

Über die systematische Stellung der Gadidae.

Zugleich Nr. 2 der „Beiträge zur Kenntnis der Kiefer- und Kiemenbogenmuskulatur der Teleostier“.

Von

Dr. P. A. Dietz

Prosektor am anatomischen Institut in Leiden.

Mit 14 Figuren im Text.

Der Platz der Gadidae und der ihnen verwandten Formen war in den bis jetzt aufgestellten Teleostiersystemen ein ziemlich wechselnder, und ihre verwandtschaftlichen Beziehungen sind auch noch heute nichts weniger als klar. CUVIER (1828) vereinigte die Gadoidae (les Gadoïdes), unter welche er auch *Macrourus* mit aufnahm, mit den Pleuronectidae (Poissons plats) und den Cyclopteridae (Discoboles) zu seiner Abteilung der Malacoptérygiens subbrachiens, denen er auch die Gattung *Echeneis* anhangsweise anschließt.

JOHANNES MÜLLER schuf den Namen Anacanthini, welcher sich seither in der Systematik erhalten hat. Er vereinigt die Gadoidae und Pleuronectidae als Anacanthini subbrachii, denen die Ophidini als Anacanthini apodes gegenübergestellt werden. Nach GÜNTHER (1880) zerfallen die Anacanthini in zwei Hauptgruppen: die symmetrischen Anacanthini gadoidei und die asymmetrischen Anacanthini pleuronectoidei. Erstere Abteilung umfaßt neben den eigentlichen Gadidae auch die Lycodidae, Ophidiidae und Macruridae. In den späteren systematischen Versuchen von COPE, JORDAN, GILL (nach BRONN [1901—13]) werden die Gadoidae noch immer in eine mehr oder weniger entfernte Beziehung gesetzt zu den Pleuronectidae. THILO (1901), später auch BOULENGER (1902) stellen die letztere Familie in die Nähe der Zeidae und von *Amphistium*; sie werden trotz des Fehlens harter Flossenstrahlen unter die Acanthopterygier aufgenommen, also endgültig von den Gadoidae getrennt. Die verwandtschaftlichen Beziehungen der letzteren, welche, nur noch mit den Macrouridae und Muraenolepidae vereinigt, nunmehr die Gruppe der Anacanthini

bilden, bleiben aber immer noch rätselhaft. Im allgemeinen ist bei den neueren Systematikern die Neigung vorherrschend, sie als eine verhältnismäßig alleinstehende Gruppe zu betrachten und von sehr niedrig stehenden Formen abzuleiten. Die unverkennbaren Übereinstimmungen mit den höheren Teleostiern, wie die starke Verknöcherung des Kopfskeletts und die hohe Ausbildung desselben, die weit nach vorn gerückten Bauchflossen usw. werden als Konvergenzerscheinungen gedeutet. Am weitesten geht wohl CUNNINGHAM¹, welcher in Betracht der bekannten symmetrischen Bildung der Schwanzflosse die Gadidae sogar direkt von den Crossopterygiern ableiten will, unter welchen die fossilen Coelacanthidae allerdings in ihrem Schwanzskelett eine auffallende Ähnlichkeit mit den Gadidae zeigen.

BOULENGER (1902, p. 298) spricht sich ziemlich bestimmt zu Gunsten einer näheren Verwandtschaft der Gadidae und der höheren Acanthopterygii aus: »In spite of the absence of fins, the Gadoids offer a combination of characters . . . which, taken together, indicate descent from the Acanthopterygians, and not from the lower Teleosteans, a conclusion further supported by their relationship to the Blenniids and Trachinids. This being admitted, it follows that the characters which serve to define them as a group are the result of specialization, not primitive.«

REGAN (1903) kommt jedoch zu gerade entgegengesetzten Schlüssen. Mehrere wichtige Unterscheidungsmerkmale, wie das Fehlen harter Flossenstrahlen, die große Zahl der Strahlen der Bauchflosse, Fehlen einer direkten Verbindung zwischen Becken und Schultergürtel faßt er auf als Zeichen einer primitiven Konstitution und Abstammung von niederen Formen: »I am inclined to think that the Gadoids . . . are derived from some Haplomous stock from which the Berycidae have also descended, and of which the Stephanoberycidae may well be the living representatives.« Augenscheinlich hat BOULENGER sich später der Ansicht seines Mitarbeiters angeschlossen, denn in seiner »Synopsis of the Suborders and Families of Teleostean Fishes« (1904 a) und im 7. Band der »Cambridge Natural History« (1904 b) trennt er die Anacanthini als neunte Unterordnung völlig von den Acanthopterygiern, und in dem beiden Arbeiten beigegebenen Schema (1904 b p. 542) erscheinen sie als ein gesondert aus den Haplomi hervorgehender Seitensproß. Noch weiter in dieser Richtung geht GOODRICH (1909). Er legt besonders großen Wert auf die hier in erster Linie zu besprechenden Verhältnisse der Interorbitalregion und der Riechnerven und führt den Ursprung der Gadidae zurück auf »some

¹ In Science Progress (2) 1. p. 498. Zitiert nach BOULENGER (1902) p. 296.

remote ancestral fish, possibly even outside the group B, in which they are here provisionally included«. Diese Gruppe B aber umfaßt alle Teleostier mit Ausnahme der Leptolepidae und Cypriniformes s. Ostariophysi.

Es war das Studium der Kiemen- und Kieferbogenmuskulatur (DIETZ 1912), das mich zuerst auf den Gedanken brachte, daß die nächsten Verwandten der Gadidae zu suchen sind unter den Scleroparei, und namentlich die Gattungen *Cyclopterus* und *Liparis* als solche anzusehen, die Gadidae somit echte Acanthopterygier sind. So unwahrscheinlich uns diese Behauptung zuerst auch vorkommen mag in Betracht der äußeren Erscheinung dieser beiden Fischgattungen, so wurde ich doch durch die weitere Untersuchung anderer Organsysteme in meiner Auffassung bestärkt. Wie ich auf den nachfolgenden Seiten auseinanderzusetzen beabsichtige, gibt es kaum ein einziges der für die Gadidae als charakteristisch geltenden Merkmale, welches sich nicht wenigstens auch bei einer der beiden obengenannten Gattungen nachweisen ließe. Besonders willkommen war mir, daß sich unter den mir von der zoologischen Station in Helder zugesandten Gadidae auch ein *Raniceps raninus* befand, der sich in mancher Hinsicht mehr als die übrigen Gadidae den Cyclopteridae näherte, in einigen Merkmalen sogar sich mehr mit den letzteren als mit den ersteren übereinstimmend erwies. Die plumpe Körpergestalt, sowie der breite Kopf bilden schon in der äußeren Erscheinung ein Bindeglied zwischen den ziemlich schwerfälligen Cyclopteridae und den flinken, räuberischen *Gadus*-Arten.

Außerdem standen mir zur Verfügung:

Gadus lata (*Lota vulgaris*),
Gadus morrhua,
Gadus aeglefinus,
Gadus merlangus,
Gadus luscus,
Gadus minutus,
Molva vulgaris,
Phycis blennoides,
Merluccius vulgaris,
Motella communis

und als einzige zu den Macruridae gehörige Art *Macrourus coelorhynchus* (*Coelorhynchus atlanticus*).

Ich konnte jedoch nur die beiden Cyclopteriden-Gattungen, sowie *Raniceps* und die *Gadus*-Arten vollständig untersuchen, indem das Studium der übrigen Gattungen sich auf die allerdings in systematischer Hinsicht sehr wichtige Muskulatur beschränkte.

1. Septum interorbitale und Nervus olfactorius.

Die Gadidae unterscheiden sich von allen Acanthopterygiern, und von der großen Mehrzahl der Teleostier überhaupt dadurch, daß ihre Nervi olfactorii auf ihrem Wege zum Riechorgan nicht in die Orbita eintreten. Bei der Gattung *Gadus* (Fig. 1) ziehen sie sich wie zwei sehr dünne

Fäden, in dem oberen Teil des Septum interorbitale eingeschlossen, zwischen den Augen nach vorn. Sie liegen in einer engen Höhle, welche an

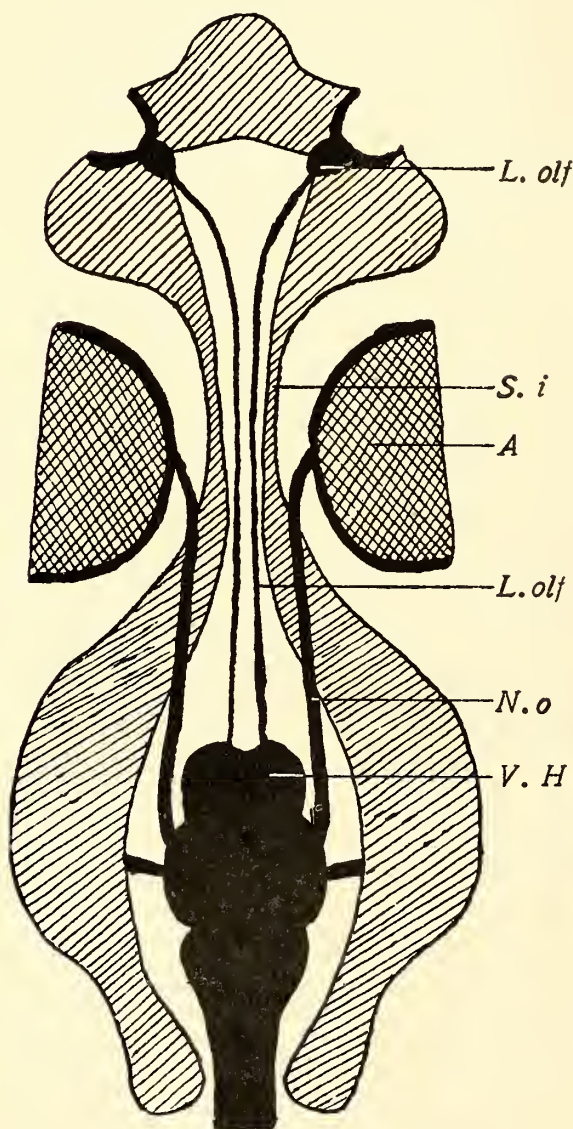


Fig. 1.

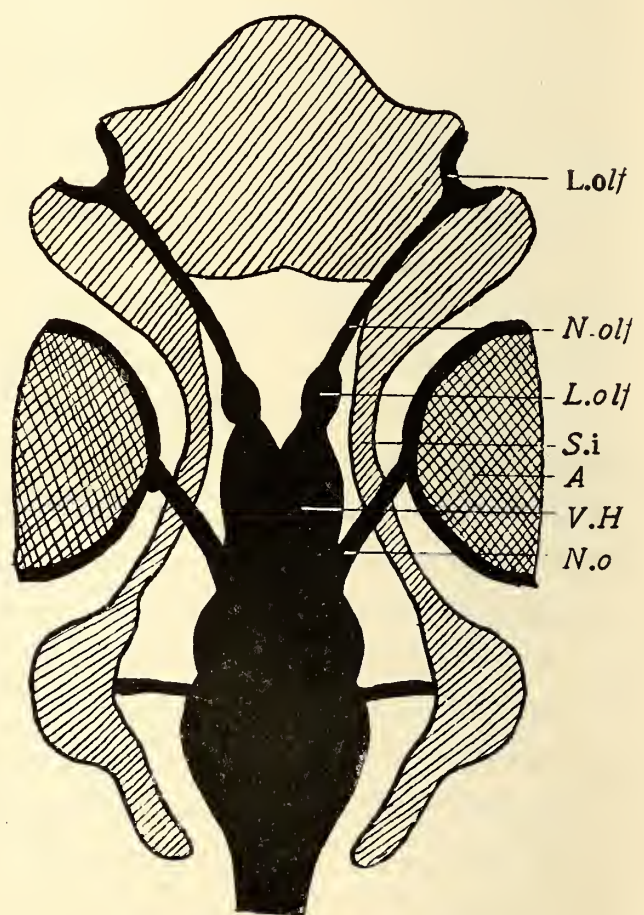


Fig. 2.

Fig. 1. Flächenschnitt durch Kopf und Gehirn von *Gadus morrhua*. Schematisch. A. Auge; L.olf. Lobus olfactorius; N.o. Nervus opticus; N.olf. Nervus olfactorius; S.i. Interorbitalseptum; V.H. Vorderhirn. — Fig. 2. Flächenschnitt durch den Kopf eines Cyprinoiden. Bezeichnungen wie in Fig. 1.

ihrem Hinterende mit der Höhle des Gehirns kommuniziert, also einen kanalartigen Fortsatz desselben darstellt. Bevor die Nerven in das Geruchsorgan eintreten, bilden sie eine kugel- bis eiförmige Anschwellung (Fig. 1 L.olf.), welche sich den Geruchskapseln dicht anschmiegt. Das Ganze gleicht außerordentlich den bei den Selachiern herrschenden Vor-

richtungen, wo sich bekanntlich der Tractus olfactorius, an seinem Ende zu einem Bulbus olfactorius anschwellend, weit nach vorn erstreckt, und unterscheidet sich nur durch die größere Geräumigkeit der Höhle. GOODRICH (1909, p. 364, Fig. 353 C) bezeichnet denn auch den Geruchsnerven der Gadidae als einen Tractus olfactorius und die Anschwellung zwar als einen Lobus olfactorius, weil er jedoch auch den Geruchskolben der Sela- chier mit diesem Namen nennt, hält er die beiden Gebilde offenbar für homolog. Eine derartige Bildung kommt unter den Teleostiern nur den Cypriniformes (Ostariophysi) und den Galasciidae zu, woselbst jedoch die Anschwellungen dem Vorder- hirn unmittelbar anliegen (Fig. 2, *L.olf.*).

Das ist auch der Fall bei der großen Mehrheit der Teleostier, welche ein Interorbitalseptum haben und bei welchen die Geruchsnerven in die Orbita eintreten (Fig. 3).

Wäre die GOODRICHsche Auf- fassung die richtige, so wäre aller- dings dies eine Merkmal wichtig genug, den Gadidae eine sehr isolierte Stellung im System anzu- weisen.

Lassen wir aber vorläufig da- hingestellt sein, ob die Geruchsnervenanschwellung der Teleostier — sie befinde sich denn am Proximal- oder Distalende des Olfactorius — mit dem Bulbus olfactorius der Selachii gleichge- stellt werden kann, so bleibt die

Frage bestehen, ob die Fortsetzung der Gehirnhöhle zwischen den Augen als primitiv (wie bei den Cypriniformes) oder als sekundär ange- sehen werden muß; das gleiche gilt für die Stellung des Geruchkolbens.

Als eine für die Beurteilung der verwandtschaftlichen Beziehungen der Gadidae sehr wichtige Tatsache ist zu konstatieren, daß sich bei *Cyclopterus* und *Liparis* im Prinzip ganz die gleiche Bildung vorfindet. Bei *Cyclopterus* (Fig. 4) erstreckt sich die Gehirnhöhle zunächst nicht zwischen die Augen, bei dem zusammengedrängten Bau des Kopfes endet

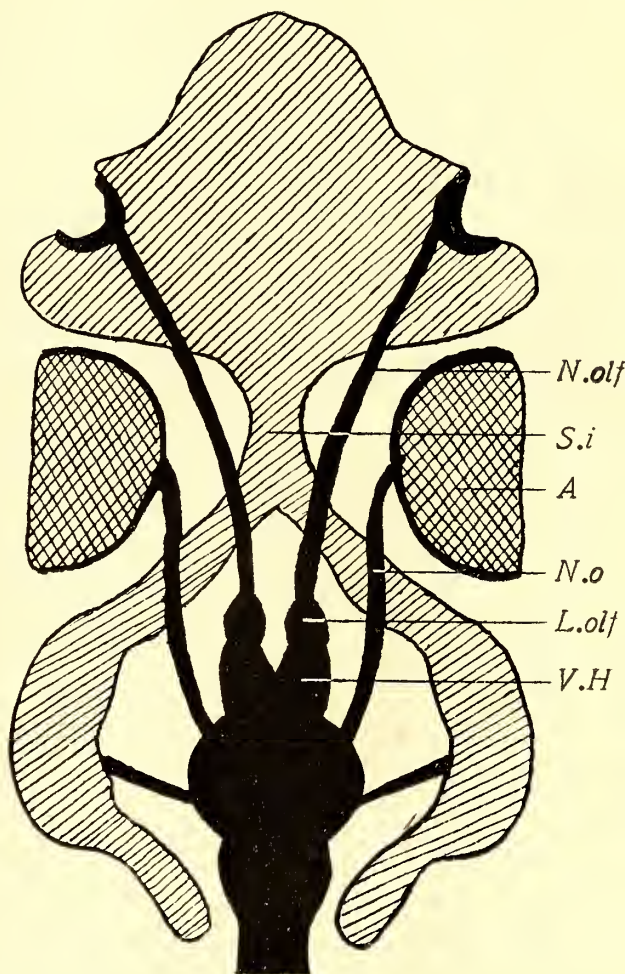


Fig. 3. Wie Fig. 1 und 2. Mehrzahl der Teleostier.

dieselbe vielmehr schon weiter caudad. Es besteht ein sehr breites Interorbitalseptum, die Nervi olfactorii treten jedoch — und das ist eben das Wichtige — nicht in die Orbita ein: sie bleiben in ihrem ganzen Verlauf in der gallertig-knorpeligen Masse des Interorbitalseptums eingeschlossen. Ihre nur leicht angedeutete Anschwellung liegt dem Vorderhirn unmittelbar auf. Bei *Liparis* (Fig. 5) sind die Verhältnisse leicht auf diejenigen von *Cyclopterus* zurückzuführen. Nur erstreckt sich die Höhle des Gehirns beträchtlich weiter nach vorn und reicht zwischen den Augen bis nahe an die Nasenkapseln; die Olfactorii sind in ihrem ganzen Verlauf in dieser Höhlung eingeschlossen; in ihrer distalen Hälfte sind sie

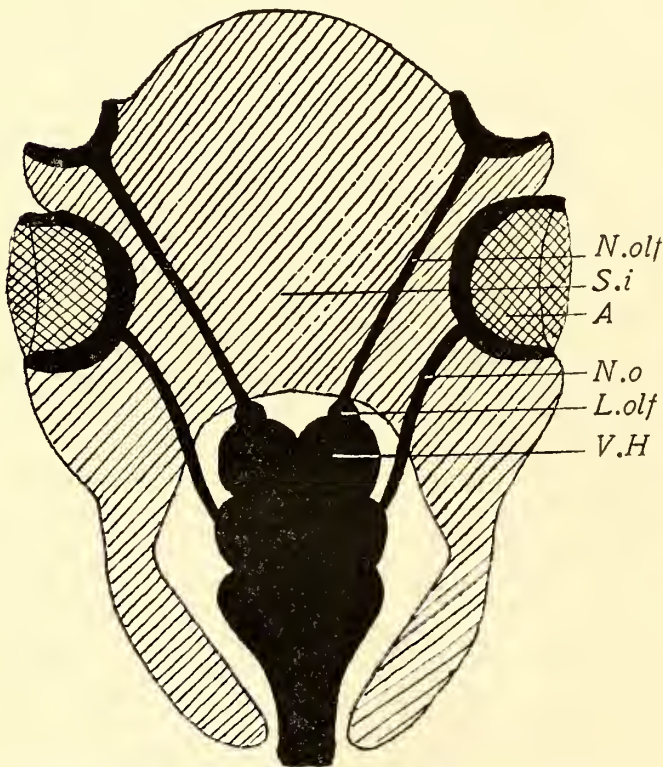


Fig. 4. *Cyclopterus lumpus*. Wie Fig. 1—3.

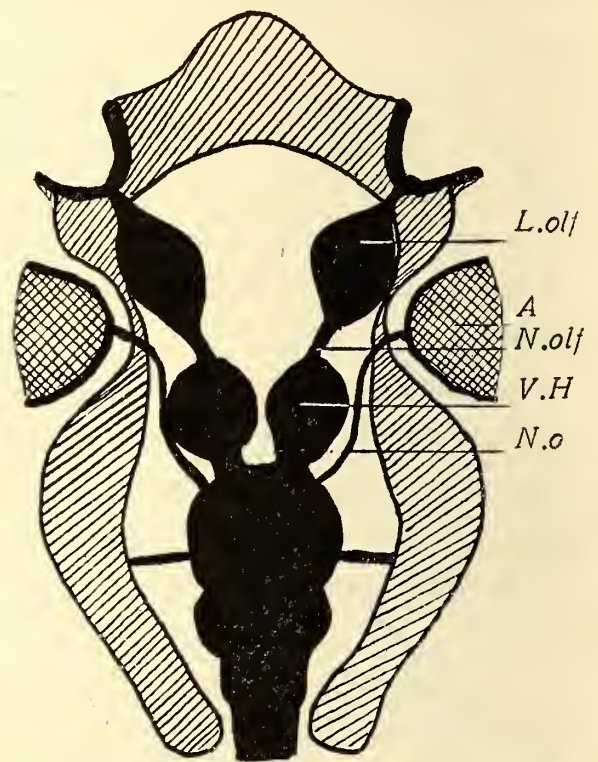


Fig. 5. *Liparis vulgaris*. Wie Fig. 1—4.

spindelförmig angeschwollen. Die Anschwellung erscheint als ein gestielter Körper den Corpora striata aufsitzend und steht an Größe nur wenig hinter diesen zurück. Die Übereinstimmung einerseits mit *Cyclopterus*, anderseits aber mit *Gadus* ist ganz klar und leicht aus den drei Schemata ersichtlich; nur hat sich bei *Gadus* der Vorderteil der die Nerven einschließenden Höhle kanalartig verengert, und als unmittelbare Folge sind die Olfactorii länger und dünner geworden, und hat sich die Anschwellung sozusagen am Distalende konzentriert.

Der Unterschied zwischen den Cyclopteridae und Gadidae wird aber vollständig verwischt durch die Befunde bei *Raniceps*. Hier sind die Verhältnisse ganz wie bei *Cyclopterus*, nur liegt die Anschwellung etwas weiter nach vorn, vom Corpus striatum durch einen deutlich wahrnehmbaren

Stiel abgesetzt, welcher jedoch so kurz ist, daß sie in der Dorsalansicht demselben unmittelbar aufsitzend erscheint. (Die Fig. 4 ist also mit dieser Einschränkung auch für *Raniceps raninus* gültig.) Bei *Raniceps fuscus* ist sie nach STANNIUS (1849, p. 2) ein wenig weiter nach vorn gerückt und liegt auf etwa ein Drittel der Länge des Nerven vom Corpus striatum entfernt. Die Gadiden-Gattung *Raniceps* hat also dieses wichtige Gadidenmerkmal weniger ausgeprägt als *Liparis*. Als mögliche Ursache des von allen höheren Teleostiern abweichenden Verlaufs der Geruchsnerven bei den Cyclopteridae verweise ich auf das eigentümlich gebildete, kurze und breite Cranium dieser Fische. Man kann sich leicht vorstellen, daß eine derartige Umbildung eines ursprünglich schlankeren Kopfes Anlaß dazu gab, daß die Nervi olfactorii ihrer ganzen Länge nach im Septum interorbitale eingeschlossen blieben. Auch *Raniceps* hat ja einen ziemlich breiten Kopf. Dann aber ist anzunehmen, daß bei einer nachher wieder eintretenden Streckung des Kopfes, und namentlich seiner Interorbitalregion, welche mit einer leicht verständlichen Verschmälerung des interorbitalen Septums zusammenfiel, der einmal erworbene Zustand beibehalten wurde, indem sich sekundär im oberen Teile des Septums ein enger Kanal bildete, der die Nerven enthielt, welcher also nicht der direkten Verlängerung der Gehirnhöhle in rostraler Richtung, wie es bei den Cypriniformes der Fall ist, gleichgestellt werden darf. Die Ähnlichkeit, namentlich zwischen den Cyclopteriden und Cyprinoiden sehr auffällig, beruht auf Konvergenz. Bei *Liparis* ist der Kanal noch ziemlich breit, der Kopfgestalt entsprechend; auch die Lage der Anschwellungen der Geruchsnerven, welche (man vergleiche die Reihe *Cyclopterus*, *Raniceps raninus*, *Ran. fuscus*, *Liparis*, *Gadus*) dem Nerven entlang bis in die Nähe des Geruchsorgans rostralwärts gerückt ist, erfordert wohl noch lange Zeit einen ziemlich breiten Raum. Als nächste Ursache der Verschmälerung des Septums ist wiederum die Vergrößerung des Auges anzunehmen, man vergleiche nur an jedem Habitusbilde den außerordentlichen Unterschied in der relativen Größe des Augapfels bei *Cyclopterus* von *Liparis* einer-, den Gadidae anderseits!

II. Das Schwanzskelet.

BOULENGER (1902) und die anderen neueren englischen Systematiker betrachten die Schwanzflosse der Gadidae als ein ganz besonderes Gebilde, welches von derjenigen der übrigen Teleostier grundverschieden ist. GOODRICH (1909, p. 480) spricht von einem »pseudocaudal«; es soll entstanden sein aus der Verschmelzung der hinteren Teile der den Macruridae zukommenden langen, ununterbrochenen Rücken- und Analflosse; die wirkliche Schwanzflosse soll also eingegangen sein.

Ich kann dieser Auffassung, welche sich auf eine angebliche Abstammung der Gadidae von macruriden-ähnlichen Vorfahren und außerdem auf die Tatsache stützt, daß die Strahlen der Schwanzflosse einer größeren Anzahl nur wenig modifizierter Neural- und Hämalbogen der letzten Wirbel direkt aufsitzen, in keiner Weise beipflichten. Alle die typischen Züge des Gadidenschwanzes lassen sich schon bei den Cyclopteridae, ja sogar schon bei *Cottus* nachweisen, und ich sehe denselben durchaus als einen nur in geringem Maße abgeänderten, sonst aber typischen Teleostierschwanz an. Daß der Schwanzflosse von *Gadus*, sowie aller der genannten Teleostier, ein heterocerker Typus zugrunde liegt, erhellt schon aus dem asymmetrischen Bau des Schwanzes des jugendlichen Kabeljaus (GOODRICH, 1909, Fig. 509, p. 479, nach AGASSIZ). Aber eine den Gadidae nur wenig nachgebende, nicht nur äußere, sondern auch innere Symmetrie weisen schon die Schwanzflossen von *Cottus*, *Cyclopterus* und *Liparis* auf. Das an seinem Hinterrande mit einem tiefen Einschnitt versehene Os hypurale steht in der Sagittalebene symmetrisch zur Körperachse; ihm schließen sich die Mehrzahl der Flossenstrahlen direkt an. Das Schwanzskelet der Gadidae unterscheidet sich aber nun dadurch von diesen, daß dem Os hypurale der Einschnitt an seinem Hinterende fehlt (bei *Raniceps* ist dies noch angedeutet); außerdem ist der Knochen relativ viel kleiner, dementsprechend sitzen ihm nur eine kleine Zahl Flossenstrahlen direkt auf (bei *G. luscus* zählte ich 4, bei *G. merlangus* 5); alle die anderen haben sich den Neural- bzw. Hämalbogen angeschlossen. Letztere Tatsache ist also nur als eine direkte Folge einer Größenabnahme des Os hypurale aufzufassen, und die Schwanzflosse der Gadidae direkt von derjenigen der genannten Scleropareidengattungen abzuleiten.

III. Die Infraorbitalknochen.

Für die Scleropareidae ist bekanntlich die hohe Ausbildung der infraorbitalen Knochenreihe charakteristisch, welche bei den Triglidae zur Bildung eines starken Wangenpanzers geführt hat. Bei *Cottus* äußert sich diese Tendenz nur in der ventrocaudalen Ausdehnung einer einzelnen, bei *Liparis* der einzigen suborbitalen Knochenplatte. Den Gadidae fehlt diese besondere Bildung, mit Ausnahme jedoch von *Raniceps raninus*, welcher sich in dieser Hinsicht ganz wie ein richtiger Scleropareide verhält. Die Infraorbitalknochen sind sehr unregelmäßig geformt, an ihrer Außenseite befinden sich eine Menge großer schleimgefüllter Höhlen und Kanäle. Die dritte Knochenplatte aber ist viel größer als die vorhergehende und die nächstfolgende, und bildet einen in ventrocaudaler Richtung sich bis halbwegs des Präoperculare erstreckenden Fortsatz.

IV. Die Kiefer- und Kiemenbogenmuskeln.

Die Muskeln der Kiefer- und Kiemenbogen der Teleostier, welche sich in den letzten Jahren nach langjähriger Vernachlässigung einer zunehmenden Aufmerksamkeit der Forscher erfreuen, werden auch immer mehr erkannt in ihrer Bedeutung für die Beurteilung der verwandtschaftlichen Beziehungen. Es war das Studium dieser Muskulatur, welches zuerst die Überzeugung in mir erweckte (DIETZ 1914, p. 136), daß die Gadidae (und wahrscheinlich die Anacanthini überhaupt) echte Acanthopterygii sind, und wir ihre nächsten Verwandten unter den Scleroparei zu suchen haben. Der sehr charakteristische Muskelkomplex an den dorsalen Enden der Kiemenbogen, welchen ich im 22. Band, p. 106—108 dieser Zeitschrift beschrieb und als Acanthopterygoiden-Typus benannte, findet sich bei allen Gadidae und auch bei der untersuchten *Macrourus*-Art in sehr hoher Ausbildung vor, wie ein Blick auf Fig. 6 lehrt. Ich benutze die Gelegenheit, hier die Beschreibung der Verhältnisse bei *Gadus morrhua*, einem in dieser Hinsicht sehr typischen Vertreter der Familie einzuschalten, welche ich meiner 1912 erschienenen Doktordissertation (p. 42—47) entnehme.

Der ganze Komplex der **Levatores anteriores** entspringt, dicht zusammengedrängt, aber fast gar nicht zusammenhängend, am Seitenrande des Craniums (Pteroticum, Opisthoticum und einem kleinen Teil des Prooticums) hinter und zum kleinsten Teil auch unter der Gelenkhöhle für das Hyomandibulare. Es sind nur drei Levatores anteriores externi vorhanden (Fig. 6 L_{II} und L_{IV} ; der erste Levator externus wird in der Figur von den anderen Muskeln verdeckt). Der Levator des zweiten Kiemenbogens ist nur halb so breit wie der des ersten, der des vierten Kiemenbogens (L_{IV}) ist ein sehr breites Muskelband, welches der Innenseite der übrigen Muskeln der Levatoresgruppe entlang, sich in ventrocaudaler Richtung hinziehend, zum vierten Epibranchiale begibt, um sich an dessen hinter der dorsalen Apophyse liegenden Teil zu inserieren. Ein eigener Levator für den dritten Kiemenbogen fehlt. Der Ursprung des ersten Levator internus (oder Levator ossium pharyngeorum Fig. 6 *L.o.ph.a.*) schiebt sich zwischen denjenigen des ersten Levator externus und den des nächstfolgenden ein. Die Muskelplatte ist etwa ebenso breit wie der Levator ext. arc. I und inseriert sich an den Vorderrand des Os pharyng. sup. (Phar. branch. II) oder, um es genauer zu bezeichnen, weil dieser Knochen sich nach vorn verjüngt, teils an den rostromedialen, teils an den rostralateralen Rand.

Der weit schmalere zweite Levator internus (Levator oss. phar. posterior, Fig. 6 *L.o.ph.p.*) liegt an seinem Ursprung medial vom ersten Levator internus, lateral vom zweiten Levator externus. Er drängt sich

in seinem weiteren Verlauf zwischen den später zu besprechenden *M. obliquotransversus arc. II* und den eigentlichen *Obliquus* hinein und inseriert sich, indem er sich unter letztgenannten Muskel schiebt, an die Oberfläche des *Os phar. sup.*

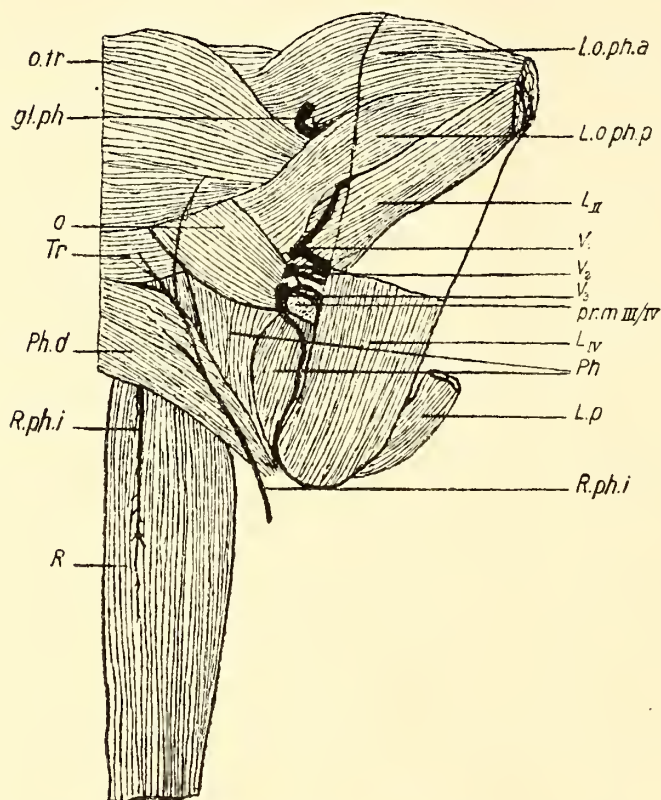


Fig. 6. *Gadus morrhua*. Muskeln an den dorsalen Enden der Kiemenbögen, von der Dorsal-seite aus gesehen. Die Levatores sind nach außen umgeschlagen, der vierte Levator sowie der Levator posterior halbwegs abgeschnitten. — Knochen: *pr.m.III/IV* Processus muscularis vom dritten und vierten Kiemenbogen zusammen gebildet. — Nerven: *gl.ph.* Glossopharyngeus; *V₁—V₃* Vagusäste; *R.ph.i.* Ramus pharyngeus inferior. — Muskeln: *L.o.ph.a.*, *L.o.ph.p.* Levator oss. pharyng. anterior und posterior; *L.II*, *L.IV* Levatores externi des zweiten und vierten Bogens. (Lev. arc. I in der Figur unsichtbar.) *L.p.* Levator posterior des vierten Bogens; *o.tr.* Obliquotransversus; *o.* Obliquus; *Tr.* Transversus dorsalis; *Ph.* Pharyngealmuskulatur; *Ph.d.* deren transversale Dorsallamelle; *R.* Retractor oss. pharyng.

beiderseitigen Epibranchialia des zweiten Kiemenbogens, sowie zwischen den *Ossa pharyng. sup.* Ein Teil der an erstgenannter Stelle entspringenden Fasern begibt sich jedoch zum Außenrande des *Os phar. sup.* und bildet so in ziemlich scharfer Ausbildung den schon früher beschriebenen

fläche des *Os phar. sup.*

Der **Levator posterior arc. IV** (Fig. 6 *L.p.*) ist nur ein sehr schwacher Muskel, welcher weit nach hinten an der Grenze des Opisthoticum und des Occipitale laterale, fast auf der Hinterfläche des Schädels, entspringt und sich in nächster Nähe des Levator ext. arc. IV, aber etwas mehr nach außen, ans vierte Epibranchiale inseriert.

Der **Obliquus** (*o.*), ein der Dorsalseite der *Ossa pharyngea* flach aufliegender, rost-rad sich dreieckig verbreiternder Muskel, entspringt an dem von den Apophysen des Epibranchiale III und IV (*pr.m.III/IV*) im engsten Anschluß gebildeten runden Fortsatz und inseriert sich an der Innenseite des aufgeworfenen Randes des *Os phar. sup.* Seine vordere, breitere Hälfte wird in der Dorsalansicht vom Obliquotransversus vollständig verdeckt.

Der **Obliquotransversus** (*o.tr.*) kommt den Gadidae in sehr hoher spezialisierter Ausbildung zu. Seine Fasern verlaufen quer zwischen den

(DIETZ 1914, p. 107) Abschnitt *o.tr*₂, in der Figur nicht sichtbar. Die übrigen (hinteren) bilden eine sagittal stehende Lamelle, welche nach einer etwa 90° betragenden Ablenkung ihres Verlaufs in die dicke, die Ossa phar. sup. bedeckende Muskelplatte übergehen. Letztere bildet an ihrer Oberseite, wo sie der Schädelunterseite anliegt, eine derbe Fascie.

Der **Transversus dorsalis**, an seinem Vorderrande kaum noch in Zusammenhang mit dem Obliquotransversus, ist aus zwei hintereinander liegenden queren Muskellamellen zusammengesetzt. Die vordere (*Tr.*) spannt sich brückenartig zwischen den beiden Ossa pharyng. sup. aus; die hintere (*Ph.a.*) schließt sich der queren und der in der Längsrichtung verlaufenden seitlichen Pharynxmuskulatur (*Ph.*) an; beide überwölben die Retractoren der oberen Schlundknochen.

Die Retractores oss. phar. (*R.*) sind sehr starke Muskeln, im Querschnitt von der Gestalt einer schmalen Ellipse. Sie entspringen an der Unterfläche des dritten Wirbels und nehmen ihren Verlauf dorsal von der in Fig. 6 nicht dargestellten queren Pharynxmuskulatur; nur in der unmittelbaren Nähe ihrer Insertion werden sie, wie oben beschrieben, von einer queren Pharynxlamelle überbrückt.

Der von VETTER bei *Esox* Obliquus dorsalis posterior benannte Muskel, der sich zwischen dem vierten Ceratobranchiale und der hinteren Spitze des Os pharyng. inf. erstreckt, findet sich auch bei *Gadus* in nur wenig abweichender Gestalt vor.

Wie aus der vorhergehenden Beschreibung sogleich zu ersehen, weist der ganze Muskelkomplex einen sehr hoch spezialisierten Charakter auf, wie solches auch unter den Acanthopterygiern nur bei den höher ausgebildeten Familien vorkommt; namentlich durch das Fehlen eines besonderen Levators des dritten Kiemenbogens, wie solches unter den Scleroparei nur der Fall ist bei *Cottus*, *Liparis* und *Cyclopterus*, außerdem bei allen darauf untersuchten Gattungen der Jugulares, sowie bei den bis jetzt nicht zu den Acanthopterygiern gerechneten *Balistes* und *Lophius* (DIETZ 1912 und 1914; man vergleiche auch die Tabelle p. 162/163 der erstgenannten Schrift).

An den ventralen Enden der Kiemenbogen haben die Acanthopterygier einen sehr charakteristischen Muskel aufzuweisen, nämlich den Pharyngo-hyoideus, welcher niemals bei den niederen Fischen angetroffen wird (DIETZ 1912, Tabelle p. 172). Bei den Gadiden kommt er ebenfalls vor, in der Gestalt einer schmalen, dreieckigen Muskelplatte, deren Rostralende sich bei ihrer Insertion am Urohyale zwischen den beiden Hälften des Sterno-hyoideus hineinschiebt, während sie caudad in eine lange und dünne Sehne übergeht, welche sich an das Os pharyng. inf. festsetzt.

Die übrigen hierhergehörigen Muskeln, denen jedoch aus systematischen Gesichtspunkten kein besonderer Wert beizulegen ist, sind:

1. Drei **Obliqui**, am ersten, zweiten und dritten Kiemenbogen, denen sich sehr reduzierte Mm. interbranchiales anschließen. Nur der dritte Obliquus ist kräftig entwickelt und setzt sich aus zwei unvollständig getrennten Bäuchen zusammen, welche sich an die Spitze der Apophyse des dritten Hypobranchiale, sowie an dieses Knochenstück selbst inserieren.

2. Von dem bei den niederen Fischen meistens sehr viel reicher entwickelten System der **Interarcuales ventrales** bleibt nur der Interarc. III/IV noch fortbestehen, während die anderen zu sehnenartigen Strängen reduziert sind, wie solches im allgemeinen bei den Acanthopterygiern der Fall ist. Der genannte Muskel entspringt am Ceratobranch. arc. IV und bedeckt den Obliq. arc. III an der Ventralseite. Mehr nach vorn spaltet er sich; der laterale Teil (*l*) inseriert sich unmittelbar an die Spitze der Apophyse des Hypobr. III; der mediane (*m*) an ein Sehnenband, das von dem bezeichneten Fortsatz sich nach hinten zieht und in der Mitte sich mit seinem Gegenstück vereinigt, unter Bildung einer einer Halbellipse ähnlichen Figur.

3. Die beiden **Transversi Arc.** IV und V sowie

4. die **Pharyngo-claviculares** ext. und int. weisen keinerlei wichtige Besonderheiten auf.

Während die Muskelsysteme an den dorsalen und ventralen Enden der Kiemenbogen mehr im allgemeinen die Stellung der Gadidae unter den Acanthopterygiern wahrscheinlich machen, lassen sich noch drei Muskeln bzw. Muskelgruppen heranziehen, welche ihre engere Verwandtschaft mit den Scleroparei (*Liparis*, *Cyclopterus*) befürworten. Es sind als solche anzuführen:

- a) der Adductor mandibulae und namentlich die oberflächliche Portion desselben, A_1 ,
- b) der Protractor hyoidei und Intermandibularis,
- c) der Adductor hyomandibularis.

a. Adductor mandibulae.

Der Adductor mandibulae aller Gadidae besteht nicht wie bei der Mehrzahl der höheren Teleostier aus drei, sondern aus vier Portionen. Zwei derselben lassen sich ohne weiteres als den Abteilungen A_2 und A_3 homolog erkennen; die beiden anderen wurden von HOLMQUIST (1911),

der ihre Zusammengehörigkeit nicht erkannte, als A_1 und A_4 bezeichnet. Letzterer ist der *M. pterygo-maxillaris* JOURDAINS.

Daß die beiden letztgenannten Muskelportionen nur die Spaltungs-

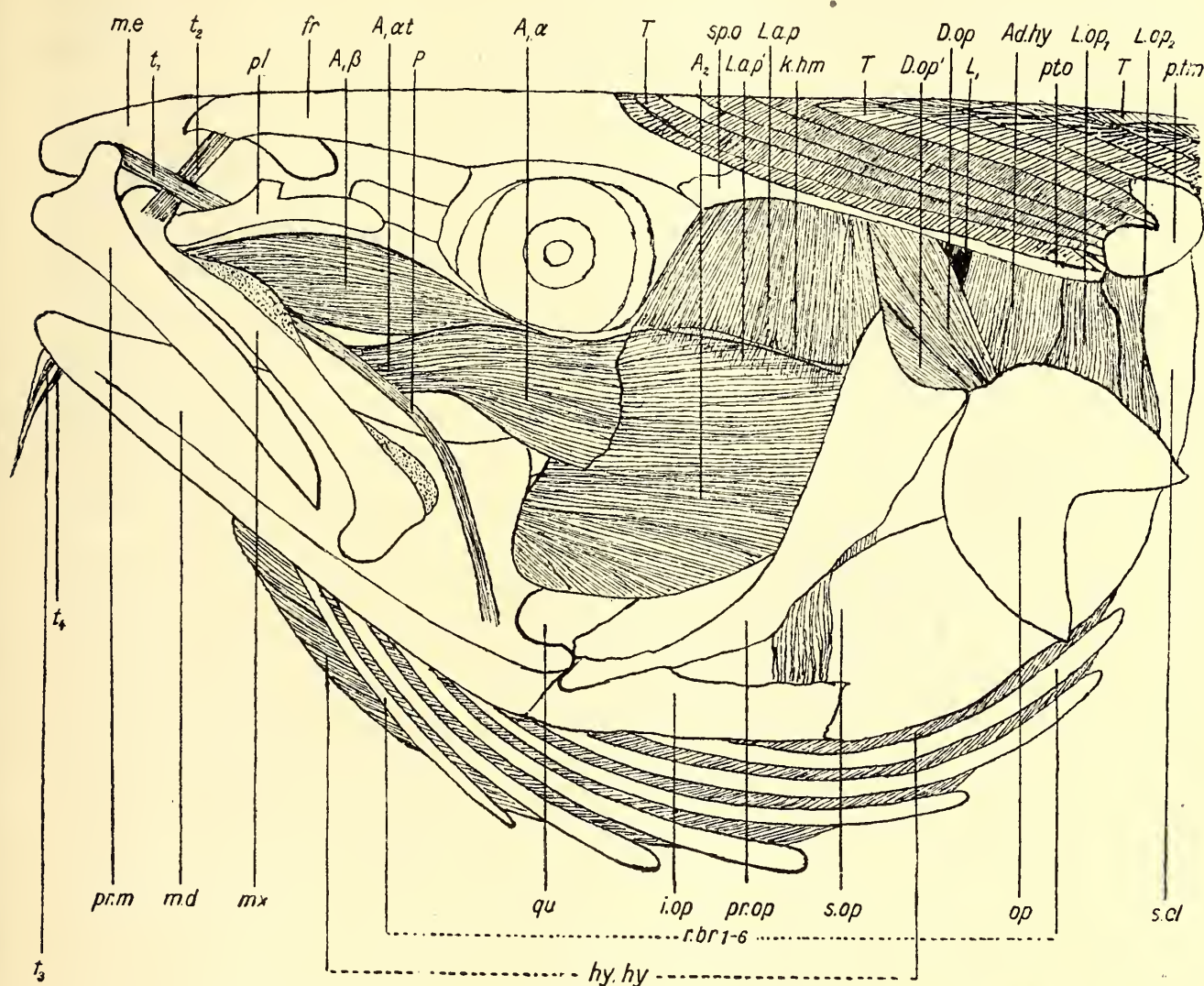


Fig. 7. *Gadus morrhua*. Oberflächliche Kopfmuskulatur. Haut und Infraorbitalia sind entfernt. — Knochen (weiß): *m.e.* Mesethmoid; *pl.* Palatinum; *fr.* Frontale; *sp.o.* Sphenoticum; *k.h.m.* Kamm auf dem Hyomandibulare; *pt.o.* Pteroticum; *pt.m.* Posttemporale; *pr.m.* Prämaxillare; *m.d.* Mandibula; *mx.* Maxillare; *qu.* Quadratum; *i.op.* Interoperculare; *pr.op.* Präoperculare; *s.op.* Suboperculare; *op.* Operculare; *s.cl.* Supraclaviculare; *r.br.1-6.* Radii branchiostegales. — Muskeln und Bänder: $A_1\alpha$, $A_1\beta$, A_2 Adductor mandibulae; $A_1\alpha t$. Sehne von $A_1\alpha$ inseriert an *p*, Ligamentum mandibulo-maxillare posterius; *L.a.p.*, *L.a.p'*. Levator arcus palatini; *D.op.*, *D.op.*₁. Dilatator operculi; *L.*₁. Levator des ersten Kiemenbogens; *Ad.hy.* Adductor hyomandibularis; *L.op.*₁ Adductor operculi; *L.op.*₂ Levator operculi; t_1 , t_2 sich überkreuzende Sehnen; t_3 , t_4 degenerierte Muskelbündel am Tentakel; *hy.hy.* Hyohyoideus.

teile eines ursprünglich einheitlichen, gänzlich an der Oberfläche liegenden A_1 sind, habe ich in meiner schon öfters erwähnten Hauptarbeit ausführlich dargetan (DIETZ 1912, p. 119—122).

Die bei *Cottus* noch vollkommen einheitliche Muskelplatte (DIETZ 1914, p. 135, Fig. 21) ist bei *Liparis* und *Cyclopterus* (a. a. O. p. 136—137)

unvollständig in zwei Teile gespalten, welche sich als $A_1\alpha$ und $A_1\beta$ bezeichnen lassen. $A_1\alpha$ behält seine oberflächliche Lage bei, ebenso seine Beziehungen zum Maxillare und Mandibulare: erstere bei *Cyclopterus* schon direkt, bei *Liparis* mittels der zweiten Portion, obgleich sich eine deutliche Tendenz bemerkbar macht, sich einer eigenen Insertionsstelle am Maxillare zu bemächtigen (vgl. Fig. 11 A und B). Wie leicht und ungezwungen sich aus diesen Verhältnissen die den Gadiden zukommenden ableiten lassen, erhellt aus den Umrißfiguren auf S. 449. Man braucht sich nur vorzustellen, wie der bei *Liparis* öfters nur noch geringfügige Zusammenhang der beiden Teile endgültig gelöst wurde; $A_1\beta$ stimmt alsdann in allen Einzelheiten mit dem gleichnamigen Muskel

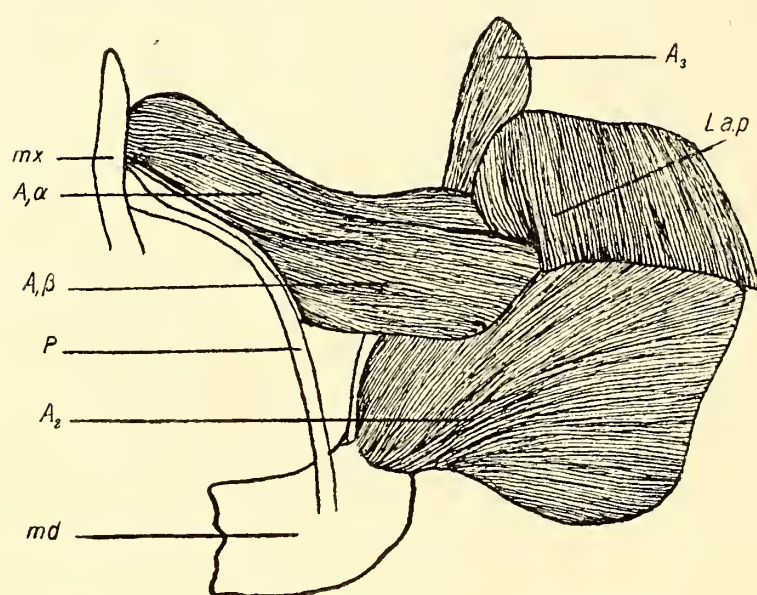


Fig. 8. *Raniceps raninus*. Adductor mandibulae und Umgebung. Bezeichnungen wie in Fig. 7.

von *Gadus* überein, nur daß bei letzterem die Trennung noch vollständiger wurde, indem A_2 zwischen beiden emporwuchs. An der oberflächlichen Portion vollzogen sich etwas größere Veränderungen: infolge einer Reduktion der hinteren Teile wurde der Ursprung (wenigstens des Muskelbauches; eine häutige Verbindung bleibt fortbestehen) am Präoperculum aufgehoben, und die ganze Muskelplatte kam suboculär zu liegen (Fig. 11 E).

2. Der gleiche Reduktionsprozeß führt zu einer Aufhebung der direkten Verbindung mit Mandibulare und Maxillare, und die Insertion findet nunmehr am Ligamentum mandibulo-maxillare posterius (Fig. 7) statt.

Die letzten Spuren einer engen Verbindung der beiden Teile $A_1\alpha$ und $A_1\beta$ lassen sich bei *Gadus* trotz ihrer jetzigen räumlichen Trennung leicht nachweisen. Sie werden beide von einem einzigen Ast des Ramus mandibularis trigemini innerviert, welcher $A_1\beta$ durchbohrt, um an der Innenseite an $A_1\alpha$ heranzutreten. HOLMQUIST (1911, p. 9) berichtet, daß die hintere obere Ecke der ersten Portion (meine $A_1\alpha$) zuweilen von der vierten Portion (meiner $A_1\beta$) ein winziges Bündel bekommt, das wie eine Brücke die zweite

Portion (A_2) überquert. Außerdem fand ich an einem einzigen Exemplar von *Gadus aeglefinus* auf der einen Körperseite die Abweichung, daß A_2 nicht wie sonst zwischen den beiden Portionen emporgewachsen war, sondern sich mehr laterad entwickelt und $A_1\alpha$ in rostraler Richtung zusammengepreßt hatte. Letzterer lag also $A_1\beta$ unmittelbar an; er ging nach hinten in eine Sehnenplatte über, die nahe am Ursprung von $A_1\beta$ eng mit demselben zusammenhing.

Endlich läßt der von HOLMQUIST (1911, Taf. 1, Fig. 1) sorgfältig abgebildete Verlauf der Fasern, welche sich mit dem Sehnenband (Fig. 7, 8) verbinden (HOLMQUIST a. a. O. A_1t), ebenfalls auf eine ursprünglich freie Verbindung derselben mit dem Maxillare sowie mit dem Mandibulare schließen. Weil jedoch von letzterer Verbindung nur noch kaum wahrnehmbare Spuren übrig sind, ist wohl anzunehmen, daß der direkte Zusammenhang mit dem Maxillare am längsten bestehen blieb.

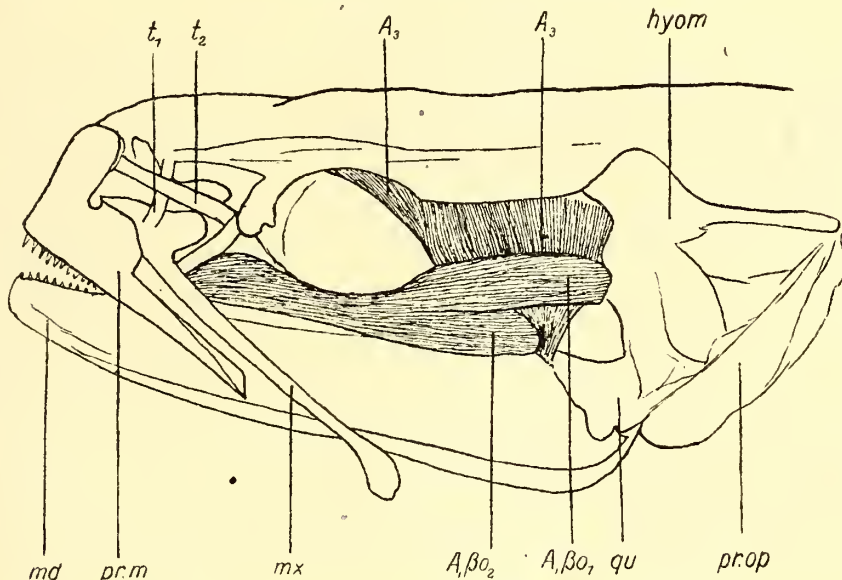


Fig. 9. *Motella communis*. Oberflächliche Muskelschicht mit Ausnahme von $A_1\beta$ entfernt, nebst den meisten Opercularknochen. Bezeichnungen wie in Fig. 7.

Sehr wichtig ist weiter noch in dieser Beziehung der Tatbestand bei *Raniceps raninus*, der auch in dieser Hinsicht den Übergang zwischen Gadidae und Cyclopteridae vermittelt, und noch kaum über *Cyclopterus* hinausgekommen ist. $A_1\alpha$ und $A_1\beta$ hängen nämlich noch eine sehr große Strecke in ihrer Mitte zusammen; übrigens verhält sich $A_1\alpha$ jedoch wie derjenige eines echten Gadiden, indem er sich nur ans Maxillare inseriert, ebenso die Reduktion der hinteren Partien schon eingetreten ist: er entspringt an der Außenseite von A_2 , ein Teil seiner Fasern zwängt sich zwischen das Vorderende des Levat. arc. palatini und A_2 hinein (Fig. 8; 11.D).

Von den übrigen untersuchten Gattungen verhalten sich *Molva* (DIETZ 1912, p. 50) und *Phycis* in den Hauptsachen wie *Gadus*. Wich-

tigere Abweichungen, jedoch sekundärer Art, fanden sich bei *Motella* und *Merluccius*. Bei *Motella* ist $A_1\alpha$ wie bei *Gadus* gebildet und weicht nur in Nebensachen davon ab; bei $A_1\beta$ ist jedoch eine wichtige Änderung eingetreten. Diese sehr kräftig entwickelte Muskelabteilung hat sich in ihren caudalen Teilen — welche im Gegensatz zu *Gadus* gänzlich muskulös sind — in zwei Portionen gespalten. Die eine (Fig. 9 $A_1\beta o_1$) hält noch die ursprünglichen Verhältnisse inne: sie zieht sich zwischen A_2 und A_3 nach hinten bis zu ihrer Ursprungsstelle an der Hyomandibularplatte; der tiefere und größere Teil jedoch (Fig. 9, $A_1\beta o_2$) und der mehr rostrad liegende Knochen des Palatinbogens entspringt am Vorderrande des Quadratus; der caudale Teil seiner Insertion kommt also medial von A_3 zu

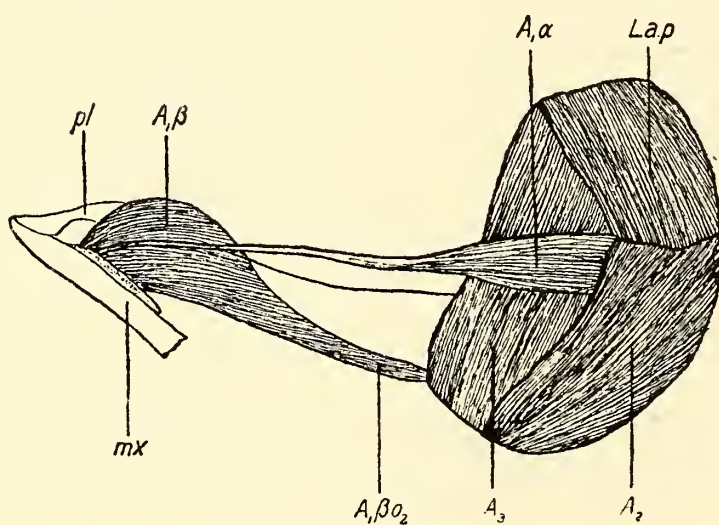


Fig. 10. *Merluccius vulgaris*. Adductor mandibulae und Umgebung. Die Proportionen sind etwas verzeichnet und der Muskel $A_1\alpha$ ist zu lang geraten.

Bezeichnungen wie in Fig. 7.

liegen. Ungefähr in der Mitte verschmelzen die beiden Abteilungen miteinander zu einem typischen Muskelbauch, der sich mit kurzem breitem Ansatz ans Maxillare inseriert, wie das in ganz gleicher Gestalt auch bei *Gadus* vorkommt.

Von *Motella* ausgehend, lassen sich die Befunde bei *Merluccius* (Fig. 10) ohne Schwierigkeit deuten. $A_1\alpha$ ist hier eine schmale und dünne Mus-

kellamelle mit sehr langer Sehne, welche in ihrem Ursprung und ihrer Insertion nicht wesentlich von *Gadus* abweicht. Von $A_2\beta$ sind jedoch die hinteren und oberflächlichen Teile, welche bei *Motella* noch die mehr ursprünglichen Verhältnisse bewahrten, vollständig eingegangen, und es bleibt somit nur noch die tiefer liegende Portion übrig. Der Muskel hat also seine Ursprungsstelle gewechselt: seine Fasern entspringen dem Rande des Palatinbogens entlang (Quadratum, Ectopterygoid, sogar noch am Palatinum), die hinteren ein wenig unter A_3 ; der eigentliche Muskelbauch liegt sub-, seine Hauptmasse präorbital; die Ähnlichkeit mit *Gadus* ist jedoch beibehalten.

Es lassen sich die beschriebenen Bildungen übersichtlich in einer Reihe anordnen (Fig. 11 A—G). An die Spitze derselben haben wir zu stellen:

Liparis (A und B). $A_1\alpha$ in voller Ausdehnung erhalten, direkt vom Präoperculum entspringend. Spaltung unvollständig; $A_1\alpha$ ohne eigene Insertion am Maxillare.

Cyclopterus (C). Wie *Liparis*, Zusammenhang in größerer Aus-

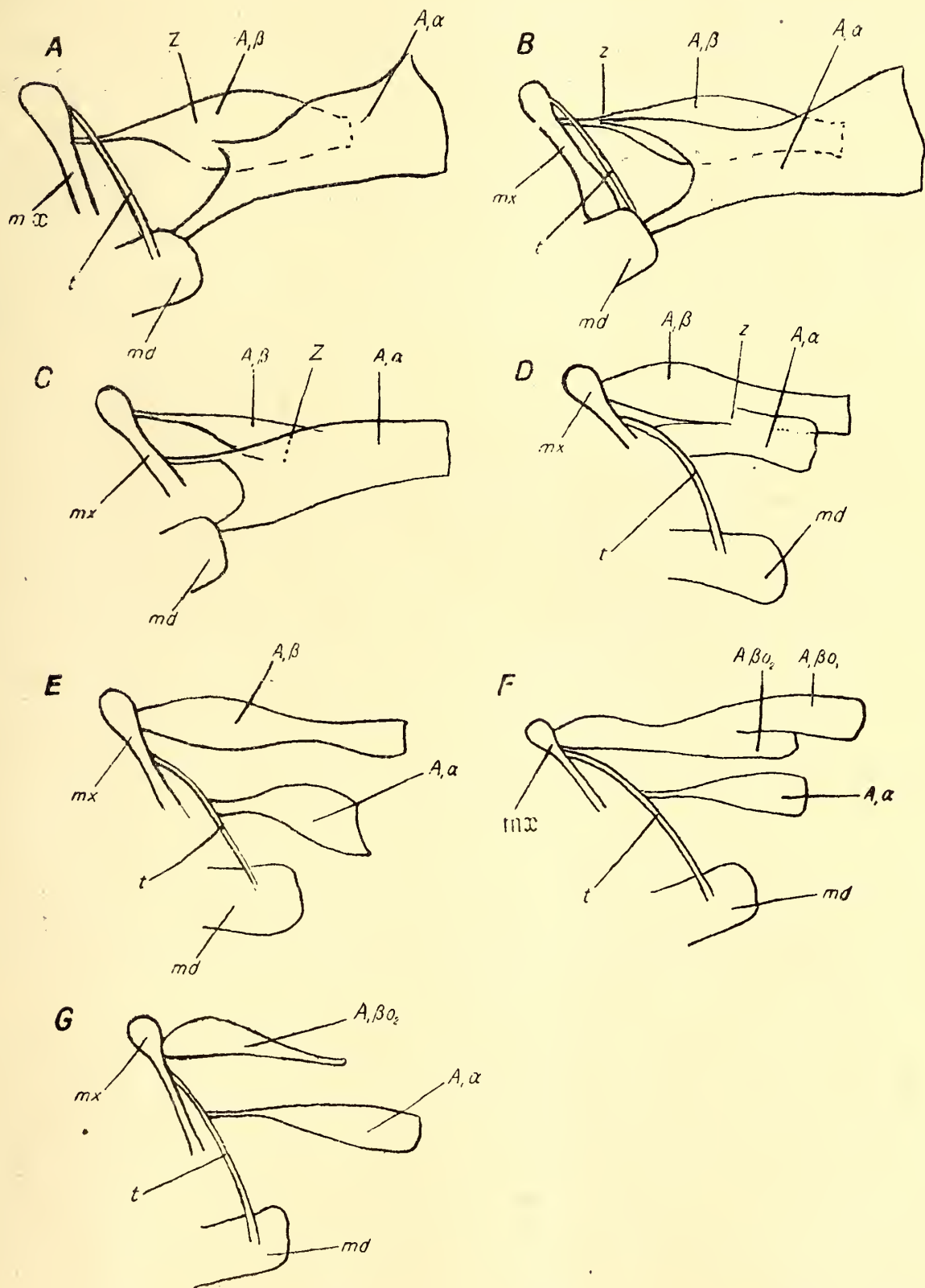


Fig. 11. Adductor mandibulae A_1 . A und B zwei Exemplare von *Liparis vulgaris*; C *Cyclopterus lumpus*; D *Raniceps raninus*; E *Gadus morrhua*; F *Motella communis*; G *Merluccius vulgaris*. mx. Maxillare; md. Mandibula; t. Ligament. Näheres im Text.

dehnung erhalten; $A_1\alpha$ hat eine selbständige Insertion am Maxillare bekommen.

Raniceps (D). Als typische Gadiden-Merkmale sind aufgetreten: a) die Reduktion der hinteren Teile: $A_1\alpha$ steht mit dem Präoperculum nur noch mittels einer häutigen Fascie in Verbindung; b) keine Insertion mehr am Mandibulare. Spaltung noch immer unvollkommen.

Gadus, *Phycis*, *Molva* (E). Spaltung zwischen $A_1\alpha$ und $A_1\beta$ vollständig durchgeführt.

Motella (F). $A_1\alpha$ noch mehr reduziert. $A_1\beta$ in der hinteren Hälfte gespalten; die tieferen Fasern entspringen nunmehr am Palatinbogen ($A_1\beta_2$).

Merluccius (G). Wie *Motella*, jedoch der laterale Teil $A_1\beta_1$ verschwunden; es bleibt nur noch $A_1\beta_2$ übrig.

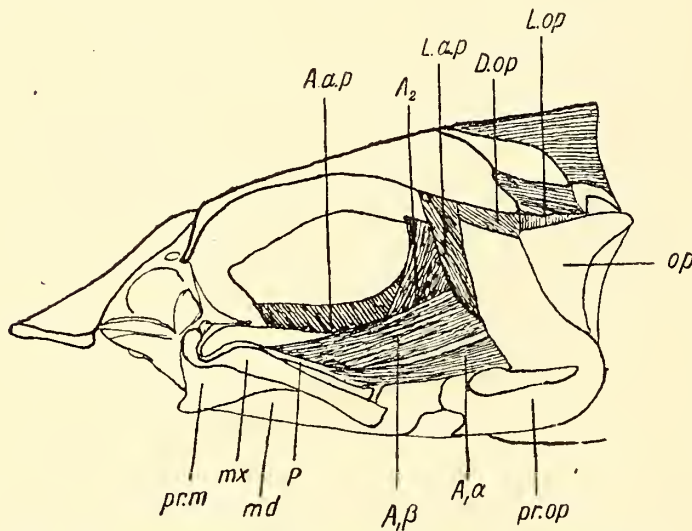


Fig. 12. *Macrourus coelorhynchus*. Wie Fig. 7.

Die hier befürwortete Auffassung ist etwas verschieden von der in meiner Doktordissertation (1912, p. 120) gegebenen Vorstellung, wie solche dort in der Fig. 23 bildlich ausgedrückt wurde. Weil ich damals *Raniceps raninus* noch nicht untersucht hatte, war ich der Meinung, die vollständige Spaltung wäre der Reduktion der Abteilung $A_1\alpha$ und dem Aufgeben der Insertion derselben am Unterkiefer vorangegangen (a. a. O. Fig. 23 D, hypothetische Figur). Der Befund bei *Raniceps* füllt jedoch die Kluft zwischen *Cyclopterus* und den Gadiden in sehr befriedigender Weise aus.

Bei *Macrourus coelorhynchus* ist A_1 ebenso in zwei Teile zerfallen. $A_1\alpha$ ist eine schlanke Muskellamelle (Fig. 12), die ziemlich weit vom unteren Augenrande entfernt parallel der Längsachse des Kopfes verläuft. Sie entspringt noch direkt am Präoperculum, an der Stelle, wo der vertikal gerichtete Teil des Vorderrandes in den horizontalen übergeht, und inseriert sich mit einer dünnen Sehne ans Maxillare. Ziemlich weit von der Insertion entfernt wird ein kurzes sehniges Band abgezweigt, das sich zur Außenseite der Mandibula begibt. Es ist dies offenbar der Hinterteil des Ligamentum mandibulo-maxillare posterius.

$A_1\beta$ (Fig. 12) liegt fast ganz oberflächlich, nur in der Nähe seines

Ursprungs wird er ein wenig vom Levator arc. palatini überdeckt. Er entspringt am Hyomandibulare, am vorderen Rande eines Kammes, dessen Fortsetzung vom Kamme des Präoperculum gebildet wird. Der plattenförmige Muskel liegt in seiner ganzen Länge der Abteilung $A_1\alpha$ sehr nahe an, es besteht jedoch gar kein Zusammenhang zwischen den beiden. Wie bei *Gadus* bleibt er bis in die unmittelbare Nähe seiner Insertion (am Maxillare median von $A_1\alpha$) muskulös.

Während bei den Cyclopteridae, wie bei der Mehrzahl der Acanthopterygier überhaupt, A_1 und A_3 , die beiden tiefer liegenden Teile des

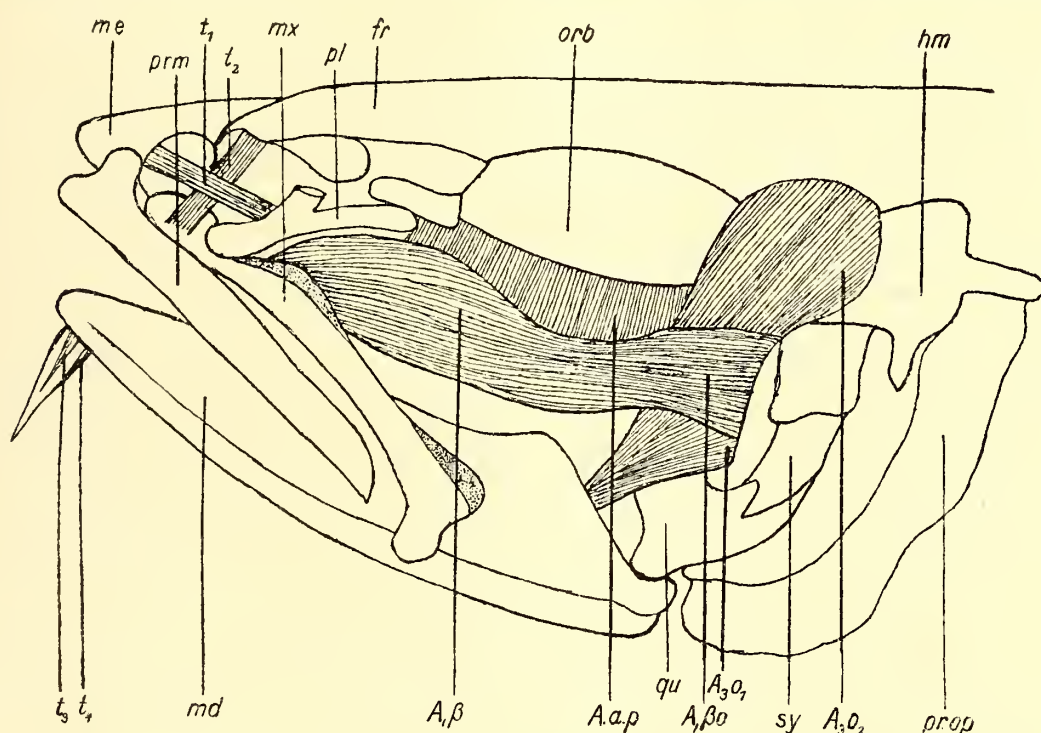


Fig. 13. *Gadus morrhua*. Oberflächliche Muskelschicht und Kiemendeckelknochen mit Ausnahme von $A_1\beta$ und Präoperculare entfernt. Bezeichnungen wie in der Fig. 7. Außerdem: *sy* Symplecticum; *hm* Hyomandibulare; *A.a.p* Adductor arcus palatini.

Add. mandibulae, noch zusammenhängen, ist bei den Gadiden eine fast vollständige Trennung derselben durchgeführt. Nur in der gemeinschaftlichen Sehne, womit sich dieselben an die Mandibula inserieren, wird der Zusammenhang noch bewahrt; die Muskelbäuche sind ohne jegliche Verbindung und werden in ihren hinteren Partien durch den Proximalteil von $A_1\beta$ voneinander getrennt (Fig. 13). Als Ausgangspunkt einer näheren Beschreibung nehmen wir die Gattung *Gadus*, wo die Verhältnisse am einfachsten und übersichtlichsten sind, sozusagen ein klassisches Beispiel einer Gadiden-Gattung darbieten. A_2 liegt direkt unter der Haut, nur kleine Teile sind von $A_1\alpha$ und von den Enden der superfiziellen Fasern des

Levat. arcus palatini (Fig. 7 *L.a.p.*) bedeckt. Er entspringt¹) wie gewöhnlich am Quadratum, Symplecticum, Präoperculum, Hyomandibulare, namentlich an der Ventralseite des horizontalen starken Kammes auf demselben (Fig. 7 *k.h.m.*). Ein kleiner Teil seiner tiefer liegenden Fasern, welche zusammen eine dünne Platte bilden, streben weiter dorsocaudad empor, schieben sich zwischen die beiden ventralen Fortsätze des Hyomandibulare hindurch und befestigen sich am unteren Rande des langen, caudad sich erstreckenden Opercularfortsatzes desselben.

A_3 (Fig. 13) ist weit größer als sonst und hat sich über ganz neue Gebiete ausgedehnt. Der die primitiven Verhältnisse innehaltende (also am Metapterygium entspringende) Teil ($A_1\beta o_1$) ist ziemlich schwach; die größere Portion wird gebildet von einer hoch empor geschobenen Muskelmasse (Fig. 13 A_3o_2) mit gänzlich neuer Lage und neuem Faserverlauf. Er entspringt längs dem Rostralrande des Hyomandibulare, bis wo derselbe an den Schädel anstößt, und sogar noch an der Ventralfläche des Sphenoticums. Seine Fasern verlaufen fast genau dorso-ventrad.

Wie bei *Gadus* verhalten sich A_2 und A_3 auch bei *Molva* (DIETZ 1912, p. 50), *Phycis* und *Raniceps*. Bei *Molva* hat sich der Cranialteil von A_3 etwas weiter auf der Unterfläche des Schädels ausgedehnt.

Bei *Raniceps* ebenso, wo derselbe sogar gleich hinter der Orbita teilweise an der Körperoberfläche sichtbar wird (Fig. 8 A_3). An A_2 ist eine sehr interessante Abweichung zu konstatieren, welche uns über das Entstehen der oben beschriebenen Muskellamelle des caudalen Hyomandibularfortsatzes belehrt. Dieselbe ist nur noch in der Anlage vorhanden. Von den zwei ventralen Fortsätzen des Hyomandibulare ist der hintere bei *Raniceps* noch nicht frei vom Processus opercularis, sondern erscheint in der Gestalt einer erhabenen Leiste auf dessen Außenseite, welche sich an seinem Ende (etwa in der Mitte des Proc. operc.) hakenförmig umbiegt. Dieser hakenförmige Fortsatz schließt sich einer auf dem Präoperculum verlaufenden Leiste an. Der betreffende Muskelzug jedoch, noch kaum von der Hauptmasse gesondert, entspringt von der Unterseite dieses Hakenfortsatzes. Es ist also leicht einzusehen, wie bei einer weitergehenden Emanzipation dieses Fortsatzes vom Proc. opercularis die Muskelfasern auf letzteren übergangen, und der eigentümliche Verlauf derselben zwischen den beiden Präoperculärfortsätzen des Hyomandibulare entstand.

¹ Sehr genaue Angaben über die Ursprungsfelder der verschiedenen Abteilungen des Add. mandibulae gibt HOLMQUIST (1914, p. 10—15).

Bei *Motella* und *Merluccius* haben sekundäre Komplikationen stattgefunden. Bei erstgenannter Gattung ist A_2 ein außerordentlich starker Muskel, der sich dorsad und caudad ausgedehnt hat und in dicker Schicht den Dilatator operculi, den Levator arcus palatini sowie das Präoperculum überdeckt. Dementsprechend hat er neue Ursprungsfelder aufgesucht, und ist der seitliche Cranialrand bis dicht hinter der Orbita mit in sein Gebiet aufgenommen. Eine analoge Tendenz ist bei A_3 wahrzunehmen (Fig. 9). Der primitive Teil kommt noch kaum in Betracht; der Cranialteil erstreckt sich in enormer Ausdehnung über die untere Fläche des Craniums, von der Gelenkfläche für das Hyomandibulare rostrad bis zur Orbita, und längs der Medialseite des Augapfels, fast bis zum Processus praeorbitalis.

Bei *Merluccius* (Fig. 10) sind A_2 und A_3 nicht so scharf getrennt wie sonst in der Regel bei den Gadidae. Offenbar ist dies nichts Primitives, sondern hat sich als sekundäre Erscheinung ausgebildet infolge des Schwundes der trennenden Caudalhälfte a von $A_1\beta$. A_2 ist nur schwach; A_3 hingegen ist ein starker Muskel: der Ursprung reicht rostrad bis auf einen großen Teil des Frontale hinüber. Infolge der schwachen Entwicklung von A_2 und $A_1\alpha$ wird A_3 hinter der Orbita in großer Ausdehnung an der Körperoberfläche sichtbar, nur von dem schmalen Muskelband $A_1\alpha$ quer überbrückt. Ein Minimalteil des hinteren Endes von $A_1\beta$ liegt noch gerade medial von A_2 , bekundet also noch seine Übereinstimmung mit $A_1\beta_1$ von *Motella*.

b. Protractor hyoidei und Intermandibularis.

In Abweichung von der übergroßen Mehrzahl der Acanthopterygier (sowie der Teleostier überhaupt) ist das Rostralende des Protractor hyoidei bei den Gadiden nicht horizontal gespalten. Derselbe stellt jederseits einen cylindrischen Muskel vor (DIETZ 1912, p. 40, 147), welcher am Ceratohyale entspringt und in der Nähe der vorderen Ränder und parallel dem Innenrande der Mandibula rostrad verläuft. Zwei Inscriptiones tendineae (Fig. 11 i_1i_2) teilen den Muskelbauch in drei Teile, gleich hinter der rostralen Inskription hängen die beiderseitigen Muskelbäuche auf eine kurze Strecke zusammen; vor der Insertion an der Mandibula ziehen sich dieselben, welche sonst in ihrem ganzen Verlauf etwa die gleiche Dicke beibehalten, plötzlich zusammen. Das Merkwürdige ist aber, daß diese Insertion nur an der Ventralseite des M. intermandibularis stattfindet; die sonst fast überall vorkommende dorsale Insertion fehlt vollständig (Näheres hierüber, vergleichend-anatomisch betrachtet, bei DIETZ 1912, p. 144—148). Das gleiche Merkmal findet sich auch bei *Cyclopterus* und

Liparis (DIETZ 1914, p. 139), welche in dieser Hinsicht gänzlich vereinzelt unter den Scleroparei dastehen.

Eine gleichartige Übereinstimmung weist auch der Intermandibularis

auf. Derselbe ist bei allen Gadiden ein kleiner, offenbar funktionsschwacher, spindelförmiger Muskel, welcher ganz vorn im Winkel zwischen den Mandibulärästen liegt. Also auch hier eine vollkommene Übereinstimmung mit den beiden Scleropareiden-Gattungen (DIETZ 1914, p. 139). *Macrourus* stimmt betreffs der Bildung des Protractor hyoidei mit den Gadidae überein, der Intermandibularis hat jedoch die übliche Gestalt einer dreieckigen flachen Muskelplatte.

Hyohoides inferior. Beide Haupttypen (DIETZ 1912, p. 152; 1914 passim): derjenige mit gekreuztem Verlauf der beiderseitigen Muskeln und der aus jenem abzuleitende mit rostromedialem oder vollständig quерem Faserverlauf kommen vor. Meinen in dieser Hinsicht etwas unvollständigen Aufzeichnungen entnehme ich nur, daß der erstere Typus *Molva* (DIETZ 1912, p. 51) *Merluccius* und *Macrourus* zukommt, die zweite Bildung der Gattung *Gadus* (Fig. 14 *hy.hy.*); jedoch sind namentlich bei größeren Exemplaren die Spuren einer früheren Überkreuzung deutlich vorhanden (Fig. 14 *hy.hy'*).

Kleine, kaum noch funktionsfähige Muskelemente enthaltende Faserbündel liegen den Kinnbärteln der verschiedenen Arten der Gadidae an (Fig. 14 $t_3.t_4$).

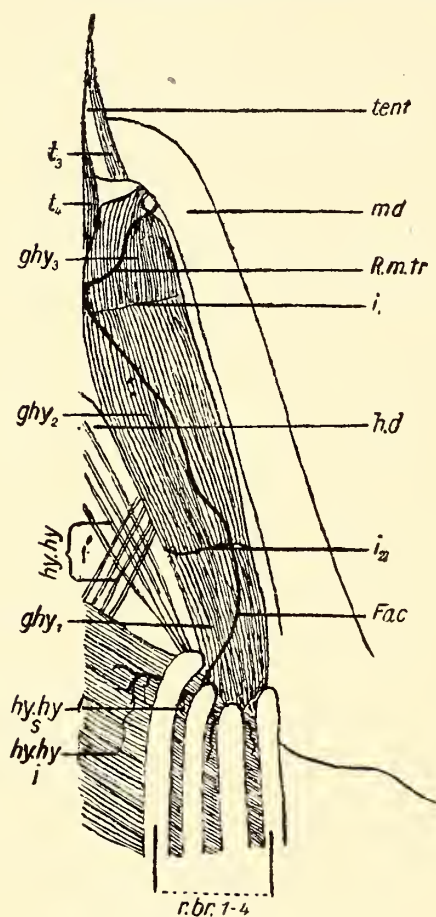


Fig. 14. *Gadus morrhua*. Ventral-seite des Kopfes, nach Abhebung der Haut. Linke Körperseite. — Knochen: *md.* Mandibula; *r.br.* Radii branchiostegales. — Nerven: *R.m.tr.* Ramus mandibularis trigemini; *Fac.* Ramus hyoideus facialis. — Muskeln: *h.hy.*^{1—3} die drei Teile des Protractor hyoidei (*i*₁, *i*₂ die beiden Inskriptionen); *hy.hy.s.*, *hy.hy.i.* Hyo-hyoideus superior und inferior; *hy.hy'*. sich überkreuzende, sehnige Fasern des letzteren; *t*₃, *t*₄ Tentacularmüskelchen; *tent.* Kinnbartel.

c. Hyomandibular- und Opercularmuskeln.

Der Adductor hyomandibularis der Gadidae unterscheidet sich von demjenigen der übergroßen Mehrzahl der Teleostier durch folgende Merkmale (Fig. 7 *Ad.hy.*):

1. Sein Ursprung ist von der Schädelbasis laterad vorgerückt bis zum äußersten Rande des Processus pterygoideus.

2. Der Muskel stellt eine vollkommen senkrechte, der Medianebene des Körpers parallele Platte dar mit dorsoventralem Verlauf seiner Fasern. Hinter dem Dilatator operculi wird er an der Körperoberfläche sichtbar.

3. Insertion nicht wie sonst an der Innenfläche des Hyomandibularknochens, sondern an einem langen, caudalen Fortsatz desselben, an dessen Ende sich das Operculare anschließt, das also als Processus opercularis zu bezeichnen ist.

Diese in drei Punkten abweichenden Verhältnisse finden sich in ganz gleicher Bildung auch bei *Liparis* (DIETZ 1912 und 1914). Bei *Cyclopterus* sind dieselben sozusagen in Vorbereitung begriffen. Dessen Add. hyomandibularis nimmt eine Mittelstellung ein: die Fasern an seiner Innenseite laufen noch ziemlich schräg mediolaterad, die äußeren fast senkrecht. In seiner Insertion weicht er nicht von der gewöhnlichen Bildung ab, da der langgestreckte Processus opercularis fehlt.

Adductor operculi. In meiner 1912 geschriebenen Arbeit (p. 39) gab ich an, daß den Gadiden ein Adductor operculi fehle, obgleich mir der plötzliche spurlose Schwund dieses Muskels schon damals sehr sonderbar vorkam. Seitdem haben sich meine Auffassungen geändert. Ich glaube jetzt die damals als ersten Levator operculi (Fig. 7 *L.op*₁) aufgefaßte Muskelplatte als Adductor operculi deuten zu müssen; bei welchem sich jedoch eine analoge Stellungsänderung wie beim vorherbeschriebenen Muskel vollzogen hat. Aus einem der Innenseite des Add. hyomand. anliegenden Muskel mit schrägem, dorsocaudalem Faserverlauf, wie er als solcher durchgehends und auch noch bei *Liparis* vorkommt, hat er sich dem M. adductor hyomand. parallel und hinter demselben in der Nähe der Körperoberfläche aufgestellt. Eine Mittelstellung nehmen die beiden Muskeln bei *Raniceps raninus* ein, wo sie wegen der breiten flachgedrückten Form des Kopfes außerdem eine horizontale statt einer sagittalen Stellung einnehmen.

Die Eigentümlichkeiten, namentlich des Add. hyomandibularis, stehen augenscheinlich in Beziehung zum mehrmals hervorgehobenen, allen Gadiden, *Macrourus* und *Liparis* gemeinsamen, schlanken Opercularprocessus des Hyomandibulare (Fig. 13 *hm*; Fig. 9 *hyom.*).

Zusammenfassung.

1. Der Verlauf des Nerv. olfactorius der Gadidae, welcher innerhalb einer Höhlung im Septum interorbitale eingeschlossen, ohne in die Orbita

einzutreten, sich zur Nasenkapsel hinzieht, kommt auch bei den beiden Cyclopteriden-Gattungen *Cyclopterus* und *Liparis* vor. Es läßt sich eine allmähliche Verschiebung der Lobi olfactorii nachweisen, wobei dieselben, zuerst in der unmittelbaren Nähe der Corpora striata liegend, zuletzt sich den Nasenkapseln direkt anschließen. Der ganze Prozeß ist auf eine allmähliche Streckung des Kopfes, nach vorangegangener starker Verkürzung desselben, zurückzuführen.

2. Das Schwanzskelet der Gadidae unterscheidet sich in keinem wesentlichen Merkmal von demjenigen der Acanthopterygier; die anscheinende Symmetrie desselben ist eine sekundäre, schon bei *Cottus*, *Cyclopterus*, *Liparis* vorbereitete Erscheinung.

3. Das Muskelsystem an den dorsalen und ventralen Enden der Kiemenbogen ist vom acanthopterygoiden Typus, sogar in sehr hoher Ausbildung.

4. Im zusammengesetzten Bau des Adductor mandibulae schließen sich die Gadidae unmittelbar an *Cyclopterus* und *Liparis* an. Die am meisten hervortretenden Züge desselben sind die Spaltung von A_1 in $A_{1\alpha}$ und $A_{1\beta}$, die scharfe Trennung von A_2 und A_3 , sowie die Ausdehnung des Ursprungs des letzteren auf die Unterfläche des Craniums.

5. Auch in der Bildung des Protractor hyoidei sowie des M. intermandibularis zeigen die Gadidae Eigentümlichkeiten, welche sich nur bei *Cyclopterus* und *Liparis* in der gleichen Art nachweisen lassen.

6. Das gleiche gilt (*Liparis*) für den Adductor hyomandibularis, sowie für das Hyomandibulare.

7. *Raniceps* bietet in manchem der obengenannten Punkte sehr schöne Übergänge dar; manchmal sind die Gadiden-Merkmale weniger ausgeprägt als bei *Liparis*.

8. Die Gadidae und wahrscheinlich die Anacanthini im Sinne BOULENGERS überhaupt bilden eine durch mehrere Merkmale sehr gut charakterisierte Gruppe, welche jedoch echte Acanthopterygier sind. Sie sind unter dem Namen Gadiformes unter die Acanthopterygier aufzunehmen, zwar als eine »Reihe« für sich, jedoch im engsten Anschluß an die Scleropareidae, am besten gleich hinter diesen. Die Cyclopteridae einerseits, die Gattung *Raniceps* anderseits vermitteln die Übergänge.

Haag, am 9. August 1916.

Literatur.

1828. CUVIER, G., Le Règne animal. Vol. 8. Paris.
1849. STANNIUS, H., Das periphere Nervensystem der Fische. Rostock.
1880. GÜNTHER, A., An Introduction to the Study of Fishes. London.
1901. THILO, O., Die Vorfahren der Schollen. Bull. Acad. Sc. Pétersbourg (5) Vol. 14, p. 315—350.
- 1901—1913. BRONN, H. G., Klassen und Ordnungen des Tierreichs. 6. Bd. 1. Abt. Pisces. Leipzig.
1902. BOULENGER, G. A., Notes on the Classification of Teleostei. Note IV. On the systematic position of the Pleuronectidae. Ann. Mag. Nat. Hist. (7) Vol. 10 p. 296.
1903. REGAN, C. TATE, On the systematic Position and Classification of the Gadoid and Anacanthine Fishes. Ebenda Vol. 11.
- 1904a. BOULENGER, G. A., Synopsis of the Suborders and Families of Teleostean Fishes. Ebenda Vol. 13.
- b. BOULENGER, G. A., Systematic account of Teleostei. S. 541—727 des siebenten Bandes der »Cambridge Natural History«.
1909. GOODRICH, E. S., Cyclostomes and Fishes. A Treatise on Zoology. (Ray Lankester Series). Part. 9.
1911. HOLMQUIST, O., Studien in der von den Nn. trigeminus und facialis innervierten Muskulatur der Knochenfische. I und II. Lunds Universitets Årsskrift N. F. Afd. 2., Bd. 7, Nr. 7.
1912. DIETZ, P. A., Vergelijkende Anatomie van de Kaak- en Kieuwboogspieren der Teleostei. Diss. Leiden.
1913. HOLMQUIST, O., Über die Zwischensehnen oder Myocommata in dem Musculus protractor hyoidei der Knochenfische. Lunds Universitets Årsskrift N. F. Afd. 2, Bd. 10, Nr. 7.
1914. DIETZ, P. A., Beiträge zur Kenntnis der Kiefer- und Kiemenbogenmuskulatur der Teleostier I. Die Kiefer- und Kiemenbogenmuskeln der Acanthopterygier. Mitt. Z. Stat. Neapel. 22. Bd, Nr. 4.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel](#)

Jahr/Year: 1914-1921

Band/Volume: [22](#)

Autor(en)/Author(s): Dietz P. A.

Artikel/Article: [Über die systematische Stellung der Gadidae. Zugleich Nr. 2 der "Beiträge zur Kenntnis der Kiefer- und Kiemenbogenmuskulatur der Teleostier". 433-457](#)