Ueber das Kopfskelet von Alepocephalus rostratus *Risso.*

Von

C. Gegenbaur.

Mit Tafel I u. II und einem Holzschnitt.

Der Werth der Kenntniss niederer Zustände der Organisation erweist sich uns nicht blos beim Aufbaue unserer Vorstellung von dem Verhalten der Organismenwelt im Allgemeinen, sondern auch im einzelnen Falle besonders da, wo wir ursprünglicheren Verhältnissen innerhalb höherer Organismenkreise begegnen. Das anscheinend Abweichende und Fremdartige findet dann seine Beziehung und den naturgemässen Zusammenhang, indem wir es mit bereits Bekanntem aus niederen Zuständen vergleichen. Was für sich betrachtet unverständlich erscheint, wird durch den aufgedeckten Anschluss morphologisch verständlich und manches Dunkel wird dadurch aufgehellt.

Wenn so der einzelne Organismus verlangt, die Kenntniss des Verhaltens anderer Organismen zu seinem Verständniss herbeizuziehen, so wird damit die Vergleichung begründet und damit geben jene Fälle zugleich ihre Stimme ab für die Nothwendigkeit einer ausgedehnteren Orientirung.

Einen solchen Fall repräsentirt das Skelet, vorzüglich das Cranium von Alepocephalus rostratus. Dieser merkwürdige Teleostier, von seinem Entdecker unter die Clupeiden gestellt[1], von Cuvier[2] den Esociden beigezählt, später von Valenciennes[3] als

---

[1] Mémoires de l'Acad. des Sciences de Turin T. XXV. 1820.

[2] Regne animal 3. Edit. Bruxelles 1836. T. I. pag. 534.

[3] Cuvier & Valenciennes. Hist. nat. des poissons. T. XIX. pag. 169.

eine eigene Abtheilung diesen angeschlossen, ward von GÜNTHER[1]) gewiss mit Recht als Repräsentant einer besonderen Familie der Physostomen betrachtet. Die über ihn vorhandenen anatomischen Notizen betreffen nur die Kiemen und die Organe der Leibeshöhle. Sie sind spärlich bei RISSO, der dem Thiere irrig eine Schwimmblase zuschreibt. J. MÜLLER[2]) verbessert diesen Fehler, und constatirt zugleich in dem Vorhandensein freier Nebenkiemen eine Verschiedenheit von den Esoces, dabei aber die Stellung zu den Clupeiden für die richtige haltend. Auf den Verdauungsapparat sowie das Urogenitalsystem beziehen sich etwas umfänglichere Angaben von VALENCIENNES, ohne dass jedoch dadurch mehr als eine sehr allgemeine Kenntniss dieser Organe geboten wäre.

Meine eigenen Untersuchungen betreffen die Skeletverhältnisse dieses seltenen, die Meerestiefen bewohnenden Fisches, von dem mir zwei Exemplare zu Gebote standen. Ueber Einiges habe ich bereits vor zwölf Jahren Mittheilungen gemacht, so über das Verhalten der Kopfknochen zum primordialen Kopfskelete[3]). Eine genauere Darstellung hatte ich mir vorbehalten, und mache sie zum Gegenstande dieser kleinen Abhandlung, die mir zugleich Gelegenheit bietet einige andere das Kopfskelet der Teleostier betreffende Fragen zu besprechen, und bei Anlass der Beschreibung des Kiemenapparates auf eine bei Clupea vulgaris gefundene Einrichtung aufmerksam zu machen. Die Stellung unseres Fisches innerhalb der Physostomen als Repräsentant einer besonderen Familie gibt Grund genug den bedeutsamsten Abschnitt des Körpers einer besonderen Untersuchung zu unterziehen.

Wir zerlegen das Kopfskelet in seine Hauptbestandtheile: das Cranium und den Kieferkiemenapparat (Visceralskelet). An beiden fällt sofort die ausserordentliche Dünnheit der Knochen auf, deren auch von GÜNTHER gedacht wird.

---

[1]) Catalogue of the Fishes in the british Museum. Vol. VII. pag. 477.

[2]) Ueber den Bau und die Grenzen der Ganoïden. Abh. d. K. Akad. der Wiss. z. Berlin. Phys.-math. Klasse 1844. pag. 171.

[3]) Untersuchungen zur vergl. Anat. der Wirbelthiere. II. 1865. pag. 124. Anmerk. Ueber primäre und secundäre Knochenbildung. Jenaische Zeitschrift Bd. III. pag. 56. Bezüglich der Wirbelsäule habe ich das Bestehen eines Knorpelkreuzes im Innern der Wirbelkörper, sowie das Vorkommen vollständiger knorpeliger oberer Bogen bekannt gemacht. Jen. Zeitschr. Bd. III. pag. 393. Taf. VIII. Fig. 12. Das Skelet des Schultergürtels ist gleichfalls von mir beschrieben und abgebildet worden. Unters. z. vergl. Anat. der Wirbelthiere. II. 1865. pag. 124. Taf. VII, Fig. 5.

Vom Cranium.

Das Cranium bietet in seiner äusseren Configuration nichts von dem anderer, verwandter Teleostier Abweichendes dar. Es zeigt sich in seiner Sculptur nur etwas einfacher gestaltet, besonders am hinteren Abschnitte, in so fern die bei anderen dort befindlichen Gruben und Buchten entweder ganz fehlen oder nur angedeutet sind. Was sich aber sofort als höchst eigenthümlich darstellt, das ist die durch die Dünne der Knochen erzeugte Pellucidität, so dass innere Organe durch den Skeletcomplex hindurchschimmern. So bemerkt man die Bogengänge des Labyrinthes und unter diesen vornehmlich den hinteren und den äusseren mit vollkommener Deutlichkeit in ihrem ganzen Verlaufe. Ebenso die Otolithen. Die Occipitalregion bildet mit der Labyrinthregion den mächtigsten Abschnitt des Craniums, wenig in die Höhe, dagegen mehr in die Breite entfaltet. In der Occipitalregion ist eine sehr schwache Crista vorhanden. Sie ragt nur wenig oben und hinten über die seitlichen Occipitalerhebungen vor, die ihre Vorsprünge nach hinten gerichtet zeigen. Diese sind durch eine schräg nach hinten auslaufende Vertiefung von der medianen Crista getrennt, und durch eine ebenfalls hinten auslaufende, jedoch minder tiefe Buchtung von dem lateralen Vorsprunge der Labyrinthregion. Letzterer setzt sich mit einem leichten seitlichen Ausschnitt in den Postfrontalvorsprung fort, welcher die bedeutendste seitliche Prominenz des gesammten Craniums bildet. Die fast sagittal gerichteten Supraclavicularia lagern in jener ersterwähnten Einbuchtung zur Seite der Crista. Unterhalb des Postfrontalfortsatzes liegt die vordere Grenze der Gelenkfläche des Hyomandibularstückes. Die hintere Grenze der queren Gelenkgrube findet sich dicht unter dem Labyrinthvorsprung. Die hintere Fläche des Craniums setzt sich zwar sehr bestimmt, aber doch mit abgerundeter Kante von der unteren Fläche der seitlichen Vorsprünge ab. An jener Kante schimmert die hintere Hälfte des äusseren Bogenganges durch die Schädelwand. Der orbitale Schädelabschnitt bietet eine von einem dünnen membranösen Septum orbitale geschlossene Lücke von querovaler Form. Als obere Grenze des Septums erstreckt sich vom stark verschmälerten Schädeldach ein kantenartiger Vorsprung herab. Nach hinten verbreitert sich dieser Vorsprung, und flacht sich dabei ab, bis zu einer medialen Oeffnung, welche den beiden Opticis zum Durchlasse dient. Seitlich und abwärts davon erstreckt sich ein Augenmuskelcanal in der Basis cranii entlang nach hinten (Fig. 5 *om*). Während oberhalb der

medianen Lücke des Orbitalabschnittes das Cranium massiver in den ethmoidalen Abschnitt sich fortsetzt, ist letzteres unterhalb jener Lücke nur durch eine schmale Knochenspange (das Parasphenoid) mit dem hinteren Theile des Craniums in Zusammenhang. Die Ethmoidalregion selbst bietet die normale seitliche Verbreiterung und damit die vordere Abgrenzung der Orbita, während ihr vorderer schmaler Abschnitt in ein kurzes, terminal verbreitertes Rostrum (Fig. 5 *r*) ausgezogen ist.

In all diesen formalen Befunden besteht nichts von dem Cranium anderer Teleostier, vornehmlich Physostomen, Abweichendes. Am meisten findet sich in der allgemeinen Gestaltung eine Aehnlichkeit mit Esox, namentlich in Bezug auf die Ethmoidalregion. Nur die grössere Länge bildet hier eine Verschiedenheit. Bei der Orbitalregion ist es das bei Esox bestehende knorpelige Septum und in der Occipital- und Labyrinthregion ist es die bei Esox ausgeprägtere Bildung von Fortsätzen und Vertiefungen, Gruben, worin Abweichungen sich ergeben. Die Exoccipitalfortsätze lassen durch ihre bedeutende Erhebung bei Esox sowohl medial gegen die Crista occipitalis als lateral gegen die Seitenfortsätze ansehnliche Gruben entstehen, welche bei Alepocephalus nur angedeutet sind. Dieser Differenzirung gegenüber ist bei Alepocephalus eine Veränderung im Vorkommen eines membranösen Septum orbitale gegeben, welche als eine geringere Ausbildung eines primitiven Zustandes sich erweist. Wenn wir annehmen dass ein knorpeliges Septum einem niederen Zustande entspricht, so ist das Cranium von Alepocephalus mehr als jenes von Esox verändert. Aber es tritt nicht nur das Knorpelcranium an vielen Stellen zu Tage, sondern die ausserordentliche Dünne der Knochen lässt den Knorpel überall durchschimmern, so dass das vollständig präparirte Cranium gar nicht den Eindruck eines knöchernen macht.

Die Knochen des Craniums[1]) ergeben folgende Verhältnisse:

[1]) In der Aufführung der einzelnen Knochen bediene ich mich derselben Bezeichnungen, die ich in meinen »Grundzügen der vergl. Anat.« benutzte. Ich habe damit nicht die Meinung, dass die mit diesen Bezeichnungen ausgesprochene Deutung die richtige sei, vielmehr hege ich die Ueberzeugung, dass wir noch weit entfernt sind für alle hier in Betracht kommenden Skeletgebilde die Homologie als festgestellt annehmen zu dürfen. Wenn man nur Einen Typus oder auch einzelne näher Verwandte berücksichtigt, erscheint es nicht schwer eine Feststellung der Homologie durch Vergleichung mit höheren Formen zu gewinnen. Man vergleicht die Lagebeziehung dieses oder jenes Knochens, auch wohl die Austrittsstellen von Nerven, und begründet darauf eine Homologie, der sich

In der Occipitalregion bildet das wirbelkörperartig gestaltete Occipitale basilare (Fig. 4, 5 *ob*) die Grundlage und begrenzt das Hinterhauptsloch. Die Occipitalia lateralia treten über letzterem nicht ganz zusammen, so dass zwischen ihnen noch ein schmaler Knorpelsaum liegt, der sich sogar, in einen medianen Fortsatz auszieht. Die kleinere Hälfte der Oberfläche der Knochen ist nach hinten gerichtet, die grössere sieht lateral, indem sie theils an der Unterfläche des Seitentheils des hinteren Schädelabschnittes liegt, theils zur Seite der Basis cranii herabsteigt, und hier eine ansehnliche Wölbung mit bilden hilft, welche den Vorhof des Labyrinthes umschliesst. Dieser Raum dehnt sich beiderseits bis an die Basis herab, so dass zwischen beiden in der Schädelhöhle nur eine senkrechte Platte bleibt, die theils vom Occipitale basilare, theils vom Petrosum gebildet wird. Das Occipitale superius (Fig. 2 *os*) ist durch eine Knorpelstrecke von dem Occipitale laterale getrennt. Es ist nur zum kleineren Theile an der hinteren, zum grösseren an der oberen Fläche des Craniums sichtbar, und bildet die unansehnliche Crista occipitalis. Auch das Occipitale externum (Fig. 2, 3, 4 *oc*) ist mit einem grösseren Abschnitte dorsal ausgedehnt.

Vor dem oberen Theil des Occipitale laterale, seitlich und abwärts vom Occipitale externum bildet das Squamosum den seitlichen Schädelvorsprung (Fig. 3 *sq*), mit einer schmalen aber starken Knochenkante. Ausser dem Occipitale basilare stellt dieser Vorsprung

---

kein Bedenken entgegenstellt. Die Zweifel bleiben aber nicht aus, sobald die Untersuchung über eine grössere Zahl von Teleostier-Gruppen ausgedehnt wird. Dann treffen jene Lagebeziehungen nicht mehr zu, und auch in den Austrittsstellen der Nerven ergeben sich mannigfache Befunde. Der gewonnene Boden entschwindet wieder. Es wird also zuvor eine genaue Durchforschung der Thatsachen innerhalb der Teleostier nöthig sein, um darauf hin feststellen zu können was eigentlich am Teleostier-Cranium typisch sei, was wesentlich für die ganze Klasse, und wie die Abweichungen und Variationen der Zusammensetzung des Craniums aufzufassen seien. Erst dann wird für den Versuch einer Vergleichung mit dem Cranium der Reptilien etc. ein Erfolg zu erwarten sein. So lange dieser Anforderung nicht entsprochen ist, ist nicht einmal sicher, ob alle die Verknöcherungen des Teleostier-Schädels wirklich Homologa in den höheren Abtheilungen besitzen, geschweige denn welches diese Homologa sind. Der grösste Werth der vergleichenden Anatomie scheint mir auch nicht darin zu liegen, dass sie die Uebereinstimmung oder die Verschiedenheit der einzelnen Ossification in den niederen und höheren Formen nachweist, sondern dass sie die viel tiefer liegenden Zusammenhänge aufdeckt. In dem Masse als sie damit fundamentale Einrichtungen berührt wird ihre Bedeutung gehoben, und zu jenen verhalten sich die einzelnen Ossificationen des Craniums doch nur als untergeordnete Zustände.

den massivsten knöchernen Theil des gesammten Craniums vor. Von da aus erstreckt sich das dünner werdende Squamosum nach vier Richtungen, wodurch es eine pyramidale, von oben nach abwärts comprimirte Gestalt empfängt. Es umschliesst den Scheitel des äusseren Bogenganges.

Vor dem Occipitale laterale liegt das Petrosum (Fig. 4 *pe*), Huxley's Prooticum. Eine auf seiner äusseren Oberfläche herab verlaufende scharfe Kante theilt jene Fläche in zwei Abschnitte: einen hinteren grösseren, welcher seitwärts sieht, und einen vorderen kleineren, der die hintere Wand der Orbita bilden hilft. In diesem Verhalten liegt ein mit Clupea gemeinsamer Befund. Median stossen beiderseitige Knochen am Boden der Schädelhöhle zusammen. In der Nähe der den Knochen theilenden Kante sind zwei Oeffnungen vorhanden, die vordere für den Trigeminus, die hintere für den Facialis. Die erstere liegt nicht weit von dem vorderen, medialen Rande des Knochens, der hier an das Alisphenoid stösst. Die hintere liegt unmittelbar unter der erwähnten Kante, welche, eine kurze Strecke weit eine knöcherne Spange bildend, über das Loch hinweg zieht, und es somit in zwei äusserliche Mündungen zerlegt. Eine davon kommt an die Orbitalfläche des Petrosum zu liegen, die andere an die laterale Fläche (Hyomandibularfläche). Ein solch eigenthümliches Verhalten, welches auch beim Aal sich findet, ist bei Selachiern von mir beschrieben worden[1]). Der mediale und basale Theil des Petrosum bildet eine Bucht für den Augenmuskelcanal der von diesem Knochen aufgenommen wird. Zu diesem Zwecke weicht der genannte Abschnitt des Knochens vorn in zwei Lamellen auseinander. Eine äussere tritt schräg abwärts und stösst vom Parasphenoid bedeckt an einen primordialen Knorpelrest, den Augenmuskelcanal seitlich und zugleich von unten her begrenzend. Eine innere Lamelle tritt etwa in der Mitte der Breite des gesammten Petrosums von der äusseren Lamelle ab, begibt sich fast horizontal einwärts, mit der andern im Knorpel sich vereinigend. Sie wird die Decke des Augenmuskelcanals und Boden des vorderen Schädelhöhlenraums. Von der Orbitalfläche ist die Decke des erwähnten

---

[1]) Untersuchungen zur vergl. Anat. der Wirbelthiere III. pag. 47. Daselbst habe ich auch die Beziehungen auseinandergesetzt, welche sich aus der Vergleichung mit dem Canalis Fallopii und dessen Hiatus ergeben. Ob das dort ausgeführte auf Alepocephalus angewendet werden darf, muss ich dahingestellt sein lassen, da mir bei diesem eine genauere Prüfung der Nerven unausführbar war.

Canals durch eine scharfe Kante getrennt. Vorn über dem Petrosum springt ein hakenförmig abwärts gekrümmter Knochen vor, das Postfrontale (Fig. 4 *pf*), welches mit seiner ansehnlichsten Fläche in die hintere Orbitalwand eingegangen ist. Der Haken besteht aus massiver Knochensubstanz.

Vor dem Postfrontale mit dem Petrosum, und letzteres mit einer sehr ansehnlichen Kante begrenzend, findet sich das Alisphenoid (Fig. 4, 5, *as*). Es reicht abwärts bis zum hinteren oberen Rande der Interorbitallücke, deren Grenze es bilden hilft, tritt aber nicht bis zum Supraorbitalrande des Knorpelcraniums empor; dieser wird vom Frontale bedeckt. Vor dem Alisphenoid, an es anstossend, liegt das Orbitosphenoid (Fig. 4, 5 *or*), schmaler als ersteres, aber länger, und wie jenes den oberen Rand der Interorbitallücke bildend.

Vor dem Petrosum, aber der Basis des Schädels angehörig, trifft man median das Basisphenoid (Fig. 4, 5 *bs*). Aehnlich wie bei Esox und Salmo ist es aus einem medianen Stücke geformt, welches aufwärts in zwei seitliche conisch verbreiterte Theile divergirt. Die senkrechte, mediane Platte ist nur knöchern, nach vorn und unten in scharfer Kante abgeschrägt, pflugscharartig geformt. Sie ruht auf dem Parasphenoid und stösst hinten mit Knorpel zusammen, der median den Boden des Augenmuskelcanals bildet. Das Ende jedes der beiden oberen Fortsätze tritt mit einem Theile des Alisphenoid und des Petrosum zusammen. Das Basisphenoid bildet so ein Septum des Augenmuskelcanals, der dadurch in zwei Hälften getheilt wird, welche hinter ihm sich in einen gemeinsamen, kegelförmig sich verjüngenden Raum vereinigen. Diese eigenthümliche Gestalt des Basisphenoids in Concurrenz mit der Ausbildung des Augenmuskelcanals findet sich in der Abhandlung von A. Vrolik erläutert [1].

---

[1] Niederländ. Archiv f. Zoologie Bd. I. (Im Separatabdruck pag. 58.) — Wenn es auch bis jetzt noch unausführbar ist für das Fehlen oder das Vorkommen des Basisphenoid bei den einzelnen Gattungen der Teleostier ein Causalmoment aufzufinden, so kann doch seine eigenthümliche, Y-förmige Gestalt aus der Bildung des Augenmuskelcanals abgeleitet werden. Dass derselbe eine erst im Laufe der Ontogenie erworbene Einrichtung ist, hat A. Vrolik für den Lachs gezeigt. In dem Maasse seiner Ausbildung bleibt zwischen beiden Canälen im Cranium ein medianes Stück übrig, welches nach oben in die beiden seitlichen Aeste sich gabelt, deren Form wieder von dem Inhalte der Schädelhöhle bestimmt wird. Soweit das mediane Stück sich ausdehnt bleiben die beiderseitigen Canäle getrennt. Wo es geschwunden ist, wie bei Clupea harengus bilden beide Canäle einen einzigen Raum. Diese Beziehungen haben bis jetzt wenig Beachtung gefunden.

In der Ethmoidalregion ist das Ethmoidale laterale oder Praefrontale (Fig. 1, 3 *el*) zu erwähnen. Es bildet den vorderen Orbitalrand und stellt ein oben und unten breiteres, in der Mitte schmäleres Knochenstück vor, welches mit seinem schmalen Theile das den Olfactorius durchlassende Loch lateral begrenzt, während die mediane Begrenzung dieser Oeffnung vom Knorpel der Ethmoidalregion gebildet wird.

Die bis hierher aufgeführten Knochenstücke sind mit dem Primordialcranium in engem Zusammenhange, können nicht ohne letzteren zu zerstören, abgelöst werden, wie dünn und zart sie auch an manchen Strecken, vorzüglich an ihrer Peripherie erscheinen. Auf ihrer Oberfläche sind feine, den Rändern parallel gehende Streifen unterscheidbar: Wachsthumsstreifen, die eine bestimmte Stelle in concentrischer Anordnung umziehen. Diese Stelle entspricht der grössten Dicke des Knochens und bezeichnet damit zugleich den Ort der ersten Ossification.

Zu diesen Knochen kommen andere, welche weniger innige Beziehungen zum Knorpelcranium wahrnehmen lassen, sich leicht vom Cranium ablösen, und theilweise die vorigen überlagern. An der Basis cranii ist es das Parasphenoid und der Vomer. Das Parasphenoid (Fig. 4 *ps*) bietet eine leichte Krümmung, weniger als bei Clupea zwar, aber doch deutlich, so dass die Stelle, wo ihm das Basisphenoid aufsitzt, einen Vorsprung bildet. Es ist hinten breit, noch etwas das Occipitale basilare bedeckend, mit einer seichten nach vorn sich verschmälernden Vertiefung ausgestattet. Der seitlich emportretende Theil deckt ein Stück vom Petrosum. In der Orbitalregion verschmälert es sich bedeutend und ist an seiner Oberfläche mit einer medianen Crista versehen. Am Auslaufen der Crista verbreitert es sich allmälig in der Ethmoidalregion und zeigt auf seiner Unterfläche eine flache Rinne.

Der Vomer ist vorn breit, nach hinten verschmälert, der unteren Fläche des Rostrum der knorpeligen Ethmoidalregion angepasst, mit einem oberen Kiel versehen, dem an der Unterfläche eine seichte Furche entspricht. Vorn besitzt er einen aus verzweigten Knochenleistchen gebildeten bogenförmigen Vorsprung, an den seitlich die Praemaxillaria sich anschliessen. Die Leistchen lassen den Vorsprung rauh erscheinen, als ob er mit Zähnchen besetzt sei. Die mikroskopische Untersuchung weist auch an den Abgangsstellen der kleineren Leistchen von den grösseren, kleine Höcker nach, jedoch keine wirklichen Zahnbildungen.

Von den Knochen der Oberfläche des Craniums liegen die Parietalia (Fig. 3 *Pa*) weit auseinander auf dem Seitentheile des Schädels. Es sind sehr dünne, längliche Knochenplättchen, welche medial an die Stirnbeine grenzen und Postfrontale, Squamosum, theilweise auch Occipitale externum überlagern. Auf ihrer Oberfläche bemerkt man einige weitgeöffnete Röhrchen vorstehen. Die ansehnlichsten Stücke sind die Frontalia (Fig. 3 *f*), sie erstrecken sich als sehr dünne Knochen vom Occipitale superius und Occipitale externum an, deren vordere Ränder sie überlagern, über das ganze Schädeldach bis in die Ethmoidalregion. In der Gegend des Postfrontale sind sie am breitesten. Von da an bilden sie den Supraorbitalrand, setzen sich mit einer dünnen Lamelle, weit über Alisphenoid und Orbitosphenoid übergreifend, medianwärts zur oberen Umgrenzung der Orbita fort. Die Oberfläche des Frontale ist mit einer leistenförmigen Erhebung ausgestattet, welche am hinteren Abschnitte mit der anderseitigen parallel, am vorderen mit ihr etwas convergirend und längs des Supraorbitalrandes verläuft. Die Leiste trägt 10—11 Mündungen von sogenannten Schleimcanälen. Die vorderen dieser Mündungen sind, wie bei anderen Teleostiern nach vorn, die hinteren nach hinten gerichtet. Auch gegen den hinteren Theil des Supraorbitalrandes sind noch 1—2 solcher Röhrchen am Knochen bemerkbar. An den Stellen dieser zur Umschliessung von Sinnesapparaten dienenden Sculpturen ist der Knochen am stärksten, während er sich sowohl medial, als auch mit der einwärts in die Orbita sich lagernden Lamelle ausserordentlich verdünnt.

Der das Rostrum bildende Theil des Ethmoidalabschnittes wird von einem Knochen bedeckt, den ich als Ethmoidale medium aufführe. Ein unpaares Knochenstück — bei Esox paarig — besteht es (Fig. 3 *em*, Fig. 14) aus einem vorderen, mit abgerundetem und zierlich crenelirtem Rande versehenen Abschnitte und zwei davon ausgehenden, nach hinten divergirenden dünnen Stäbchen, welche bis zu den vorderen Enden der Frontalia reichen, und diese lateral umgreifen. Das Vorderstück besitzt feine, nach den Crenelirungen des Randes ausstrahlende Erhebungen. Sie sammeln sich jederseits, um eine auf die schmalen oberen Theile sich fortsetzende Leiste zu bilden. Jederseits ist noch, vom Hinterrande des Vorderstückes ausgehend und auf die Seiten der beiden Knochenstäbchen fortgesetzt ein flügelförmiger Anhang vorhanden, der das Ganze vorn dreilappig erscheinen lässt. Bei dem einen Exemplare waren die beiden oberen Schenkel dieses Knochens fast bis ans Frontale durch eine ganz

dünne Lamelle unter einander in Zusammenhang. Diese Fortsätze deuten auf paariges Vorkommen oder auf Concrescenz aus zwei Knochen. Auch beim Lachs ist es unpaar, aber viel kürzer. Parker hat es als Supraethmoidale bezeichnet.

Ein dünnes, ganz schmales Knochenplättchen bildet das Nasale (Fig. 1 *na*). Es liegt lateral vom Ethmoidale medium und parallel mit dessen hinteren Schenkeln, ziemlich lose, so dass es leicht abgelöst wird. Es reicht vom Nasalende des Frontale bis zur vorderen Platte des vorigen Knochens. Ein ähnliches plattes Stäbchen findet sich lateral von der Nasengrube (Fig. 1 *an*). Ich bezeichne es als Adnasale. Er erstreckt sich vom Ethmoidale laterale aus abwärts gegen das Palatinum, ohne jedoch dort befestigt zu sein. Vielleicht ist dieser Knochen auf den von Agassiz bei Esox als Os supraciliaire beschriebenen beziehbar, wenn dieser auch durch seine ovale Form von jenem abweicht, und auch in der Lage differirt. An diese Knochen reihe ich noch die Infraorbitalia, welche, sämmtlich Röhrchen der Sinnescanäle tragend, zum Theile bis auf den zur Umwandung der letzteren dienenden Abschnitt reducirt sind. Sie umziehen zwar die Orbita, der durch sie gebildete Bogen weicht aber unten und hinten vom Orbitalrande ab, und liegt auf der Kaumuskulatur, fast ganz parallel mit dem auf dem Praeoperculum befindlichen Röhrensysteme. Es sind deren sechs. (Vergl. Fig. 8 *a—g*). Das erste und zweite (*a*, *b*) ist ein stäbchenförmiges Stück von 7 Mm. Länge. Das dritte (*c*) bildet den Scheitel des Infraorbitalbogens, und besitzt die doppelte Länge. Es ist zugleich von grösserer Breite, besonders in seiner Mitte. Das vierte und fünfte (*d*, *e*) ist wieder kürzer. Daran reiht sich das grösste, blattartig gestaltete Stück (*g*), welches zur Seite der Ethmoidalregion liegt, und sich mit einem hinteren zugespitzten Theile (*f*) dem vorhergehenden (*e*) verbindet. An einem der Exemplare hat es geschienen, als ob der schmale Abschnitt (*f*) ein gesondertes Knochenstückchen vorstellt. Auf dem vordersten grossen Stücke erhebt sich eine Leiste mit mehreren röhrenförmigen Mündungen.

Ein einzelnes kleines Knochenstückchen ist endlich noch vom Schädeldach zu erwähnen, wo es auf dem Parietale und dem Occipitale externum quer aufliegt. Es gehört gleichfalls dem Hautröhrensysteme an und trägt die Mündungen von 2—3 Röhrchen.

Ueber die Beziehungen der dem Primordialcranium auf- und angelagerten Knochenstücke werde ich am Schlusse einige Bemerkungen machen. Für's erste lag mir daran, eine möglichst genaue

Darstellung der einzelnen Theile zu geben, damit von da aus einmal weitergegangen werden kann. Eine Vergleichung mit den Knochen anderer Physostomen habe ich nur hin und wieder vorgenommen. Diese Beschränkung möchte ich theils mit der Unzulänglichkeit des mir zu Gebote stehenden Physostomen-Materials, theils auch mit dem Umstande motiviren, dass eine Ausdehnung der Vergleichung die Aufgabe dieser Arbeit alterirt haben würde. Wir kennen bis jetzt noch zu wenig vom Cranium der Mehrzahl der Physostomen, als dass wir von einem Ueberblicke über das Kopfskelet dieser Abtheilung sprechen könnten. Auch die mir bekannten grösseren Sammlungen des Continentes bieten ihr Material meist in einer Weise dar, dass gerade das Kopfskelet, und namentlich die Seitentheile des von anderen Knochencomplexen überlagerten Craniums einer Untersuchung unzugänglich sind [1].

Vom Visceralskelet.

Das Visceral- oder das Kiefer-Kiemenskelet sondere ich in den Kiefergaumenapparat und die Kiemenbogen. Ersterer besteht aus dem Palatoquadratknorpel und den an ihm enstandenen Ossificationen, dann den oberen Kiefertheilen und dem Unterkiefer.

Der Palatoquadratknorpel ist in seiner vollen Continuität vorhanden, mehr als beim Hechte oder bei Salmonen, besonders an seinem vorderen Abschnitte (Fig. 6 π), der mit dem Ethmoidalknorpel articulirt. An dieser Stelle besitzt der Knorpel einen Vorsprung, während sein vorderster Abschnitt vom Palatinum (Fig. 1 *pal*) umfasst wird. Dieses stellt einen nach vorn zu stark verjüngten

---

[1]) Seit einer Reihe von Jahren bediene ich mich bei der Aufstellung von Teleostierskeleten einer andern Art als der üblichen. Das Kiemenskelet mit dem Zungenbeinbogen wird vom übrigen Kopfskelet separirt, letzteres in der Medianebene mit einem guten Sägeschnitt halbirt, und die eine meist etwas grössere Hälfte mit der Wirbelsäule in Zusammenhang gelassen. Dadurch bietet eine Seite den Einblick in die Schädelhöhle. Die andere Hälfte wird beim Bestehen reichlicheren Knorpels in Weingeist aufbewahrt, wobei noch weitere Zergliederungen vorgenommen werden können. Ist der primordiale Knorpel geschwunden, so kann auch diese Hälfte, am besten unter Ablösung des Kiefergaumenapparates in beliebiger Weise, trocken, für sich, oder mit dem Hauptpräparate zusammen aufgestellt werden. So ist es möglich schon an einem einzigen Exemplare aus der Sammlung einen Einblick in die wichtigsten Verhältnisse der Architectur des Kopfskeletes zu gewinnen, ohne dass das montirte Präparat zerstört wird.

Knochen vor, der mit einer Verdickung der Seite des knorpeligen Rostrums anliegt, und vorwärts mit dem Maxillare articulirt. Er trägt an einer vorspringenden Kante eine Reihe feiner Zähnchen, die mit denen des Praemaxiliare übereinstimmen. Nach hinten erstreckt sich der Gaumenknorpel einmal medial mit einem plattenartigen Vorsprunge zum Boden der Orbita, dann lateral mit einer bedeutenden Verdünnung zum Quadratum, welches den ossificirten hintersten Abschnitt des Palatoquadratknorpels bildet. An seinem hinteren Rande besitzt das Quadratum (Fig. 1, Fig. 6 *q*) einen von oben her eindringenden Einschnitt, von einem aufwärts gerichteten, über das Quadratum hinausragenden, zugespitzt endenden Fortsatz überlagert. In den Einschnitt bettet sich das Symplecticum. Das Quadratum hängt durch Knorpel mit dem Metapterygoid zusammen, welches, wie bereits von Huxley bei Esox dargethan, aus einer Verknöcherung jenes Knorpels hervorgeht. Vom hinteren Rande des Metapterygoid ragt eine ansehnliche Knorpelplatte (Fig. 6 *p*, vergl. auch Fig. 1) gegen das Präopercnlum und deckt hier einen Theil des Hyomandibulare. Dieser Knorpel fehlt bei Lachsen und bei Esox, indem hier dem Metapterygoid eine relativ geringere Ausdehnung nach hinten und aufwärts zukommt. Auf der Oberfläche des Knochens verläuft quer eine Kante, die sich in der Mitte am bedeutendsten erhebt, sie scheidet eine laterale oder faciale Fläche von einer medialen, orbitalen, welche den Boden der Orbita bilden hilft. Die erstere Fläche entspricht zugleich dem grösseren Theile des Knochens; die letztere dem kleineren. Ein fast rechtwinkeliger Ausschnitt springt von vorn und median ein, und wird vom Entopterygoid ausgefüllt. Durch die Ossification des Metapterygoid aus einem Theile des Palatoquadratknorpels wird die Verschiedenwerthigkeit dieses Knochens im Vergleiche mit den beiden anderen Pterygoid-Knochen dargethan. Denn das Ecto- wie das Entopterygoid sind ohne Betheiligung von Knorpel. Letzteres (Fig. 1 *ep*) wird vom Gaumenknorpel vorn eine Strecke weit bedeckt, liegt somit hier unter demselben, indess es hinten an den vorderen Rand des medianen Theils des Metapterygoid grenzt. Bei den Salmonen tritt es hinten noch unter den letzteren Knorpel. Dadurch erscheint es als eine der unteren Fläche des Palatoquadratknorpels zukommende Knochenbildung und zeigt bei Lachsen ein primitiveres Verhalten als bei Alepocephalus. Es bildet den grössten Theil des Bodens der Orbita.

Das Ectopterygoid (Fig. 1 *ecp*) ist in seiner Gestalt mehr jenem

von Esox ähnlich. Vorn tritt es zum Palatinum und schiebt sich etwas unter dasselbe, so dass es recht fest verbunden erscheint. Man hat es in neuerer Zeit als »Jugale« aufgefasst, eine Deutung, deren Zulässigkeit ich hier nicht besprechen will. Jedenfalls aber wird es mit dem Entopterygoid als von dem Metapterygoid sehr verschieden zu beurtheilen sein.

Von den Oberkieferknochen ist das Praemaxillare (Fig. 1 *px*) zwar nicht sehr ansehnlich, begrenzt aber doch den grössten Theil des Oberrandes der Mundspalte. Median am stärksten, verjüngt es sich lateral und legt sich dabei dem Unterrande des Maxillare an. Wie bekannt, trägt es eine Reihe feiner Zähne, die dem Maxillare abgehen. In seiner Beweglichkeit ist es an jene des Maxillare geknüpft. Das Maxillare (Fig. 1 *mx*) ist ein schmaler, schwach gekrümmter Knochen. An der Unterseite seines massiveren vorderen Dritttheiles besitzt er eine Rinne, zur Aufnahme des Praemaxillare, das hintere dünnere Ende des Knochens wird von einem kürzeren Knochen von oben her theilweise überlagert (Fig. 1 *smx*). Es ist das Supramaxillare der Autoren. Hinten breiter und abgerundet verschmälert sich dieser Knochen nach vorn und krümmt sich dabei aufwärts und vorwärts, allmälig in eine kurze Spitze auslaufend. Gegen dieses gekrümmte Ende verläuft auch ein kielförmiger Vorsprung. Mit dem Maxillare steht das Supramaxillare vorwiegend durch den gemeinsamen Integumentüberzug in Verbindung. Doch ist hinten noch ein Bändchen zwischen beiden Knochen bemerkbar. Auch gibt das vom Unterkiefer aus zur Innenfläche des Maxillare abgehende Band einige Züge zum Supramaxillare, so dass beim Abziehen des Unterkiefers, und dem damit erfolgenden Oeffnen des Mundes das Supramaxillare mit seinem vorderen freieren Theile sich etwas hebt. In der von der Krümmung des Supramaxillare gebildeten Bucht liegt ein zweiter kleinerer Knochen dem Maxillare auf. Er ist von ovaler Gestalt (Fig. 8 *sx*) mit dem Supramaxillare gemeinsam vom Integumente überzogen, oder eigentlich in dasselbe eingebettet, so dass er mit dessen Abtrennung entfernt wird. Der Knochen besitzt nur feine concentrische Linien als Relief, und stimmt auch sonst so vollständig mit den Schuppen des übrigen Körpers überein, dass ich nicht anstehe ihn als eine Schuppe anzusehen. Auch die weichere Beschaffenheit theilt er mit den Schuppen, von denen er also die einzige am Kopfe vorkommende repräsentirt, wenn man das auf dem Schädeldache beschriebene Knochenplättchen oder die Infraorbitalia nicht ebenfalls als wenn auch modificirte Schuppen gelten lassen will.

Jedenfalls ist jenes zweite Supramaxillare in einem primitiveren Zustande.

Das Verhalten der beiden Supramaxillaria stimmt am meisten mit bei Clupeiden Bestehendem überein. Clupea vulgaris besitzt beide Knochen in der gleichen Lage. Der grössere entbehrt aber der bei Alepocephalus vorhandenen Sculptur, diese ist nur ganz schwach angedeutet. Das bei letzterem nach vorn gekrümmte Ende ist gerade, parallel mit dem Maxillare vorwärts gerichtet. Das bei Alepocephalus schuppenförmige Stück ist nur an seinem hinteren Theile jenem ähnlich, vorn ist es in ein massives Stäbchen ausgezogen, welches bis nahe an die Articulationsstelle des Maxillare reicht. Dadurch ist die Aehnlichkeit mit einer Schuppe aufgehoben, es ist aber interessant zu sehen wie eine, in einem Falle ganz indifferent erscheinende Schuppe in einem zweiten Falle durch ein wohl differenzirtes Knochengebilde vertreten ist.

Am Unterkiefer ist das Relief bemerkenswerth. Hinter dem Gelenk beginnt ein leistenartiger Vorsprung und erstreckt sich äusserlich über das Articulare auf das Dentale (Fig. 1 *d*) bis zu dessen vorderem Ende. Er trennt an beiden Knochen, die überaus dünn sind, eine höhere laterale Fläche von einer schmaleren unteren, die am Dentale in eine Rinne umgeformt ist. In dieser Rinne liegen die nach hinten gerichteten Mündungen von sechs, von vorn nach hinten an Länge zunehmenden, vom Knochen abgehenden Röhrchen des Hautcanalsystems. Unter dem Articulare findet sich ein ansehnlicher Angularvorsprung. Ein Angulare scheint aber mit dem Articulare innig verschmolzen zu sein. Vom Articulare aus erstreckt sich medial von der oben erwähnten äusseren Kante gelagert der MECKEL'sche Knorpel, anfänglich von 2 Mm. Dicke, beim Uebergange in's Dentale jedoch auf 3 Mm. zunehmend. Nach dieser Anschwellung findet dann wieder eine rasche Abnahme der Stärke des Knorpels statt. Die Zähne des Dentale bilden eine jener des Praemaxillare ähnliche Reihe, und sind wie jene und die des Palatinum an ihrer Spitze stark einwärts gekrümmt, so dass sie als hakenförmig bezeichnet werden dürfen. Das Hyomandibulare ist jenem von Esox sehr ähnlich, und führt in seinen drei Fortsätzen ansehnliche Knorpelreste, welche wie Strahlen von der Mitte des Knochens unter bedeutender distaler Verbreiterung ausgehen (vergl. Fig. 7). Der sehr breite Gelenkfortsatz (*c*) ist besonders an seinen beiden Rändern verdickt, und indem hier auch der Knorpel im Innern des Knochens stärker ist, als an der dazwischen liegenden Strecke, ge-

winnt es den Anschein, als ob zwei Knorpelstrahlen, einer vorn, der andere hinten, in die Bildung dieses Fortsatzes einträten. Der Opercularfortsatz (*o*) ist lang und schlank; am längsten und auch am dicksten ist der zum Symplecticum laufende Fortsatz (*s*), der mit einem ansehnlichen frei liegenden Knorpelstück endet. — Das Symplecticum ist 16 Mm. lang, nur mit einer dünnen Knochenscheide versehen, griffelförmig, und dadurch von jenem von Esox verschieden.

Die Theile des Opercularapparates (vergl. Fig. 1) sind von ausnehmender Dünne und Zartheit. Vielleicht steht damit die wenig genügende Darstellung in der von Valenciennes gegebenen Abbildung des Alepocephalus in Zusammenhang. Das Operculum bietet gegen das Hyomandibulare eine freie überknorpelte Gelenkfläche, und verläuft, nahe an seinem unteren Rande mit einem scharfen aber feinen Kantenvorsprunge versehen, nach hinten in eine zarte feinzerfaserte, äusserlich etwas gewölbte Platte aus. Der Knorpel an der Gelenkfläche ist übrigens nicht etwa ein dünner Ueberzug, sondern dringt conisch zugespitzt etwas in's Innere des massiveren Gelenkendes ein. Am Praeopercnlum (Fig. 1 *pp*) ist nur der die äussere gekrümmte Kante bildende Theil etwas massiv, oben läuft derselbe in ein schlankes Stäbchen aus, welches hinter die äussere Leiste des Hyomandibulare sich anschliesst. Der hintere freie Rand des breiteren Theiles des Knochens ist theilweise gleichfalls fein zerfasert, und wird erst unten und nach vorn hin wieder ganz, wobei von der Mitte der Länge des Knochens her feine Strahlen auf ihn auslaufen. Der bei Esox sehr ansehnlich entwickelte, gegen das Symplecticum gerichtete Fortsatz ist ein ganz unansehnlicher aber doch constanter Vorsprung, der bei Salmo gänzlich fehlt. Das Subopercnlum (*sp*) ist ein ganz lose, mit der Unterfläche des Praeopercnlum verbundenes, längliches, quer gelagertes Plättchen, mit oberem concaven, unterem convexen Rande, distal gleichfalls in feine Fäserchen aufgelöst. Länger, aber etwas schmaler ist das Interopercnlum (*ip*), am hinteren Rande wenig ausgezackt, vorn zugespitzt, und hier von dem Ligamente umfasst, welches die Verbindung mit dem Unterkieferwinkel vermittelt[1]).

---

[1]) Die Beständigkeit des Zusammenhanges des Interopercnlums durch einen starken ligamentösen Strang mit dem Angulare des Unterkiefers, lässt die Vermuthung entstehen, dass in dieser Verbindung auch eine morphologische Beziehung ausgedrückt sei. Mag dieses Band auch unter der Wirkung einer functionellen Nothwendigkeit sich ausgeprägt haben, etwa in der Art, dass dem Interopercnlum als dem untersten Theile des gesammten Deckelapparates eine feste, eine Ablösung hindernde

Kiemenskelet und Zungenbein.

Bevor ich die Skeletbildungen dieses Abschnittes beschreibe muss ich den ganzen mit Weichtheilen überkleideten Apparat vorführen, um einige bemerkenswerthe Verhältnisse daran hervorzuheben. Die weiten Kiemenspalten sind bekannt. Da sie bis nahe an die relativ sehr langen Capulae reichen, empfängt der mediane Abschnitt des

---

Verbindung mit dem übrigen Kopfskelet zukommen müsse, so ist damit noch keineswegs einzusehen, warum gerade dem Unterkiefer die Rolle eines Fixationspunctes zugetheilt ist. In sehr vielen Fällen ist auch das physiologische Bedürfniss gerade dieser Verbindung gar nicht verständlich. Dadurch wird die Frage erweckt ob denn das Interopercnlum nicht vielleicht ein dem Unterkiefer angehöriger Skelettheil sei. Ich habe gezeigt, dass auch dem Unterkiefer — bei Selachiern — Knorpelstücke angefügt sein können, die nur als Radien desselben zu deuten sind, und die im Zusammenhange mit dem von mir auch am Oberkieferknorpel — in den Spritzlochknorpeln — nachgewiesenen Radien die letzten Spuren von Einrichtungen sind, welche auf einen gleichartigen Bau, und damit auch auf eine gleichartige Function des Kieferbogens mit den Kiemenbogen hinweisen. Ob ein solches Stück nicht im Interopercnlum zu suchen sei, möchte ich als Frage aufwerfen. Eine bestimmte Antwort kann noch nicht gegeben werden, aber die Thatsachen liegen auch noch nicht so, dass eine Verneinung wahrscheinlich wird. Das Interopercnlum kommt mit dem Opercnlum schon den Sturionen zu, ist eine sehr alte Einrichtung. Es fehlt auffallender Weise bei Polypterus, der hingegen Jugularplatten besitzt, und daran schliessen sich fossile Crossopterygier an. Das anscheinend compensatorische Verhalten von Interopercnlum und Jugularplatten gibt der Vermuthung Raum, dass hier noch innigere Beziehungen bestehen möchten. In der Erforschung und Feststellung dieser Verhältnisse liegt sicher noch eine bedeutende Aufgabe vor. (Vergleiche meine hierüber gemachten Bemerkungen in den Untersuchungen z. vergl. Anat. der Wirbelthiere III. pag. 207 Anmerk.) — Bei diesem Anlasse möchte ich einem verbreiteten Irrthume begegnen. Man pflegt Versuche zur Anbahnung einer Vergleichung, und damit zu einer Erklärung, von minderem Werthe zu halten, als Urtheile, welche denselben Gegenstand so obenhin abthun, indem sie ihn als einen schon erledigten behandeln. In unserem Falle würde sich so die Meinung, dass der Opercularapparat etwa ein »System von Hautknochen« vorstelle, der kritischeren Auffassung entgegenstellen. Man verwirft die letztere weil sie noch nicht in allen Puncten erwiesen ist, und zieht die andere vor, in der stillen Voraussetzung, dass sie erwiesen wäre. Ist aber denn wirklich Etwas davon erwiesen? Für das Opercnlum ist es bei dem Vorkommen eines Knorpelrudimentes sicher, dass es nicht einen einfachen Hautknochen, etwa eine modificirte Schuppe bildet, und die Vergleichung mit Selachiern lässt sehr complicirte Verhältnisse erkennen. Dann ist denn wirklich mit der Behauptung, jene Knochen seien »Hautknochen« etwas erklärt, etwas gegeben, was Form, Anordnung und Verbindung dieser Theile irgend verständlich machte? Die Methodik der vergleichenden Anatomie zeigt sich an diesem Beispiele noch sehr der Ausbildung fähig.

Kiemenapparates eine bedeutendere Länge. Die an der Unterfläche der medianen Partie aus Muskeln, dem Kiemenarterienstamm und dem Herzen bestehenden Weichtheile sind hier zu einem Längswulste vereinigt, der von dem Schultergürtel aus sich nach vorn erstreckt, und nur mit einer ganz schmalen Strecke der ventralen Fläche der Copulae anliegt. Das ihn überkleidende, hinten noch Schuppen tragende Integument setzt sich von der Seite dieses Wulstes aus direct auf die Kiemen fort. Vorn tritt vom Zungenbein her ein 26 Mm. langer Knöchen in den zugespitzt endenden Theil des Wulstes, und bildet zwei seitliche divergirende Längskanten, so dass er mit einer nach hinten sich allmälig verbreiternden Fläche zu Tage tritt. Es ist der »Zungenbeinkiel« der Autoren. Parker hat ihn als Basibranchiostegal bezeichnet: Cuvier als Queue de l'os hyoïde. In der Mehrzahl der Fälle bildet er eine senkrechte Lamelle. Die Gestalt, die er bei Alepocephalus besitzt, ist somit eine eigenthümliche. Er dient, wie sonst, zur Insertion der subbranchialen Muskulatur, und hat weder zur Membrana branchiostega noch zu den Kiemenbogen irgend eine Beziehung.

Die Kiemenblättchen sind von 2—3 Mm. Länge. Sie besetzen an den ersten zwei Kiemenbogen alle Glieder mit Ausnahme des obersten, und gehen oben als ganz kurze Fortsätze, wie kleine Knötchen erscheinend, vom ersten auf den zweiten und vom zweiten auf den dritten Kiemenbogen über. Auch auf den vierten Bogen erstreckt sich vom dritten her eine solche Papillenreihe, setzt sich aber nicht in die Kiemenblättchenreihe dieses Bogens fort, sondern läuft auf der Vorderseite des dritten Gliedes desselben aus. Die Kiemenblättchenreihe des vierten Bogens ist einfach, und kommt nur dem zweiten Gliede zu. Auch am dritten Bogen beginnt der Blättchenbesatz erst am zweiten Gliede.

Auf der Innenseite des Kiemenbogenapparates findet man den aus Knochenstäbchen gebildeten Besatz in ziemlicher Ausbildung, wenn auch nicht so mächtig als bei manchen Clupeiden entfaltet. Die das bekannte Gitter zum Schlusse der weiten Kiemenspalten vorstellenden Stäbchen sind am ersten Kiemenbogen am längsten (6—7 Mm.), und nehmen nach hinten ab. Sie bilden eine einfache Reihe, zu der am dritten Gliede jedes Bogens eine aus Gruppen kurzer Knochenzähnchen bestehende zweite kommt. Der zweite Bogen verhält sich ähnlich, nur beginnt die zweite Reihe der kurzen Zähnchen schon am zweiten Gliede. Am dritten Bogen sind zwei Reihen der Zähnchen in ziemlich gleicher Ausbildung, indem die

vordere aus kürzeren, die hintere aus längeren Zähnchen als am vorhergehenden Bogen besteht. Am vierten Bogen endlich ist die vordere Zähnchenreihe unansehnlicher als die hintere, die aus langen, starken und etwas gekrümmten Zähnchen besteht und damit gegen eine ähnliche Zähnchenreihe gerichtet ist, welche dem Vorderrande des fünften Kiemenbogens ansitzt. Dieser noch ziemlich massiv gebaute Bogen krümmt sich aufwärts und vorwärts, und bildet, dem Ende des vierten angeschlossen, einen ansehnlichen Vorsprung, der in dem hintern Theil der Kiemenhöhle, dicht vor dem Schultergürtel, schon nach Oeffnen des Kiemendeckels bemerkbar ist. Eine dünne, diesen Vorsprung bedeckende Muskelschicht ist äusserlich von der dunklen, die Kiemenhöhle etc. auskleidenden Membran überzogen. Die zwischen dem vierten und fünften Bogen befindliche Spalte — letzte Kiemenspalte — erstreckt sich nicht in der ganzen Ausdehnung der Bogen nach aufwärts, sondern endet mit dem ersten (resp. zweiten) Glied des vierten Bogens. Dadurch wird in der Fortsetzung des Einganges zur vierten Kiemenspalte ein vorwärts und median gerichteter Raum gebildet, der blind geschlossen ist. Den Eingang zu diesem Recessus halten die Knochenstäbchen der letzten Kiemenspalte besetzt, die hier mit ihren freien Enden vorragen. Ueber den letzten Kiemenbogen her zieht sich die Schleimhaut mit vielen feinen Fältchen, gegen die aus der Spalte hervorsehenden Stäbchen und am vierten Bogen geht je ein Fältchen zu jedem der Knochenstäbchen, welche seinem Hinterrande ansitzen. An dem aufwärts gekehrten Theile desselben Bogens besitzt die Schleimhaut 6—7 Querfalten, die Unebenheiten darbieten. Damit empfängt der hintere seitliche Theil der Rachenhöhle eine ziemliche Complication (vergl. Fig 9). Hierzu kann endlich noch der Besatz der oberen Endglieder des dritten und vierten Bogens mit feinen Knochenhöckerchen (Zähnchen) gerechnet werden (*a*, *a*). Sie stellen obere Schlundzähne vor. Eine vom vierten Bogen nahe an dessen Basis beginnende Schleimhautfalte erhebt sich aufwärts bedeutender und trennt damit den zur letzten Kiemenspalte führenden Raum vom vordern Raum der Rachenhöhle. In Fig. 9 ist dieser Befund deutlich zu ersehen. Bevor ich auf die Beurtheilung dieses Befundes eingehe, will ich einer ganz ähnlichen, wenn auch nicht so scharf ausgeprägten Einrichtung gedenken, die bei Clupea vulgaris besteht. Der mächtige Reussen-Apparat der inneren Kiemenbogenzähnchen ist in seinen allgemeinen Verhältnissen längst bekannt, allein auf einiges Detail desselben ist hier nöthig zurückzukommen. Die durch

die langen Zähnchen vorgestellten Kämme bilden vom ersten bis zum dritten Kiemenbogen einfache Reihen. Die der vorderen Bogen sind länger als die der hinteren. Mit der Abnahme an Länge werden die Zähnchen breiter, und dies Verhalten ist am vierten, mehr noch am fünften Bogen ausgeprägt. Am dritten Bogen ist noch eine zweite Reihe von Zähnchen am oberen Stücke entfaltet. Sie stellen niedrige Blättchen vor und am vierten Bogen ist diese zweite hintere Reihe längs des ganzen Bogens entfaltet, so dass die letzte Kiemenspalte an ihren beiden Rändern von blattartigen Zähnchen begrenzt ist[1]). Diese Kiemenspalte setzt sich zwar ebenso wie die anderen dorsalwärts fort, bietet aber bezüglich ihrer Umgebung ganz andere Verhältnisse dar. Ihr oberer Abschnitt liegt nicht schräg von vorn nach hinten, wie jener der übrigen, sondern fast senkrecht, und von der Decke der Rachenhöhle her tritt die Auskleidung der letzteren mit einem gewulsteten Rande vor die Spalte, und umgrenzt dieselbe von vorn, medial und oben her, wobei der Wulst zugleich über die Reihe der breiten aber niedrigen Blätter des letzten Bogens sich hinweglegt. Durch diesen Wulst wird der Eingang zu einem Raum gebildet, der längs des oberen Abschnittes der letzten Kiemenspalte liegt, theilweise auch durch den oberen Theil der letzten Kiemenspalte nach aussen communicirt, anderntheils aber, indem er sich an dem obersten Stücke des letzten Kiemenbogens, medial davon nach vorn krümmt, mit einem Blindsacke endigt (Fig. 12, 5). Dieser Sack besitzt eine muskulöse äussere Wandung, die an den letzten Kiemenbogen befestigt ist.

In dieser Einrichtung gibt sich im Wesentlichen derselbe Befund zu erkennen wie bei Alepocephalus. Auch die den Eingang in diesen Recessus umziehende Schleimhaut bildet Falten, die mit Papillenreihen besetzt sind, und am vorderen Umfange des Eingangs ist eine Höckerbildung wahrnehmbar.

Wir treffen somit bei Clupea wie bei Alepocephalus eine über der letzten Kiemenspalte befindliche Ausbuchtung der Rachenhöhle, welche medial und vorwärts gerichtet, den Beginn einer Spiraltour andeutet. In physiologischer Beziehung ist die Bedeutung dieser Einrichtung schwer zu ermitteln. Die den Recessus auskleidende Membran zeigt nur einen dichten Besatz mit feinen und langen Papillen, sonst keine etwa auf eine respiratorische Leistung abzie-

---

[1]) Die Zähnchenkämme der letzten Spalte sind schon von Troschel beschrieben worden. Vergl. Archiv für Naturgeschichte. 1852. pag. 231.

lende Einrichtung, dagegen sind die den Spaltenrand begrenzenden Kämme von Knochenblättchen bedeutend entfaltet. Bei Alepocephalus sind es Stacheln, welche, die Spalte umziehend, den grössten Theil des Binnenraumes des Recessus ausfüllen, und mit ihren Spitzen gegen den Eingang desselben gerichtet sind (vergl. Fig. 9). Durch die Vertheilung von Hartgebilden an einer Strecke der Wand des Recessus könnte man im Zusammenhalte mit der muskulösen Wand der Tasche die Meinung gewinnen, dass hier ein Apparat zur Zerkleinerung von Ingestis vorliege, eine Art von Trituritionsorgan. Schon Hyrtl kam auf den Gedanken, dass dem Apparat bei Clupeiden mehr eine mechanische Leistung zukomme, und wenn wir uns vergegenwärtigen wie die so verbreiteten »Ossa pharyngea inferiora« gleichfalls dieser Function durch Zahnbesatz dienen, kann jene Vorstellung nur gehoben werden. Immerhin aber dürften zu ihrer Begründung noch viele Thatsachen fehlen.

In morphologischer Beziehung stehen vorzüglich die durch Hyrtl's Untersuchungen bekannt gewordenen Umbildungen des vierten Kiemenbogens und seiner Adnexa zur Vergleichung, und da bietet die hier mitgetheilte Einrichtung unzweifelhaften Anschluss. Es sind die bei Clupeiden beschriebenen Gebilde[1], welche als accessorische Kiemenorgane, in ihrer hochgradig, zu einem spiral eingerollten Canale ausgebildeten Form als »Kiemenschnecke« bezeichnet werden. In den beiden von mir erwähnten Fischen ist zwar jener Ausbildungsgrad, wie er bei Lutodeira, Meletta und Chatoessus besteht, nicht vorhanden, aber die Einrichtung entspricht vollkommen den bei anderen beschriebenen, minder entfalteten Formen, so z. B. bei Kowalia albella, und Clupanodon aureus. Die allgemeine Uebereinstimmung des Befundes bei den Alse mit dem von Alepocephalus wird aber durch manche specielle Differenzen modificirt. Bei Clupea reiht sich das Organ viel enger an die von Hyrtl bei Clupeiden beschriebenen an, als an jenes bei Alepocephalus. Ersteres kann nämlich, wie es auch Hyrtl that, als eine Ausstülpung der oberen Schlundwand angesehen werden. Er sagt von Meletta thryssa, dass diese Ausstülpung »unmittelbar über den unteren Schlundknochen beginnt, und sub forma eines weiten und sehr dickwandigen Canals,

[1]) Ueber die accessorischen Kiemenorgane der Clupeaceen. Denkschr. der math. naturwiss. Klasse der k. Akad. zu Wien. Bd. X. 1855. Ueber besondere Eigenthümlichkeiten der Kiemen und des Skeletes, und über das epigonale Kiemenorgan von Lutodeira chanos. Ebenda. Bd. XXI. 1862.

anfangs nach vorn, dann nach einwärts und zuletzt nach rückwärts und auswärts läuft, und somit einen schneckenartig gekrümmten Gang darstellt, welcher der Form nach, von der bei Heterotis Ehrenbergii vorkommenden, vielfach gewundenen Kiemenschnecke, nur durch seine einfache Krümmung, und durch die horizontale Lage seiner Ebene differirt«[1].

Das Organ von Clupea wendet sich nur aufwärts und weniges vor- dann etwas medianwärts (vergl. Fig. 12, welche die Ansicht von oben gibt) und vielleicht ist diese geringe Ausbildung, die übrigens nicht unbedeutender ist, als bei manchen andern von Hyrtl Aufgefundenen, die Ursache gewesen, dass derselbe bei einer »Alausa vulgaris aus dem Nil« keine Spur des Organes zu entdecken vermochte. Was das Organ von Alepocephalus betrifft, so ist dasselbe vornehmlich durch den Mangel einer oberen häutigen Umwandung von jenem der Alse verschieden, und trennt sich dadurch auch von jenen andern durch Hyrtl bei Clupeiden bekannt gewordenen Formen, bei denen nur die Schlundwand eine Rolle spielt. Das modificirte Ende des vierten Kiemenbogens, gibt dabei nur eine Stütze für die Seite des Organs ab, und geht nicht direct in das Dach von dessen Hohlraum ein. Dadurch werden die Beziehungen zwischen beiderlei Organen auseinander gerückt und Alepocephalus entfernt sich von den Clupeiden. Würden wir nach verwandteren Einrichtungen uns umsehen, so könnten nach meiner Meinung nur solche in Betracht kommen, bei denen das Organ eine knorpelige Wandung besitzt, die vom vierten Kiemenbogen resp. von dessen oberstem Stücke ausgeht. Ein solches Verhalten bietet die Kiemenschnecke von Heterotis Ehrenbergii. Hyrtl sagt darüber: »die knorpelige Röhre hängt mit dem mittleren und oberen Gelenkstücke des vierten Kiemenbogens zusammen, und scheint eine unmittelbare Fortsetzung desselben zu sein, indem diese sich zu einer Knorpelplatte verlängern, welche durch Einrollung eine Röhre bildet, die jedoch nicht vollkommen geschlossen ist«. Schon daraus erhellt, dass eine andere Einrichtung als bei den Clupeiden vorliegt, aber auch eine solche, die mit Alepocephalus in der Betheiligung des oberen Abschnittes des vierten Kiemenbogens Uebereinstimmung bietet. Es wäre sonach das Organ von Alepocephalus ein Repräsentant eines minder ausgebildeten Zustandes, jenes von Heterotis

---

[1]) Beitrag zur Anatomie von Heterotis Ehrenbergii C. V. Denkschr. der math. naturw. Klasse der k. Akad. d. Wiss. in Wien. Bd. VIII. 1855.

stellte dagegen eine höhere Entwickelung derselben Einrichtung vor. Somit können die »accessorischen Kiemenorgane«, soweit sie die sogenannten Kiemenschnecken herstellen, in zwei parallele Gruppen gesondert werden [1].

a) Das Organ lehnt sich an das verbreiterte Endglied des vierten Kiemenbogens, und wird wesentlich von häutigen Wandungen umschlossen. Clupeiden. Die Anfänge dieser Bildung bieten Kowalia, Clupanodon und andere, denen nach dem oben Dargelegten auch Clupea vulgaris beizuzählen ist. Ausgebildeter ist dasselbe bei Meletta thryssa, Chatoessus chacunda und Lutodeira chanos, bei denen es spiralig eingerollt vorkommt.

b) Das Organ empfängt knorpelige Wandungen vom oberen Gliede des vierten Kiemenbogens. In geringerer Entfaltung besteht das Organ bei Alepocephalus. In mehrfache Spiralwindungen ausgewachsen erscheint es bei Heterotis.

In der höher ausgebildeten Form dieser Organe ist eine respiratorische Bedeutung in bestimmterer Weise erkannt worden, so bei Lutodeira durch Hyrtl aus dem Verhalten des Blutgefässsystems.

Bezüglich des Skeletes des Kiemengerüstes habe ich zuerst des Zungenbeinbogens zu erwähnen. Das erste Gliedstück (Copulare) desselben ist beträchtlich klein, das zweite gegen die Verbindung mit dem dritten sehr verbreitert, und wie das dritte stark abgeplattet. An beiden untersuchten Exemplaren zähle ich sechs Radii branchiostegi. Das Entoglossum ist ein zungenförmiger Knorpel (Fig. 9 *a*, Fig. 10 *e*), der nur an seiner Basis von einer dünnen Knochenlamelle umfasst wird, im Uebrigen nur vom Integumente bedeckt. Die vier daran sich reihenden Copulae werden nach hinten breiter und eine auf den beiden ersten vorhandene mediane Leiste flacht sich auf dem dritten ab, und ist auf dem vierten verschwunden. Die Rachenfläche desselben ist breit und schwach gewölbt. Wie der Zungenbeinbogen zwischen Entoglossum und der 1. Copula sich anfügt, so verbindet sich der 1.—3. Kiemenbogen mit je zwei Copulae. Der vierte Kiemenbogen ist dagegen der Seite der vierten Copula angelagert, welche fast völlig knorpelig ist. Diese setzt sich noch in ein langes Knorpelstück fort, dessen Seite auch der fünfte

[1] Es ist selbstverständlich, dass ich hierbei nicht die mannigfachen übrigen Modificationen der Kiemenbogen wie z. B. bei den Labyrinthobranchien, oder Umbildungen von Abschnitten der Rachenschleimhaut wie bei Saccobranchus etc. in Betracht ziehe; diese Gebilde scheinen den hier aufzuführenden morphologisch ganz fern zu stehen.

Bogen anliegt, hinter welchem der mediane Knorpel unter Bildung eines leichten Vorsprunges frei in die Schlundwand ausläuft (Fig. 9). Der 1.—3. Bogen besteht je aus vier Gliedern, von denen die Copularia immer kürzer werden. Am vierten Bogen fehlt das Copulare, wie gewöhnlich, dagegen ist das ansitzende zweite Stück bedeutend verbreitert, und am freien Ende knorpelig. Der fünfte Bogen wird nur durch Ein Stück vorgestellt, welches an Länge dem ersten Gliede des vorhergehenden gleichkommt. Es besitzt eine etwas vertiefte, am hinteren frei vorstehenden Rande fein gezähnelte Knochenplatte, die einen unteren Schlundknochen repräsentirt, freilich hier nur ein Theil dieses Knochens ist, den sonst das gesammte Rudiment des letzten Bogens bildet. Es ist kein etwa aufgelagertes Stück, sondern hängt mit dem Bogen unmittelbar zusammen, durch eine Ausbreitung der Ossification desselben gebildet. Mit dem oben erwähnten Stachelapparate der letzten Kiemenspalte hat diese Platte keine functionelle Beziehung. Untersucht man die Theile in situ, so findet sich die Platte von den Stacheln ganz gesondert, aus deren Bereiche gelagert.

Die oberen Enden laufen an den drei ersten Bogen in vorwärts gerichtete, ossificirte Spitzen aus. Eine hinter der Spitze beginnende Verbreiterung deckt das vordere Ende des nachfolgenden Bogens. Diese Verbreiterung des Endgliedes ist median gerichtet, und erscheint am dritten Bogen vom Ende rechtwinkelig abgesetzt, eine mediane vierseitige Lamelle vorstellend. Am vierten Bogen ist eine Volumzunahme gegen das Endglied wahrnehmbar. Er geht in letzteres mit einem ansehnlichen Knorpel über. Das Endglied selbst bildet wieder eine medial und vorwärts gerichtete breite Lamelle, welche in den vorderen spitzen Theil allmälig übergeht. An seiner Basis bietet das Endglied einen nach hinten sehenden kurzen Knorpelfortsatz. Dieser trägt eine mit kurzem Stiele beginnende 5 Mm. breite Knorpelplatte (Fig. 11 *a*), die nach hinten und abwärts gekrümmt ist. An den lateralen Rand dieser Platte, den Winkel zwischen ihm und dem Ende des ersten Gliedes des vierten Bogens füllend, lehnt sich das schaufelförmig verbreiterte und plötzlich verdünnte Ende des letzten Kiemenbogens, der, sich mit diesem Ende (Fig. 10 *s*, Fig. 11 *b*) zugleich medianwärts und etwas nach vorn gekrümmt zeigt. Die vom vierten Bogen nach hinten gehende Knorpelplatte deckt den Grund des oben beschriebenen Recessus. Auf sie stützen sich die letzten Stacheln, welche das Ende der Kiemenspalte umziehen. Man könnte diese Platte so, wie sie dem letzten

Bogen aufsitzt, als einen von diesem abgegliederten Theil ansehen, dazu fehlt aber die Berechtigung, indem solche Abgliederungen am letzten Bogen nicht beobachtet sind. Auch stossen die entsprechenden Ränder mit dünnen, zugeschärften Kanten gegen einander, und selbst der ligamentöse Zusammenhang ist mit dem letzten Bogen weniger fest als mit dem erwähnten Stücke des vorhergehenden. Deshalb ist es zukömmlicher zuvor nach einer anderen Deutung zu suchen. Eine solche bietet sich durch die Vergleichung mit dem nächst vorderen, dem dritten Bogen (Fig. 10, 3). Das bezügliche Gliedstück erscheint hier mit einem medianen Fortsatz ausgestattet, und diesem Fortsatze sehe ich die dem vierten Bogen angelenkte Knorpelplatte entsprechend an. Wie das ganze Glied, wenn auch kürzer, doch bedeutend massiver gestaltet ist, als das des dritten Bogens, so ist auch der erwähnte Fortsatz voluminöser, und in seiner Form der zu dem Recessus gewonnenen Beziehung gemäss umgewandelt. Auch die Beweglichkeit kann mit dieser Beziehung in Verbindung gebracht werden.

Dieses Verhalten der letzten Kiemenbogen ist von dem durch Hyrtl bei einer Reihe von Clupeiden beschriebenen in hohem Grade verschieden. Vornehmlich ist es das bedeutende Emportreten und die terminale Verbreiterung des fünften Bogens, wodurch bei Alepocephalus eine auffallende Einrichtung gebildet wird. Dann darf auch die Abgliederung einer Knorpelplatte vom vierten Bogen hier angeführt werden. Bei den eine Kiemenschnecke besitzenden Clupeiden dagegen besteht nur eine Verbreiterung des Endgliedes des vierten Bogens. Ich finde sie auch bei Clupea vulgaris, und zwar in einer Eigenthümlichkeit, deren von Hyrtl bei den anderen nicht gedacht wird. Jenes von einer Oeffnung durchbrochene Endstück (Fig. 13) ist vorn verknöchert, hinten knorpelig und besitzt an seinem Hinterrande einen lateral ziehenden Knorpelanhang (+) aber in unmittelbarem Zusammenhange. Von diesem Knorpel aus erstreckt sich ein Band herab zum Ende des unansehnlichen fünften Bogens. Dadurch scheint es als ob jener Knorpel dem fünften Bogen angehöre, eine terminale Fortsetzung desselben sei. Die Stelle, an der ich den Knorpelanhang finde, ist bei Alausa tyrannus durch einen Vorsprung ausgezeichnet, so dass vielleicht auch hier etwas ähnliches vorkommen mag. Jener Knorpel ist mit seinem Bande in der Begrenzung der letzten Kiemenspalte und stellt somit einen seltenen Fall von der Erhaltung des Rudimentes eines zweiten oder oberen Gliedstückes am fünften Kiemenbogen vor.

Mit diesem Vorkommen steht wohl auch das Vorhandensein der letzten Copula und eines davon ausgehenden, ähnlich wie bei Alepocephalus nach hinten gerichteten Fortsatzes in Zusammenhang. Es zeigt sich darin eine geringere Rückbildung des hintersten Theiles des Kiemenbogenapparates als bei den übrigen Teleostiern, bei denen der Abschluss durch die Ossa pharyngea inferiora, eben die umgestalteten Rudimente des letzten Bogens erfolgt. In ähnlicher Weise ist auch Alepocephalus anzusehen, denn wenn hier auch kein zweites Glied dem letzten Bogenstücke angefügt ist, so ist dieser doch in bedeutender Ausbildung und keineswegs, wie sonst, auf den Boden der Rachenhöhle beschränkt. Durch diese Verhältnisse wird an niedere Zustände erinnert, wie sie bei den Haien und Stören bestehen, deren Kiemenapparat durch eine hintere Fortsetzung der letzten Copula ausgezeichnet ist. Damit will ich nur auf Aehnliches hingewiesen haben, denn eine nähere verwandtschaftliche Beziehung geht daraus nicht hervor, wie schon aus dem ganz verschiedenen Umstande zu ersehen ist, dem die letzte Copula ihre Ausbildung zu verdanken scheint. Aber auch die Art der Ausbildung ist eine verschiedene, und da genüge es auf das massive Verhalten aufmerksam zu machen, welches bei Alepocephalus — auch bei Clupea — an der letzten Copula sich darstellt und welches geeignet erscheint den daran sich stützenden gleichfalls ansehnlichen beiden letzten Bogen ein solides Widerlager zu bieten.

Durch Alepocephalus vermehrt sich die Anzahl der Teleostier, in deren Skelet ansehnliche Reste des primordialen Knorpelskeletes sich forterhalten, und es ist sowohl das Cranium wie auch der Apparat der Kiemenbogen, welche durch jene Eigenthümlichkeit ausgezeichnet sind. Im Vergleich mit andern, Aehnliches bietenden Teleostiern, vornehmlich mit Salmo und Esox, ist jedoch bei Alepocephalus der Knorpel reicher vorhanden, betheiligt sich an der Masse der genannten Skeletabschnitte in viel grösserem Maasse als bei jenen, und besitzt überall, wo er von Knochen umlagert wird, in diesen nur eine dünne, schwache Umhüllung, die gerade ausreicht, um dem bezüglichen Abschnitte Stützfähigkeit zu verleihen. Diesen dünnen Knochenplättchen gegenüber erscheinen die Knochen des Hechtes, oder noch mehr jene der Salmonen als mächtige, selbst energischen Einwirkungen Widerstand leistende Bildungen.

Die Erwägung, dass dasselbe knorpelige Cranium, wie es uns hier bei Alepocephalus sehr vollständig erhalten ist, bei Selachiern ohne Knochenbeleg den Schädel vorstellt, dass dieselben knorpeligen Kiemenbogen auch bei diesen vorkommen, diese Erwägung könnte dazu führen, das Maass der Annäherung an die Selachier aus dem Knorpelvolum zu bestimmen, welches im Skelete jener Knochenfische existirt. Dann müsste Alepocephalus die niederste Stufe unter den Teleostiern vorstellen. Diese Consequenz deckt aber schon das Irrige der Voraussetzung auf, und wenn wir die Gesammtorganisation von Alepocephalus in Betracht nehmen, so werden wir von der Unzulänglichkeit des von dem Zustande eines einzigen Organsystems entnommenen, die höhere oder tiefere Stufe bestimmen sollenden Massstabes aufs Unwiderleglichste überzeugt werden. Bei der Frage nach dem Werthe des Knorpelskelets ist nicht blos der Zustand als Knorpel von Bedeutung, sondern ebenso der Befund der Form dieses Skeletes und nicht minder die an ihm befindlichen knöchernen Theile. Bezüglich des Formverhaltes haben wir zwar eine Reihe von Einrichtungen zu ersehen, welche an das Knorpelcranium der Selachier sich anschliessen, so das Gesammtrelief des ganzen hinteren Abschnittes (Occipital- und Labyrinthregion). Auch die Ethmoidalregion bietet nichts fremdes, und in ihrem Rostrum liegt sogar etwas gerade bei Selachiern sehr Ausgeprägtes vor. Aber jene Uebereinstimmungen mit dem Selachiercranium sind gemeinsam mit anderen, ja sogar den meisten Teleostiern, und deshalb wäre es verfehlt sie nur auf den niederen Zustand zu beziehen. Prüfen wir noch weiter, so begegnen wir sogar ganz bemerkenswerthen Differenzen. Von diesen will ich nur den Mangel basalen Knorpels in der Orbitalregion namhaft machen. Das Fehlen dieses Knorpels bezeichnet bei Alepocephalus einen von den Selachiern sich weit entfernenden Zustand, der mit einer bedeutenden, auf das Septum orbitale fortgesetzten Rückbildung sich angebahnt haben muss. Esox und Salmo stehen in dieser Hinsicht tiefer, indem jener Defect des Knorpelcraniums noch nicht eingetreten ist. Wir können also das Knorpelcranium nicht zu einer Annäherung von Alepocephalus an phylogenetisch niedere Zustände verwerthen.

Eine positive Instanz wird uns in den knöchernen Skelettheilen geboten. Die Zahl und Anordnung derselben, auch ihre speciellen Formbefunde sind nicht anders als bei anderen Teleostiern, wie oben im Einzelnen beschrieben ward. Es ist hierin der ganze Teleostiertypus voll und rein ausgeprägt, mit characteristischen Eigen-

thümlichkeiten, wie sie einzelnen Familien zukommen. Aus diesem Allen geht hervor, dass das reiche Maass von Knorpel in phylogenetischer Beziehung nicht verwerthet werden kann. Es wird nur auf die ontogenetische Anlage bezogen werden können, und wird dann als eine Weiterentwicklung dieser Anlage gelten dürfen. Diese Ausbildung des embryonalen Zustandes scheint hier durch die geringere Entfaltung des knöchernen Belegs minder beschränkt als bei Anderen, und so zeigen sich auch hier Knochen- und Knorpelskelet in jenem Nexus, der auch durch die phylogenetische Reihe uns offenbar wird.

Viel bedeutsamer werden uns die bei Alepocephalus bestehenden Verhältnisse des Skeletes für jene Fragen, welche die Osteogenese zum Gegenstande haben. Ich habe diese Puncte, zum Theil gestützt auf eine bei Alepocephalus vorgenommene Untersuchung, schon vor einer Reihe von Jahren besprochen [1] und später sind dieselben in einer unter meiner Leitung ausgeführten Arbeit zum Gegenstande genommen worden [2]. Ohne das dort Niedergelegte in extenso zu wiederholen, ist es doch nöthig auf das Hauptsächlichste zurückzukommen, um daraus die Bedeutung des Zustandes des Craniums von Alepocephalus für jene Fragen klar zu stellen. In der citirten Arbeit bin ich von der Verschiedenheit ausgegangen, welche man für die knöchernen Skelettheile bezüglich ihrer Genese annahm. »Man weiss, dass ein Theil der Knochen anfänglich knorpelig vorgebildet ist, dass diese knorpelige Anlage allmälig verknöchert, und dass schliesslich an die Stelle des Knorpels ein knöchernes Gebilde tritt. Von einem andern Theile der Knochen ist festgestellt, dass sie ohne knorpelige Anlage entstehen, und nur »»durch weiches Gewebe«« vorgebildet sind, welches man mit dem Bindegewebe zusammenstellt«. Die erste Abtheilung der Knochen hat man als primordiale oder primäre Knochen unterschieden, da sie aus dem knorpeligen oder Primordialskelete unmittelbar hervorgehen. Die Knochen der zweiten Abtheilung nannte man secundäre, da sie ausserhalb des primordialen Skeletes entstehen und keine unmittelbaren Beziehungen zu ihm besitzen. Man hat sie auch als Deck- oder Belegknochen bezeichnet, da von einem Theile von ihnen nachgewiesen war, dass er auf einer vom knorpeligen Skelet gebildeten Unterlage entsteht.«

---

[1] Jen. Zeitschr. Bd. III.

[2] A. Vrolik, Studien über die Verknöcherung und die Knochen des Schädels der Teleostier. Niederländ. Archiv f. Zoolog. Bd. I.

Damit präcisirte ich den Stand unserer damaligen Kenntniss und die darauf sich gründende Auffassungsweise der knöchernen Skelettheile.

Durch eine Reihe von Untersuchungen, deren Ergebnisse ich damals in der Kürze mittheilte, habe ich dargethan, dass ein und derselbe Skelettheil, der in einer höheren Abtheilung der Wirbelthiere aus einer knorpeligen Anlange hervorgeht, d. h. durch Verknöcherung dieses Knorpels, in den unteren Abtheilungen ein ganz anderes Verhalten darbietet. Der Knorpel erhält sich hier in verschiedenem Maasse, im niedersten Zustande vollständig, indem er von einer Knochenschicht scheidenartig umgeben ist. Wenn nun auch in diesem Falle bei oberflächlicher Betrachtung ein knöcherner Skelettheil vorliegt, so ist dieser doch in ganz anderem speciellen Befunde zu treffen, da das nur äusserlich bestehende Knochengewebe den darunter liegenden Knorpel vollkommen unversehrt liess. Dieses Verhalten ergibt sich übrigens auch, wie schon Bruch gezeigt hat, für die ersten Bildungszustände vieler Knochen der höheren Abtheilungen. Auch hier ist es nicht sofort die knorpelige Anlage, welche durch Knochen ersetzt wird, sondern es bildet sich zuerst — an den langen Röhrenknochen — eine dünne Scheide von Knochengewebe, welche den Knorpel umschliesst. Wenn nun das Characteristische des primären Knochens früherer Auffassung in der Ossification der knorpeligen Anlage besteht, so liegt in jenen Fällen, in denen der primordiale Knorpel sich unversehrt erhält, und nichts zur Herstellung des Knochens beiträgt, als dass er ihn, der auf dem Knorpel entstanden ist, ausfüllt, nichts vor, wonach ein solcher Skelettheil mit Bezug auf das genetische Verhalten seines Knochengewebes als primärer Knochen bezeichnet werde. Er ist ein primärer »Skelettheil« aber kein primärer »Knochen«, denn eben das knöcherne an ihm unterscheidet sich bezüglich seiner Entstehung in Nichts von einem andern aus Knochengewebe hervorgegangenen Gebilde, welches gar keine Beziehung zu irgend einer knorpeligen Unterlage erkennen lässt. Dies gründet sich auf die Gleichartigkeit des osteogenetischen Processes in histiologischer Beziehung, damit auch auf das Factum, dass bei der sogenannten Knorpelverknöcherung im älteren Sinne nicht wirklich der Knorpel ossificirt, sondern das Auftreten von Knochengewebe im Innern des Knorpels als »Knochenkern« immer von einer durch die Entstehung der Knorpelcanäle sich aussprechenden Betheiligung des Perichondriums begleitet ist. Ist auch noch nicht über allen Zweifel erhoben, ob die Knochenbildung aus-

schliesslich von dem mit jenen Canälen einwachsenden Gewebe aus erfolgt, so ist doch soviel sicher: dass nämlich das Knorpelgewebe nicht einfach in Knochengewebe sich umwandelt.

In dem vorliegenden Falle von Alepocephalus, der auch bei meiner früheren Behandlung dieses Thieres mir die bedeutendste Anregung gab, ist das Verhalten der als primäre und secundäre Knochen unterschiedenen Skelettheile bis zu einem gewissen Grade gleichfalls noch ein differentes. Die sogenannten secundären Knochen lassen sich von ihrer knorpeligen Unterlage ablösen. So die Parietalia, Frontalia, das Ethmoidale medium, das Parasphenoid und der Vomer. Am Kiefergaumenapparat zeigt das Palatinum, das Ecto- und Entopterygoid diesen Befund. Sie Alle liegen dem primordialen Knorpel nicht unmittelbar auf, sondern es findet sich meist noch eine, oft nur minimale Schicht von Perichondrium dazwischen. Wie die Knochen auch immer streng dem Relief des Knorpels sich angepasst haben, so ist durch jenes Verhalten doch ein gewisser Grad von Fremdartigkeit ausgedrückt. Aber an manchen Stellen ist es mir nicht gelungen auf Querschnittspräparaten Perichondrium wahrzunehmen z. B. am Palatinum, auch am Ethmoidale medium. Auf diesen negativen Umstand Gewicht zu legen verbietet mir der nicht vollkommen für eine derartige Untersuchung günstige Erhaltungszustand des untersuchten Craniums.

Dagegen zeigten die als primäre Knochen aufgefassten Elemente eine unmittelbare Anlagerung, und auf vielen Querschnitten verschiedener Stellen des Craniums fand sich das Knochengewebe in unmittelbarer Lagerung auf dem Knorpel. Ausser dieser Beziehung verdient noch ein anderes Verhalten Beachtung. Diese Knochen umschliessen nämlich den Knorpel, liegen ihm nicht blos auf, sondern greifen auch an der Innenfläche des Craniums auf ihn über. Der Knorpel ist so zwischen zwei Knochenblättern eingeschlossen, oder, für gewisse Knochen, auch noch vollständiger umwachsen. Endlich ist auch der so umknöcherte Knorpel an bestimmten Stellen, und zwar jenen, welche dem Ausgangspunct der Ossification entsprechen bedeutend dünner als an den davon entfernter liegenden Strecken.

Im Einzelnen betrachtet findet sich hierüber Folgendes vor: Indem ich vom wirbelkörperartig erscheinenden Occipitale basilare absehe, finde ich gleich an den Occipitalia lateralia den geschilderten Befund dargestellt. Die Ossification umgreift hier den seitlichen Rand des Hinterhauptsloches, und ebenso tritt sie in der Circumferenz

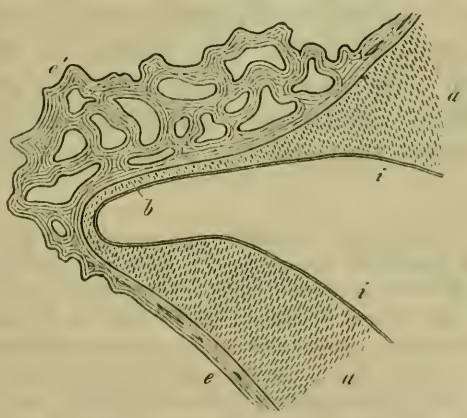
des Austrittsloches des N. vagus nach innen. Hier ist sie am stärksten und nimmt von da aus nach der Peripherie des Knochens allmälig ab. Innen umwandet der Knochen einen Theil des Labyrinthes (Strecken vom hinteren und vom äusseren Bogengang). Auch da wo das Knochengewebe am massivsten erscheint findet sich Knorpel von ihm umschlossen. A. Vrolik fand beim Lachse das erste Erscheinen des Knochens an dieser selben Stelle. Aehnlich verhält sich das Petrosum. Auch da ist Knorpel umwachsen, und die Austrittsstelle des Trigeminus und Facialis bietet die Brücke zur Verbindung der inneren und äusseren Knochenlamelle dieses Schädelelementes. Wieder ist beim jungen Lachse dieselbe Stelle der Ausgang der Ossification. Das Basisphenoid ist an seinen beiden oberen Schenkeln mit einer zusammenhängenden Knochenscheide umgeben, die nach unten in die oben (pag. 7) aufgeführte mediane Knochenplatte übergeht. Das Alisphenoid umgreift mit seiner äusseren Lamelle den Vorderrand des Knorpels (vergl. Fig. 4, 5), und tritt zur Innenwand, bis zum Basisphenoid herab. Aehnlich verhält sich das Orbitosphenoid, das mit dem anderseitigen in einer median zum membranösen Septum orbitale herabsteigenden Leiste zusammentritt. Von da aus tritt nach jeder Hälfte eine innere Lamelle. So wird auch hier ein Theil des Knorpelcraniums von zwei Lamellen umfasst. Am Ethmoidale laterale besteht eine vollständige Umwachsung einer Knorpelspange, welche das Durchtrittsloch des N. olfactorius zur Riechgrube lateral abschliesst[1]). In diesen Fällen ist der Knochen ein continuirliches, einheitliches Gebilde. Das Verhalten der betreffenden Theile des Knorpelcraniums macht begreiflich wie hier äussere und innere Theile von einem Knochen vorgestellt werden.

Eine andere Gruppe von Knochen besitzt dieselbe innige Verbindung mit dem Primordialcranium, und tritt gleichfalls mit einer äusseren und inneren Lamelle auf. Es ist das Occipitale superius, das Occipitale externum und das Squamosum, von denen nur das erstere eigentlich zur Begrenzung des Cavum cranii beiträgt, während die beiden anderen Bogengänge umschliessen. An diesen Knochen fehlt jedoch der Zusammenhang der inneren und äusseren

---

[1]) Beim Lachse ist eine solche Umwachsung nicht der Fall, und die gesammte Umgebung der Durchtrittsöffnung wird vom Knorpel gebildet. Diese sehr auffallende Thatsache stimmt mit einem anderen Verhalten des Ethmoidale laterale, welches den Knorpelpfeiler nicht umwächst aber auch keine oberflächliche Ossification vorstellt, sondern tief in den lateralen Ethmoidalknorpel eindringt.

Lamelle. Die am Rande des Foramen magnum für das Occipitale superius bestehende Gelegenheit für einen solchen Zusammenhang wird hier nicht benutzbar, da die Occipitale lateralia über jenem median nahe aneinander treten, und das Occipitale superius dadurch weit von jenem Loche empor drängen (Fig. 2). Wie der in Fig. 5 gegebene Medianschnitt des Cranium zeigt, erstreckt sich der Knorpel vom Schädeldache continuirlich nach hinten herab. In der Mitte, da wo sich die Crista erhebt, ist der Knorpel bedeutend verdünnt. Beim Lachse hat Vrolik gezeigt, dass die Ossification anfänglich eine rein äusserliche, oberflächliche ist. Wie kommt es nun hier zu einer mit der äusseren einen grossen Abschnitt des Knorpelcraniums umfassenden innern Lamelle? Zu dieser Frage gelangen wir auch durch die Untersuchung der anderen vorerwähnten Knochen. Ein ähnliches Verhalten bietet das Occipitale externum. Sein Vor-



sprung bildet einen massiveren Theil, der nach der Peripherie zu sich bedeutend verdünnt. Ein Zusammenhang der äusseren Knochenlamelle (*e*) mit einer sehr dünnen inneren (*i*) ist auch hier nicht nachweisbar gewesen, wie die Zerlegung des bezüglichen Abschnittes in eine Serie dünner Schnitte lehrte. Wie die vorstehende Figur aufweist, ist der Knorpel auf einer Strecke ganz beträchtlich dünn (*b*, *b*), genau der Stelle entsprechend, an welcher die oberflächliche Knochenlamelle ihre vorerwähnte Verdickung (*e'*) besitzt. In der dünnen Strecke sind die Knorpelzellen nur spärlich. Dagegen zeigt sich eine feine, von aussen nach innen gehende Streifung der Intercellularsubstanz. Die innere Lamelle bildet die Wand für eine Strecke des hinteren Bogenganges. Endlich ist noch des Squa-

mosum (Pteroticum PARKER's)[1]) zu gedenken. Es besitzt gleichfalls unter seiner massivsten, den seitlichen Vorsprung bildenden Stelle eine ganz dünne Knorpellamelle und eine dünne Knochenlamelle kleidet den Raum für den Scheitel des äusseren Bogenganges aus.

Für diese drei Knochen ist das Gemeinsame, dass sie den Knorpel mit einer äusseren Lamelle wie mit einer inneren viel dünneren bedecken, ferner dass der von beiden Lamellen umschlossene Knorpel gegen die Mitte jener Knochenlamellen zu sich ausserordentlich verdünnt, ohne dass jedoch ein directer Zusammenhang beider Lamellen bestände.

Durch dieses Vorkommen einer Knochengewebsbildung im Innern des Craniums unterscheiden sich die vorerwähnten Knochen sehr wesentlich vom Postfrontale, dem Sphenoticum PARKER's. Auch dieser Knochen ist sehr innig mit dem Primordialcranium in Zusammenhang, kann nicht ohne Verletzung des letzteren abgetrennt werden, und ist damit von den zuerst aufgeführten Belegknochen, dem Frontale, Parietale etc. verschieden. Aber dennoch ist weder eine, bis ins Cavum cranii reichende Fortsetzung, noch eine mit der äusseren zusammenhangslose, selbständige, innere Lamelle vorhanden, vielmehr kommt an der entsprechenden Stelle nur Knorpel zum Vor-

---

[1]) Aus dem verschiedenen Verhalten des Squamosum der Fische zum Primordialcranium im Vergleiche mit jenem der höheren Vertebraten, geht gewiss eine Berechtigung hervor, es auch mit besonderem Namen zu bezeichnen, allein ich glaube, dass aus jenem Verhalten noch nicht mit Nothwendigkeit folge, dass keine Homologie bestehe. Denn da das Squamosum ursprünglich ein knöcherner Beleg des Knorpels auch bei den Teleostiern ist, und erst später bei diesen einen sogenannten »primären« Knochen vorstellt, so geht daraus noch nicht mit genügender Sicherheit hervor, dass es auch z. B. bei den Säugethieren jene Eigenschaft bewahrt haben müsse, oder mit anderen Worten: dass ein Knochen, der jene Eigenschaft nicht besitze, auch nicht dem Squamosum der Teleostier verglichen werden dürfe. Das wird zugegeben werden müssen, dass die Causalmomente, welche bei den Teleostiern das Squamosum zu einem »primären« Knochen gestalten, nicht fortzuwirken brauchen, so dass er bei ihrem Aufhören wieder in dem ursprünglicheren Zustande auftritt. Die in der von der Haut gelieferten knöchernen Schädeldecke der Störe liegenden Occipitalplatten, welche ein Occipitale sup. und Occipitalia externa vorstellen, sind noch ohne directe Beziehung zum Cranium. Als blos dem Cranium aufliegende Plättchen hat sie VROLIK beim jungen Lachse kennen gelehrt. Diese Knochen wären dann auch noch keine Occipitalia, weil ihnen die innigere Verbindung mit dem Knorpel abgeht. Für diese Fälle ist es eben nöthig den Begriff der Homologie etwas laxer zu fassen, indem man auch eine »incomplete Homologie« zulässt, durch die dem Flusse der Erscheinungen Rechnung getragen und ein starrer Schematismus vermieden wird.

schein. Dieser bildet eine breite, das Petrosum und Occipitale laterale vom Occipitale superius trennende Zone, deren Masse auch in die Begrenzung des äusseren Bogenganges eingeht.

Das Verhalten der Knochen am Cranium von Alepocephalus ist sonach ein mehrfach verschiedenes. Wir treffen 1) lose anliegende, durch eine Perichondriumschicht vom Knorpel getrennte Knochen (Frontale, Parasphenoid etc.). 2) Einen Knochen, der dem Primordialcranium innig angefügt ist, ohne jene Zwischenschicht (Postfrontale). 3) Knochen, welche an persistenten Oeffnungen des Primordialcraniums dasselbe umwachsen, und damit aus äusseren und inneren Knochenlamellen bestehen, die an jenen Löchern zusammentreten (Occipitale laterale, Petrosum, Ethmoidale laterale). Endlich 4) Knochen, die an verdünnten Stellen des Primordialcraniums lagernd, auch eine nach innen sich ausbreitende Lamelle besitzen, die des Zusammenhanges mit der äusseren entbehrt (Occipitale superius, externum und Squamosum). Wenn wir auch die zweite Abtheilung mit der ersten vereinigen könnten, so bleiben doch die beiden letzten von einander getrennt. Das Gemeinsame, das sie besitzen, dass sie nämlich Knochen vorstellen, die aus einer oberflächlichen und einer inneren, das Cavum cranii begrenzenden Lamelle bestehen, dies Gemeinsame erscheint doch wieder als etwas Verschiedenes, weil es auf verschiedenem Wege erreicht wurde. In dem einen Fall haben wir präexistirende Oeffnungen, Durchtrittsstellen von Nerven, oder pfeilerartige Knorpelvorsprünge (wie am Basisphenoid und Ethmoidale laterale). Es ist das Relief des Primordialcraniums, welches hier die Bedingung dafür abgibt, dass ein Theil der letzteren von Knochengewebe umwachsen werden kann, und dann sammt dem nunmehr eingeschlossenen Knorpel ein knöchernes Schädelelement, einen Knochen des Craniums vorstellt.

Ganz anders verhält es sich mit den Occipitalia externa, dem Occipitale superius und dem Squamosum. Hier ist keine Oeffnung im Primordialcranium vorhanden. Es besteht in der Sculptur des Primordialcraniums durchaus keine directe Gelegenheit zu einem Eindringen des Knochens, oder zu einem Umwachsenwerden des Knorpels. Wir müssen daher nach anderen Momenten suchen, welche das eigenthümliche Verhalten dieser Knochen aufklären könnten. Vielleicht führt hierzu schon der Weg, auf dem wir einen Einblick in das Zustandekommen der bedeutenden Verdünnung von Strecken des Primordialcraniums erhalten, also einer Veränderung des Primordialcraniums, die gegen die benachbarten Strecken auffallen muss.

Auf jenen Weg leitet die functionelle Bedeutung der Vorsprünge, welche jene Knochen bilden. An die Crista occipitalis heftet sich das, die Dornfortsätze der Wirbel verbindende Band. Auch Muskeln stehen damit in Zusammenhang. Den Vorsprüngen des Occipitale externum wie des Squamosum sind gleichfalls mächtige Sehnen inserirt. Diese Vorsprünge und Leisten stellen bei allen Teleostiern wichtige Apophysen vor. Wie am Cranium der Selachier die nämlichen Vorsprünge durch die daran befestigten, da inserirten Sehnen erklärbar sind, so müssen ähnlich auch diese Vorsprünge zu deuten sein. Was zuerst am Knorpelcranium schon bestand, das empfängt mit dem Auftreten von Knochen seine Ausbildung an diesen. Die Insertionsstellen von Muskeln sind bekanntlich auch sonst von grösster Bedeutung für das Relief der Skelettheile, und der Zusammenhang der Muskulatur mit dem Skelete ist unbestritten von grösstem Werthe für die mannigfachen Umgestaltungen, welche das Körpergerüst eingeht. Dasselbe mechanische Moment, welches wir als Aeusserung der Zugwirkung in der Bildung von Leisten, Dornen und anderen Fortsatzbildungen an den verschiedensten Knochen der Wirbelthiere anerkennen, wird auch an jenen Knochen des Teleostierkopfes zur Erzeugung der Vorsprünge wirksam gelten müssen. Daraus wird begreiflich, dass ein an der Oberfläche des Primordialcraniums angelegtes Knochenstück, dessen phylogenetische Verhältnisse wir hier unberührt lassen können, auf seiner Verbindungsfläche mit Sehnen mächtiger Muskeln, oder mit einem stützenden Bande in einen Vorsprung auswächst. Dadurch wird nicht nur die Verbindungsstelle mit der Sehne vergrössert, sondern es wird auch die Insertion der letzteren zu einer festeren, denn die Knochenbildung findet in die Sehne selbst statt[1].

---

[1] Es darf als eine wohl motivirte Frage gelten ob das Opisthoticum, welches Parker vom Lachs beschrieben hat, und welches später mit dem Squamosum verschmilzt, seine Entstehung nicht jener Insertion von Bändern und Sehnen verdanke. Es repräsentirt am Squamosum einen in einen starken Fortsatz auslaufenden hintern Abschnitt. Bei Alepocephalus finde ich keine Spur eines solchen Knochens. — Hier sei eine Bemerkung über die Knochen von Alepocephalus eingeschaltet. Die Knochen dieses Fisches führen, wie schon durch Kölliker bekannt ist, Knochenzellen (Verhandl. der Würz. phys. med. Ges. Bd. IX). An den stärkeren Theilen der Knochen erheben sich fast überall Leistchen, deren Anordnung meist eine radiäre ist. Sie strahlen von einem Mittelpuncte nach der Peripherie der Knochen aus, und sind durch gröbere oder feinere, schräg oder quer verlaufende Leistchen untereinander verbunden. Dadurch gewinnen diese Stellen der Knochenoberfläche eine netzför-

Wir haben somit hier ein mechanisches Causalmoment für die mächtigere Entfaltung eines oberflächlich am Cranium aufgetretenen Knochens nachgewiesen. Daraus wird dann die geringere Dicke des Knorpels an jener Stelle abzuleiten sein. In dem Maasse als die Ossificationen der Oberfläche an Stärke gewinnen, mindert sich der functionelle Werth des darunter befindlichen Knorpelcraniums, so dass an diesen Stellen eine geringere Weiterentwicklung, ein Stehenbleiben, oder sogar eine Rückbildung des Knorpels Folge sein wird. Ein solcher Vorgang hat seine Analogie in vielen anderen Fällen, wo die Function des Knorpels allmälig von knöchernen Theilen übernommen wird. Beim Hechte besitzt das Occipitale superius eine relativ geringe Stärke, dagegen ist der darunter befindliche Knorpel auch im ausgebildeten Cranium von ansehnlichem Volum. Umgekehrt verhält es sich beim Lachs. Das sehr frühzeitig massiv auftretende Occipitale superius hat hier nur eine dünne knorpelige Unterlage, und entfaltet sich zu einem mächtigen, nach innen vordringenden Knochen. Die weit verbreitete von einer solideren Ausbildung der Frontalia etc. begleitete Rückbildung des knorpeligen Schädeldaches darf wohl ebenfalls in diese Reihe von Erscheinungen gestellt werden. Damit ist aber noch kein Grund für die Existenz der inneren Lamelle jener Knochen gegeben, vielmehr ist diese noch ein vollständiges Problem, welches bei Alepocephalus nicht gelöst werden kann. Man wird jene Lamelle einfach gegeben nehmen, und die daran sich knüpfenden Fragen noch nicht zur Beantwortung reif halten. Vielleicht füllt sich diese Lücke unserer Erkenntniss durch die Untersuchung anderer Objecte: in welcher Weise, kann zwar jetzt schon vermuthet werden, ich vermeide aber die Aufstellung solcher Vermuthungen und möchte den Thatsachen ihr volles Recht lassen. Dabei gebe ich zugleich die Meinung auf, welche ich früher bezüglich dieser inneren Lamellen hegte, und halte dieselbe nach meiner gegenwärtigen Kenntniss dieser Verhältnisse für nicht begründbar.

---

mige Beschaffenheit. Die ganze Einrichtung zielt ab auf eine möglichst grosse Widerstandsfähigkeit bei möglichst geringem Aufwande von Material. An anscheinend glatten Knochen ist dieses Verhalten meist noch recht deutlich bei mikroskopischer Betrachtung wahrnehmbar. Uebrigens finden sich ähnliche Verhältnisse, oft sogar in kolossaler Entfaltung bei vielen anderen Fischen, und lassen bei grosser Leichtigkeit des Skeletes — besonders im Falle der Füllung der Räume jenes Fachwerks mit Fettgewebe, — doch eine bedeutende Festigkeit desselben entstehen.

Wie immer auch das bedingende Moment für die Entstehung innerer, den zuerst auftretenden oberflächlichen in Ausdehnung genau entsprechenden Knochenlamellen uns noch unbekannt ist, so ist das Factum doch nichts weniger als unbedeutsam. Denn es kann der Zusammenhang dieser Erscheinung mit jener ähnlichen, bei der die Knochenlamellen an Oeffnungen des Knorpelcraniums in continuirlicher Verbindung stehen, schon deshalb nicht gut in Abrede gestellt werden, weil einmal der umschlossene Knorpel das gleiche Verhalten darbietet, und zweitens, weil bei den auf höherer Stufe der Osteogenese stehenden Cranien anderer Teleostier dieselben Knochen wiederum mit einander übereinkommen. Der bei Alepocephalus von Knochenlamellen umfasste Knorpel ist hier verschwunden: der Knochen umschliesst keinen Knorpel mehr.

Die also in einer gewissen Kategorie von Knochen stattfindende Umschliessung des Knorpels modificirt den functionellen Werth des letzteren Gewebes in höherem Maasse, als bei der einseitigen Ueberlagerung. Andrerseits aber tritt der Knorpel in jenem Falle in engere Beziehung zu den Knochenlamellen, die ihn umschlossen haben. Er gibt nicht nur eine Unterlage für letztere ab, füllt den Raum zwischen ihnen, sondern wächst auch gleichmässig mit den an der Peripherie sich vergrössernden Knochenlamellen. In der Anordnung der Knorpelzellen gibt sich dieses Verhalten deutlich zu erkennen. Die an der Oberfläche zum Vorschein kommenden Knorpeltheile zwischen jenen Knochen geben gleichfalls einen Ausdruck für den genannten Vorgang. Man kann so sagen, dass der von Knochen umwachsene Theil des Primordialcraniums nicht blos anatomisch, durch das Umschlossensein, sondern auch physiologisch einem bestimmten Knochen angehört, mit den zugehörigen Knochenlamellen zusammen eine functionelle Einheit vorstellt. Ein Blick auf die einfachen Anfänge, in denen ein Knochenplättchen sich dem Primordialcranium aufgelagert hat (wie mehrfach citirt), zeigt im Vergleiche mit dem Befunde von Alepocephalus eine lange Strecke des von letzterem zurückgelegten Weges, auf welchem es allmälig zu einer Zerlegung des Primordialcraniums in eine Summe von osteologischen Einheiten gekommen ist. Von da aus ergibt sich noch eine Fortsetzung jenes Weges in der begonnenen Richtung. Der Knochen conservirt seinen Knorpel nicht mehr, derselbe wird zerstört, und wir finden dann Knochengewebe an seiner Stelle. Statt des Knorpels und der ihn umschliessenden Knochenplatten ist ein mehr oder minder compacter Knochen vorhanden. An denjenigen Stellen

aber erhält sich noch Knorpel des Primordialcraniums fort, wo er noch physiologisch von Bedeutung ist, zum Wachsthum der knöchernen Theile verwendbar: zwischen den Knochen. Das Cranium von Salmo zeigt diese Verhältnisse, an welche sich jene bei Esox anreihen, sowie an diese wieder Alepocephalus sich schliesst. Indem wir so als endlichen Ausgang der am Primordialcranium auftretenden Umschliessung des Knorpels durch Knochen die Zerstörung des Knorpels und den Aufbau compacter knöcherner Skelettheile erkennen, wird es erlaubt sein in dieser Umschliessung eine Bedingung für jene Veränderung zu erkennen. Ein Knorpelabschnitt gelangt in eine knöcherne Umhüllung, theilt mit dieser gleiches Schicksal, und wird endlich vom umschliessenden Gewebe zerstört. Man könnte es einen Kampf ums Dasein nennen, in welchem das niedere Gewebe vom höheren überwunden, und entweder in die Dienste des letzteren gestellt, oder vernichtet wird.

Die von mir, jetzt wie schon früher, hervorgehobenen Thatsachen, für welche durch Vrolik eine Reihe weiterer Belege beigebracht wurde, ergaben, dass der Beginn der Knochenbildung am Primordialcranium ein oberflächlicher ist. Die damit noch nicht ausgeprägte Beziehung der sogenannten primären Knochen zum Knorpel veranlasste mich zur Negirung einer ursprünglichen Verschiedenheit der primären und secundären Knochen. Man müsse sogar, wenn man diese Bezeichnungen aufrecht erhalten wolle, die secundären als primäre bezeichnen, da das erste Auftreten eines knöchernen Skelettheiles den Knorpel stets unverändert lässt. Diese Auffassungsweise war gegen die früher herrschende histologische Trennung der Knochen in »Bindegewebs- und Knorpelknochen« gerichtet. Erstere waren die secundären, erst hinzutretenden, indess die Knorpelknochen weil im primitiven oder Knorpelskelet bereits vorgebildet, die ursprünglicheren Skelettheile vorstellten. Ein allgemeiner Begriff, der eines »Skelettheiles«, war hierbei mit einem speciellen, dem eines knöchernen Skelettheiles, eines »Knochens«, verwechselt worden. Die früher angenommene fundamentale Verschiedenheit zwischen beiden Arten der Knochen ward aber nach der histologischen Seite vollständig verwischt, nachdem auch die Ontogenese der sogenannten primären Knochen im perichondralen Gewebe nachgewiesen war, bei vielen Skelettheilen sogar derart, dass der von Knochengewebe umschlossene Knorpel sich vollständig forterhält.

Gegen diese Auffassung trat O. Hertwig auf. In seiner aus-

gezeichneten Abhandlung über »das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skeletes der Mundhöhle«[1], bestreitet er die Richtigkeit meiner Beweisführung, und glaubt »gegen die Annahme eines derartigen Substitutionsprocesses des Knorpels durch Schleimhaut- und Integumentossificationen« eine Anzahl gewichtiger Gründe geltend machen« zu können. Meine Polemik war gegen die damals noch herrschende strenge Scheidung von Deckknochen des Knorpels (Bindegewebsknochen) und Knorpelknochen gerichtet, und unter ersteren waren natürlich auch die knöchernen Integumentgebilde mit inbegriffen, insofern sie nicht aus Knorpel entstanden. In dem Nachweis, dass perichondrale Ossificationen auch den primären Knochen zu Grunde liegen, schien mir doch ein Fortschritt angebahnt. Das phylogenetische Moment blieb dabei unberührt. Müsste ich sonach jene Bestreitung der Richtigkeit meiner Auffassung als auf einem Missverständnisse beruhend ansehen, so glaube ich doch jene Voraussetzung des Verfassers annehmen zu können, und will nur auf einige Thatsachen aufmerksam machen, welche der Aufrichtung jener scharfen Grenze, die noch von O. Hertwig behauptet wird, entgegenstehen. Das Squamosum der Teleostier ist in seinem ersten Auftreten von anderen Deckknochen des Schädels nicht verschieden. Dass es den Integumentknochen angehört zeigt sich bei Esox durch den Schleimcanal der sehr frühzeitig in es eingebettet erscheint (vergl. Vrolik). Es wird kaum Jemand einen Knochen der so mit dem Integumente innig verbunden ist, für etwas anderes als einen Integumentknochen halten können. Und doch wird aus diesem »secundären« Knochen ein »primärer«, indem er sich mit dem Knorpel enge verbindet, in den Knorpel einwächst. Beim Stör ist das Squamosum mit den übrigen Hautknochen vollkommen gleichartig, und ebenso indifferent verhalten sich hier die Occipitalia externa und das Occipitale superius, die bei den Teleostiern zwar gleichfalls oberflächlich, auf dem Knorpel, erscheinen, aber aus diesem Zustande in den »primären« Knochen übergehen. Welche bedeutende Lageveränderungen für Integumentknochen eintreten können, erhellt z. B. aus dem Verhalten der Frontalia, deren Homologie nicht angezweifelt wird, so wenig wie ihre Phylogenese aus Integumentbildungen. Sie liegen in einem Falle unmittelbar an der Oberfläche des Integumentes, in einem anderen sind sie in eine tiefe Schicht

[1] Archiv f. mikroskop. Anatomie Bd. XI. Supplement. pag. 194.

derselben gebettet, von dicker weicher Haut überzogen, und endlich in einem dritten sind in diesem Ueberzuge neue Skeletbildungen des Integumentes, Schuppen, aufgetreten. Bei der exclusiven Betrachtung dieser Fälle würde man kaum darauf kommen die unterliegenden Knochen für Derivate des Hautskeletes zu halten, und doch ist es so!

Trennenden Gewebsschichten kann wohl für den einzelnen Fall einige Bedeutung zukommen, insofern dann ein »secundärer Knochen« weniger innig dem Knorpel auflagert, und leicht ablösbar wird. Aber eine durchgreifende Bedeutung geht ihnen ebenso ab, wie etwa den auf den Knochen liegenden Gewebsschichten. Wieder ist es der Deckknochencomplex des Störcraniums, auf den ich hinweisen muss. Es wird heutzutage wohl Niemand diese Knochen für ein blosses »Naturspiel« halten, welches uns die Knochen des Schädeldaches der Teleostier in präciser Anordnung vertäuschte. Und doch liegen hier, durch eine Gewebsschicht vom Knorpelcranium getrennt, Parietalia und Frontalia, Postfrontalia und Squamosum, Occipitalia externa und Occipitale superius in schönster Ordnung bei einander, und auch genau in derselben Lage zu den darunter befindlichen Theilen des Primordialcraniums. Alle noch Hautknochen, von denen ein guter Theil bei den Teleostiern engere Beziehungen zum Primordialcranium gewonnen hat (vergl. Huxley)[1]. Kann man demnach jene Knochen nicht mehr nach jenen früher aufgestellten Kategorien scheiden, so scheint mir auch die Bezeichnung jener Kategorien nach dem heutigen Standpuncte unserer Kenntnisse vom Skelet verfehlt. Jene »primären Knochen« sind keine Bildungen primärer Art. Ursprünglicher und damit primär sind die Skeletgebilde des Integumentes und die davon abstammenden Deckknochen, die Knochen des Mundskelets, für welche O. Hertwig in so überzeugender Weise die Entstehung aus Zahngebilden nachgewiesen hat, und Andere mehr. Will man aber meinen, dass, weil der Knorpel etwas ursprünglicheres sei, die ihn in Mitleidenschaft ziehenden Ossificationen eine grössere Bedeutung besässen, und primäre Skelettheile bildeten, so hat man nicht zu vergessen, dass jener »Skelettheil« erst durch den am Knorpel auftretenden Knochen unterscheidbar wird, erst damit existirt, denn am Primordialcranium ist eben kein einziger jener Theile gesondert vorhanden, es ist ein Ganzes, an dem erst mit der Ossification die Sonderung beginnt. Das Irrige der Vorstellung, dass ein Occipi-

[1] Anatomy of vertebrated animals. Fig. 40.

tale laterale oder ein Alisphenoid ein eben solches Knocheninindividuum sei wie Humerus oder Tibia, hat dazu geführt, auch am Primordialcranium discrete Territorien als die knorpeligen Vorbildungen der späteren Knochen anzusehen. So spricht man in manchen Fällen z. B. von einem knorpeligen Occipitale superius, während ein solcher Skelettheil, indem er als Knochen nicht besteht, auch nicht unterscheidbar ist. Auch für diese Auffassung war die Vorstellung massgebend, dass die Knorpelverknöcherung den Knochen schaffe, dass ein Knochenkern im Knorpel das erste Erscheinen des Knochens bilde, und daraus erwächst mir ein neuer Grund die erste Entstehung jener Knochen durch äussere, oberflächliche Ossificationen für eine recht wichtige Thatsache zu halten.

Durch die erwähnten Untersuchungen O. Hertwig's, welche unsere Erkenntniss bezüglich zahlreicher Knochen des Kopfskeletes um Bedeutendes gefördert haben, wird der Gegensatz zwischen zwei Knochenkategorien scheinbar fixirt. Dass diese nicht mit den beiden alten zusammenfallen, glaube ich oben gezeigt zu haben. Aber wir haben immerhin zwischen Knochen zu unterscheiden, welche aus dem Hautskelet hervorgehen, und solchen, für welche das nicht erwiesen ist. Die ersteren will ich als dermatogene, die letzteren als autogene Knochen bezeichnen. Ich denke, dass schon in der Negation, auf welcher der Begriff dieser einen Gruppe sich aufbaut, die Aufforderung zu einer vorsichtigen Behandlung liegt. Denn wenn wir auch für's erste nicht erkennen worin jene an der Seitenwand des Craniums entstehenden Knochen ihren Ursprung besitzen, so wenig uns ein solcher für das Occipitale basilare oder die Wirbelkörper bekannt ist, so ist deshalb doch nicht ausgeschlossen, dass auch für diese Autochthonen noch eine Urheimath gefunden werde. Dass wir sie jetzt noch nicht nachweisen können, spricht eben nur für das Unzureichende unserer gegenwärtigen Erfahrung.

Heidelberg, Januar 1878.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I u. II.

Alle Figuren sind in natürlicher Grösse dargestellt.

Für alle Figuren gültige Bezeichnung der Knochen des Kopfskelets.

ob	Occipitale basilare.	*an*	Adnasale.
ol	Occipitale laterale.	*q*	Quadratum.
os	Occipitale superius.	*mp*	Metapterygoid.
oe	Occipitale externum.	*ecp*	Ectopterygoid.
pe	Petrosum.	*ep*	Entopterygoid.
bs	Basisphenoid	*pal*	Palatinum.
as	Alisphenoid.	*px*	Praemaxillare.
os	Orbitosphenoid.	*mx*	Maxillare.
ps	Parasphenoid.	*smx*	Erstes Supramaxillare.
pf	Postfrontale.	*smx'*	Zweites Supramaxillare
sq	Squamosum.	*Ar*	Articulare.
el	Ethmoidale laterale.	*D*	Dentale.
em	Ethmoidale medium.	*Op*	Operculum.
fr	Frontale.	*Pp*	Praeoperculum.
pa	Parietale.	*Sp*	Suboperculum.
n	Nasale.	*Ip*	Interoperculum.

Fig. 1. Seitliche Ansicht des Kopfskeletes von Alepocephalus rostratus, nach Entfernung der Infraorbitalia.

Fig. 2. Hintere Ansicht des Craniums.

Fig. 3. Obere Ansicht des Craniums.

Fig. 4. Seitliche Ansicht des hinteren Abschnittes des Craniums.

Fig. 5. Medianschnitt des Craniums.

om Augenmuskelcanal.

r Rostrum.

c, c', c'', c''' Austrittsstellen der Bogengänge des Labyrinthes.

Fig. 6. Palatoquadratknorpel mit den Ossificationen.

a Vorderer Theil des Knorpels nach Ablösung des Palatinums.

ρ Hinteres Ende des Knorpels.

ρ' Medialer Fortsatz des Metapterygoid.

q Quadratum.

Fig. 7. Rechtes Hyomandibulare.
c Gelenkfortsatz zum Cranium.
o Opercularfortsatz.
s Symplecticalfortsatz.

Fig. 8. Seitliche Ansicht des Kopfes mit den Infraorbitalien *a* — *g* und den Supramaxillarien.

Fig. 9. Kieferbogenapparat von oben her geöffnet. Die linke obere Hälfte etwas zurückgeschlagen.
a Os entoglossum.
b Zungenbeinbogen.
c Knochenplatte am letzten Kiemenbogen.
d Ossa pharyngea superiora.
e »Kiemenorgan«, mit den daraus vorstehenden Zähnchen.

Fig. 10. Kiemenbogenskelet von oben, mit Weglassung des grössten Theiles der rechten Hälfte.
e Os entoglossum.
1—5 Erster bis fünfter Kiemenbogen.
a, b, c, d Glieder der Kiemenbogen.
a' Verbreiterung des dritten Gliedes des dritten Bogens.
d' Abgegliederte Platte desselben Stückes des vierten Bogens.
C, C', C'', C''' Copulae.
p Hinterer Fortsatz der letzten Copula.

Fig. 11. Die Enden der beiden letzten Kiemenbogen in seitlicher Ansicht, etwas vergrössert.
Bezeichnung wie in voriger Figur.

Fig. 12. Das hintere Ende der oberen Wand der Schlundhöhle von Alosa vulgaris.
P Schlundwand.
s Dach des »Kiemenorgans«.
x Kiemenbogenknorpel.
Seitlich sind die Kiemen des vierten Bogens bemerkbar. Rechterseits ist der vierte Bogen etwas vom fünften abgezogen, so dass die letzte Kiemenspalte eine kleine Strecke weit sichtbar ist.

Fig. 13. Hinteres Ende des Kiemenskelets von Alosa vulgaris, linke Hälfte, von oben gesehen.
3, 4, 5 Kiemenbogen.
d Verbreitertes oberes Stück des vierten Bogens von einer Oeffnung durchsetzt.
x Rudiment eines oberen Stückes des fünften Bogens.
p Fortsatz der letzten Copula.

Fig. 14. Ethmoidale medium (Supraethmoidale) von Alepocephalus.

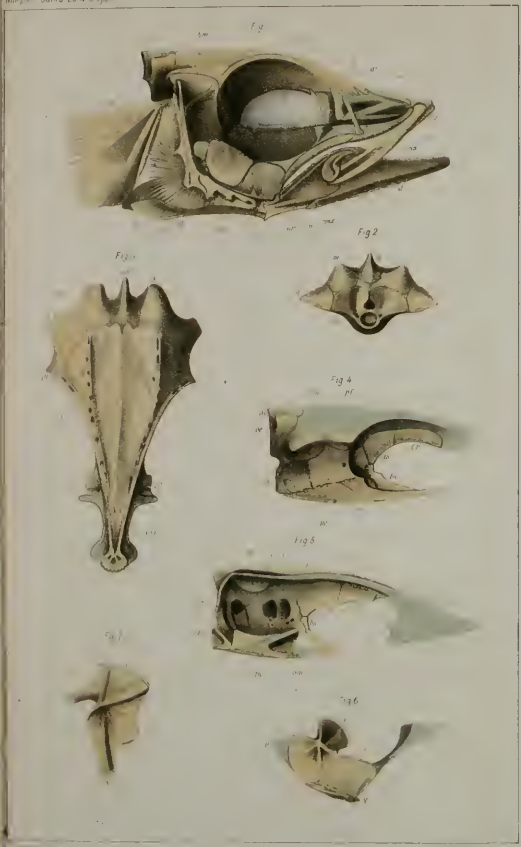


Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 3.
Fig. 4.
Fig. 5.
Fig. 6.
Fig. 7.

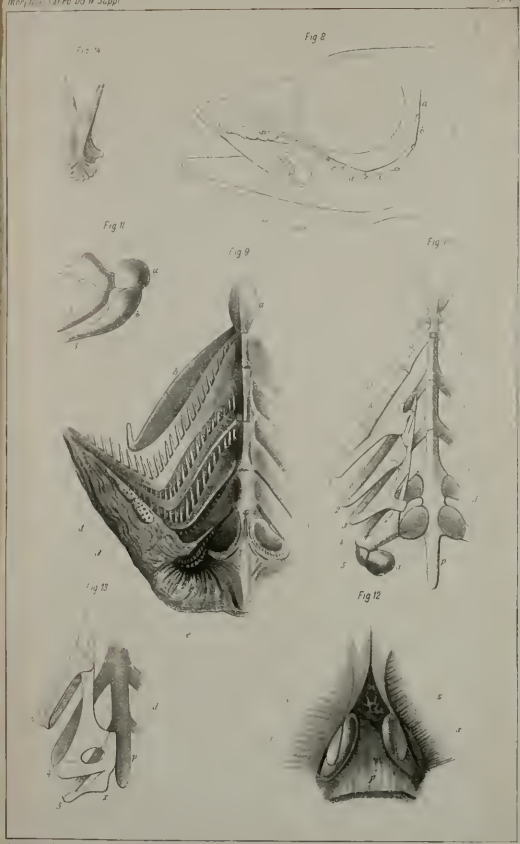


Fig 8
Fig 9
Fig 11
Fig 12
Fig 13

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch - Eine Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte

Jahr/Year: 1878

Band/Volume: 4_Supp

Autor(en)/Author(s): Gegenbaur Karl (Carl) Anton

Artikel/Article: Ueber das Kopfskelet von Alepocephalus rostratus Risso. 1-42