbreitet als die undulatorische Welle. Dies führt in zunehmendem Maße dazu, daß die hinteren Myomere elektrisch aktiv sind, wenn sich ihre Muskelfasern verlängern (exzentrische Aktivität). Diese Myomere verrichten negative Arbeit. Die Steifheit wird damit erhöht und der hintere Rumpfabschnitt kann die vorne generierten Kräfte nach hinten übertragen. Dieser Zusammenhang gilt nicht gleichermaßen für alle der ohnehin wenigen Fischarten, für die in ausreichendem Maße Daten vorliegen. Bei anguilliformen Schwimmern, wie dem Aal oder den Neunaugen, scheinen auch die hinteren Myomere keine Phasenverschiebung von Muskelverkürzung und elektrischer Aktivität aufzuweisen; die Daten für die Forelle passen bisher in kein Bild (Wardle et al. 1995).

Exzentrische Aktivität posterior gelegener Muskelfasern ist auch bei *Cyprinus carpio* nachgewiesen (van Leeuwen et al. 1990; van Leeuwen 1995). Diese Muskelfasern sollten daher relativ höheren Belastungen ausgesetzt sein. Spierts et al. (1996) konnten zeigen, daß dies anatomisch in einer signifikant höheren Kontaktfläche von Sarcolemma und Myosepten der posterioren Muskelfasern gegenüber den anterioren reflektiert wird. Das Ausmaß der elektrischen Aktivität caudal gelegener Myomere zur Zeit der

Muskelverlängerung sollte die mechanischen Eigenschaften der hinteren Rumpfregeion verändern können und damit auch die Eigenschaften der undulatorischen Welle, also die kinematischen Parameter insgesamt, steuern können. Long und Nipper (1996) konnten dies experimentell an einer Art (*Micropterus salmoides*) durch gezielte elektrische Reizung der hinteren Rumpfregeion erstmals nachweisen. Da die hintere Rumpfregeion offensichtlich nicht direkt an der Erzeugung von Undulationen beteiligt ist, kann das Modell eines Kontraktionsbogens mit darunterliegendem muskulärem Widerlager für diese Region auch keinerlei funktionelle Erklärungen liefern. Tatsächlich findet man in dieser Region den beschriebenen Kontraktionsbogen auch nicht mehr (Gemballa 1995). Wenn die Fasern in diesen Myomeren erst nach einer passiven Vordehnung aktiv werden, so besteht die Gefahr, daß sie bei starker Vordehnung nicht mehr genug Kraft entwickeln können, um einer weiteren Dehnung entgegenzuwirken. Sie sollten daher derart angeordnet sein, daß eine konvexe Körperkrümmung eine relativ geringe Vordehnung verursacht. Dies ist erfüllt, da

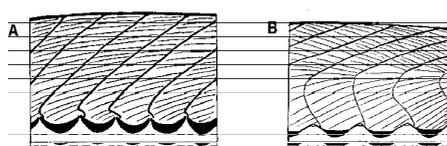


Abb. 16: Muskelfaserverlaufsrichtung in Horizontalschnitten aus der mittleren (A.) und hinteren (B.) Rumpfregeion von *Channa obscura*. Die Schnittebene liegt jeweils auf Höhe der dorsalen anterioren Kegel (verändert nach Gemballa 1995).

Fig. 16: Orientation of muscle fibers in horizontal sections of midbody region (A.) and posterior body region (B.) of *Channa obscura*. Sections are taken at level of dorsal anterior cones. Notice the deviation from longitudinal direction in B (modified after Gemballa 1995).

die Fasern nicht longitudinal angeordnet sind, sondern möglichst stark von dieser Richtung abweichen. Diese Abweichung von der longitudinalen Ausrichtung wird deutlich, wenn man die Winkel zur Längsrichtung in der hinteren Rumpfregeion mit der in der mittleren Rumpfregeion vergleicht (Abb. 16).

Der derzeitige Stand der Forschung legt nahe, daß Fische bei der undulatorischen Fortbewegung die vordere Muskulatur zur Krafterzeugung (positive Arbeit) einsetzen und die hintere Muskulatur zur Versteifung des Rumpfes und damit in Zusammenarbeit mit dem Bindegewebsapparat zur Kraftübertragung (negative Arbeit). Der graduelle Übergang zwischen diesen funktionellen Differenzierungen wird anatomisch in einem graduellen Übergang der Muskelfaseranordnung und einer graduellen Verstärkung myoseptaler Längssehnen reflektiert.

Danksagung

Dieser Beitrag stellte in veränderter Form einen der Hauptvorträge auf der 1. Tagung der Gesellschaft für Ichthyologie (09.-12. Oktober 1997) dar. Die Einladung und die Möglichkeit zur Publikation meines Beitrages habe ich Hartmut Greven (Düsseldorf) zu verdanken.

Viele der Untersuchungen und Ideen zur undulatorischen Lokomotion nahmen ihren Ausgang von intensiven Diskussionen mit Peter Bartsch (Berlin). Wolfgang Maier (Tübingen) hat die Arbeiten in jeder Hinsicht entscheidend unterstützt. Ralf Britz (Tübingen) hat den Fortgang der Untersuchungen durch zahlreiche Diskussionen immer wieder vorangetrieben.

Die Untersuchungen profitierten maßgeblich von den technischen Hilfestellungen von Horst Schoppmann (Elektronenmikroskopie), Klaus Eisler (Computer), Martina Hohloch (Fotografie), Margret Roser und Gabi Schmid (Grafik) und Monika Meinert (Histologie). Die breite Materialbasis verdanke ich der freundlichen Unterstützung von Peter Bartsch (Berlin), Ralf

Britz, Wilhelm Harder und Wolfgang Maier (alle Tübingen), Eduard Serrat und den Fischkutterbesatzungen in Palamos (Spanien, Catalunya), sowie Melanie Stiasny und Barbara Brown (American Museum of Natural History, New York). Anja Burann, Matthias Hoffmann und Felix Vogel (alle Tübingen) haben mit kritischen Kommentaren ihren Beitrag während der Entstehung des Manuskriptes geleistet.

Nicht zuletzt danke ich zwei anonymen Gutachtern für die kritische Durchsicht des Manuskriptes.

Literatur

- Alexander, R.McN. 1969. The orientation of muscle fibers in the myomeres of fishes. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 49, 263-290.
- Altringham, J.D., Johnston, I.A 1990a. Modelling muscle power output in a swimming fish. *J. Exp. Biol.* 148, 395-402.
- Altringham, J.D., Johnston, I.A 1990b. Scaling effects on muscle function: power output of isolated fish muscle fibres performing oscillatory work. *J. Exp. Biol.* 151, 453-467.
- Altringham, J.D., Wardle, C.S., Smith, C.I. 1993. Myotomal muscle function at different points on the body of a swimming fish. *J. Exp. Biol.* 182, 191-206.
- Archer, S.D., Johnston, I.A. 1989. Kinematics of labriform and subcarangiform swimming in antarctic fish *Notothenia neglecta*. *J. Exp. Biol.* 143, 195-210.
- Bainbridge, R. 1958a. The speed of swimming of fish as related to size and to the frequency and amplitude of the tail beat. *J. Exp. Biol.* 35, 109-133.
- Bainbridge, R. 1958b. The locomotion of fish. *New Scientist.* 24, 476-478.
- Bainbridge, R. 1963. Caudal fin and body movement in the propulsion of some fish. *J. Exp. Biol.* 40, 23-56.
- Bartsch, P., Gemballa, S., Piotrowski, T. 1997. The embryonic and larval development of *Polypterus senegalus* Cuvier, 1829: ist staging with reference to external and skeletal features, behaviour and locomotory habits. *Acta Zool.* 78, 309-328.
- Batty, R.S. 1981. Locomotion of plaice larvae. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 48, 53-69.
- Batty, R.S. 1984. Development of swimming movement and musculature of larval herring (*Clupea harengus*). *J. Exp. Biol.* 110, 217-229.
- Blickhan, R. 1992. Biomechanik der axialen aquatischen und pedalen terrestrischen Lokomotion. Habilitationsschrift, Universität des Saarlandes. 191 pp.
- Blight, A.R. 1976. Undulatory swimming with and without waves of contraction. *Nature* 264, 352-354.
- Blight, A.R. 1977. The muscular control of vertebrate swimming movements. *Biol. Rev.* 52, 181-218.
- Boddeke, R., Slijper, E.J., van der Stelt, A. 1959. Histological characteristics of the body musculature of fishes in connection with their mode of life. *Proc. K. Ned. Akad. Wet. Ser. C* 62, 576-588.
- Bone, Q. 1978. Locomotor muscle, pp 361-424. In: *Fish Physiology Vol. 7* (W.S. Hoar, D.J. Randall, eds). Academic Press, New York.
- Bone, Q., Kiceniuk, J., Jones, D.R. 1978. On the role of different fibre types in fish myotomes at intermediate swimming speeds. *Fishery Bull. U.S.* 76, 691-699.
- Bone, Q. 1966. On the function of the two types of myotome muscle fibres in elasmobranch fish. *J. Marine Biol. Assoc. U.K.* 46, 321-349.
- Breder, C.M. 1926. The locomotion of fishes. *Zoologica (N.Y.)* 4, 159-29.
- Brill, R.W., Dizon, A.E. 1979. Red and white muscle fibre activity in swimming skipjack tuna, *Katsuwonus palamis*. *J. Fish Biol.* 15, 679-685.
- Brown, G.A., Wellings, S.R. 1970. Electron microscopy of the skin of the teleost, *Hippoglossides elassodon*. *Z. Zellforsch.* 103, 149-169.
- Chapman, W.M. 1944. The osteology of the Pacific deep-bodied Anchovy, *Anchoa compressa*. *J. Morph.* 74, 311-329.
- Cheng, J.-Y., Blickhan, R. 1994. Bending moment distribution along swimming fish. *J. theor. Biol.* 168, 337-348.
- Chevrel, R. 1913. Essai sur la morphologie et la physiologie du muscle latéral chez les poissons osseux. *Arch. Zool. exp. gén.* 52, 473-607.
- D'Août, K., Aerts, P. 1997. Kinematics and efficiency of steady swimming in adult axo-

- lotls (*Ambystoma mexicanum*). J. Exp. Biol. 200, 1863-1871.
- Dingerkus, G., Uhler, D.L. 1977. Enzyme clearing of Alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. Stain Technology 32, 229-231.
- Fauré-Fremiet, E. 1938. Structure du derme telferme chez les scombrides. Archs. Anat. Microsc. morph. exp. 34, 219-230.
- Fetcho, J.R. 1986. The organization of the motoneurons innervating the axial musculature of vertebrates. I. Goldfish (*Carassius auratus*) and mudpuppies (*Necturus maculosus*). J. Comp. Neur. 249, 521-550.
- Fierstine, H.L., Walters, V. 1968. Studies in locomotion and anatomy of scombroid fishes. Mem. South Cal. Acad. Sci. 6, 1-31.
- Fuji, R. 1968. Fine structure of the collagenous lamella underlying the epidermis of the goby, *Chasmichthys gulosus*. Annot. Zool. Jpn. 41, 95-106.
- Gemballa, S. 1991. Funktionsmorphologische und kinematische Untersuchungen am Lokomotionssystem von Flösselhechten (Cladistia, Polypteridae). Diplomarbeit Universität Tübingen. 133 pp.
- Gemballa, S. 1995. Vergleichend-anatomische Untersuchungen am Lokomotionsapparat der Actinopterygii. Dissertation Universität Tübingen, 256 pp.
- Gemballa, S., Britz, R. 1998. Homology of intermuscular bones in acanthomorph fishes. Am. Mus. Nov. 3241, 1-25.
- Gillis, G.B. 1997. Anguilliform locomotion in an elongate salamander (*Siren intermedia*): Effects of speed on axial undulatory movements. J. Exp. Biol. 200, 767-784.
- Grande, L. 1985. Recent and fossil clupeomorph fishes, with material of revision of the subgroups of clupeoids. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 181, 231-372.
- Gray, J. 1933a. Studies in animal locomotion I. The movement of fish with special reference to the eel. J. Exp. Biol. 10, 88-104.
- Gray, J. 1933b. Studies in animal locomotion II. The relationship between waves of musculature contraction and the propulsive mechanism of the eel. J. Exp. Biol. 10, 386-390.
- Gray, J. 1933c. Studies in animal locomotion III. The propulsive mechanism of the whiting (*Gadus merlangus*). J. Exp. Biol. 10, 391-400.
- Greene, C.W., Greene, C.H. 1913. The skeletal musculature of the king salmon. Bull. US fish. 33, 21-59.
- Gutmann, W.F. 1966. Die Funktion der Myomere in phylogenetischer Sicht. Senck. biol. 47, 155-160.
- Hawkes, J.W. 1974. The structure of fish skin I. General organization. Cell Tissue Res. 149, 147-158.
- He, P., Wardle, C.S. 1986. Tilting behaviour of the Atlantic mackerel, *Scomber scombrus* at low swimming speeds. J. Fish. Biol. 29 (suppl. A), 223-232.
- He, P., Wardle, C.S. 1988. Endurance at intermediate swimming speeds of Atlantic mackerel, *Scomber scombrus* L., herring, *Clupea harengus* L., and saithe *Pollachius virens* L. J. Fish. Biol. 33, 255-266.
- Hebrank, M.R., Hebrank, J.H. 1986. The mechanics of fish skin. Lack of an „External Tendon“ role in two teleosts. Biol. Bull. 171, 236-247.
- Hebrank, M.R. 1980. Mechanical properties and locomotor functions of eel skin. Biol. Bull. 158, 58-68.
- Hoff, K.v.S., Wassersug, R.J. 1986. The kinematics in swimming of the larvae of clawed frog, *Xenopus laevis*. J. Exp. Biol. 122, 1-12.
- Hoff, K.v.S., Huq, N., King, V.A., Wassersug, R.J. 1989. The kinematics of larval salamander swimming. Can. J. Zool. 67, 2756-2761.
- Hunter, J.R. 1972. Swimming and feeding behavior of larval anchovy *Engraulis mordax*. Fish. Bull. U.S. 70, 821-838.
- Jarman, G.M. 1961. A note on the shape of fish myotomes. Symp. Zool. Soc. Lond. 5, 33-36.
- Jayne B.C., Lauder, G.V. 1994a. How swimming fish use slow and fast muscle fibers: implications for models of vertebrate muscle recruitment. J. comp. Physiol. A 175, 123-131.
- Jayne B.C., Lauder, G.V. 1994b. Comparative morphology of the myomeres and axial skeleton in four genera of centrarchid fishes. J. Morph. 220, 185-205.
- Jayne B.C., Lauder, G.V. 1995. Are muscle fibres within fish myotomes activated synchronously? Patterns of recruitment within deep myomeric musculature during swimming in Largemouth bass. J. Exp. Biol. 198, 805-815.

- Johnston, I.A., Altringham, J.D. 1991. Movement in water: constraints and adaptations, pp 249-268. In: Biochemistry and molecular biology of fishes (P.W. Hochachka, T.P. Mommsen, eds). Elsevier, Amsterdam.
- Johnston, I.A. 1981. Structure and Function of fish muscles, pp 71-113. In: Vertebrate locomotion. Symp. Zool. Soc. Lond. (M.H. Day, ed.), Academic Press, London.
- Johnston, I.A., Davison, W., Goldspink, G. 1977. Energy metabolism of Carp swimming muscles. *J. Comp. Physiol.* 114, 203-216.
- Johnston, I.A., Leeuwen, J.L. van, Davies, M.L.F., Beddow, T. 1995. How fish power predation fast-starts. *J. Exp. Biol.* 198, 1851-1861.
- Kafuku, T. 1950. „Red muscles“ in Fishes I: Comparative Anatomy of the Scombroid fishes of Japan. *Japanese J. Ichth.* 1, 89-100.
- Kishinouye, K. 1923. Contributions to the comparative anatomy of the so-called scombroid fishes. *J. of the College Agriculture, Imperial University of Tokyo.* 8, 293-475, pl. 13-34.
- Lauder, G.V. 1980a. Evolution of the feeding mechanism in primitive actinopterygian fishes: A functional anatomical analysis of *Polypterus*, *Lepisosteus*, and *Amia*. *J. Morph.* 163, 283-317.
- Laukötter, G. 1986. Neue Methoden zur differenzierten Übersichtsfärbung von Totalpräparaten und Dickschnitten z.B. für die morphologisch-anatomische Diagnostik. *Zeiss Inform., Oberkochem,* 29, 21-25.
- Leonard, J.B., Summers, R.G. 1976. The ultrastructure of the integument of the American eel *Anguilla rostrata*. *Cell Tissue Res.* 171, 1-30.
- Lighthill, M.J. 1971. Large-amplitude elongated-body theory of fish locomotion. *Proc. R. Soc. Ser. B* 179, 125-138.
- Lighthill, M.J. 1975. *Mathematical biofluidynamics.* Praeger Press, New York.
- Lindsey, C.C. 1978. Form, function and locomotory habits in fish, pp 1-100. In: *Fish Physiology Vol. VII* (W.S. Hoar, D.J. Randall, eds). Academic Press, New York.
- Long, J.H., Nipper, K.S. 1996. The importance of body stiffness in undulatory propulsion. *Amer. Zool.* 36, 678-694.
- Long, J.H., Hale, M.E., McHenry, M.J., Westnest, M.W. 1996. Functions of fish skin: Flexural stiffness and steady swimming of longnose gar *Lepisosteus osseus*. *J. Exp. Biol.* 192, 129-145.
- Long, J.H., McHenry, M.J., Boetticher, N.C. 1994. Undulatory swimming: How traveling waves are produced and modulated in sunfish (*Lepomis gibbosus*). *J. Exp. Biol.* 199, 2139-2151.
- Marey, E.J. 1895. *Movement.* Heinemann, London.
- Maurer, F. 1913. *Die ventrale Rumpfmuskulatur der Fische (Selachier, Ganoiden, Teleostier, Crossopterygier, Dipnoer).* *Jen. Z. Nat.* 49, 1-118.
- Mittal, A.K., Banerjee, T.K. 1974. Structure and keratinization of the fresh water teleost *Notopterus notopterus* (Notopteridae, Pisces). *J. Zool. Lond.* 174, 341-355.
- Motta, P.J. 1977. Anatomy and functional morphology of dermal collagen fibers in sharks. *Copeia* 1977, 454-464.
- Müller, U.K., Blickhan, R., Nachtigall, W. 1991. Dehnungen in der Haut schwimmender Fische (Strains in the skin of swimming fish). *Verh. Deutsch. Zool. Ges.* 84, 517.
- Nadol, J.B. Jr., Gibbons, J.R., Porter, K.R. 1969. A reinterpretation of the structure and development of the basement lamella an ordered array of collagen in fish skin. *Dev. Biol.* 20, 304-331.
- Nelson, J.S. 1994. *Fishes of the World*, 3rd edition. John Wiley & Sons, New York.
- Nishi, S. 1938. Muskelsystem II. Muskeln des Rumpfes, pp 341-446. In: *Bolks Handb. vgl. Anat. Wirbeltiere* 5, Urban & Schwarzenberg, Wien.
- Nursall, J.R. 1956. The lateral musculature and the swimming of fish. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 126, 127-143.
- Olsson, R. 1961. The skin of *Amphioxus*. *Z. Zellforsch.* 54, 90-104.
- Patterson, C., Johnson G.D. 1995. The intermuscular bones and ligaments of teleostean fishes. *Smiths. Contr. Zool.* 559, 1-85.
- Pettigrew, J.B. 1873. *Animal Locomotion, or Walking, Swimming, and Flying with a Dissertation on Aeronautics.* Henry S. King, London.
- Pietschmann, W. 1962. Cyclostomata, Haut der Petromyzoniden, pp 141-144. In: *Handbuch der Zoologie, Band VI, 1, 1. Teil: Acrania - Cyclostomata - Pisces* (J.-G. Helmcke,

- H.v. Lengerken, D. Starck, eds). Walter de Gruyter & Co, Berlin.
- Rockwell, H., Evans, F.G., Pheasant, H.C. 1938. The comparative morphology of the vertebrate spinal column. Its form as related to function. *J. Morph.* 63, 87-117.
- Rome, L.C., Choi, I.H., Lutz, G., Sosnicki, A. 1992. The influence of temperature on muscle function in the fast swimming scup. I. Shortening velocity and muscle recruitment during swimming. *J. Exp. Biol.* 163, 259-279.
- Rome, L.C., Funke, R.P., Alexander, R. McN., Lutz, G., Aldridge, H., Scott, F., Freadman, M. 1988. Why animals have different fibre types. *Nature* 335, 824-827.
- Rome, L.C., Swank, D., Corda, D. 1993. How fish power swimming. *Science* 261, 340-343.
- Rosenthal, H. 1968. Schwimmverhalten und Schwimgeschwindigkeit bei den Larven des Herings *Clupea harengus*. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 18, 453-486.
- Schnakenbeck, W. 1962. Pisces, Corium, pp 581-582. In: *Handbuch der Zoologie, Band VI,1, 1. Teil: Acrania - Cyclostomata - Pisces* (J.-G. Helmcke, H.v. Lengerken, D. Starck, eds). Walter de Gruyter & Co, Berlin.
- Shann, W.E. 1914. On the nature of the lateral muscle in Teleostei. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 22, 319-337.
- Spierts, I.L.Y., Akster, H.A., Vos, I.H.C., Osse, J.W.M. 1996. Local differences in myotendinous junctions in axial muscle fibres of carp (*Cyprinus carpio* L.). *J. Exp. Biol.* 199, 825-833.
- Starck, D. 1979. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Band 2: Das Skelettsystem. Springer Verlag, Berlin.
- Szarski, H. 1964. The function of myomere folding in aquatic vertebrates. *Bull. Acad. Polon. Sci. Ser. Sci. Biol.* 12, 305-306.
- Taverne, L. 1978. Ostéologie, phylogénèse et systématique des téléostéens fossiles et actuels du super-ordre des Ostéoglossomorphes. Deuxième partie: Ostéologie des genres *Phareodus*, *Phareoides*, *Brychaetus*, *Musperia*, *Pantodon*, *Singida*, *Notopterus*, *Xenomystus* et *Papyrocranus*. *Mém. Acad. Roy. Belg., Cl. Sci.* 2 (42) 3, 1-235.
- van der Stelt, A. 1968. Spiermechanica en myotoombouw bij vissen. Dissertation Universit t Amsterdam, 94 pp.
- van Leeuwen, J.L., Lankheet, M.J.M., Akster, H.A., Osse, J.W.M. 1990. Function of red muscles of carp (*Cyprinus carpio*): recruitment and normalized power output during swimming in different modes. *J. Zool. Lond.* 220, 123-145.
- van Leeuwen, J.L. 1995. Review article: The action of muscles in swimming fish. *Exp. Physiol.* 80, 177-191.
- van Raamsdonk, W., te Kronnie, G., Pool, C.W., van de Laarse, W. 1980. An immune histochemical and enzymic characterization of the muscle fibres in myotomal muscle of the teleost *Brachydanio rerio*, Hamilton Buchanan. *Acta histochem.* 67, 200-216.
- Videler, J.J., Hess, F. 1984. Fast continuous swimming of two pelagic predators, saithe (*Pollachius virens*) and mackerel (*Scomber scombrus*). A kinematic analysis. *J. Exp. Biol.* 109, 209-228.
- Videler, J.J., Wardle, C.S. 1978. New kinematic data from high speed cine film recordings of swimming cod (*Gadus morhua*). *Neth. J. Zool.* 28, 465-484.
- Videler, J.J. 1975. On the interrelationships between morphology and movement in the tail of the cichlid fish *Tilapia nilotica*(L.). *Neth. J. Zool.* 25, 143-194.
- Videler, J.J. 1985. Fish swimming movements: A study of one element of behaviour. *Neth. J. Zool.* 35, 170-185.
- Videler, J.J. 1993. Fish swimming. Fish and Fisheries Series 10. Chapman & Hall, London.
- Vronskiy, A.A., Nikolaichuk, L.A. 1989. Functional morphology of the axial locomotor musculature in bony fishes. Naukovaya Dumka Publ. House, Kiev (in Russ.). ISBN 5-12-000789-9.
- Wainwright, S.A., Vosburgh, F., Hebrank, J.H. 1978. Shark skin. Function in locomotion. *Science* 202, 747-749.
- Wainwright, S.A. 1983. To bend a fish, pp 68-92. In: *Fish Biomechanics* (P.W. Webb, D. Weihs, eds). Praeger Press, New York.
- Wardle, C.S., He, P. 1988. Burst swimming speeds of mackerel, *Scomber scombrus* L. *J. Fish Biol.* 32, 471-478.
- Wardle, C.S., Videler, J.J. 1993. The timing of the EMG in the lateral myotomes of mackerel and saithe at different swimming speeds. *J. Fish Biol.* 42, 347-359.

- Wardle, C.S., Videler, J.J. 1994. The timing of lateral muscle strain and EMG activity in different species of swimming fish, pp 111-118. In: Mechanics and Physiology of Animal swimming (L. Maddock, Q. Bone, J.M.V. Rayner, eds). Cambridge University Press, Cambridge.
- Wardle, C.S., Videler, J.J., Altringham, J.D. 1995. Tuning in to fish swimming waves: Body form, swimming mode and muscle function. *J. Exp. Biol.* 198, 1629-1636.
- Wassersug, R.J., Hoff, K.v.S. 1985. The kinematics of swimming in Anuran larvae. *J. Exp. Biol.* 119, 1-30.
- Wassersug, R.J. 1989. Locomotion in amphibian larvae (or „Why aren't tadpoles built like fishes?“). *Am. Zool.* 29, 65-84.
- Webb, P.W. 1982. Locomotory patterns in the evolution of actinopterygian fishes. *Am. Zool.* 22, 329-342.
- Webb, P.W. 1984a. Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates. *Am. Zool.* 24, 107-120.
- Webb, P.W. 1988a. 'Steady' swimming kinematics of tiger musky, an esociform accelerator, and rainbow trout, a generalist cruiser. *J. Exp. Biol.* 138, 51-69.
- Webb, P.W. 1988b. Simple physical principles and vertebrate aquatic locomotion. *Am. Zool.* 28, 709-725.
- Webb, P.W., KostECKI, P.T., Stevens, E.D. 1984. The effect of size and swimming speed on locomotor kinematics of rainbow trout. *J. Exp. Biol.* 109, 77-95.
- Webb, P.W. 1984b. Der Fischkörper: Form und Bewegung. *Spektrum Wiss.* 9, 85-97.
- Westneat, M.W., Hoese, W. Pell, C.A., Wainwright, S.A. 1993. The horizontal septum: Mechanisms of force transfer in locomotion of scombrid fishes (Scombridae, Perciformes). *J. Morph.* 217, 183-204.
- Wikström, D.A. 1897. Ueber die Innervation und den Bau der Myomeren der Rumpfmuskulatur einiger Fische. *Anat. Anz.* 13, 401-408.
- Willemse, J.J. 1959. The way in which flexures of the body are caused by muscular contractions. *Pro. Kon.Ned. Akad. Wet. (C)* 69, 58-63.
- Willemse, J.J. 1966. Functional anatomy of the myosepta in fishes. *Pro. Kon.Ned. Akad. Wet. (C)* 62, 589-593.
- Willemse, J.J. 1972. Arrangement of connective tissue fibres in the musculus lateralis of the spiny dogfish, *Squalus acanthias* L.(Chondrichthyes). *Z. Morphol. Tiere* 72, 231-244.
- Yates, G.T. 1983. Hydromechanics of body and caudal fin propulsion, pp 177-213. In: Fish biomechanics (P.W. Webb, D. Weihs, eds). Praeger Press, New York.