

Zeitschrift: Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaften beider Basel
Herausgeber: Naturforschende Gesellschaft Basel ; Naturforschende Gesellschaft Baselland
Band: 1 (1995)

Artikel: Biologische Propeller
Autor: Senn, David G.
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-676542>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. [Voir Informations légales.](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. [See Legal notice.](#)

Download PDF: 04.05.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Biologische Propeller

DAVID G. SENN

Abstract: Aquatic animals use various mechanisms to produce a thrust in order to move in their structureless environment. The most common technique is the undulation, either of a set of fins or the whole body including the fins. Undulation allows both, precise maneuvering movements and fairly rapid swimming. However, the real powerful drive for high-speed swimming is only possible with a propeller-apparatus of beating blade-shaped fins acting in a tilted position.

Zusammenfassung: Für aquatische Tiere gibt es verschiedene Antriebssysteme, die sich zur Lokomotion im strukturlosen (wässrigen) Milieu eignen. Der verbreitetste Mechanismus ist die Undulation; solche Wellenbewegung wird entweder von einzelnen Flossen oder vom ganzen Körper einschliesslich seiner Flossen ausgeführt. Die Undulation ist vielseitig; mit ihr lassen sich präzise Manövrierbewegungen, aber auch rasche Fortbewegungen vollführen. Immerhin werden für wirklich schnelles Hochleistungsschwimmen Propellersysteme differenziert. Die als schmale «Propellerblätter» gestalteten Flossen werden in schräg gekippter Lage bewegt.

Einleitung

Zur Fortbewegung in einem unstrukturierten Milieu (Wasser, Luft) bedarf es eines Antriebs, der physikalisch gar nicht so einfach zu beschreiben ist. Organismen erzeugen gerichtete Wasserströme, die ein Gleiten des Körpers in die Gegenrichtung bewirken (Hertel 1966). Eine nach hinten gerichtete Strömung schiebt den Körper vorwärts. Vortriebswirksame Wasserströme werden durch recht verschieden gestaltete Flossen hervorgerufen; dementsprechend sind die Funktionen unterschiedlich (Videler 1993). Es gibt Tiere, bei denen langsame Bewegungen genügen; vielleicht sind schnelle Bremsungen wichtig. Bei anderen Formen, beispielsweise bei solchen, die in einem reich strukturierten Korallenriff leben, muss im Hinblick auf fein dosierte Manövrierbewegungen häufig die Schwimmrichtung gewechselt werden.

Schliesslich gibt es Tiere, die im Hinblick auf ein sehr schnelles und ausdauerndes Schwimmen einen möglichst kräftigen Antrieb brauchen. Es sind die schnellen Langstreckenschwimmer,

die die effizientesten Antriebsorgane gebrauchen: *Propeller*.

Obschon Propellerwirkungen bei vielen Organismen (Flug mancher Insekten, fallende Ahornsamen) anzutreffen sind, will sich der vorliegende Text auf wasserbewohnende Wirbeltiere beschränken. Aspekte des Flügelschlags beim Vogelflug erscheinen nur beiläufig.

Technische und organismische Propeller

Der Propeller (lat: propellere = vorwärtstreiben, antreiben) ist eine Struktur, mit der sich ein schwimmender oder fliegender Körper in einem unstrukturierten Milieu (Wasser, Luft) anzutreiben vermag. In der Technik kennen wir Schiffschrauben und Luftschrauben (Flugzeug-Propeller).

Vergleichsweise ist der Antrieb eines Körpers auf dem festen Boden des Landes (in der Technik auf Rädern, biologisch auf Beinen) einfach, denn das Auflagegewicht auf dem festen Untergrund lässt sich gleichzeitig für den Vorschub

nutzen. Das Schwimmen im Wasser (wo der Körper häufig schwerelos tariert ist) und das Fliegen in der Luft sind inbezug auf den Antrieb schwieriger, da die Kräfte des sich fortbewegenden Körpers auf ein strukturloses Medium übertragen werden müssen.

Grundsätzlich dient der Propeller dazu, eine Kraft, die ein Motor (beim technischen Gerät) oder eine Muskulatur (beim Organismus) erzeugen, auf das unstrukturierte Milieu zu übertragen. Dadurch erhält der Körper einen Vortrieb.

Auch ist zu betonen, dass es neben dem speziell für Hochleistung geeigneten Propeller viel häufiger andere, langsamer arbeitende Organe gibt, so Ruder, undulierende Membranen und schlagende Flossen.

Technische Propeller gibt es als Schiffschrauben und als Luftpropeller von Flugzeugen. Ihre Struktur beruht wesentlich auf der Erfindung des Rades. Auf einer Nabe rotieren flächige Propellerblätter; der Antrieb geschieht durch einen Motor. Die Propellerblätter bewegen sich in der Drehebene, das heisst senkrecht zur Fortbewegungsrichtung des Gefährtes; durch ihre Schrägstellung erzeugen sie einen Wasser- bzw. Luftstrom nach hinten. Daraus resultiert der Vortrieb in Achsrichtung.

Biologische Propeller sind keine modifizierten Räder. Organismen entwickelten in ihrer Stammesgeschichte nie das Rad. Die funktionell-anatomische Grundlage zur Differenzierung von Propellern ist bei Tieren eine ganz andere als in der Technik. Bewegung geschieht in einem rhythmischen Muster als Hin und Her oder als Auf und Ab. Organe werden durch antagonistisch arbeitende Muskeln hin- und herbewegt. So spielen sich Kaubewegungen, Atemtätigkeit, Herzschlag und das Schreiten immer in Rhythmen ab. Propeller von Tieren sind keine Ausnahme. Propellerblätter werden nicht auf einer Nabe gedreht, sondern rhythmisch hin- und her-, bzw. auf- und abbewegt.

Die Gestalt der Propellerblätter (bei Tieren oft als «Flippers» bezeichnet) ist charakteristisch: Lang und schmal (Thunfisch, Pinguin, Meeresschildkröte). Bei sehr grossen und schweren Tieren, so bei den grossen Bartenwalen, sind die Propellerblätter breiter.

Beim Thunfisch (Abb. 1,7), einem typischen Hochleistungs-Schnellschwimmer, ist die

Schwanzflosse sichelförmig und als Propeller gestaltet. Nach dorsal und ventral erstreckt sich je ein durch kräftige Lepidotrichen gestütztes Propellerblatt. So wird ein zweites Merkmal sichtbar, in dem sich biologische von technischen Propellern unterscheiden: In der Technik bewegen sich die schräggestellten und damit schuberzeugenden Propellerblätter immer in derselben (Dreh-) Richtung; anders gesagt, sie ändern die Bewegungsrichtung nicht. Anders die als Propellerblatt funktionierende Flosse: Sie ändert im Rahmen ihrer rhythmischen Hin- und Herbewegung regelmässig die Bewegungsrichtung. Damit muss, sofern die schubwirksame Wasserströmung immer in dieselbe Richtung fließen soll, die Schrägstellung der Propellerblätter bei jeder Richtungsänderung in eine andere Position gekippt werden. In anderen Worten: Bewegt der schwimmende Thun seine Schwanzflosse von links nach rechts, sind die Bugkanten der Flosse schräg nach rechts gerichtet; nur so kommt der Wasserschub in kaudale Richtung zustande. Wechselt die Flosse die Bewegungsrichtung von rechts nach links, muss sie gleichzeitig gekippt werden, nämlich so, dass die Bugkante nach links schaut. Nur so entsteht in dieser neuen Phasenhälfte ein Wasserschub, der ebenfalls nach kaudal gerichtet ist. Damit ist der Richtungswechsel eines rhythmisch bewegten Propellers immer mit einem «Umkippen» der Blätter gekoppelt (Abb. 1).

Das Schrägkippen des Propellerblattes bei der jeweiligen Richtungsänderung dürfte in den meisten Fällen passiv erfolgen. Immerhin zeigen Makrelenfische die Möglichkeit, den Kippwinkel der Schwanzflosse aktiv (über Sehnen) zu beeinflussen; dies dürfte mit einer Verbesserung des Wirkungsgrades beim Antrieb zusammenhängen.

Nach dem gleichen Prinzip arbeiten paarige «Flippers» von Pinguinen (Abb. 2), Seelöwen (Abb. 9a) und Meeresschildkröten (Abb. 9c). Sie schlagen rhythmisch auf und ab, wobei beim Richtungswechsel in die jeweils andere Schrägstellung gekippt wird: Beim Abschlag schaut der Flügelbug nach schräg unten, beim Aufschlag schräg nach oben (Abb. 2).

Wenn von schnellen Hochleistungsschwimmern die Rede ist und diese Leistungen quantitativ erfasst werden sollen, müssen zwei Dinge

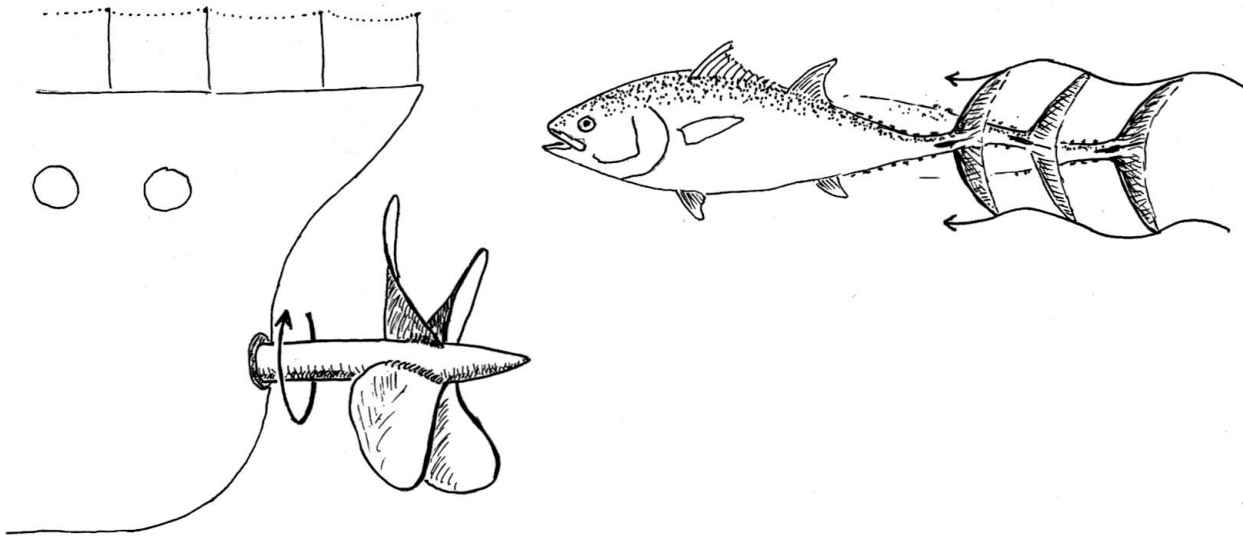


Abb. 1: Technische und biologische Propeller. Am Heck des Schiffs erzeugt die (Rad-) Schraube dank ihrer schräggestellten (vier) Flügel einen Wasserstrom nach hinten; dies bewirkt einen Vortrieb des Schiffs. Beim Thunfisch (*Thunnus thynnus*) wird die sichelförmige Schwanzflosse hin- und herbewegt (der Weg der Propellerblattspitzen ist in der Bewegungsrichtung markiert). Die Flosse wird jeweils beim Richtungswechsel in die neue Schräglage gekippt.

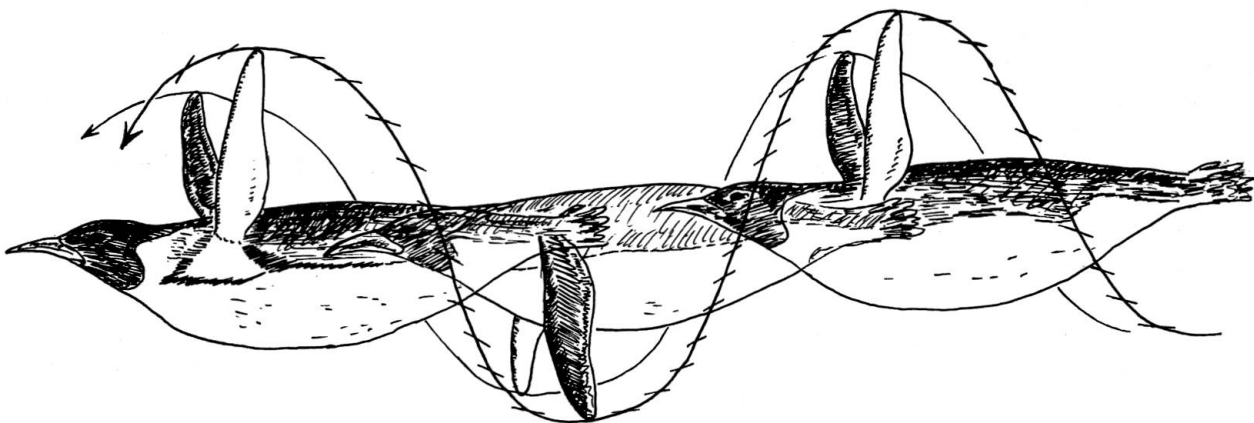


Abb. 2: Kaiserpinguin (*Aptenodytes forsteri*) beim schnellen Schwimmen. Der spindelförmige Körper wird von den auf- und abschlagenden Flügeln durchs Wasser «gezogen». Der sinusförmige Weg der Flügelspitzen ist in den Kurven aufgezeichnet. Auf der Kurve des linken Flügels sind zudem die verschiedenen Kippstellungen beim Auf- und Abschlag verdeutlicht.

unterschieden werden: Zum einen sind erreichbare Höchstgeschwindigkeiten von Bedeutung, zum anderen sind auch Reisegeschwindigkeiten wichtig, die mit Ausdauer über längere Zeitspannen und zur Bewältigung langer Reise Strecken aufrechterhalten werden können. Für letztere ist der effiziente Propellerapparat in Zusammenarbeit mit einer strömungsgünstigen Körpergestalt besonders wichtig, da auf diese Weise viel Energie eingespart werden kann.

So sind etwa folgende Geschwindigkeiten (Angabe in Stundenkilometern) von Reisegeschwindigkeiten (RG) und Höchstgeschwindigkeiten (HG) bekannt: Seelöwen 5–15 (RG) und über 25 (HG); Seehunde 5–10 (RG) und wohl über 20 (HG); Delphine reisen mit 5–20 km/h, können aber auf hohe Geschwindigkeiten von über 40 km/h beschleunigen; die meisten Pinguine können längere Zeit mit bis 10 km/h reisen, bei den Grosspinguinen dürften Höchstgeschwindigkeiten deutlich höher liegen; der Mako-Hai (*Isurus*), ein schneller Hochseebewohner, dürfte mit 5–20 (RG) und mit über 35 (HG) schwimmen; von grossen Makrelenartigen sind eindruckliche Höchstgeschwindigkeiten bekannt, Wahoo (*Acanthocybium*) 65 und ein Thun (*Thunnus*) vom 3 m Länge 70 km/h; Delphine (*Tursiops*, *Delphinus*) reisen mit 10–25 km/h, können aber bis über 40 km/h steigern. Aus der Gruppe der Makrelenfische nennt Videler (1993) den eindrucklichen Fall der Schwertfische (*Xiphiidae*): Drei Meter grosse Tiere dürften in der Lage sein, über 100 km/h schnell zu schwimmen.

Propeller und andere Antriebsorgane

Propeller sind lediglich speziell differenzierte Antriebsorgane im Hinblick auf ein Hochleistungsschwimmen. Sie sind jedoch durchwegs als sekundär zu bewerten. Längst bevor Propeller entwickelt wurden, gab es zahlreiche andere Strukturen für die Fortbewegung im Wasser. Ohnehin sind angesichts der überwältigenden systematischen Vielfalt der Tiere verschiedenartige Antriebsorgane zu erwarten, da sich die Stammesgeschichte während langer Zeit im primären wässrigen Lebensraum abspielte. Unter den Antriebsarten werden im folgenden Rudern,

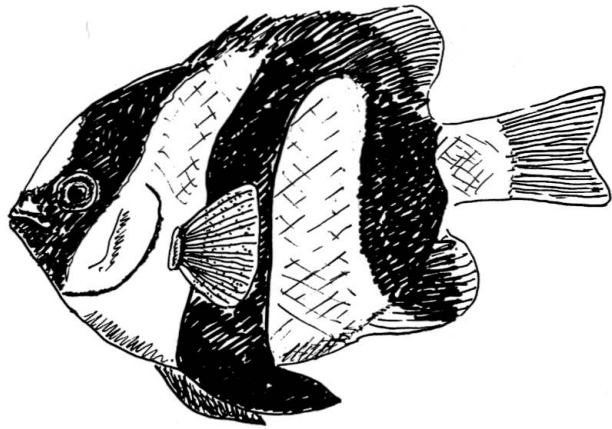


Abb. 3: Der Korallenbarsch (*Dascyllus aruanus*). Der wenige Zentimeter grosse, in indopazifischen Korallenriffen lebende Fisch treibt sich mit den paarigen Brustflossen (hinter dem Kiemendeckel und teilweise über der zweiten schwarzen Querbinde sichtbar) an. Diese Flossen sind in der Grundstellung vertikal angeordnet, sie können undulieren, um eine Lokomotion nach oben bzw. nach unten zu bewirken. Die Vorwärtsbewegung geschieht ruckartig durch Rudern: Die Flosse wird s-förmig nach vorne bewegt, um dann zum Vortrieb nach hinten geschlagen zu werden.

Rückstoss, Undulation und Propellerantrieb unterschieden:

Beim *Rudern* werden mit den Flossen rhythmische Stösse ausgeführt. Das Zurückholen des Ruders geschieht möglichst reibungsfrei; danach wird zum nächsten Stoss angesetzt. Ruderantrieb bewirkt immer eine stossweise rhythmisch erscheinende Fortbewegung. Beim Ruderboot werden die Ruder nach dem Stoss durch die Luft (reibungsfrei) zurückgeholt, bevor zum nächsten Stoss angesetzt wird. Bei Kanus bleibt das Paddel beim Zurückholen im Wasser, wird aber so abgedreht, dass es längs zu seiner Fläche «reibungsarm» durchs Wasser gleitet; danach wird es wieder quergestellt, um den nächsten Stoss auszuführen.

Biologisch kommt klassisches Rudern bei schwimmenden Fröschen vor. Im Rhythmus stossen die Hinterbeine in einer Streckbewegung mit quer gespreizten Schwimmhäuten, um dann widerstandsarm zurückgeholt zu werden. Korallenbarsche, speziell solche aus der Gattung *Dascyllus*, bewegen sich ruckartig vorwärts. Die in Ruhelage vertikal gestellten gespreizten Brustflossen (Abb. 3) können zwei Bewegungs-

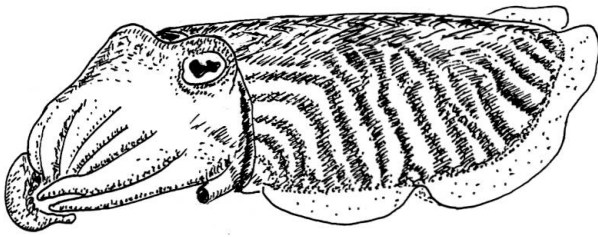


Abb. 4: Der Tintenfisch (*Sepia officinalis*) verfügt über zwei Fortbewegungstechniken. Meistens führen die seitlichen Flossensäume undulierende Bewegungen aus und ermöglichen präzise Manövrierbewegungen über dem Meeresgrund. Pfeilschnelle Fortbewegung geschieht durch Rückstoss, indem Wasser aus der Mantelhöhle durch den (richtbaren) Trichter (ventral des Kopfes) ausgepresst wird.

weisen (Undulation und Ruderschlag) ausführen: Die Undulation bewirkt je nach Richtung ein Steigen oder Sinken des Fisches. Die Ruderbewegung wird im Hinblick auf ein Vor- oder Rückwärtsschwimmen des Tieres ausgeführt. Das horizontale Schwimmen geschieht ruck-

artig. Die vertikal gerichteten Brustflossen werden nach hinten geschlagen; danach werden die Flossen horizontal und fast ohne Widerstand nach vorne geholt, um zum nächsten Schlag anzusetzen.

Der Antrieb durch *Rückstoss* ist an sich sehr leistungsstark. Dies zeigt die Technik, wo der Rückstoss-Antrieb bei Raketen und bei Düsenantriebswerken moderner Flugzeuge gebräuchlich ist. Biologisch kommt der Antrieb durch Rückstoss eher selten vor; da sind die Tintenfische (*Cephalopoda*) zu nennen, die Wasser aus der Mantelhöhle durch einen richtbaren Trichter austossen und damit einen wirksamen Schub erzeugen.

Die *Undulation* ist der verbreitetste und am vielfältigsten variierte Antriebsmechanismus bei aquatilen Tieren. Durch wellenförmige Bewegung des ganzen Körpers (Aal, schwimmende Schlange, Abb. 5b) oder speziell dafür vorgesehene Flossen (Sepia, Abb. 4, Messerfisch, Abb. 5a, Drückerfisch) entsteht ein Antrieb, der das Tier durch das Milieu «hindurchschlängeln» lässt.

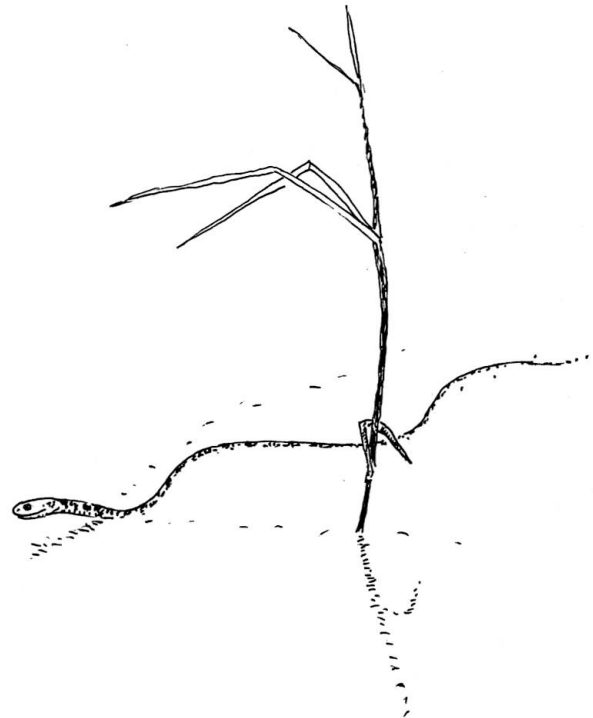
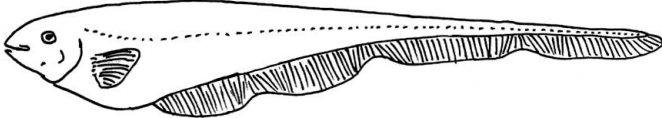


Abb. 5: Fortbewegung durch Undulation (Wellenbewegung). Der Messerfisch (*Gymnotus*) unduliert mit seiner speziell verlängerten Afterflosse, die sich beinahe über die ganze Bauchseite des Fisches erstreckt. Dank der Möglichkeit zur Richtungsänderung kann sich der Fisch fein dosiert vorwärts oder rückwärts fortbewegen. Undulation kann auch vom ganzen Körper geleistet werden, so bei der Ringelnatter (*Natrix natrix*), die eine effiziente Schwimmerin ist.

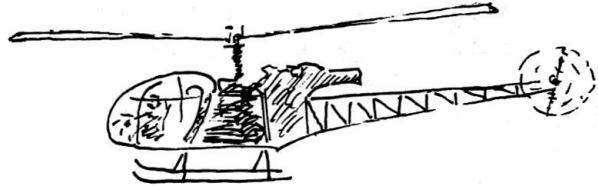
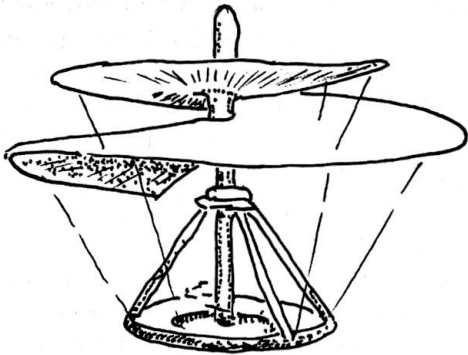


Abb. 6: Vom Plan zur effektvollen Struktur: Der von Leonardo da Vinci im 15. Jahrhundert entworfene Flugapparat soll seinen Auftrieb durch eine grossflächige wendelgestaltige Luftschaube erhalten. Der moderne Helikopter wird dank der schmal gestalteten und schräggestellten Rotorblätter flugfähig.

Die Undulation ist sowohl funktionell wie auch strukturell eine Vorstufe zum Propeller-Mechanismus (Abb. 7). Im 15. Jahrhundert wird dies eindrücklich in den Konstruktionsplänen Leonardo da Vinci's für einen Flugapparat sichtbar. Leonardos Helikopter zeigt, worum es im Prinzip geht: Eine Schraube erzeugt einen Luft-

strom nach unten, was zur Anhebung des Gefährtes führen soll. Die tatsächlich funktionierenden Helikopter des 20. Jahrhunderts verändern die radgestützte Schraubenfläche zu einem Rotor mit (meistens) zwei schmalen Propellerblättern.

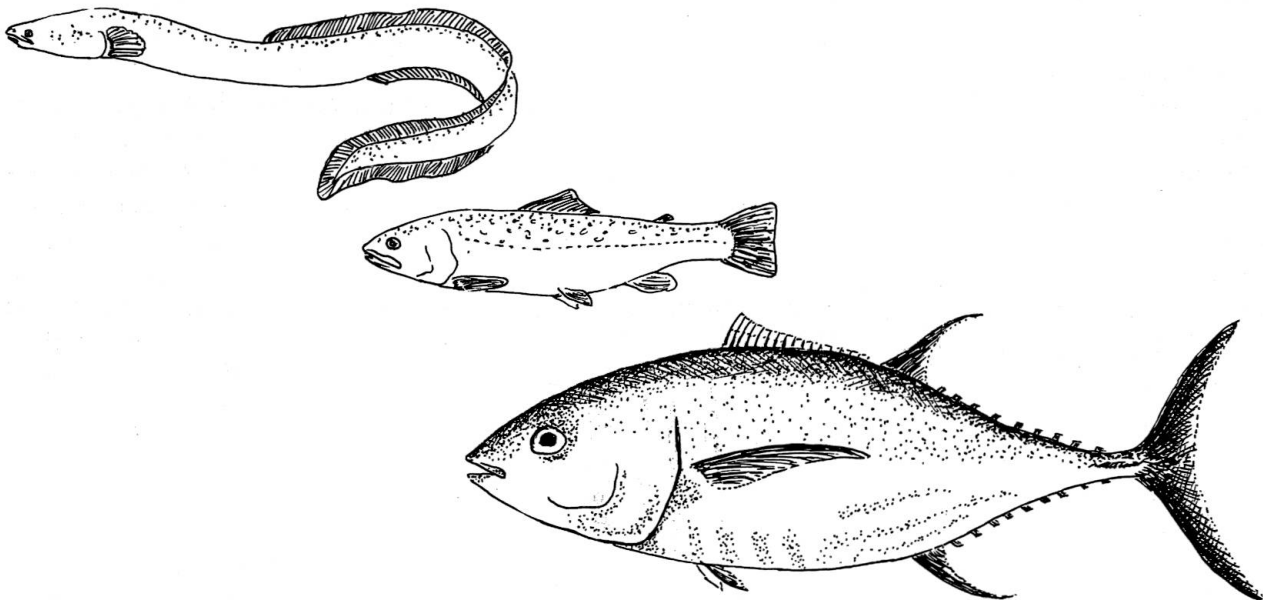


Abb. 7: Undulation und Propellerbewegung. Beim Aal (*Anguilla* sp.) überträgt der unpaare Flossensaum die Kräfte des schlängelnden Körpers aufs Wasser; der Flossensaum kann auch selber undulieren. Bei der Forelle (*Salmo trutta*) ist der primäre (unpaare) Flossenapparat wie bei den meisten Fischen in Einzelflossen zerlegt: Schwanz-, After- und Rückenflossen. Die Angriffsfläche, welche die geleistete Arbeit der Rumpfmuskulatur ans Milieu überträgt, wird gleichsam nach hinten zur spezieller gestalteten Schwanzflosse «delegiert». Noch polarisierter wirken schnelle Hochleistungsschwimmer wie der Thun (*Thunnus thynnus*). Die propellergestaltige Schwanzflosse hebt sich weit von der arbeitenden Muskulatur ab.

In analoger Weise ist ein undulierendes Flossen-Organ grossflächig. Es ist vortrefflich funktionstüchtig, solange an die Leistungsstärke nicht allzugrosse Anforderungen gestellt sind.

Ein undulierendes Organ (wie die Analflosse eines Messerfisches, Abb. 5a, oder der Körper des Aals einschliesslich des protocerken Flossensaums) erzeugt einen fein dosierbaren Wasserstrom nach hinten. Daraus resultiert eine Fortbewegung nach vorne. Selbstverständlich lässt sich die Schwimmrichtung durch Umkehr der Undulation ändern.

Bei Fischen dürfte die Schwanzflosse primär ein endständiges Undulationsorgan sein. Allmählich und bei zunehmender Leistungsfähigkeit wird sie umgestaltet, d.h. gegen dorsal und ventral propellerblattartig (blade) ausgedehnt (Abb. 7).

Der *Propeller*-Antrieb arbeitet effizienter als das Rudern und die Undulation. Er ist im Tierreich dann verwirklicht, wenn höchste Leistung im Hinblick auf schnelles und ausdauerndes Schwimmen gefordert ist. Die Flosse oder Extremität (Bein) ist als langes schmales Propellerblatt (Flipper) gestaltet. Die langgestreckte Blattgestalt verbessert den Energiehaushalt beim Schwimmen; Videler (1993) beschreibt, dass es bei Teleostiern zwei Typen von homocerken Schwanzflossen gibt. Einerseits haben Fische dann flexible und stark anpassungsfähige Schwanzflossen, wenn sie in ihrem Lebensraum (Korallenriffe, wurzelgestaltige Flussufer) langsame und manövrierende Bewegungen machen. Am anderen Ende der Flossenvielfalt finden wir steife und kräftige, als Propellerblätter gestaltete Schwanzflossen bei pelagischen Schnellschwimmern. Im offenen Wasser gibt es denn

auch keine Hindernisse, die mit den Flossen schnell dahinjagender Fische kollidieren könnten.

Bei jeder Flosse und bei jedem Propellerblatt entstehen an der äussersten Kante bzw. Spitze viele bremsende Wirbel. Nun halten sich Brems-effekte im distalen Flossenbereich bei sehr langen Flossen in relativen Grenzen (Videler 1993). Bei kurzen Flossen dagegen ist die Aussenkante mit den bremsenden Wirbeln im Verhältnis gross, was eine schlechte Energiebilanz ergibt. Videler hält dies auch rechnerisch fest, indem das Verhältnis von Flossen-Spannweite und Flossen-Fläche erörtert wird. Die Spannweite im Quadrat dividiert durch die Fläche ergibt eine Verhältniszahl: Langsame Fische eines Korallenriffs weisen die Zahl 2 auf, dagegen hat die pelagische Stachelmakrele *Seriola* die Zahl 13.

Zwei Propellerblätter dehnen sich bei Thun und Makrelenhai als Schwanzflosse in vertikaler Richtung aus, das heisst nach dorsal und nach ventral (Abb. 7,8). Horizontal liegen sie bei Walen als Fluke vor (Abb. 8). Symmetrisch links und rechts sind die als Propellerblätter differenzierten Vorderextremitäten der Meeresschildkröten, Seelöwen und Pinguine angeordnet. Nach lateral ausgestreckt schlagen sie synchron auf und ab (Abb. 2).

Im Sinne einer Konvergenz sind lange, schmale Propellerblattflossen stammesgeschichtlich mehrfach in unabhängigen Verwandtschaftslinien entstanden. Diese Vielfalt (siehe auch im Kapitel «Die wichtigsten Vertreter mit Propellerantrieb») lässt sich in zwei Gruppen bündeln: Einerseits konnten sichelförmige Propeller bei Fischen auf der Basis «normaler» Schwanzflossen entstehen (Abb. 7,8). Andererseits wurden

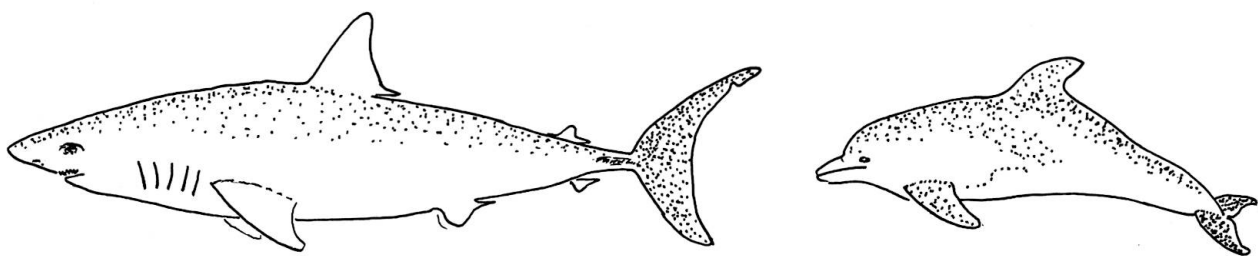


Abb. 8: Tiere mit Schwanzflossen-Propeller. A: Der Mako-Hai (*Isurus oxyrinchus*) bewegt durch seitliches Schlängeln die vertikal gestellte Schwanzflosse. B: Der Delphin (*Delphinus delphis*) überträgt seine dorso-ventralen Krümmungsbewegungen auf die Fluke (horizontal ausgerichtete Schwanzflosse).

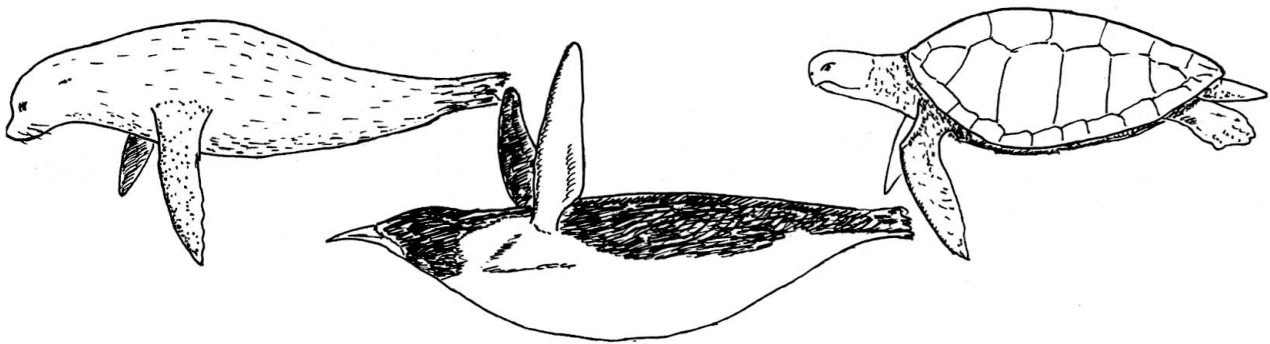


Abb. 9: Konvergente auf- und abschlagende Flügelpropeller (Flippers). Seelöwen (a), Pinguine (b) und Meeresschildkröten (c) sind nach neuen Erkenntnissen ozeanische Langstreckenwanderer.

sie bei sekundären Wasserbewohnern aus landtauglichen Extremitäten (Abb. 2,9) oder als Neubildungen (Abb. 8b) gebildet.

Körpergestalt und Propellerantrieb

Weil der Propellerantrieb so effizient ist und sehr schnelles Schwimmen ermöglicht, wundert es nicht, dass eine Beziehung zwischen Antrieb und Körpergestalt besteht. Schnelle Schwimmer sind spindelförmig gestaltet (Hertel 1966). Die Spindelform (Abb. 2,8,9) zeichnet sich durch jene Polarisierung aus, bei der das Kopfende etwas abgerundet (hier sind Variationen möglich) und das Schwanzende möglichst spitz gestaltet sind. Die letztere Spitzigkeit ist besonders wichtig, weil die schwanzwärts entstehenden Wirbel besonders bremsend wären und unbedingt zu vermeiden sind (Senn 1984).

Wichtig ist auch die Proportion der Spindelform. Das Tier darf weder zu dünn noch zu dick sein. Meistens misst die grösste Dicke des Spindelkörpers schneller Schwimmer ein Viertel der Länge (Abb. 8,9). Dies ist so, weil zwei gegenläufige Bedingungen zu erfüllen sind. Der Körper sollte einerseits schlank und windschlüpfig sein; andererseits ist für die grosse Leistungskraft viel (Muskel-) Volumen nötig, was eine dicke Spindel wünschbar macht. So eignet sich im Sinne eines Kompromisses die 4:1-Proportion aus physikalischen Gründen (wenig Reibung, genügend Muskelvolumen) für sehr schnelle Schwimmer am besten (Hertel 1966,

Senn 1984). Die Formgebung geschieht bei schnellschwimmenden Fischen wie Thun und Makrelenhai durch entsprechende Anordnung der segmentierten Rumpfmuskulatur. Bei Meeresschildkröten formt das Integument den spindelförmigen Panzer (Senn 1992). Bei Pinguinen, Robben und Walen ist die Speckschicht («Blubber») in der Unterhaut entscheidend für die Formgebung.

So wird augenfällig, dass zwei Eigenschaften, die beide Zeichen höchster Spezialisierung sind, eng zusammengehören: Die proportionierte *Spindelform* (Hertel 1966), die eine Vorbedingung für das Schwimmen mit Höchstgeschwindigkeit ist, und der *Propeller* mit den langen, schmalen Propellerblattflächen, der den leistungsfähigen Antrieb erst ermöglicht.

Interessant ist die Anordnung der Propellerorgane am Körper. Es kommen sowohl in der Technik als auch bei schnellen Tieren zwei Standorte vor: Zum einen sind Schwanzflossen oder Fluken bei Thunfischen, Makrelenhaien und Walen kaudal angeordnet (Abb. 10). Im Antrieb «stossen» sie den Körper vorwärts. Vergleichbar sind die hinten angebrachten Schrauben bei Schiffen. Da der Körper beim stossenden Antrieb zu gewissen Lage-Unstabilitäten neigen könnte, ist es wichtig, dass hier auch gleich die Steuerung geschieht. Bei grossen Schiffen liegt das Steuerruder im Umfeld der Antriebsschrauben; bei Aussenbordmotoren kleiner Boote, sowie bei Fischen und Walen wird der arbeitende Propeller gleichzeitig durch leichte Richtungsänderungen zum Steuern verwendet.

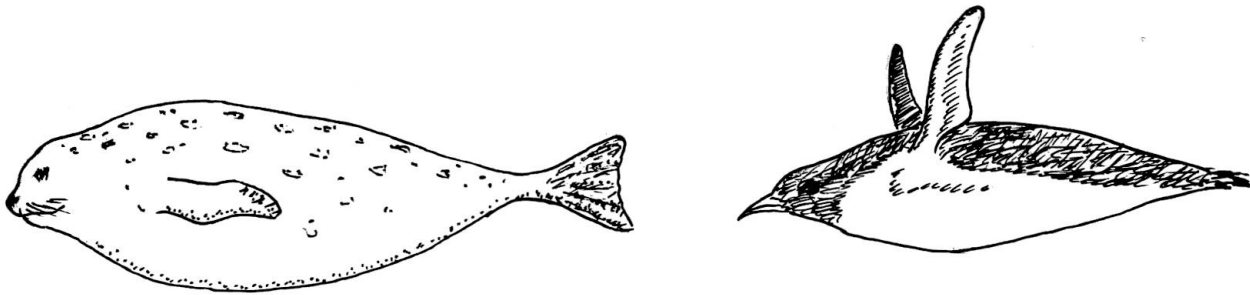


Abb. 10: Zwei mögliche Standorte der Antriebsorgane am Körper. Beim «Heckantrieb», hier beim Seehund (*Phoca vitulina*), wird der spindelförmige Körper vorangestossen. Beim Antrieb mit Flügelpropellern, beispielsweise bei einem Pinguin (siehe auch Abb. 9), wird der Körper vorwärts-«gezogen».

Zum anderen gibt es dank der Differenzierung des sekundären Bewegungsapparates paarige Propellerflossen, die nach lateral ausgestreckt synchron auf- und abschlagen werden. Sie sind bei gewissen riffbewohnenden Lippfischen (*Thalassoma*, *Coris*), bei Seelöwen, Meereschildkröten und Pinguinen verwirklicht (Abb. 2,9). Bezogen auf die Längsachse des Tieres setzen die Flossenblätter (vergleichend anatomisch immer die Vorderextremitäten) rostral der Mitte an. So wird das Tier im Antrieb nach vorne «gezogen». Durch den Vorwärtzug ist die Schwimmstabilität sehr gut. Grossenteils erfolgt die Steuerung durch Krümmungen der hinteren Körperpartie. Als technisches Pendant wären Flugzeuge zu erwähnen, deren Propeller an den Tragflächen oder am Vorderpol des Rumpfes einen ziehenden Antrieb leisten.

Die wichtigsten Vertreter mit Propellantrieb

Thunfische und andere *Makrelen* (Abb. 7) haben die Schwanzflosse als schmale Sichel differenziert. Sie ist aus einer kleineren «gewöhnlichen» Schwanzflosse hervorgegangen, die als Teil des primären Bewegungsapparates funktionierte. Die Arbeit der Muskulatur des primären Bewegungsapparates wird durch die Wirbelsäule und ein System von Sehnen auf die Propellersichel übertragen.

Makrelenhaie, zu denen der Weisse Hai (*Carcharias carcharodon*) und der Mako (*Isurus oxyrinchus*) gehören (Abb. 8), setzen im Sinne

einer Konvergenz ebenfalls die primäre Schlängelbewegung ein.

Während sich bei den Meeresreptilien die meisten Formen «nur» mit Undulation fortbewegen (Meerechsen, Krokodile, hydrophiide Seeschlangen), gibt es bei einigen auch Propellerantrieb. Sofern wir fossil dokumentierte Zeugnisse aus der Jurazeit einbeziehen, fallen die *Ichthyosaurier* auf, die funktionell im Sinne einer Konvergenz mit Thunfischen und Makohaie vergleichbar sind. Auch sie benützten den primären Bewegungsapparat. Der sekundäre Bewegungsapparat wurde von den *Plesiosauriern* eingesetzt. Bei ihnen waren die Vorder- und Hinterextremitäten als auf- und abschlagende «Flippers» differenziert. Grösse und Gestalt der flächigen Knochen des Schultergürtels und des Beckens belegen als Gebiete des Muskelansatzes die Wirkungsweise der Flossen. Unter den rezenten Reptilien treiben sich die *Meeresschildkröten* (Abb. 9) mit den Vorderextremitäten an.

Wale treiben sich mit einer horizontal gestellten Schwanzfluke an (Abb. 8). Die säugertypische Rumpfmuskulatur bewirkt in der antagonistischen Arbeitsweise dorso-ventrale Biegungen des Rumpfes. Immerhin gleicht die Situation etwas derjenigen bei Fischen; allerdings ist sie sekundär und um 90 Winkelgrade verschieden.

Bei den Robben muss scharf zwischen den systematisch getrennten Familien der *Phocidae* (Seehundartige) und *Otariidae* (Ohrenrobben) unterschieden werden. Während Seehunde mit vertikalgestellten Hinterflossen undulieren, sind die zu den *Ohrenrobben* gehörenden Seelöwen

(Abb. 9) und Pelzrobben hervorragende Propellerschwimmer. Die im Wasser kräftig auf- und abschlagenden Vorderflossen eignen sich nebenbei auch noch zu einer geschickten Fortbewegung an Land.

Pinguine (Abb. 2,9,10) sind ausgesprochene Benutzer der Propeller. Sie bewegen die «Flügel» auf und ab, ähnlich wie es die Seelöwen mit den Vorderflossen tun; so wird der Körper am Schultergürtel im Wasser «vorwärtsgezogen».

Gewisse Korallenfische, so *Thalassoma*, *Coris* (*Labroidei*, Lippfische), *Scarus* (Papageifische) und *Acanthurus* (*Acanthuroidei*, Doktorfische) benutzen die Brustflossen als auf- und abschlagende Propellerblätter.

Die Flügel der *Vögel*, die im Flug auf- und abschlagen, arbeiten im Prinzip ebenfalls als Propeller. Allerdings wird diese Funktion von der Hauptaufgabe als Tragfläche überlagert. Dadurch dass die Tragflächen durch die Luftumströmung Auftrieb bekommen, werden Auf- und Abschlag in höchstem Masse ungleich. Der Abschlag wird kräftiger und für den Vortrieb wichtiger. Immerhin zeigen einige Vögel, die schnell fliegen und raschen Flügelschlag ausführen, typische Propellereffekte. Bei Mauerseglern, Sturmtauchern und Sturmschwalben sind die Flügel als lange schmale Propellerblätter gestaltet.

Grundsätzliches zum Schluss

Auffällig ist, dass bei leistungsstarken Schnellschwimmern zwei funktionell-anatomische Eigenschaften durchwegs miteinander einhergehen. Wird auf der Basis der Schwanzflosse oder der Vorderextremitäten ein Propellerapparat ausgebildet, bei dem schmale lange Flossen (Propellerblätter) rhythmisch bewegt und jeweils bei jeder Richtungsänderung neu schräggekippt werden, ist die Grundgestalt des schwimmenden Körpers spindelförmig. Der funktionelle Zusammenhang ist offensichtlich: Propeller ergeben den leistungsfähigsten Antrieb im wässrigen Lebensraum; dieser ist nur sinnvoll, wenn der schnell umströmte Körper hydrodynamisch, d.h.

spindelförmig ist. Der Zusammenhang betrifft gleichermassen die schwanzangetriebenen Makrelenhaie, Thunfische und Wale, wie auch die «flipper»-angetriebenen Seelöwen, Pinguine und Meeresschildkröten.

Wenn alle propellerangetriebenen Wirbeltiere gleichzeitig eine spindelförmige Gestalt haben, gilt aber nicht die Umkehrung dieses Satzes. Es gibt durchaus spindelförmige Tiere, die nicht Hochleistungsschwimmer sind. Die Spindel-form wirkt ja auch bei langsameren Tempi energiesparend. Beispiele sind die seehundartigen Robben und die meisten Fische.

Literatur

- DAY, M.H. (1981): Vertebrate Locomotion (Zoological Society of London, Academic Press, London)
 GRAY, J. (1974): How fishes swim. In: Animal Engineering (Readings of Scientific American, 29–35)
 HERTEL, H. (1966): Structure, Form and Movement (Reinhold Publishing Corporation, New York)
 PORTMANN, A. (1959): Einführung in die vergleichende Morphologie der Wirbeltiere (Reinhardt, Basel)
 ROMER, A.S. (1959): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere (Parey, Hamburg)
 SENN, D.G. (1984): Fliegende und schwimmende Wirbeltiere (Flight Recorder Swissair, Zürich)
 SENN, D.G. (1992): Eine Naturgeschichte der Schildkröten (R+R, Bottmingen)
 WEBB, P.W. (1975): Hydrodynamics and energetics of fish propulsion (Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada 190, 1–158)
 WEBB, P.W. & WEIHS, D. (1983): Fish Biomechanics (Praeger, New York)
 VIDELER, J.J. (1993): Fish Swimming (Chapman & Hall, London)
 YATES, G.T. (1983): Hydromechanics of body and caudal fin propulsion. In Webb, P.W. & Weihs, D. (ed.): Fish Biomechanics (Praeger, New York)

Adresse des Autors:

PD Dr. David G. Senn

Labor für Wirbeltierbiologie

Naturhistorisches Museum

Augustinergasse 2

CH-4001 Basel.

Manuskript eingegangen am 3. Januar 1995.