

# Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische.

Von

Dr. M. Sagemehl.

## I. Das Cranium von *Amia calva* L.

Mit Tafel X.

Seitdem im Jahre 1845 CARL VOGT<sup>1</sup> nachgewiesen hat, dass *Amia calva* L. im Bau des Herzens von sämtlichen bekannten Knochenfischen abweicht und sich darin den Knorpelfischen anschließt, und JOHANNES MÜLLER<sup>2</sup> die Konsequenzen aus diesem Verhalten gezogen und diesen merkwürdigen Fisch von den Clupeiden, zu denen er bis dahin gerechnet worden war, abgetrennt und zu der von ihm und L. AGASSIZ aufgestellten Unterklasse der Ganoiden gestellt hat, ist die Aufmerksamkeit der Anatomen stets auf diesen Fisch gelenkt worden. Es erschien eine Reihe von Arbeiten fast über sämtliche Organsysteme der *Amia*, so dass der Bau derselben gegenwärtig besser gekannt ist, als der der meisten Knochenfische. Um so auffallender ist es, dass das Kopfskelet dieses in den Sammlungen durchaus nicht seltenen Ganoiden bis jetzt fast gänzlich vernachlässigt wurde. Meines Wissens ist die im Jahre 1877 erscheinene Abhandlung von BRIDGE<sup>3</sup> die einzige, in welcher dasselbe in genügender Weise beschrieben worden ist.

Auf die Veranlassung von Herrn Geheimrath Prof. GEGENBAUR

<sup>1</sup> Annales des sciences naturelles T. XXIV. 1845.

<sup>2</sup> Über den Bau und die Grenzen der Ganoiden. Abh. d. k. Akad. d. Wissenschaften z. Berlin vom Jahre 1844. Berlin 1846. Nachschrift pag. 204.

<sup>3</sup> The cranial osteology of *Amia calva*. Journ. of Anatomy and Physiology. Vol. XI. 1877. pag. 605—622.

wurde von mir eine erneuerte Untersuchung des Cranium der Teleostier, speciell der Physostomen und der Anacanthinen, unternommen und beim Suchen nach einer Form, von welcher aus die mannigfaltigen Verschiedenheiten im Bau des Schädels am besten beurtheilt werden konnten, wurde meine Aufmerksamkeit auf *Amia* gelenkt. In der That ergab ein genaues Studium des Cranium dieses Fisches, dass sich von ihm aus mehrere divergirende Reihen von Schädeltypen ungezwungen ableiten lassen. Auf der anderen Seite erwies sich *Amia* bei einem Versuch die Verhältnisse des Schädels der Teleostier von einfacher gebauten Typen, wie sie die Selachier bieten, abzuleiten als eine ganz ausgezeichnete Übergangsform. Die sorgfältige descriptive Arbeit von BRIDGE, mit welcher ich, was die thatsächlichen Verhältnisse betrifft, in den meisten Punkten übereinstimme, genügte zu diesem speciellen Zwecke nicht. Auf gewisse Organisationsverhältnisse, die auf den ersten Blick unrichtig erscheinen, und deren Bedeutung erst bei einer Vergleichung mit anderen Formen offenbar wird, hat er gar nicht geachtet. Sodann hat er sich bei der Beschreibung des Cranium streng an das vorge setzte Thema gehalten, vielleicht aus Mangel an Material, und einzig und allein die Skelettheile des Kopfes beschrieben, und auf die umgebenden Weichtheile, in denen ich gerade die gestaltenden Momente für die Konfiguration des Schädels erblicke, gar nicht geachtet. Endlich ist BRIDGE, meiner Meinung nach, in der Deutung einzelner Schädelknochen von *Amia* nicht glücklich gewesen.

Alles dieses zusammengenommen war für mich ein Grund eine vergleichende Beschreibung des Schädels von *Amia* zu geben. Bei dieser Gelegenheit glaube ich auch einige Fragen von mehr allgemeiner Natur provisorisch erörtern zu können, die für meine nachfolgenden Arbeiten über das Cranium der Teleostier von fundamentaler Bedeutung sind.

Es bleibt mir noch übrig, mich darüber zu rechtfertigen, dass ich sowohl in dieser Arbeit über *Amia*, als auch in den nachfolgenden Arbeiten, mich auf das Cranium im engeren Sinne beschränkt habe und die mit ihm verbundenen Theile des Visceralskeletes nur cursorisch und nur so weit sie für die ganze Gestaltung des Schädels maßgebend waren, berücksichtigt habe. In der That erscheint eine solche Trennung, wenn man die Schädelformen der höheren Wirbelthiere im Auge hat, kaum gerechtfertigt. Ganz anders ist es in der Klasse der Fische. Das Visceralskelet derselben hat dem Cranium gegenüber eine gewisse Selbständigkeit bewahrt und hat

auch in Folge dessen auf die Konfiguration desselben einen viel geringeren Einfluss gehabt, als andere Organsysteme, als das Nervensystem, die Muskulatur und namentlich die Sinnesorgane. Noch muss ich mich gegen einen Vorwurf verwahren, der mir gemacht werden könnte; nämlich, dass ich die Litteratur, besonders die ältere, zu wenig berücksichtigt hätte. Es schien mir ganz überflüssig bei der Anführung von altbekannten — und wie ich annehme auch allbekannten — That-sachen stets Autoritäten für dieselben zu citiren. Ein solches Verfahren hätte den Gang der Darstellung weitläufig und schleppend gemacht, ohne irgend einen Nutzen zu bringen. Bei neueren und weniger bekannten Arbeiten und bei der Erörterung ganz specieller Fragen ist die betreffende Litteratur stets gewissenhaft citirt worden.

Durch die außerordentliche Liberalität des Herrn Geheimraths GEGENBAUR, dem ich hiermit meinen innigsten Dank sage, habe ich fünf Exemplare von *Amia* untersuchen können, von denen das kleinste 36 cm, das größte 57 cm lang war.

Schon bei der Betrachtung eines unpräparirten Kopfes von *Amia calva* kann man die oberflächlich liegenden Knochen der Schädeldecke, die nur von einer ganz dünnen Cutis bedeckt sind<sup>1</sup>, unterscheiden. Die Oberfläche dieser Knochen ist von scharf ausgeprägten Riffen, die vom Mittelpunkt derselben ausstrahlen und sich nach der Peripherie hin dendritisch verzweigen, bedeckt und erhält dadurch eine sehr charakteristische Skulptur. Nachdem der dünne Cutis-Überzug sorgfältig entfernt worden ist, erkennt man die Grenzen der einzelnen Knochen mit der nöthigen Schärfe. Es fallen zunächst drei hinter einander liegende Paare von Knochentafeln in die Augen, von denen die vordersten die größte, die hintersten die geringste Längsausdehnung haben.

Das vorderste dieser Plattenpaare besteht aus zwei annähernd viereckigen Knochen, die in der Mittellinie durch eine starke Zackennaht mit einander verbunden sind (Fig. 1 *Fr*). Die lateralen Ränder dieser Knochen überdachen die Augenhöhlen und liegen vorn mit ihren vorderen lateralen Ecken den Antorbitalfortsätzen auf.

---

<sup>1</sup> Wenn BRIDGE (l. c. pag. 606) die Oberfläche dieser Knochen als »highly polished« bezeichnet und weiter sagt »they are destitute of any covering of soft skin«, so ist das ungenau. An mikroskopischen Schnitten überzeugt man sich leicht, dass alle Knochen der Schädeldecke bei *Amia* nicht nur von einer Epidermis bedeckt werden, die ja auch bei *Lepidosteus* und *Polypterus* vorhanden ist, sondern auch einen allerdings sehr dünnen Überzug von Cutis besitzen.

Durch dieses Verhalten charakterisiren sie sich als die Frontalia<sup>1</sup>.

Hinter diesen beiden Knochen folgen zwei annähernd quadratische Knochenplatten, die eben so wie die vorhergehenden in der Mittellinie durch eine Zackennaht verbunden sind. Es sind dies ganz unzweifelhaft die Ossa parietalia, die bei *Amia* ähnlich wie bei einigen Knochenfischen in der Mittellinie mit einander verbunden sind<sup>2</sup> (Fig. 1 *Pa*).

Zu beiden Seiten der Parietalia und des hinteren Abschnittes der Frontalia liegen zwei langgestreckte Knochen (Fig. 1 *Sq*), welche den Ossa squamosa der Teleostier in allen Beziehungen entsprechen<sup>3</sup>.

Nach hinten an die Squamosa grenzend, medial an den hinteren Abschnitt der Frontalia, ist eine längliche Knochenplatte zu sehen. Sie gehört der oberen Fläche der Verknöcherung des Postorbitalfortsatzes, dem Postfrontale, an (Fig. 1, 2 und 3 *Psf*).

Eine ähnliche nur viel kleinere mit Skulpturen bedeckte Knochenplatte grenzt an die vordere laterale Ecke der Frontale und gehört der oberen Fläche der Praefrontale an (Fig. 1, 2 und 3 *Prf*).

Während die eben beschriebenen Knochen fest unter einander verbunden sind und auch dem Primordialeranium dicht aufliegen oder mit demselben gar verschmolzen sind, verbinden sich die bei-

<sup>1</sup> Was die Bezeichnung der Knochen betrifft, so habe ich mich streng an die von GEGENBAUR benutzte gehalten. Es ist ganz selbstverständlich, dass diese althergebrachten Bezeichnungen durchaus keine Homologie mit den gleichnamigen Knochen der höheren Wirbelthiere ausdrücken sollen. Eine vollständige Homologie besteht, wie ich glaube, nur für sehr wenige Knochen der Fische und der höheren Vertebraten — streng bewiesen ist sie bisher für keinen einzigen. Das Rationellste wäre unter diesen Umständen für die Schädelknochen der Fische neue, möglichst neutrale Bezeichnungen einzuführen; doch hielt ich mich für eine solche Neubenennung, die doch, so lange die Schädelknochen der Fische nicht vollständig erschöpfend bekannt sind, nur provisorisch sein könnte, nicht für befugt, und habe mich daher mit den alten Bezeichnungen begnügt.

<sup>2</sup> BRIDGE, an dessen Exemplar die mittlere Naht zwischen den Parietalia verstrichen war, bezeichnet in Folge dieses Umstandes die verschmolzenen Parietalia als »Dermosupraoccipitale«, eine Bezeichnung, die in jedem Falle unstatthaft ist. An sieben von mir auf dieses Verhalten untersuchten Exemplaren von *Amia* habe ich stets übereinstimmend mit OWEN und FRANQUE die Mittelnaht gefunden und muss daher den Befund von BRIDGE für eine individuelle Abweichung halten, der weiter keine Bedeutung zukommt.

<sup>3</sup> BRIDGE hält die Knochen, da sie zu beiden Seiten seines Dermosupraoccipitale liegen, für die Parietalia.

den ziemlich schmalen hinter den Parietalien und den Squamosa gelegenen in der Mittellinie einander berührenden<sup>1</sup> Knochenplatten (Fig. 1 *Ex*) nur durch straffe Bandmassen mit den vor ihnen gelegenen Knochen. Eben so wenig besitzen sie irgend welche Beziehungen zum Primordialeranium, sind vielmehr von den Exoccipitalia, die sie mit einem geringen Abschnitt überlagern, durch eine starke Bindegewebslage getrennt. Ihr größter Theil bedeckt einen Schultergürtelknochen, der mit einer medial gerichteten Zinke dem hinteren Rande der Exoccipitalia aufliegt, und mit einer anderen, nach vorn gerichteten Zinke durch ein straffes Band an das Intercalare befestigt ist. Dieser Knochen (Fig. 1 *Se*) entspricht vollkommen dem den meisten Teleostiern zukommenden Suprascapulare<sup>2</sup>.

Bei Teleostiern findet man fast konstant zwischen den Zinken des Suprascapulare einen ganz oberflächlich liegenden Hautknochen, der zuerst von STANNIUS von den lateral von dem Squamosum gelegenen Supratemporalknochen unterschieden und als Extrascapulare bezeichnet worden ist. Gewöhnlich ist dieser Knochen sehr wenig entwickelt, doch erreicht er in einigen wenigen Fällen z. B. bei *Macrodon* eine größere Ausdehnung; er gleicht dann in hohem Grade dem eben erwähnten Knochen von *Amia* und unterscheidet sich von demselben nur dadurch, dass er sich medial nicht bis zur Mittellinie erstreckt. Man greift somit wohl kaum fehl, wenn man den auf Fig. 1 mit *Esc* bezeichneten Knochen von *Amia* für homolog dem Extrascapulare der Knochenfische erachtet.

Die nasale Region von *Amia* wird von fünf kleinen Hautknochen bedeckt, die nach hinten von den Frontalia durch einen schmalen transversalen Cutisstreifen getrennt werden.

Der am meisten nach vorn gelegene Hautknochen (Fig. 1 *Eth*) hat die Gestalt eines gleichschenkligen Dreiecks mit nach hinten gerichteter Spitze und etwas ausgeschweifter Basis. Er liegt tiefer in der Cutis versteckt, als die übrigen Knochen der Schädeldecke, zeigt aber nichtsdestoweniger Spuren der Skulpturen, welche jene bedecken.

Nach hinten von dieser unpaaren Knochenplatte liegt jederseits ein Paar kleinerer Knochen (Fig. 1 *Na*), von denen die beiden medialen etwas größer sind. Dieselben sind vorn durch den zwischen sie

<sup>1</sup> Wenn BRIDGE angiebt, dass die beiden Knochen in der Mittellinie nicht zusammenstoßen, so ist das falsch; seine eigene Zeichnung Pl. XXIII Fig. 1 beweist das Gegentheil.

<sup>2</sup> Suprascapulare CUVIER; Omolita GEOFFROY, STANNIUS.

eindringenden eben beschriebenen unpaaren Knochen getrennt; hinten stoßen sie in der Mediallinie zusammen. Lateral von diesen Hautknochen liegen zwei kleinere (Fig. 1 *An*), von denen nichts Besonderes zu bemerken ist. Die letzterwähnten vier Knochen, besonders aber die beiden medialen, bilden die Decke der Nasenhöhle.

Zwischen den drei mit *Eth*, *Na* u. *An* bezeichneten Knochen bleibt dort, wo sie vorn zusammenstoßen, eine kleine Lücke offen, die in die Nasenhöhle führt und dem vorderen Nasenloch von *Amia* entspricht. Das hintere Nasenloch liegt weit vom vorderen entfernt an der hinteren lateralen Ecke des mit *Na* bezeichneten Knochens. Die Deutung der eben beschriebenen Knochenplatten ist nicht schwer. Die beiden hinteren medialen Hautknochen entsprechen in der Lage vor den Frontalia und medial und über der Nasengrube den *Ossa nasalia* der Knochenfische. Es ist noch eine andere Beziehung dieser Knochen, die diese Deutung stützt. Nämlich die Beziehung zu den Schleimkanälen des Kopfes<sup>1</sup>. Bei Teleostiern beginnt der vordere im *Os frontale* eingebettete Arm des Schleimkanals mit einer Öffnung, die medial von dem vorderen Nasenloche gelegen ist. Er verläuft im *Os nasale* nach hinten und dann weiter durch das *Frontale*, in welchem er mehrere Seitenäste abgiebt. Genau dieselben Beziehungen wie zum *Nasale* der Teleostier hat dieser Theil des Schleimkanals zu den fraglichen Knochen von *Amia*, wie Fig. 1 lehrt.

Auch für die Bestimmung der beiden lateralen Knochen können die Schleimkanäle benutzt werden. Der Hauptarm des in demselben eingebetteten Schleimkanals setzt sich in den Kanal des Suborbitalbogens fort und nur ein schwacher Nebenarm anastomosirt mit dem Schleimkanal des *Frontale*. Durch dieses Verhalten charakterisirt sich der erwähnte Knochen als das erste etwas aus der Reihe gerückte Stück des Suborbitalbogens, das Antorbitale.

Das mittlere unpaare Stück läßt sich ebenfalls nicht schwer deuten. Es ist als ein rudimentär gewordenes Ethmoid aufzufassen, das in Folge der starken Entwicklung der *Nasalia* die gewöhnliche Verbindung mit den Frontalia aufgegeben hat. So ist es auch von BRIDGE aufgefasst worden und in der That kann man es kaum

<sup>1</sup> Wie ich schon hier erwähnen will, ist auf die Beziehung der Schleimkanäle zu den Knochen des Cranium bisher fast gar nicht geachtet worden, und doch verdienen sie ein genaueres Studium, da diese Beziehungen sehr konstante sind und in fraglichen Fällen zur Bestimmung zweifelhafter Homologien benutzt werden können.

anders deuten, wenn man nicht die ganz unwahrscheinliche Annahme machen will, dass bei *Amia* das sonst sehr konstante Ethmoid vollständig fehlt, und dass diesem Fisch ein eigener, sämtlichen übrigen Fischen abgehender Praenasalknochen zukommt. Völlig sicher gestellt wird unsere Deutung durch den Befund bei *Polypterus*, der einen vollkommen ähnlichen Knochen besitzt, der sich aber mit zwei schmalen Fortsätzen der *Frontalia*, welche zwischen die *Nasalia* eindringen, verbindet<sup>1</sup>.

Alle eben beschriebenen Knochen der Schädeldecke sind mit einziger Ausnahme des *Praefrontale* von einem System von Schleimkanälen durchzogen, welches einer näheren Betrachtung werth ist (vgl. Fig. 1).

Wie oben erwähnt, beginnt ein starker Schleimkanal medial vom vorderen Nasenloch und verläuft zuerst im Nasale, dann durch die ganze Länge des *Frontale* und schließt im vordersten Theil des *Parietale*, an dessen Oberfläche er ausmündet.

Vorn ist der rechte und linke Kanal durch eine transversale Anastomose, welche das Ethmoid durchsetzt, mit einander verbunden. Während seines Verlaufes durch den hinteren Abschnitt der *Frontale* giebt der eben beschriebene Schleimkanal einen lateral gerichteten Ast ab, welcher das *Postfrontale* durchsetzt und in die Knochen des Orbitalbogens eingelagert das Auge umkreist, zum *Praeorbitale* gelangt und lateral vom vorderen Nasenloche ausmündet.

Von dem zum Orbitalbogen ziehenden Schleimkanal nimmt ein anderer seinen Ursprung, der im *Frontale* beginnend, durch die ganze Länge des *Squamosum* verläuft und dann in das *Extrascapulare* und das *Suprascapulare* tritt. Nachdem er noch das *Suprascapulare* durchsetzt hat, zieht er als Kanal der Seitenlinie bis zur Schwanzspitze. Die beiderseitigen eben beschriebenen Kanäle werden durch eine in der Substanz der *Extrascapularia* eingebettete Queranastomose mit einander verbunden. Während des Verlaufes durch das *Squamosum* entspringt von diesem Kanal ein lateral gerichteter Ast, der in das *Praeoperculum* tritt, dasselbe der ganzen Länge nach durchsetzt und dann in dem Unterkiefer weiter nach vorn verläuft um an der Symphyse desselben sich mit seinem Gegenstücke zu verbinden. Alle diese Schleimkanäle geben sehr zahlreiche in mehreren Längsreihen angeordnete Seitenkanälchen ab, die an der Oberfläche des Kopfes mit feinen Öffnungen ausmünden.

<sup>1</sup> Cf. die Abbildung bei MÜLLER, Bau und Grenzen der Ganoiden. Taf. I Fig. 1.

Durch ihre ganz oberflächliche Lage, durch die eigenthümliche Skulptur der Oberfläche und durch den Besitz von Schleimkanälen charakterisiren sich die eben beschriebenen Knochen als unzweifelhafte Ossifikationen der Cutis, als Hautknochen. Bei einem Versuch diese Hautknochen zu entfernen überzeugt man sich, dass ihre Beziehungen zu dem Primordialeranium sehr verschieden sind.

Das Ethmoid, die Nasalia, die Praeorbitalia<sup>1</sup> treten mit demselben gar nicht in Kontakt, sind vielmehr in ihrer ganzen Ausdehnung durch Weichtheile von ihm getrennt. Bei der Untersuchung von mikroskopischen Querschnitten durch einen dieser Knochen (als Beispiel sei das Extrascapulare gewählt) kann man eine oberflächliche Schicht von einer tiefen unterscheiden. Letztere besteht aus Knochenlamellen, die parallel der Knochenfläche geschichtet sind und die von anderen concentrisch um die Haversischen Kanäle angeordneten durchbrochen werden. Diese tiefere Knochenschicht führt eine gute Anzahl von weiten Haversischen Kanälen und enthält ziemlich zahlreiche Knochenkörperchen. Die oberflächliche Schicht der Hautknochen zeichnet sich der vorigen gegenüber durch ein viel dichteres Gefüge, durch geringe Anzahl von Haversischen Kanälen, durch fast völligen Mangel von Knochenkörperchen, und, was das Wichtigste ist, durch das Vorhandensein von zahlreichen sehr feinen von der Knochenoberfläche aus eindringenden Dentinröhrchen. Doch darf man sich, wie ich ausdrücklich hervorheben will, die Grenze zwischen diesen beiden Schichten als keine scharfe vorstellen.

Innigere Beziehungen zum Primordialschädel kommen den Frontalia, den Parietalia und den Squamosa zu. Diese liegen zum Theil der knorpeligen Schädeldecke fest auf und sind von derselben nur durch eine dünne Lage von Bindegewebe getrennt. Ihre histologische Beschaffenheit erinnert sehr an die Knochen der ersten Gruppe. Auch an ihnen lassen sich die zwei dort unterschiedenen Schichten erkennen, nur ist die untere viel mächtiger entwickelt und in viel reichlicherem Maße mit Haversischen Kanälen versorgt, so dass sie eine fast spongiöse Beschaffenheit hat. Von dem unterliegenden Knorpel sind sie, wie erwähnt, durch eine dünne, zahlreiche Gefäße und Pigmentzellen führende Bindegewebsschicht getrennt.

Endlich stellen die Postfrontalia und die Praefrontalia wirkliche »primäre« Ossifikationen des Primordialeranium vor, die sich ohne

<sup>1</sup> Ähnlich verhalten sich auch die Extrascapularia, die Suprascapularia und die Supraclavicularia.

Verletzung desselben nicht entfernen lassen und die nur durch ihre oberflächliche Lage, durch ihre Skulptur, die ersteren auch durch den Besitz von Schleimkanälen, an die ursprüngliche Genese als Hautknochen gemahnen. Der Befund, den diese beiden Knochen bei *Ania* bieten, ist so ungewöhnlich und entspricht so wenig der landläufigen Vorstellung von dem spezifischen Unterschied zwischen Hautknochen und gewöhnlichen Ossifikationen des Primordialskelets, dass es ganz leicht verständlich ist, wie BRIDGE dazu geführt wurde, jeden dieser Knochen in zwei Komponenten zu zerlegen und wirkliche, den gleichnamigen Knochen der Teleostier entsprechende Prae- und Postfrontalia und dieselben bedeckende »Dermoprae- und postfrontalia« zu unterscheiden. Eine unbefangene Prüfung lehrt sofort, dass die Darstellung von BRIDGE dem wirklichen Sachverhalte nicht entspricht. Die an der Schädeloberfläche sichtbaren Platten dieser Knochen bestehen allerdings, eben so wie die äußere Schicht aller anderen Hautknochen, aus einer kompakten sehr harten Knochen-substanz, während die tiefer gelegenen Theile mehr spongiös sind, doch ist der Übergang ein ganz allmählicher, und es lässt sich die obere Platte nicht entfernen ohne den Knochen zu zerbrechen.

Es liegt hier der seltene, bis jetzt fast stets angezweifelte Fall vor, dass Knochen, die an ihrer Oberfläche sämtliche Kennzeichen von Hautossifikationen tragen, mit ihren tiefer gelegenen Theilen Beziehungen zum Primordialskelet gewonnen haben und somit zu gleicher Zeit »Hautknochen« und »primäre Knochen« sind.

Eine andere Gruppe von Knochen ist, zum Theil ebenfalls ohne Präparation, von der Mundhöhle aus sichtbar. An der Decke derselben liegt in der Medianlinie ein langgestreckter Knochenstreif, der dem Parasphenoid angehört und der über und über mit sehr kleinen konischen fest angewachsenen Zähnen bedeckt ist<sup>1</sup>. Zwischen diesen Zähnen ist der Knochen von einer sehr dünnen nur bei aufmerksamer Betrachtung sichtbaren Schleimhaut bedeckt.

Nach vorn von diesem medianen Knochenstreifen sitzt jederseits ein Haufen (circa 17—22) von starken konischen Zähnen, der dem

<sup>1</sup> Wenn BRIDGE von Rauigkeiten (asperities) des Parasphenoid spricht, so ist das zu wenig. Die Rauigkeiten sind eben typisch gebaute Dentinzähne, wie schon FRANQUE gewusst hat.

Vomer angehört. Da die Zwischenräume zwischen diesen Zähnen von einer dicken Schleimhaut ausgefüllt werden, so ist von dem Knochen selbst bei der äußeren Betrachtung nichts zu sehen. Ähnliche mit feinen Zähnchen besetzte Knochentafeln, wie die eben beschriebene des Parasphenoid, gehören dem Palatinum, den drei Pterygoidea und dem Spleniale des Unterkiefers an. Nach den schönen Untersuchungen von LEYDIG<sup>1</sup> und O. HERTWIG<sup>2</sup> bedarf es wohl kaum noch einer besonderen Motivirung, wenn ich das Parasphenoid und den Vomer als Ossifikationen der Mundschleimhaut den Cutisverknöcherungen und den genuinen Ossifikationen des Schädels gegenüberstelle.

Von ganz besonderer Bedeutung erscheint mir in dieser Hinsicht der Befund bei Polypterus, bei welchem, nach LEYDIG's Entdeckung, alle diese Knochen der Mundhöhle einzig und allein von dem Epithel derselben bedeckt werden. In dieser Beziehung bildet *Amia*, bei welcher diese Ossifikationen unter dem Epithel noch von einer dünnen Lage von Bindegewebe überzogen werden, einen vortrefflichen Übergang zu den meisten Knochenfischen, deren Parasphenoid und Vomer unter der dicken Mundschleimhaut verborgen sind.

Nach der Präparation des Cranium bekommt man das Parasphenoid und den paarigen Vomer vollkommen zu Gesicht.

Das Parasphenoid (Fig. 2 *Ps*) ist ein flacher Knochen, der die Gestalt eines Kreuzes hat. Sein Stock erstreckt sich von dem hintersten Ende des Schädels bis zu den Antorbitalfortsätzen und giebt ziemlich genau in der Mitte zwei Arme ab, die sich lateral und nach oben längs der Postorbitalfortsätze erstrecken und die hintere Begrenzung der Orbita bilden. An seinem hintersten Ende ist das Parasphenoid tief ausgeschnitten und lässt daher bei der Betrachtung von unten ein kleines dreieckiges, dem Basioccipitale gehöriges Stück der Schädelbasis sichtbar werden. In der Mitte zwischen den beiden Armen ist der zähnetragende Theil dieses Knochens gelegen, der sich bei verschiedenen Individuen sehr verschieden weit nach hinten und nach vorn erstreckt.

Vor dem Parasphenoid liegen die beiden in der Mittellinie zusammenstoßenden Vomerknöchelchen (Fig. 2 *V*). Es sind flache, längliche Knochenplatten, deren vorderes Drittel die starken Zähne

<sup>1</sup> LEYDIG, Beitrag z. mikroskop. Anatomie v. Polypterus. Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. V.

<sup>2</sup> O. HERTWIG, Das Zahnsystem der Amphibien, Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XI. Suppl.

trägt. Ihr hinterer Abschnitt bedeckt das vorderste Stück des Parasphenoid von unten.

Wenn die Anschauung richtig ist, nach welcher das Parasphenoid ursprünglich in seiner ganzen Ausdehnung noch Zähne getragen hat, und es sind zu Gunsten derselben so viele Thatsachen beigebracht, dass an ihrer Richtigkeit kaum gezweifelt werden kann, so muss die theilweise Bedeckung dieses Knochens durch den Vomer etwas Sekundäres sein. In der That kann, wenn man den Befund bei *Amia*, die einen paarigen Vomer besitzt, mit dem bei Knochenfischen, deren Vomer bekanntlich ausnahmslos unpaar ist, vergleicht, kaum ein Zweifel bestehen, dass *Amia* das primitive Verhalten repräsentirt. Ganz abgesehen von den Argumenten, die aus der ganzen Stellung von *Amia* gegenüber den Knochenfischen, und aus dem Umstande, dass die Spaltung eines Knochens in mehrere Stücke ein mythischer Vorgang ist, vorgebracht werden können, ist von WALTHER<sup>1</sup> der positive Nachweis geliefert worden, dass das Pflugscharbein des Hechtes paarig angelegt wird. Doch ist die Lage der Vomerknocken bei *Amia* auch schon nicht mehr die ursprüngliche und müssen wir, um alle Schwierigkeiten zu beseitigen, annehmen, dass bei noch primitiveren Formen diese beiden Knochen weit von der Mittellinie entfernt zu beiden Seiten des vorderen Endes des Parasphenoid gelegen haben, wie bei vielen jetzt lebenden Amphibien. Diese unabweisbare Folgerung zusammengehalten mit dem Umstande, dass die Vomerzähne der Fische mit den Palatinzähnen in einer Reihe liegen, und mit ihnen einen Bogen bilden, lässt sogar die Vermuthung aufkommen, dass die Vomerknocken der Fische ursprünglich die vordersten Belegknochen des Palatinbogens vorstellten, so wie es von HERTWIG für die Amphibien nachgewiesen wurde.

Zu den »Deckknochen« des Schädels gehört bei *Amia* noch ein Knochen, der sonst gewöhnlich keine näheren Beziehungen zum Primordialeranium zu gewinnen pflegt. Es ist dieses der Zwischenkiefer (Fig. 1 u. 5 *Im*). Von dem hinteren Rande des bogenförmigen, verdickten Alveolartheils dieses Knochens erstreckt sich nämlich dem knorpeligen Boden der Nasenhöhlen aufliegend eine dünne Knochenplatte weit nach hinten bis in die Gegend der Ant-orbitalfortsätze. Im hinteren Theil der Nasengrube ist diese Knochenplatte mit einer großen für den Durchschnitt des Olfactorius bestimmten Öffnung versehen (Fig. 5 *ol*).

<sup>1</sup> J. WALTHER, Die Entwicklung der Deckknochen am Kopfskelet des Hechtes. Jenaische Zeitschrift f. Naturwiss. Bd. XVI. 1882.

Die knorpelige Decke des Primordialeranium von *Amia* ist in vollem Umfange erhalten und lässt keine Spur von Fenstern oder Lücken erkennen. Sie hat die Gestalt eines langgestreckten, vorn abgestutzten Dreiecks, ist im Allgemeinen plan, nur an den hinteren lateralen Ecken mit grubigen Eindrücken ausgestattet und lässt eine Anzahl vorspringender, meist mit Ossifikationen versehener Fortsätze unterscheiden.

Die beiden vordersten Fortsätze sind die Antorbitalfortsätze (Fig. 5) mit ihren schon besprochenen Ossifikationen, den Praefrontalia. Etwa in der Mitte der Schädeldecke springt lateral jederseits der Postorbitalfortsatz vor, mit seiner ebenfalls schon beschriebenen durch das Postfrontale gebildeten Ossifikation (Fig. 5).

Die hintere laterale stark vorspringende Ecke des Primordialschädels wird von dem Intercalare (Opisthoticum) eingenommen (Fig. 5 *Ic*). Medial von dieser durch das Intercalare gebildeten Ecke erhebt sich jederseits ein etwas weniger nach hinten vorragender Vorsprung, welcher dem Exoccipitale angehört (Fig. 5 *Ex*). Zwischen den durch die Intercalaria und die Exoccipitalia gebildeten Vorsprüngen liegen starke Einsenkungen der Schädeldecke, die sich weit nach vorn bis in die Gegend der Postfrontalia erstrecken (Fig. 5).

Da die an der entsprechenden Stelle liegenden Hautknochen, das Squamosum und der laterale Rand des Parietale sich brückenartig über diese Einsenkung hinüber spannen, so entsteht zwischen dem Primordialeranium und den Deckknochen desselben eine nach hinten offene Höhlung (Fig. 4 *Th*), in welche eine Portion des am Hinterhaupte sich ansetzenden dorsalen Seitenrumpfmuskels sich hinein erstreckt. Diese Höhlung, die bei der Gestaltung des Schädels der Teleostier eine große Rolle spielt, will ich als Temporalhöhle bezeichnen<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Es ist hier der passende Ort um das Verhalten des Os squamosum zum Primordialeranium etwas näher ins Auge zu fassen. Dieser Knochen liegt nur mit seinem lateralen Rande der nach oben und lateral gerichteten Kante des Primordialschädels, welche die laterale Begrenzung der Temporalhöhle bildet, auf; im Übrigen ist er durch den sich in die Temporalhöhle erstreckenden Theil des Seitenrumpfmuskels von der knorpeligen Schädeldecke getrennt. Obgleich nun, wie schon früher erwähnt, das Squamosum von *Amia* ein Hautknochen ist, der dem Primordialeranium nur aufgelagert erscheint, so ist doch seine Entfernung ohne Verletzung des letzteren nicht möglich. Es beruht dieses auf folgendem Umstande. Von dem lateralen Rande des Knochens entspringen zwei nach unten und etwas medial gerichtete Knochenleisten, welche den zugeschärften Knorpelrand des Schädels zwingenartig zwischen sich nehmen. Die laterale Knochenleiste liegt der lateralen Fläche des Schädels an und erstreckt sich von

Hinten in der Mittellinie ragt ein kurzer knorpeliger Fortsatz vor (Fig. 5 *Co*), welcher genau die Stelle einnimmt, an der bei Teleostiern das Occipitale superius gelegen ist. Letztgenannter Knochen fehlt bei *Amia*, eben so wie bei den Sauroiden und bei Dipnoern. Von der hinteren Begrenzung senkt sich das Schädeldach nach unten und hinten und läuft schließlich in eine tubusartige Verlängerung des Schädels aus, die das verlängerte Mark und den vordersten Abschnitt des Rückenmarks beherbergt.

Die Occipitalregion<sup>1</sup> von *Amia* ist, wie ein Vergleich mit Knochenfischen lehrt, ganz auffallend in die Länge gestreckt und zwar betrifft diese Verlängerung, deren Ursache und Bedeutung erst später erörtert werden soll, hauptsächlich den hinter der Austrittsstelle des Vagus gelegenen Abschnitt.

Der Boden der Occipitalregion wird von dem Occipitale basilare eingenommen (Fig. 6 u. 7 *Ob*). Dieser Knochen hat die Gestalt einer Muschelschale, etwa von Cardium oder Pecten. Nach hinten ist er nach Art eines Wirbelkörpers gebaut und besitzt eine ziemlich flache konische Aushöhlung, in welche das vordere Ende der Chorda hineintritt. Der Rand dieser Aushöhlung ist durch starke Bandmassen mit dem ersten Wirbelkörper, dessen vordere Fläche leicht konvex erscheint, verbunden.

An die Seitenränder des Occipitale basilare schließen sich die Occipitalia lateralia an (Fig. 3 und 4 *Ol*). Diese beiden Knochen bilden den größten Theil der hinteren Fläche des Primordialcranium und betheiligen sich nur mit einem kleinen Abschnitt an den Seitenflächen desselben. In der Mittellinie über der Medulla oblongata vereinigen sie sich bei großen Exemplaren von *Amia calva* vermittels

---

dem Rande des Squamosum nach unten bis zum Hyomandibulargelenk. Die mediale Knochenleiste liegt in der Temporalhöhle. Dieses Verhalten ist in so fern von Bedeutung, als es gerade der laterale Rand des Squamosum ist, von dem aus bei Teleostiern die Verdrängung des Knorpels und die feste Verbindung dieses Knochens mit dem Primordialcranium ausgeht.

<sup>1</sup> Es scheint mir praktischer als vorderste Grenze der Occipitalregion bei Knochenganoiden und Teleostiern das Glossopharyngeusloch und den hinteren Rand des Os petrosus anzunehmen, und nicht, wie es GEGENBAUR für Selachier gethan hat, das Vagusloch. Diese beiden Nerven haben nämlich bei den uns beschäftigenden Fischen die innigsten Beziehungen zu einander und können in seltenen Fällen sogar eine gemeinsame Austrittsöffnung besitzen, so dass die Zuzählung derselben zu verschiedenen Regionen sehr gezwungen sein würde. Überdies fallen bei der von mir vorgeschlagenen Abgrenzung die Grenzen der Regionen fast ausnahmslos mit Knochennähten zusammen und hat man daher nicht nöthig, einen Knochen zu verschiedenen Regionen zu zählen.

einer Naht mit einander: bei jüngeren Exemplaren sind sie in ihrer ganzen Ausdehnung durch einen Knorpelstreif getrennt. An der Artikulation mit dem oberen Bogen des ersten Wirbels haben sie keinen Theil, sondern sind von demselben durch zwei dem hinteren nach Art eines Wirbelkörpers gebildeten Abschnitt des Occip. basilare aufsitzende knöcherne Bogen getrennt, welche in jeder Beziehung den oberen Bogen der Wirbel entsprechen und die Occipitalbogen genannt werden sollen (Fig. 3 *Obg 1* u. 2).

Der vordere Occipitalbogen wird von zwei dreieckigen über dem Rückenmark zusammenstoßenden Knochenplättchen gebildet, welchen oben ein unpaarer nach oben und hinten gerichteter länglicher Knochen durch Bandmasse angeheftet ist<sup>1</sup>.

Der hintere Bogen ist ganz ähnlich gebildet, nur sind seine beiden Hälften von länglich viereckiger Gestalt und besitzen an ihrer hinteren Fläche eine kleine Gelenkfacette zur Artikulation mit dem Bogen des ersten Wirbels. Diesem Bogen sitzt ebenfalls ein nach oben und hinten gerichteter spitzer Knochen auf<sup>2</sup>.

Die spitzen den Occipitalbogen aufsitzenden Knochen sind als Processus spinosi zu betrachten. Dabei will ich jedoch bemerken, dass man sie, da sie in einer Reihe mit den obersten Flossenträgern, die allerdings keine Flosse mehr stützen, liegen, eben so gut letzteren zurechnen könnte. Die Grenzen zwischen den Dornfortsätzen und den Flossenträgern sind eben bei *Amia* keine scharfen; und es liefert das Verhalten derselben bei dieser Form wieder den Beweis, dass diese Bildungen ursprünglich in genetischem Zusammenhang mit einander gestanden haben. Eine gute Abbildung dieser Verhältnisse hat FRANQUE in Fig. 2 seiner bekannten Abhandlung geliefert.

Die Occipitalbogen von *Amia* bilden kein vereinzelt Vorkommen, sondern sind bei den höheren, mit einem ossificirten Schädel versehenen Fischen, entweder als freie Bogen oder in verschiedener Weise redu-

<sup>1</sup> So finde ich das Verhalten bei älteren Exemplaren. Bei einem jüngeren Thiere, von dem die Abbildung stammt, besteht jede Hälfte des ersten Occipitalbogens aus drei diskreten Knochenstücken, einem unteren dreieckigen Stücke und aus zwei demselben aufsitzenden hinter einander gelagerten oberen Stücken. Eine Erklärung für dieses Verhalten zu finden, ist vor der Hand nicht möglich.

<sup>2</sup> An älteren Exemplaren von *Amia* verschmelzen die beiden spitzen Knochen zu einer Knochenplatte.

cirt und dem hinteren Ende des Schädels angeschlossen, allgemein vorhanden.

Bei *Polypterus* ist ein freier Occipitalbogen von TRAQUAIR beschrieben worden.

Auch FRANQUE hat, wie es aus seiner kurzen und nicht ganz klaren Beschreibung hervorzugehen scheint, die Occipitalbogen von *Amia* gesehen, doch ist ihm die Bedeutung derselben vollkommen entgangen. BRIDGE erwähnt sie ebenfalls. Von anderen Autoren sind diese Gebilde hin und wieder bemerkt worden, ohne dass man bis jetzt auf ihr ganz typisches Vorkommen bei Knochenfischen Gewicht gelegt hätte.

Eben so wenig fehlt ein Occipitalbogen dem *Lepidosteus*, wie ich mich habe überzeugen können. Bei dem letztgenannten Sauroiden finde ich seine beiden Hälften synostotisch sowohl unter einander, als auch mit dem Occipitale basilare verbunden, so dass der letztere Knochen für sich allein die Begrenzung des Hinterhauptloches zu bilden scheint. Unter den Knochenfischen trifft man diskrete Occipitalbogen in schönster Ausbildung beim Hecht, bei den Salmoniden und Clupeiden an, doch lässt sich, wie schon jetzt hervorgehoben werden soll, der Nachweis liefern, dass ursprünglich alle Teleostier Occipitalbogen besessen haben.

Über dem Occipitale laterale und mit demselben an einer kleinen Stelle verbunden sitzt das konisch gestaltete Exoccipitale (Fig. 4 u. 5 *Ex*). Es bildet die mediale Begrenzung des Eingangs zur Temporalgrube und wird an seiner oberen Fläche zum Theil von dem hinteren Rande des Parietale überlagert.

Die hintere laterale Ecke des Primordialeranium wird von einem mächtig entwickelten Knochen eingenommen, den ich übereinstimmend mit BRIDGE nur für das Intercalare (Opisthoticum) halten kann (Fig. 2, 3 u. 5 *Ic*). Es ist ein ebenfalls konisch gestalteter Knochen, der oben von der hinteren lateralen Ecke des Squamosum überlagert wird, und der die laterale Begrenzung des Eingangs zur Temporalgrube bilden hilft. Mit dem Occipitale externum verbindet er sich nicht, sondern bleibt von demselben durch einen schmalen Knorpelstreifen, der am Boden der Temporalhöhle gelegen ist, getrennt. Nach hinten und unten grenzt er an das Occipitale laterale und bei einzelnen Individuen von *Amia* auch an das Occipitale basilare. Nach unten und vorn verbindet sich das Intercalare vermittels eines ganz schmalen Fortsatzes mit einem ihm entgegenkommenden Fortsatz des Petrosum. Der am meisten nach hinten vorragenden Spitze dieses Knochens

heftet sich, wie schon erwähnt, der untere Arm des Supraclaviculare durch ein starkes Band an. Nach unten grenzt das Intercalare an eine knorpelige, etwas nach außen vorgewölbte Stelle des Primordialeranium.

Den meisten Knochenfischen fehlt bekanntlich das Intercalare und bei der Minorität, welcher es noch zukommt, ist es mit einziger Ausnahme der Familie der Gadiden<sup>1</sup> schwach entwickelt. Doch lässt gerade ein Vergleich des Verhaltens bei *Amia* mit dem bei Gadiden gar keinen Zweifel darüber, dass der eben beschriebene Knochen wirklich das Intercalare ist, da der gleichnamige Knochen bei Gadiden genau dieselben topographischen Beziehungen zu den benachbarten Ossifikationen des Schädels, zum Suprascapulare und zu den Austrittsöffnungen des Vagus und des Glossopharyngeus besitzt.

Der am meisten nach vorn gelegene Nerv der Occipitalregion ist der Glossopharyngeus. Seine Austrittsöffnung liegt an der Stelle, wo das Intercalare, das Petrosum und der basal zwischen Occipitale basilare und Petrosum gelegene knorpelige Theil des Primordialeranium zusammenstoßen (Fig. 2 u. 3 *gph*). Gleich nach seinem Austritt theilt sich der Glossopharyngeus in die bekannten typischen zwei Äste, deren weiterer Verlauf für das vorliegende Thema kein Interesse besitzt.

Das Austrittsloch für den Vagus liegt weit entfernt von der Glossopharyngeusöffnung in der Naht zwischen dem Intercalare und dem Occipitale laterale, so dass der Rand der Austrittsöffnung von diesen beiden Knochen gebildet wird (Fig. 3 *vg*). Der Nerv selbst zeigt nach seinem Austritt im Wesentlichen dasselbe Verhalten, wie bei Teleostiern. Noch innerhalb der Schädelhöhle giebt der Vagus einen sehr dünnen Zweig ab, welcher nach oben aufsteigt, die knorpelige Schädeldecke unter dem Parietale durchbohrt und in den letztgenannten Knochen tritt, wahrscheinlich um dessen Schleimkanal zu versorgen. Diesen kleinen Zweig würde ich gar nicht erwähnt haben, wenn nicht bei vielen Teleostiern an derselben Stelle der sog. Ramus lateralis nervi trigemini, der bekanntlich Fasern vom Trigemini und vom Vagus erhält, das Cranium verließ. Dass auch bei *Amia* dieser Nerv vermittels einer Anastomose Fasern von weiter nach vorn gelegenen Hirnnerven erhält, habe ich einmal kon-

<sup>1</sup> Man vergleiche die sorgfältige Beschreibung der Intercalare der Gadiden bei VROLIK, »Studien über die Verknöcherung und die Knochen des Schädels der Teleostei«. Niederländ. Archiv f. Zoologie. Bd. I. 1873.

statiren können; doch war es mir in Folge des ungentügenden Erhaltungszustandes des untersuchten Exemplars nicht möglich zu eruiren, von welchem Nerv diese Anastomose abgegeben wird.

Während die Occipitalregion bei Selachiern<sup>1</sup> ihren Abschluss nach hinten mit dem Vagus erreicht, finden sich bei den mit ossificirten Schädeln versehenen Fischen ganz konstant, zwischen dem Vagus und dem ersten Spinalnerv mehrere nach dem Typus der Spinalnerven gebaute dem Hinterhaupte angehörige Nerven.

*Amia*, welche die größte bisher beobachtete Zahl von Occipitalnerven besitzt, lässt drei solche Nerven unterscheiden. Der vorderste dieser Nerven verlässt die Schädelhöhle durch eine feine in dem Occipitale laterale, nahe dessen hinterem Rande gelegene Öffnung (Fig. 3 *oc 1*). Er ist viel dünner als die beiden nachfolgenden Nerven und unterscheidet sich von denselben auch durch den Umstand, dass er nur mit einer ventralen Wurzel vom Rückenmark entspringt. Der nächstfolgende Nerv tritt mit einer dorsalen und einer ventralen Wurzel zwischen dem hinteren Rande des Occipitale laterale und dem vorderen Occipitalbogen ans (Fig. 3 *oc 2*). Gleich nach ihrem Austritt vereinigen sich beide Wurzeln zu dem gemeinsamen Stamme und zeigen somit in dieser Hinsicht vollkommen das Verhalten der Spinalnerven. Ganz ähnlich verhält sich auch der dritte Occipitalnerv, der zwischen dem vorderen und dem hinteren Occipitalbogen austritt (Fig. 3 *oc 3*). Der erste Spinalnerv von *Amia* verlässt den Rückenmarkskanal zwischen dem hinteren Occipitalbogen und dem oberen Bogen des ersten Wirbels und bietet nichts besonders Bemerkenswerthes.

Die drei Occipitalnerven legen sich an einander und laufen vor dem Schultergürtelbogen nach unten, um schließlich mit einander zu verschmelzen und zusammen mit dem Stamm des ersten Spinalnerven wahrscheinlich, eben so wie die entsprechenden Nerven der Teleostier, die zwischen dem Schultergürtel und dem Unterkiefer liegenden Muskeln zu versorgen. Mit Sicherheit konnte ich das nicht feststellen, da das von mir zur Untersuchung der Nerven benutzte Exemplar schon früher zu einer Präparation des Herzens und der großen Gefäße gedient hatte.

Der Vollständigkeit halber sei hier noch ein Kanal erwähnt, dessen Funktion mir vollständig dunkel geblieben ist. Derselbe

<sup>1</sup> Selbstverständlich kommen nur solche Selachier hier in Betracht, deren Cranium überhaupt von der Wirbelsäule scharf abgesetzt ist.

beginnt an der Seitenfläche des wirbelartig gebildeten hinteren Abschnitts des Occipitale basilare, verläuft medial, biegt dann im rechten Winkel um und mündet an der unteren Fläche des Knochens zwischen den beiden hinteren Flügeln des Parasphenoid. Die beiden Ausmündungsöffnungen liegen ganz dicht bei einander, doch besitzen die beiderseitigen Kanäle keine Kommunikation mit einander, eben so fehlt jede Kommunikation mit dem Cavum cranii. Als Inhalt desselben fand ich faseriges Bindegewebe und dünnwandige starke Gefäße (Venen?) (Fig. 3, 6 u. 7 *cb*).

Der Umstand, dass dem Occipitale basilare diskrete obere Bogen aufsitzen, zwischen welchen nach dem Typus der Spinalnerven gebaute Nerven austreten, ist für die Beurtheilung der Schädel der höheren Fische von fundamentaler Bedeutung und lässt keine andere Deutung zu, als dass mit dem ursprünglichen Primordialcranium, das wir bei Selachiern am vollkommensten ausgebildet finden, noch mehrere Wirbel sammt den zu ihnen gehörigen Nerven verschmolzen sind.

Die Frage nach der Zahl der dem Cranium assimilirten Wirbel ist schwerer zu entscheiden. Bei *Amia*, welche in dieser Hinsicht unter allen von mir untersuchten Fischen mit ossificirten Schädeln das primitivste Verhalten besitzt, glaube ich Elemente von drei Wirbeln erkennen zu können. Dass die beiden Occipitalbogen mit ihren zugehörigen Nerven Reste von ursprünglich gesonderten Wirbeln vorstellen, darüber kann kein vernünftiger Zweifel bestehen und es kann nur die Frage sein, ob wir den ersten sehr schwach entwickelten und einer dorsalen Wurzel entbehrenden Occipitalnerven als einen reducirten Spinalnerven aufzufassen haben oder ob er eine andere Deutung zulässt.

Wenn der erste Occipitalnerv nicht als reducirter Spinalnerv aufzufassen ist, so kann man in ihm, da eine Neubildung von Nerven bei höheren Thieren absolut undenkbar ist, nur einen abgespaltenen und selbständig gewordenen Ast eines der beiden ihm zunächst gelegenen Nerven, also des Vagus oder des zweiten Occipitalnerven, erblicken. Nun ist der ganze Verlauf und die Verbreitung des ersten Occipitalnerven eine derartige, dass man an einen Vagusast gar nicht denken kann und somit nur die Möglichkeit übrig bleibt, dass er dem zweiten Occipitalnerven angehören könnte. Ein derartiges Selbständigwerden von Nervenästen kommt gerade bei Fischen vor und möchte ich in dieser Hinsicht nur an das Verhalten

der Spinalnerven bei Gadiden<sup>1</sup> und an das Verhalten des Ramus palatinus nervi facialis bei vielen Knochenfischen erinnern. Als bedingende Momente sind bei einer solchen Spaltung zwei Faktoren anzusehen. Erstens der Umstand, dass die von den beiden Nervenästen versorgten Endbezirke immer weiter und weiter sich von einander entfernen und zweitens die Tendenz eines jeden Nerven einen möglichst geraden Weg zu seinen Endorganen einzuschlagen. Diese beiden Ursachen bewirken schließlich eine Spaltung des Nerven bis zu seinem Ursprunge. Diese Spaltung muss somit am distalen Ende des Nerven beginnen und weiter proximal fortschreitend sich schließlich bis zur Ursprungstelle aus dem Centralnervensystem erstrecken. Gerade das Umgekehrte findet beim ersten Occipitalnerven statt; distal ist er mit dem zweiten Occipitalnerven verschmolzen und nur proximal von dem letzteren gesondert. Somit bleibt nur die Anschauung zu Recht bestehen, nach welcher dieser Nerv als ein zurückgebildeter diskreter Spinalnerv aufzufassen ist; und folgerichtig müssen wir bei *Amia* zum mindesten drei dem Cranium assimilirte Wirbel annehmen.

Es sei hier noch auf ein Detailverhältnis aufmerksam gemacht, das früher von mir nicht berücksichtigt wurde. Bei genauer Besichtigung des Occipitale laterale sieht man, dass der hinterste an den vorderen Occipitalbogen grenzende Theil dieses Knochens verdickt ist und sich dadurch scharf von dem übrigen Knochen abgrenzt. Der vordere Rand dieses verdickten Streifens grenzt unmittelbar an die feine Austrittsöffnung des ersten Occipitalnerven, und somit entspricht diese verdickte Partie des Knochens sowohl ihrer Form als auch ihrer Lage nach genau einem dritten vordersten mit den Occipitalia lateralia verschmolzenen halben Occipitalbogen.

Nachdem nun der Nachweis erbracht ist, dass ursprünglich diskrete Wirbel dem Schädel angeschlossen worden sind, lässt sich auch eine Deutung für gewisse an der unteren Fläche des Occipitale basilare sichtbare Bildungen geben, die früher von mir nicht erwähnt worden sind, da sie unverständlich geblieben wären. Zwischen den beiden hinteren Schenkeln des Parasphenoid, dicht hinter den beiden unteren Mündungen der oben beschriebenen Gefäßkanäle, welche das Occipitale basilare durchsetzen, sieht man zwei Knorpelstückchen, die dem Knochen nur ganz oberflächlich aufliegen (Fig. 2 u. 6 x). Bei Betrachtung der Wirbelsäule dieses Fisches

<sup>1</sup> STANNIUS, Das peripherische Nervensystem der Fische. pag. 119.

von unten kann man sich überzeugen, dass ganz ähnliche Knorpelstreifen jedem Wirbelkörper zukommen; und zwar dringen diese Knorpel bei jüngeren Individuen tief in das Innere der Wirbelkörper hinein, während ältere Exemplare nur ganz dünne, den Wirbeln oberflächlich anliegende Knorpelstreifen erkennen lassen.

Ohne weiter auf die Deutung dieser knorpeligen Gebilde einzugehen, die nur durch eine sorgfältige Vergleichung der Wirbelsäule von *Amia* mit der von anderen Fischen gegeben werden könnte, glaube ich doch auf die auffallende bis in die Details reichende Ähnlichkeit des hinteren Theils des Occipitale basilare mit einem Wirbelkörper aufmerksam machen zu müssen.

Um Alles zusammenzufassen, so lassen sich in der Hinterhauptregion von *Amia calva* Elemente von drei derselben assimilirten Wirbeln nachweisen, deren individuelle Selbständigkeit von hinten nach vorn immer mehr abnimmt. Der Körper des hintersten Wirbels, eben so wie derjenige der beiden anderen Wirbel, ist mit dem Occipitale basilare verschmolzen, doch lässt dieser Knochen gerade in seinem hintersten Abschnitt deutliche Anklänge an einen Wirbelkörper erkennen. Der obere Bogen dieses Wirbels ist von dem oberen Bogen eines Rumpfwirbels nicht zu unterscheiden und besitzt auch einen gut ausgebildeten Dornfortsatz; der zugehörige Nerv trägt alle Charaktere eines typischen Spinalnerven. Der mittlere dem Cranium einverleibte Wirbel verhält sich ganz ähnlich; nur dass sein oberer Bogen breiter geworden ist und sich dem Cranium inniger angeschlossen hat. Am weitesten ist die Reduktion und Assimilation am vordersten Wirbel gediehen. Die beiden Hälften seines oberen Bogens sind mit den Occipitalia lateralia verschmolzen und der zu ihm gehörige Spinalnerv stellt einen schwachen, nur mit einer ventralen Wurzel entspringenden Nerv vor. Dieser rudimentäre Nerv ist überhaupt das einzige sichere Anzeichen des sonst vollständig dem Schädel assimilirten vordersten Wirbels und wenn man sich vorstellt, dass der Nerv sich ganz zurückbildete, oder mit dem zweiten Occipitalnerven verschmolze, so hätten wir gar kein Kriterium mehr für die ursprüngliche Existenz dieses Wirbels. Es ist das in so fern von Belang, als es die Möglichkeit setzt, dass vor diesem noch in seinen letzten Spuren nachweisbaren Wirbel noch andere bestanden haben, die jedoch dem Cranium vollständig und ununterscheidbar assimilirt sind. Die von mir angenommene Zahl von drei mit dem Schädel verschmolzenen Wirbeln, kann somit nur eine Minimalzahl sein und es soll die Möglichkeit, dass die ursprüngliche

Zahl dieser Wirbel eine größere gewesen ist durchaus nicht ausgeschlossen werden.

Es bedarf wohl kaum der besonderen Erwähnung, dass die von mir soeben erörterten Thatsachen mit der Frage nach der Zusammensetzung des primordialen Cranium aus homodynamen Bestandtheilen, der sog. Wirbeltheorie des Schädels, gar nichts zu thun haben. Die Bildung des Primordialcranium ist schon bei Selachiern, — ja vielleicht schon bei Cyclostomen, — vollkommen abgeschlossen und es kam mir, die Frage, ob überhaupt und wie viele Metameren in diesen Schädeln enthalten sind, ganz bei Seite setzend, nur darauf an, zu konstatiren, dass zwischen dem Schädel der Selachier und demjenigen der höheren Fische keine komplette Homologie besteht. Das Cranium der höheren Fische entspricht dem Cranium der Selachier plus einigen (zum mindesten drei) der vordersten Wirbel.

Eben so möchte ich noch ausdrücklich hervorheben, dass der eben geführte Nachweis nur für die höheren Fische gelten soll, und dass jeder Versuch, ein gleiches Verhalten auch für die übrigen höher organisirten Wirbelthiere anzunehmen, zum mindesten als verfrüht gelten müsste. Ich würde dieses nicht besonders erwähnt haben, wenn nicht in der neuesten Zeit Versuche gemacht worden wären den Nachweis zu führen, dass der Atlas der Amnioten im Cranium der Amphibien stecke. STÖHR<sup>1</sup> hat zuerst die interessante Entdeckung gemacht, dass der sog. Processus odontoideus der Amphibien nichts weiter ist, als die verknorpelnde und später vom ersten Wirbel aus verknöchernde Schädelehorda und WIEDERSHEIM<sup>2</sup> hat auf diesen Befund hin die durch nichts motivirte Behauptung aufgestellt, dass der Atlas der Amnioten im Occipitaltheil des Schädels der Amphibien zu suchen sei, und dass in Folge dessen der erste Wirbel derselben dem Epistropheus entspreche.

Wenn man bertieksichtigt, dass das Verhalten der Nerven der Hinterhauptregion und der ersten Spinalnerven bei Selachiern und

<sup>1</sup> PH. STÖHR, Zur Entwicklungsgeschichte des Urodelenschädels. Zeitschrift f. wiss. Zoolog. Bd. 33. 1880.

<sup>2</sup> WIEDERSHEIM, Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere pag. 60. Es ist nicht uninteressant, dass ALBRECHT (Zoolog. Anzeiger 1880 Nr. 64 und 65) auf diesen selben Befund hin den entgegengesetzten Schluss zieht und den ersten Wirbel der Amphibien für seinen imaginären vor dem Atlas gelegenen »Proatlas« erklärt und den Processus odontoideus der Amphibien für das vom Cranium abgelöste Occipitale basilare.

bei Amphibien, zum mindesten den Urodelen, das gleiche ist, dass bei beiden der Vagus der letzte Gehirnnerv ist, dass ferner die ganze Occipitalregion der Amphibien außerordentlich reducirt erscheint, so scheinen mir gewichtige Gründe gegen die Annahme eines besonderen dem Schädel der Amphibien angeschlossenen Wirbels zu sprechen und glaubte ich vielmehr, dass eine komplette Homologie der Selachier und des Amphibienschädels angenommen werden muss. WIEDERSHEIM'S Ansicht hat ihren Ursprung in einer einseitigen Vergleichung der Organisationsverhältnisse der Amphibien mit der der Amnioten. Die jetzt lebenden Amphibien bilden, was die Verhältnisse des Cranium betrifft, eine für sich abgeschlossene Gruppe, deren Organisation zwar nach unten hin zu den Dipnoern und Selachiern gewisse Anchlüsse erkennen lässt, jedoch nach oben hin zu den Amnioten nicht fortgesetzt wird. Wenn man daher folgerichtig auf einen direkten Vergleich des Schädels der Amphibien mit dem der Amnioten verzichtet, so scheint mir eine phylogenetische Interpretation der von STÖHR entdeckten ontogenetischen Thatsachen nicht schwer zu sein. Bei allen Fischen und namentlich bei Selachiern erstreckt sich ein kegelförmig zugespitztes Stück der Chorda in den Occipitaltheil des Schädels hinein und man braucht sich nur vorzustellen, dass diese Schädelchorda knorpelig umgewandelt wird und sodann vom ersten Wirbel aus verknöchert, um genau dieselben Verhältnisse zu erhalten, wie sie bei Amphibien bestehen. Freilich ist dann der Processus odontoides der Amphibien dem gleichnamigen Fortsatz bei Amnioten nicht homolog, sondern stellt nur eine analoge Bildung vor: doch scheint mir die Annahme einer Homologie gar nicht einmal wahrscheinlich zu sein, da es sich ganz leicht nachweisen lässt, dass die Bildung des Processus odontoides der Amnioten aus dem Körper des Atlas erst in der Reihe der Reptilien beginnt<sup>1</sup>. Bei höheren Fischen ist es ein ganz gewöhnlicher Befund, dass die vordere Fläche des ersten Wirbels nicht ausgehöhlt sondern leicht konvex ist. Es scheint mir nun zwar unwahrscheinlich zu sein, dass die Verhältnisse bei Amphibien von diesen Bildungen bei Fischen sich direkt ableiten lassen; doch liegt hier ein Verhalten vor, das in Parallele gebracht werden kann mit dem der Amphibien.

Eine Erklärung für die sonderbare Thatsache, dass bei höheren Fischen diskrete Wirbel in die Hinterhauptregion aufgenommen

<sup>1</sup> GEGENBAUR, Grundzüge der vergl. Anatomie, 2. Aufl. pag. 615.

werden, ist nicht schwer zu finden und glaube ich die Ursache für dieses Verhalten in der Art und Weise suchen zu dürfen, wie das Parasphenoid zuerst auftritt. Es ist von HERTWIG der ausführlich begründete Nachweis geführt worden, dass sämtliche Knochen der Mundhöhle von Zähnen abzuleiten sind, die mit ihren Sockeln zu Knochenplatten verschmolzen sind und dass das Parasphenoid, trotzdem es seltener, als die übrigen Knochen der Mundhöhle, zahntragend angetroffen wird, davon keine Ausnahme bildet. Wenn wir nun wissen, dass der Zahnbesatz bei Selachiern nicht auf die Mundhöhle beschränkt bleibt, sondern dass derselbe sich auch auf die Schleimhaut des Vorderdarms, so weit die Kiemenspalten reichen, also weit unter das vordere Ende der Wirbelsäule erstreckt, so hat die Annahme nichts Befremdendes, dass das Parasphenoid ursprünglich sich nicht auf die Basis cranii beschränkte, sondern nach hinten weit auf die Wirbelsäule übergriff. In der That begegnen wir dieser Lage des Parasphenoid bei den Fischen, bei welchen zuerst eine Knochenbildung auftritt, bei den Knorpelganoiden und bei den Dipnoern. Das Parasphenoid des Störs beschränkt sich bekanntlich nicht auf die Basis des eigentlichen Schädels, sondern erstreckt sich weit nach hinten auch auf die untere Fläche von circa 7 bis 8 Wirbeln. Ähnlich verhält sich nach WIEDERSHEIM Protopterus und nach GÜNTHER Ceratodus, nur dass bei diesen Fischen die Zahl der vom Parasphenoid bedeckten Wirbel eine geringere ist. So müssen sich auch die direkten Vorfahren der jetzt lebenden Knochenganoiden und Teleostier verhalten haben. Nachdem nun das Parasphenoid seine ursprüngliche Funktion als zahntragende Platte der Mundhöhle abgegeben hatte, hat eine Verkürzung desselben von hinten her stattgefunden und zu gleicher Zeit trat eine Reduktion und eine Einverleibung der demselben aufliegenden und mit dem Cranium schon unbeweglich verbundenen Wirbel in den Bestand des letzteren ein, ein Vorgang, dessen letzte Spuren noch bei den jetzt lebenden Knochenganoiden und Teleostiern nachzuweisen sind.

Die Grenzen der Labyrinthregion<sup>1</sup> von *Amia* werden nach hinten durch die Austrittsöffnung des Glossopharyngeus, nach vorn

<sup>1</sup> Die Bezeichnung Labyrinthregion ist für die zu beschreibende Region der Teleostier und Knochenganoiden nicht ganz zutreffend, da das Labyrinth dieser Fische gewöhnlich nicht auf diese Region beschränkt bleibt, vielmehr unter Umständen sämtliche von mir zur Occipitalregion gerechneten Knochen zur Umschließung von Theilen derselben dienen können, und habe ich die Bezeichnung Labyrinthregion nur beibehalten, um keinen neuen Namen zu bilden.

durch den Postorbitalfortsatz und die hintere Begrenzung der Orbita gegeben. Sie bildet den Haupttheil der hinter der Orbita gelegenen Seitenwand des Schädels und enthält als Ossifikationen das Os petrosum und das Postfrontale.

Das Petrosum (Fig. 2, 3 und 6 *Pe*) ist ein annähernd kreisförmiger Knochen, der sich, wie schon erwähnt, hinten und oben mit einer kleinen Stelle seiner Peripherie durch eine Zackennaht mit dem Intercalare verbindet. Von den anderen ihn umgebenden Knochen, dem Occipitale basilare nach hinten, dem Squamosum lateral und nach oben, dem Postfrontale nach oben und vorn, dem Alisphenoid nach vorn und seinem Gegenstücke medial und nach unten, ist er überall durch breite Knorpelstreifen getrennt. Über dem Petrosum liegt die langgestreckte, flache, von vorn nach hinten aufsteigende Gelenkpfanne für das Hyomandibulare (Fig. 2 u. 3 *hy*). Dieselbe besteht mit Ausnahme der hintersten obersten Ecke, die einen dünnen Knochenbeleg vom Squamosum erhält, ganz aus Knorpel.

Nach vorn und oben vom Petrosum liegt die Ossifikation des Postorbitalfortsatzes, das Postfrontale (Fig. 3 *Pf*). Dieser Knochen hat die Gestalt einer dreiseitigen Pyramide, deren Spitze lateral und nach oben sieht. Die obere Fläche desselben, welche alle Charaktere eines Hautknochens besitzt, ist schon früher ausführlich beschrieben worden; von den beiden anderen Flächen sieht die eine lateral und die andere hilft die hintere obere Begrenzung der Orbitalhöhle bilden. Die Ossifikation des Postfrontale reicht nicht durch die ganze Dicke der lateralen knorpeligen Schädelwand, sondern bleibt von der Schädelhöhle überall durch Knorpel getrennt. An der Grenze nun zwischen dem Knochen und dem Knorpel liegt ein Kanal, der am unteren Rande des Knochens an der lateralen Fläche des Schädels beginnt und oben in das vorderste Ende der Temporalgrube ausmündet. So weit ich mich überzeugen konnte, enthält er Gefäße, die für die Weichtheile der Temporalgrube bestimmt sind. Eine größere morphologische Bedeutung kommt diesem Kanal nicht zu und ich habe ihn bloß der Vollständigkeit wegen erwähnt.

Nahe dem vorderen Rande besitzt das Petrosum zwei Öffnungen, eine obere größere für den Nervus facialis und die Jugularvene (Fig. 3 *fa*) und eine kleinere untere für die Carotis (Fig. 3 *ca*). Der Nervus facialis giebt noch innerhalb der Schädelhöhle einen Ast ab, welcher nach vorne zieht und am hinteren Rande der später zu besprechenden Fenestra optica in die Orbita tritt, um sodann längs des unteren lateralen Randes der Augenhöhle zu verlaufen

und die Schleimhaut der Mundhöhle zu versorgen. Dieser auch bei Teleostiern allgemein vorkommende Ast des Facialis ist stets für homolog erklärt worden dem Ramus palatinus der Selachier. Wenn man berücksichtigt, dass der Ramus palatinus der Selachier stets extracranial vom Facialis entspringt und extracranial gelagert nach vorn verläuft, während der gleichnamige Nerv bei *Amia* und bei Knochenfischen einen intracranialen Ursprung hat, so wird die Annahme einer Homologie zweifelhaft. Nur der positive, bis jetzt fehlende Nachweis, dass dieser Ast in der Reihe der Fische von der Außenfläche des Schädels ins Innere hineinrückt, würde die Annahme einer Homologie sicher stellen. Das Verhalten des Facialis nach seinem Austritt aus der Schädelhöhle hat für die in dieser Arbeit verfolgten speciellen Zwecke kein weiteres Interesse.

Die Orbitalregion ist sehr scharf begrenzt. Die hintere Begrenzung ist bereits besprochen worden; nach vorn bildet der Antorbitalfortsatz mit seiner Ossifikation, dem Praefrontale, die Grenze gegen die Nasalregion. Die Orbitae von *Amia* sind ziemlich flache ovale Gruben, die in der Mittellinie durch eine nach vorn reichende Fortsetzung des Cavum cranii von einander getrennt werden (Fig. 9 und 10): von einem unpaaren knöchernen oder häutigen Interorbitalseptum, das bei Teleostiern in größter Verbreitung vorkommt, ist bei *Amia* keine Spur vorhanden.

Das Dach der Orbita wird nur zum geringsten Theile von einer knorpeligen lateral vorspringenden Leiste des Primordialschädels gebildet, die man wohl als den letzten Rest eines knorpeligen Orbitaldachs ansehen kann (Fig. 2 u. 6); den größten Antheil am Orbitaldach hat das Frontale. Ein Orbitalboden ist durch eine schwach ausgeprägte flügelartige Leiste der Schädelbasis angedeutet, welcher unten das Parasphenoid angelagert ist (Fig. 9 u. 10). Das vordere Drittel der Orbitalwand ist ganz knorpelig<sup>1</sup>, während die hinteren zwei Drittel zum Theil von zwei Ossifikationen eingenommen werden. Im hinteren Theil der Orbita liegt eine sehr große ovale, oben, hinten und vorn von gezakten Knochenrändern, unten von Knorpel begrenzte Öffnung, welche in die Schädelhöhle hinein-

<sup>1</sup> An einem großen Exemplar von *Amia* sah ich sowohl die laterale als auch die mediale gegen das Cavum cranii sehende Fläche dieses vorderen orbitalen Knorpels von einer oberflächlich gelegenen, dünnen, bräunlich gefärbten Schicht bedeckt, die auf den ersten Blick wie eine ganz dünne Knochenlamelle aussah. Die mikroskopische Untersuchung ergab, dass es sich hier nur um eine Verkalkung der oberflächlichen Knorpelschicht handelte.

führt (Fig. 2 u. 3 *O*). Hinten treten durch diese Öffnung der Opticus und einige andere Nerven aus dem Cranium heraus, und gelangen die Augenmuskeln in die Schädelhöhle: vorn ist sie durch eine starke bindegewebige Membran verschlossen. Schon bei Selachierschädeln kann man in vielen Fällen eine von der Peripherie des Opticusloches ausgehende Fenestration der Seitenwand des Cranium nachweisen, und es scheint mir nicht unwahrscheinlich zu sein, dass die eben beschriebene Öffnung bei *Amia*, als ein solches sehr vergrößertes Opticusfenster anzusehen ist. Auf der Grenze zwischen der Labyrinthregion und der Orbitalregion ist der knorpelige Boden der Schädelkapsel noch von einem kleinen Fenster durchbrochen, welches durch das Parasphenoid verdeckt wird und nur nach Entfernung dieses Knochens zu Tage tritt (Fig. 6 *fh*). Es entspricht dieses Fenster in seiner Lage der später zu beschreibenden Hypophysargrube im Cavum cranii und ist der langgestreckten durch das Parasphenoid geschlossenen Spalte im Boden des Augenmuskelkanals vieler Knochenfische zu vergleichen.

Die hintere Ossifikation der Orbitalregion, das Alisphenoid, hat die Gestalt eines Kreises, welcher unten und vorn einen Ausschnitt besitzt; dieser Ausschnitt wird durch die eben erwähnte Öffnung bedingt (Fig. 2 u. 3 *As*). Nahe seinem hinteren Rande wird das Alisphenoid von einer großen, runden, für den zweiten und dritten Trigeminasast bestimmten Öffnung durchbohrt. Nach oben und hinten verbindet sich das Alisphenoid bei großen Exemplaren von *Amia* mit dem Postfrontale: bei jüngeren Thieren ist es von dem letzteren durch eine schmale Knorpelzone getrennt. Nach vorn über dem Opticusfenster ist es an einer kleinen Stelle durch Naht mit dem Orbitosphenoid verbunden.

Vor dem Alisphenoid liegt das ebenfalls kreisförmig gestaltete, hinten und unten für das Opticusfenster ausgeschnittene Orbitosphenoid, über welches nichts weiter zu bemerken ist (Fig. 2 u. 3 *Os*).

Es scheint mir nicht uninteressant zu sein an dieser Stelle noch ausdrücklich auf die kreisförmigen Begrenzungen so vieler Ossifikationen des Primordialcranium von *Amia* aufmerksam zu machen. Diese Gestalt ist durch den Umstand bedingt, dass diese Ossifikationen frei in der knorpeligen Grundlage liegen und da sie nur an wenigen Stellen mit ihren Nachbarn in Berührung treten, ein ungehindertes gleichmäßig excentrisch fortschreitendes Wachsthum haben erhalten können. Auch in dieser Hinsicht hat *Amia*, gegenüber den Teleostiern, bei welchen die entsprechenden Knochen durch Abplattung

an ihren Berührungsstellen mit den Nachbarn mehr eckige Formen besitzen, ein primitives Verhalten bewahrt.

Der erste Trigeminasast tritt in die Wand des Primordialeranium etwa in der Höhe des vorderen Randes des Postfrontale und verläuft schräg nach vorn und lateral, um das Alisphenoid dicht über der großen für den zweiten und dritten Ast desselben Nerven bestimmten Öffnung zu verlassen (Fig. 2 u. 3 *tr*). Während seines Verlaufes innerhalb der Schädelwand entsendet er mehrere feine Zweige, die im Knorpel nach oben aufsteigen und an die Schleimkanäle der Knochen der Schädeldecke treten. In der Orbita besteht derselbe aus zwei parallel neben einander liegenden Stämmen, welche dicht unter der Decke derselben gelegen nach vorn verlaufen, um am vorderen Theil der Orbita zwischen der knorpeligen Decke des Primordialeranium und dem Os frontale zu der Nasengrube zu gelangen, die sie versorgen. Während seines ganzen Verlaufs durch die Orbita giebt er feine aufsteigende Zweige ab, welche zum Theil die oben beschriebene, als der letzte Rest eines knorpeligen Orbitaldachs gedeutete, lateral vorspringende Knorpelleiste durchbohren, zum Theil direkt an das Os frontale treten und sich sodann in den Schleimkanälen desselben vertheilen.

Der zweite und dritte Trigeminasast verlassen die Schädelhöhle durch die schon beschriebene Öffnung des Alisphenoid, und verzweigen sich, eben so wie die entsprechenden Nerven bei Teleostiern (Fig. 2. 3 u. 6 *Tr*).

Der Oculomotorius und der Trochlearis treten durch die hintere große Lücke der Orbitalregion aus, an deren hinterem Rande, und zwar der erstere unten, der zweite oben.

Zwischen diesen beiden Nerven liegt das Bündel der geraden Augenmuskeln, von welchen sich der Rectus externus noch eine Strecke weit in das Innere des Cranium erstreckt und die Veranlassung giebt zu einer beginnenden Bildung eines Augenmuskelkanals.

Dicht vor diesen Augenmuskeln, zum Theil noch zwischen ihnen eingelagert, verlässt der Opticus, welcher bei *Amia*, entsprechend der verhältnismäßig geringen Größe des Auges, ziemlich schwach ist, die Schädelhöhle. Mit dem Opticus zusammen tritt auch die bei *Amia* sehr starke Arteria ophthalmica zum Bulbus. Zwischen den letztgenannten Gebilden liegt ein starker bindegewebiger Strang, der am hinteren unteren Winkel der Augenhöhle entspringt und nahe der Opticeuseintrittsstelle an den Bulbus inserirt. Dieser Strang entspricht in jeder Beziehung dem Augenträger der Selachier. In der

vorderen Ecke der Orbita, unter dem Praefrontale, inseriren sich die beiden Mm. obliqui.

Die nasale Region des Primordialschädels von *Amia* wird nach hinten von den Antorbitalfortsätzen begrenzt und hat die Gestalt einer dreieckigen Platte mit oberer mittlerer Crista.

Die ganze Region ist mit Ausnahme von zwei kleinen Ossifikationen knorpelig. Medial und vor den Antorbitalfortsätzen liegen an der unteren Fläche dieser Region zwei längliche Knorpelwülste, die zur Artikulation mit dem vorderen Ende des Palatinbogens dienen. An das vordere Ende dieser Wülste grenzt die Ossifikation der Nasalregion, das Septomaxillare (Fig. 3, 6 u. 8 Sm). Es ist dieses ein Knochenkern, welcher von dem unteren Rande des Olfactoriusloches bis zum lateralen Rande des praenasalen Knorpels reicht und mit welchem an letzter Stelle das Maxillare gelenkig verbunden ist. Dieser kleine Knochen wird von oben zum größten Theil von dem Zwischenkiefer bedeckt, und wird daher erst nach Wegnahme des letzteren sichtbar. Von BRIDGE ist dieser Knochen mit einer im Boden der Nasenkapsel des Frosches gelegenen Verknöcherung (dem Septomaxillare) für identisch erklärt worden; und obgleich ich diese angenommene Homologie zum mindesten für unwahrscheinlich halte, so wollte ich doch keinen neuen Namen einführen. Richtiger scheint es mir zu sein, wenn BRIDGE die Septomaxillaria von *Amia* mit den zwei bekannten kleinen am Ende des knorpeligen Rostrum des Hechtes gelegenen Ossifikationen in Zusammenhang bringt, mit denen sie allerdings in der Lage und den Beziehungen zu benachbarten Skelettheilen übereinstimmen.

Das Cavum cranii hat die Gestalt eines Eies, mit nach vorn gerichteter Spitze, das in der Gegend der Labyrinthregion zwei nischenartige, gegen die übrige Schädelhöhle scharf abgegrenzte Ausbuchtungen zur Bergung des Labyrinths besitzt. Wie bei den Selachiern und den meisten Ganoiden, so bildet es auch bei *Amia* einen Raum, der sich ununterbrochen vom Hinterhauptsloch bis an die Nasengruben erstreckt. Nicht alle an der Außenfläche sichtbaren Ossifikationen des Primordialeranium treten auch in der Schädelhöhle oder in den mit derselben verbundenen Räumen des Labyrinth zu Tage, vielmehr reicht eine ganze Anzahl derselben nicht durch die ganze Dicke der Schädelwand und bleibt daher durch eine Knorpel-lamelle vom Cavum cranii getrennt. In dieser Weise verhält sich das Exoccipitale, das Interealare und das Post- und Praefrontale. Es bedarf wohl kaum der besonderen Erwähnung, dass auch das

Squamosum, welches bei den meisten Fischen zur Umschließung eines Stückes des äußeren Bogenganges verwandt wird, bei *Amia*, wo es ja, wie oben ausführlich besprochen ist, zeitlebens die Charaktere eines Deckknochens behält, von der Schädelhöhle aus nicht sichtbar ist.

Die Hinterhauptregion ist innerhalb des Cavum cranii nach vorn sehr scharf durch eine an der lateralen Wand von oben nach unten verlaufende theils knorpelige, theils membranöse, medial und nach vorn gerichtete Leiste, welche die hintere Wand der Labyrinthnische bildet, begrenzt. Der Boden dieser Region wird vom Occipitale basilare, die Seitenwände und zum größten Theile auch die Decke von den Occipitalia lateralia gebildet: der sich nach hinten anschließende, von den Occipitalbogen bedeckte Theil des Rückenmarkkanals liegt nicht in einer Flucht mit dem Boden der Schädelhöhle, sondern entspringt um ein gutes Stück höher an der hinteren Wand des Schädels, so dass ein nach hinten und unten blind geschlossener Schädelraum übrig bleibt, über welchen die Medulla oblongata und das vordere Ende des Rückenmarks hinüberziehen. Dieser Raum ist von dem bekannten interduralen, bei Teleostiern in weitester Verbreitung vorkommenden, lymphatischen Fettgewebe<sup>1</sup> erfüllt und beansprucht unser Interesse aus dem Grunde, weil es derselbe Raum ist, welcher in der Familie der Characimiden, Cyprinoiden, der Welse und Gymnotiden durch medial vorspringende und zusammenstoßende Leisten der Occipitalia lateralia von der übrigen Schädelhöhle abgegrenzt und zur Bildung des »Atrium sinus imparis«, welches vermittelt des WEBER'schen Apparates mit der Schwimmblase zusammenhängt, verwandt wird. Am vorderen Rande des Occipitale laterale ist das weite Vagusloch gelegen.

Die vordere Grenze der Labyrinthregion wird innerhalb der Schädelhöhle nach vorn von dem vorderen Rande des Petrosum gebildet, der mit der vorderen begrenzenden Leiste der Labyrinthnische nicht zusammenfällt, sondern ein wenig vor derselben verläuft. Die sehr complicirt gebaute Labyrinthnische mit den Kanälen für die Bogengänge ist zum größten Theil knorpelig: nur nach unten und vorn wird ihre laterale Wand durch das Petrosum gebildet.

Durch eine von oben hinten nach unten vorn verlaufende medial vorspringende knorpelige Leiste wird die Labyrinthnische in

<sup>1</sup> Gewöhnlich wird dieses Fettgewebe der Fische für die Arachnoidea derselben gehalten. Eine genauere Begründung meiner abweichenden Ansicht behalte ich mir für eine spätere Arbeit vor.

eine kleinere, vorn oben, und in eine größere, hinten unten gelegene Bucht zerlegt: die erstere beherbergt zum größten Theil den Utriculus, die zweite ist für den Sacculus mit dem Recessus cochlearis bestimmt. Die Sacculusbucht bildet, wie ich schon früher Gelegenheit hatte zu bemerken, an der lateralen Wand des Schädels eine ziemlich bedeutende Vorwölbung, die als erster Anfang der bei Teleostiern weit verbreiteten und bisweilen excessiv<sup>1</sup> entwickelten *Bulla acustica* zu betrachten ist.

An die Labyrinthische schließen sich die, wie ich noch einmal hervorheben will, überall von Knorpel begrenzten, für die Bogengänge bestimmten Kanäle. Der vordere halbzirkelförmige Kanal beginnt am vorderen oberen Theil der Utriculusbucht, zieht lateral nach vorn und oben, biegt in der Nähe des Postfrontale angekommen um, verläuft dicht unter der knorpeligen Schädeldecke und durch dieselbe durchschimmernd nach hinten und medial, um mit einer Öffnung über der Labyrinthische in das Cavum cranii auszumünden. Der äußere *Canalis semicircularis* nimmt seinen Ursprung von dem hinteren Theil der Utriculusbucht, verläuft lateral und nach hinten, schimmert dicht unter der Hyomandibularpfanne durch die knorpelige Seitenwand des Schädels durch, zieht dann nach hinten und medial, um an der hinteren Begrenzung der Sacculusbucht, gemeinschaftlich mit dem Ursprung des hinteren Kanals auszumünden. Während seines Verlaufs kommt der äußere Kanal dem Intercalare ziemlich nahe. Der *Canalis semicircularis posterior* beginnt, wie schon gesagt, am hinteren Rande der Sacculusbucht, verläuft lateral nach hinten und oben, kommt fast in unmittelbare Berührung mit dem Exoccipitale, biegt sodann um, zieht medial und nach vorn, und mündet dicht über der Labyrinthische aus.

Das häutige Labyrinth von *Amia* kann kurz behandelt werden; so weit ich mich an den mir zur Verfügung stehenden, allerdings für eine subtilere Untersuchung nicht sehr geeigneten Exemplaren überzeugen konnte, entspricht es in seinem gröberen Bau vollkommen dem Labyrinth der Teleostier, wie wir es durch die schönen Untersuchungen von HASSE<sup>2</sup> kennen gelernt haben. Genauer beschrieben ist es von RETZIUS<sup>3</sup>.

<sup>1</sup> Ganz außerordentlich entwickelt finde ich die Bullae acusticae bei *Scopelus* und *Gonostoma*.

<sup>2</sup> C. HASSE, Anatomische Studien. Th. X. Das Gehörorgan der Fische. Leipzig 1873.

<sup>3</sup> G. RETZIUS, Das Gehörorgan der Wirbelthiere. Th. I. Fische und Amphibien. pag. 35. Stockholm 1881.

Das Verhalten der Labyrinthhöhle zum Cavum cranii bei *Amia calva* gegenüber den Selachiern zeigt einen tiefgreifenden Unterschied. Während die Labyrinthhöhle bei den Selachiern von der Schädelhöhle vollkommen abgeschlossen erscheint, findet bei *Amia* und bei allen anderen Ganoiden und Teleostiern eine mehr oder minder breite Kommunikation zwischen diesen Höhlen statt. Es dürfte wohl kaum fehlgegriffen sein, wenn man die Ursachen zu dieser Verbindung beider Höhlen in der ganz unverhältnismäßigen Entwicklung und Volumentfaltung des Labyrinth bei höheren Fischen sucht, die schließlich zu einer Usur der medialen Begrenzungswand desselben geführt hat. Der Ausgangspunkt, für die Fenestration dieser Wand ist aller Wahrscheinlichkeit nach das Acusticusloch gewesen. Zu dieser Annahme berechtigt uns wenigstens die ganze Lage des Labyrinthfensters bei *Amia*, wo es in der That nichts weiter ist als eine große Fensterbildung um die Peripherie des Acusticuslochs, so wie auch der Umstand, dass Fenestrationen des Skelets im Allgemeinen mit Vorliebe von der Peripherie von Nervenöffnungen ausgehen, in welcher Beziehung ich nur an die verschiedenen Fensterbildungen, die an den Austrittsstellen der Hirnnerven bei Selachiern vorkommen, erinnern möchte.

Auch zwischen *Amia* und den Teleostiern bestehen, wie ich schon jetzt hervorheben will, bedeutende Unterschiede in dem Verhalten der Labyrinthhöhle. Die noch bedeutendere Volumentfaltung des Labyrinth bei Knochenfischen hat schließlich dazu geführt, dass die bei *Amia* noch sehr deutlich ausgeprägten begrenzenden Leisten der Labyrinthnische auf Spuren reducirt oder gar vollkommen verschwunden sind, und die Höhle des Vestibulum ununterscheidbar in den Bestand der Schädelhöhle aufgegangen ist; bei dieser Gelegenheit ist das Labyrinth aus seiner ursprünglichen Region weiter nach hinten herausgerückt und hat Theile, die der Occipitalregion angehören, zu seiner Bergung benutzt. Außerdem ist der vordere Bogengang, durch Reduktion der breiten Knorpelspange, die bei *Amia* denselben von der Schädelhöhle trennt, bei Teleostiern sehr häufig in die letztere zu liegen gekommen. Endlich liegt ein wichtiger Unterschied in dem Umstande, dass die fast rein knorpelige Begrenzung des Labyrinth bei Teleostiern zu einer größtentheils knöchernen umgewandelt worden ist.

Unterhalb und hinter der Facialisöffnung sendet das Petrosum eine horizontale Knochenlamelle ab, die sich in der Mittellinie mit der entsprechenden Lamelle der anderen Seite verbindet und einen nach

hinten geschlossenen Raum des Cavum cranii überdacht. Es ist das der hinterste knöcherne Theil des bei *Amia* größtentheils membranösen Augenmuskelkanals. dessen genaue Beschreibung später erfolgen soll.

Während die Grenzen der einzelnen Schädelregionen an der Schädeldecke kaum ausgeprägt erscheinen, findet zwischen der Labyrinth- und Orbitalregion im Innern des Schädels an der Decke desselben eine recht scharfe Abgrenzung statt und zwar durch eine nach unten gegen das Cavum cranii gerichtete, von einem Postorbitalfortsatz zum anderen ziehende schwache Leiste, an deren untere hintere Fläche, die vom Gehirn aufsteigende Epiphysis sich anlegt. Diese Epiphysarleiste der Schädeldecke findet sich ganz konstant bei allen Teleostiern und repräsentirt in einzelnen Fällen den einzig übriggebliebenen Theil der ursprünglichen Decke des Primordialschädels.

Die Frage nach den Bahnen, auf welchen die Schallwellen aus dem umgebenden Medium zum Labyrinth der Fische gelangen, ist bis jetzt noch niemals Gegenstand einer eingehenderen Erörterung gewesen. Und doch verdient diese Frage untersucht zu werden, weil eine ganze Anzahl von eigenthümlichen Bildungen am Schädel der Fische nur im Zusammenhang mit den Vorstellungen, die wir von den schalleitenden Bahnen haben, verständlich wird. Es bedarf keiner besonderen Erwähnung, dass der Beantwortung dieser Frage, da von einem Experiment natürlich nicht die Rede sein kann, nur durch genaue Untersuchung der topographischen Verhältnisse der Labyrinthregion des Fischkopfes und durch Feststellung der schalleitenden Bahnen nach rein physikalischen Grundsätzen näher getreten werden kann. Die jetzt allgemein herrschende Annahme ist, dass bei Fischen überhaupt keine speciellen Bahnen für die Schallleitung differenzirt wären, dass vielmehr eine ganz gleichmäßige Leitung durch die Knochen des Schädels, vor Allem durch die Knochen der Decke desselben, stattfindet. Besondere Hilfsapparate des Ohres, mit der Bestimmung, die Schallwellen mit möglichst geringem Verlust zum Labyrinth zu leiten, sollen erst in der Klasse der Amphibien auftreten. Das ist entschieden unrichtig. Schon eine flüchtige Betrachtung einer größeren Reihe von Fischen ergibt die Unwahrscheinlichkeit dieser Annahme. Bei der größten Mehrzahl der Fische treten Knochen des Cranium an keiner Stelle mit dem äußeren umgebenden Medium in Berührung, sondern sind von demselben

durch außerordentlich schlechte Schalleiter, durch eine dicke, schwarztige Haut und häufig sogar durch mächtige Muskellagen getrennt, so dass eine Leitung der Schallwellen direkt durch die Kopfknochen nur für eine verhältnismäßig sehr geringe Zahl von Fischen angenommen werden könnte: nämlich nur für diejenigen, deren Kopf von nackten oder nahezu nackten Knochenschildern bedeckt wird. Für die größte Mehrzahl der Fische muss eine Möglichkeit dieser allgemeinen Knochenleitung absolut ausgeschlossen werden, und haben wir uns nach anderen Bahnen umzusehen.

Eine solche Bahn hat HASSE<sup>1</sup> für die Familie der Clupeiden nachgewiesen. Er fand, dass der Theil der Gehörkapsel, welcher den Sacculus nach außen begrenzt, die Binnenwand der Kiemenhöhle bildet, und dass somit Schallwellen von der Kiemenhöhle aus den Sacculus direkt treffen können. Diese Beobachtungen sind richtig, nur hat HASSE sich darin geirrt, dass er die innigen Beziehungen des Labyrinth zur Kiemenhöhle für eine Eigenthümlichkeit der Clupeiden hielt, während dieselben der größten Mehrzahl der Knochenfische zukommen. Bei einer großen Zahl von Knochenfischen aus den verschiedensten Familien fand ich fast ausnahmslos, dass der vordere obere Zipfel der Kiemenhöhle der Labyrinthregion des Schädels dicht anliegt, und dass somit an dieser Stelle die in der Kiemenhöhle befindliche Wassermasse von der lateralen dünnen knöchernen oder knorpeligen Wand des Labyrinth nur durch eine dünne Schleimhaut getrennt wird. In den zahlreichen Fällen, in welchen der Sacculus mit seinem Otolithen stark entwickelt ist und eine lateral vorspringende Bulla am Schädel bildet, ragt diese Bulla fast ausnahmslos in die Kiemenhöhle hinein und kann in vielen Fällen mit großer Leichtigkeit von der Kiemenhöhle aus mit dem Finger gefühlt werden. Doch möchte ich ganz ausdrücklich hervorheben, dass es in den meisten Fällen nicht der Sacculus allein ist, der Beziehungen zur Kiemenhöhle gewinnt, sondern dass dieselben auch dem Utriculus zukommen, und dass es daher nicht zulässig ist, — wie HASSE es that —, anzunehmen, dass wir es hier mit einer speciell für den Sacculus bestimmten schalleitenden Bahn zu thun haben.

Auf die Detailverhältnisse in den Beziehungen des Labyrinth der Teleostier zur Kiemenhöhle kann jetzt noch nicht eingegangen

---

<sup>1</sup> C. HASSE, Anatomische Studien: Suppl. Die vergleichende Morphologie des häutigen Gehörgangs der Wirbelthiere 1873. pag. 53.

werden und verweise ich in dieser Hinsicht auf die später erscheinenden Specialbeschreibungen der Crania der einzelnen Familien der Knochenfische.

Nachdem nun die Gründe für die Annahme, dass die Schallwellen bei Knochenfischen zum größten Theil von der Kiemenhöhle zum Labyrinth gelangen, ausgeführt sind, erwächst ganz von selbst die andere Frage, wie dieselben in die Kiemenhöhle gelangen. Es kann gar keinem Zweifel unterliegen, dass in dieser Beziehung die Kiemenspalte eine große Rolle spielt; doch glaube ich noch auf eine andere Bahn hinweisen zu können, die nach physikalischen Grundsätzen zu diesem Zwecke fast noch besser geeignet sein muss. Ich meine die Bahn, welche durch die Knochen des Opercularapparates vorgestellt wird, speciell durch das Operculum und das Suboperculum. Wenn man in Erwägung zieht, dass diese Knochen bei den meisten Teleostiern dünne elastische Platten sind, die in breiter Ausdehnung die in der Kiemenhöhle ruhende Wassermasse bedecken, und die nur von einer ganz dünnen Haut überzogen werden und von größeren Weichtheilmassen so gut wie niemals überlagert sind, so muss man zugeben, dass hier ein in ganz ausgezeichneter Weise geeigneter Apparat vorliegt, um die Schallwellen aus dem äußeren Medium auf die Wassermassen der Kiemenhöhle zu übertragen. Sollten fernere Untersuchungen diese Vermuthung bestätigen, so würde die alte Annahme von GEOFFROY ST.-HILAIRE bestätigt werden, welcher bekanntlich die Opercularknochen für Gehörknöchelchen erklärte; freilich in einem ganz anderen Sinne, als es der Autor derselben meinte.

Oggleich dem Thema der gegenwärtigen Arbeit etwas ferne liegend hat ein Vergleich der Schalleitungsbahnen der Knochenfische mit denen der übrigen Wirbelthiere, speciell der Selachier, ein großes Interesse, weil dieser Vergleich die Stellung der Teleostier innerhalb der Reihe der Wirbelthiere sehr gut illustriert.

Die gewöhnliche Annahme ist, dass erst bei Amphibien, namentlich bei den Anuren, besonders differenzirte schalleitende Apparate auftreten. Es ist schon zur Gentige erörtert worden, dass diese Anschauung nicht richtig ist, und dass schon bei der Mehrzahl der Knochenfische keine diffuse Zuleitung der Schallwellen zum Labyrinth statt hat, dass sich vielmehr sehr konstante Bahnen differenzirt haben. Doch sind die Knochenfische auch nicht diejenigen Formen, bei welchen zuerst in der Reihe der Wirbelthiere solche Hilfsapparate des Gehörs auftreten; es lassen sich schon bei Sela-

chiern Einrichtungen nachweisen, von denen die Apparate der Knochenfische ableitbar sind.

Es ist das Verdienst von JOHANNES MÜLLER<sup>1</sup> diese Verhältnisse bei Selachiern zuerst richtig erkannt und gewürdigt zu haben; leider scheinen seine Beobachtungen vollkommen in Vergessenheit gerathen zu sein; wenigstens habe ich bei keinem der neueren Autoren auch nur eine Andeutung darüber gefunden. Der schalleitende Apparat bei Selachiern ist der Spritzlochkanal.

Bekanntlich beginnt derselbe mit weiter Öffnung in der Rachenhöhle medial von der Öffnung der ersten Kiemenspalte und dicht bei derselben und zieht dann zwischen Hyomandibulare und Palatoquadratum aufwärts, um entweder mit einer Öffnung, dem Spritzloch, hinter und über dem Auge auszumünden, oder aber um unter der Haut blind zu endigen. Während seines Verlaufs liegt dieser Kanal der Labyrinthregion des Schädels dicht an und besitzt in einzelnen Fällen sogar besondere blinde Divertikel, welche sich an dieselbe anschmiegen. Dieses ist bei Selachiern die Stelle, wo das Labyrinth in nächste Beziehung zum äußeren umgebenden Medium tritt und auf diesem Wege müssen die Schallwellen am wenigsten abgeschwächt zu ihm gelangen. Es soll damit durchaus nicht ausgeschlossen sein, dass auch von der Oberfläche des Kopfes aus eine Zuleitung erfolgen kann; findet doch eine diffuse Leitung durch Skelettheile des Kopfes auch noch beim Menschen in geringem Grade statt; doch muss eine solche Leitung bei Selachiern, wenn nach physikalischen Grundsätzen die Verhältnisse untersucht werden, gegenüber der Spritzlochleitung sehr zurücktreten. In den Spritzlochkanal können die Schallwellen wohl nur zum geringsten Theil von der Rachenhöhle aus gelangen und werden wenigstens in den Fällen, wo ein weit offenes äußeres Spritzloch vorhanden ist, durch dasselbe ihren Zutritt finden.

Der Umstand, dass der Spritzlochkanal der Selachier, welcher der Paukenhöhle und der Tube der höheren Wirbelthiere homolog ist, mit denselben auch die gleiche Funktion besitzt, ist gewiss sehr bemerkenswerth. Dieser Nachweis räumt eine Schwierigkeit aus dem Wege, die bei der Annahme, dass Paukenhöhle und Tube erst bei luftlebenden Wirbelthieren entstanden seien, bestand. Es war in der That kaum zu begreifen, wie zu diesem Zwecke eine Kiemen-

---

<sup>1</sup> Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. Theil. III. Das Gefäßsystem der Myxinoiden. Abhandl. d. Berlin. Akademie d. Wissenschaften vom Jahre 1843.

spalte, deren Bestehen ja eng an das Wasserleben geknüpft war, sich weiter erhalten und erst allmählich in den Dienst des Gehörorgans treten konnte. Diese Schwierigkeit wird vollkommen beseitigt durch den Nachweis, dass die schallzuleitende Funktion der vordersten Kiemenspalte kein neuer Erwerb der landlebenden Wirbelthiere ist, sondern dass sie auch bei deren wasserbewohnenden Vorfahren bestand; und es ist auch damit das ursächliche Moment gegeben, warum sich diese Kiemenspalte noch bis zu den am weitesten fortgeschrittenen Endgliedern der Wirbelthiere erhalten konnte, während die anderen, ursprünglich mit respiratorischer Funktion versehenen Kiemenspalten, nachdem von den Dipnoern und Amphibien an ein neues Respirationsorgan sich entwickelt hatte, spurlos zu Grunde gegangen sind.

Durch diesen Nachweis wird auch der Umstand, dass die urodelen Amphibien und einige Anuren keine Paukenhöhle und Tube besitzen, anders aufzufassen sein, als es bisher geschehen ist. Es liegt hier ganz zweifellos ein Rückbildungsvorgang vor, wie bei den Schlangen, und die entgegengesetzte Annahme, dass bei diesen Formen sich ein mittleres Ohr noch nicht entwickelt habe, ist ganz unstatthaft. Es wäre in der That unverständlich, wenn bei höheren Amphibien die geschlossene vorderste Kiemenspalte sich wieder öffnen und in den Dienst des Gehörorgans treten sollte. Eben so unverständlich wäre das Vorkommen der Columella bei urodelen Amphibien, eines Skelettheils, dessen Entstehung an die Ausbildung eines mittleren Ohres streng geknüpft ist und allein für sich, da sich für denselben keine Funktion nachweisen ließe, nicht zu verstehen wäre.

Es erwächst nun noch die Frage, ob die eben besprochenen Apparate bei Knochenfischen und bei Selachiern von einander ganz unabhängig entstanden sind, wie es auf den ersten Blick scheint, oder ob es nicht Bildungen giebt, welche dieselbe mit einander verknüpfen und an einen genetischen Zusammenhang dieser scheinbar ganz verschiedenen Bildungen denken lassen.

Eine direkte Vergleichung der Apparate bei Selachiern und Teleostiern führt, da die topographischen Verhältnisse an den Schädeln derselben ganz verschieden sind und in Folge dessen die Lagerungsverhältnisse nicht direkt mit einander verglichen werden können, zu keinem sicheren Resultate, es bleibt somit nur übrig, sich nach Zwischenformen umzusehen und an denselben eine Beantwortung der gestellten Frage zu versuchen. Eine solche ganz vorzügliche Zwi-

schenform — natürlich nur für die erwähnten Verhältnisse — ist Polypterus. Während das Cranium dieses Sauroiden und namentlich auch sein Kiefer- und Kiemenapparat dem Teleostiertypus ganz nahe steht, besitzt er zeitlebens ein wohl ausgebildetes Spritzloch und erinnert in dieser Beziehung an die Selachier. Die innere weite Öffnung dieses Spritzloches liegt in der Kiemenhöhle; medial wird dieselbe begrenzt von dem Epibranchiale des ersten Kiemenbogens, nach hinten von dem vorderen Rande des Hyomandibulare und lateral und vorn von den Knochen des Gaumenbogens. Der weite Spritzlochkanal verläuft der Labyrinthregion des Schädels dicht anliegend nach oben und öffnet sich an dem lateralen oberen Rande des Cranium mit einer schlitzförmigen von zwei kleinen Hautknochen klappenartig bedeckten Öffnung. Die Zuleitung der Schallwellen zum Labyrinth kann bei Polypterus kaum von der äußeren durch die eben erwähnten kleinen Knochen geschlossenen Öffnung erfolgen und müssen wir annehmen, dass dieselbe von der inneren Öffnung aus statt hat, was ja um so weniger Schwierigkeiten macht, als die letztere nicht in die Rachenhöhle, wie bei den Selachiern, sondern in die Kiemenhöhle einmündet, welche mit dem äußeren Medium in weiter Kommunikation steht. Ein Vergleich des Spritzlochs bei Polypterus mit dem blinden der Labyrinthregion anliegenden Zipfel bei Knochenfischen stellt es außer allen Zweifel, dass beide homologe Bildungen sind, und dass der erwähnte Recessus der Kiemenhöhle bei Teleostiern nichts weiter ist als der dorsal abgeschlossene und dann erweiterte Spritzlochkanal. Eine anatomische Ursache für diesen Abschluss glaube ich in der Entwicklung des Hyomandibulare bei Knochenfischen suchen zu müssen. Während dieser Skelettheil bei Selachiern ein schlanker Knorpelstab ist, verbreitet er sich bei Knochenfischen im Anschluss an die größere Entfaltung und Differenzirung der Muskulatur des Kieferapparates zu einer breiten Platte. Damit im Zusammenhang erstreckt sich auch die Pfanne dieses Knochens bei Teleostiern bis zum Postorbitalfortsatz und bewirkt durch diese Ausdehnung nach vorn den Verschluss des Spritzlochs.

Den besten Beweis für eine solche nach vorn zu stattfindende Verbreiterung des Hyomandibulare bietet das Verhalten des Hauptstammes des N. facialis, des Truncus hyoideo-mandibularis. Bei Selachiern verläuft dieser Nerv, dem Hyomandibulare anliegend, vor demselben nach unten; anders bei Teleostiern, bei denen er ganz gewöhnlich das Hyomandibulare durchbohrt, um an dessen Außenseite zu gelan-

gen. Es bedarf wohl kaum der ausführlichen Begründung dafür, dass eine solche scheinbare Durchbohrung des Knochens nur durch ein Wachstum desselben nach vorn und durch Umschließung des Nerven zu Stande gekommen sein kann. Bei der Gelegenheit musste nothwendigerweise der Spritzlochkanal abgeschlossen und in einen blinden Anhang der Kiemenhöhle verwandelt werden, mit denselben topographischen Beziehungen, wie der zum Labyrinth in Beziehungen stehende Theil der Kiemenhöhle.

An der Basis der Orbitalregion liegt im Innern des Schädels eine vorn und hinten gut begrenzte Einsenkung, welche einigermaßen an die Sattelgrube der höheren Wirbelthiere erinnert (Fig. 7). Nach hinten setzt sich diese Einsenkung unter die schon erwähnten Fortsätze der Ossa petrosa fort, wo sie blind endet; nach vorn wird sie von einem queren Knorpelwulste begrenzt, welcher an jeder lateralen Ecke einen Knochenkern besitzt. Am Boden dieser Grube ist eine Lücke des Primordialcranium, die schon früher erwähnt worden ist, und die unten von dem Parasphenoid verschlossen wird. Gegen das Cavum cranii im engeren Sinne ist diese Grube durch eine starke sehnenglänzende Membran vollkommen abgeschlossen. Die letztere spannt sich von dem vorderen scharfen Rande der beiden zusammenstoßenden horizontalen Flügel der Ossa petrosa zum vorderen Knorpelwulste hinüber. An den Seitenwänden des Schädels erstreckt sich diese Membran weit hinauf und befestigt sich etwa in der halben Höhe der Seitenwand an einer scharfen vom Ali- und Orbitosphenoid nach unten und medial vorspringenden Knochenleiste (Fig. 7 *kl*). Der hintere Abschnitt dieser nach oben sich erstreckenden Fascie umhüllt den N. trigeminus und facialis nahe deren Austrittsstellen aus dem Schädel; im vorderen Abschnitt stellt die erwähnte Fascie die Membran vor, welche das Opticusfenster ausfüllt.

Durch diese Fascie wird ein unter und zum Theil lateral von der eigentlichen, zur Bergung des Gehirns bestimmten Schädelhöhle gelegener Raum von der letzteren vollständig abgeschlossen.

Der größte Theil dieses Raumes ist mit dem bekannten, bei Fischen weit verbreiteten lymphoiden Fettgewebe erfüllt, das auch im übrigen Theil des Cavum cranii von *Amia* enthalten ist: außerdem liegen in ihm noch Nerven und Muskeln. In den seitlichen hinteren Theilen dieses Raumes verlaufen, wie schon angegeben, der Facialis mit seinem Ramus palatinus und der Trigeminus eine Strecke weit zwischen Membran und der knöchernen Seitenwand des Schädels, bevor sie zu ihren Austrittsöffnungen gelangen. Im vorderen Abschnitt

wird die Membran vom Opticus durchbohrt. Im unteren Theil des abgeschlossenen Raumes liegen die Ursprungsstellen der *Mm. recti externi*. Dieselben entspringen dicht hinter dem knorpeligen Querwulst, der die vordere Begrenzung der Grube bildet. nahe bei einander nicht weit von der Mittellinie, verlaufen divergirend nach vorn und treten am hinteren unteren Rande der *Fenestra optica* in die *Orbita*. Somit besitzt auch *Amia*, eben so wie viele Knochenfische, einen Augenmuskelkanal, der allerdings nur wenig ausgebildet ist und einer oberen knöchernen Scheidewand gegen die Schädelhöhle hin ermangelt. Die *Nn. abducentes* durchbohren die Fascie von oben und treten sofort an die *Mm. recti externi*, so dass sie in der *Orbita* nicht sichtbar sind. Außerdem liegen in diesem Raume die Hauptstämme der *Art. carotides*. Auf der Decke des abgeschlossenen Raumes der erwähnten Fascie liegt die *Hypophysis cerebri*, mit den *Lobis vasculosis* in einer schwach ausgeprägten trichterartigen Einsenkung.

Wir kommen wieder auf die beiden Ossifikationen zurück, welche in den lateralen Ecken des vorderen Knorpelwulstes liegen. Dieselben sind von außen nicht zu sehen, nur am zerlegten Schädel, und nachdem die Fascie abgezogen ist, bekommt man sie zu Gesicht. BRIDGE hat diese paarigen Ossifikationen als *Basisphenoidea* bezeichnet und dieselben für homolog erklärt dem bekannten gewöhnlich y-förmig gestalteten *Basisphenoid* vieler Knochenfische. Dieser Deutung muss ich mich vollkommen anschließen. Wenn wir uns vorstellen, dass außer den *Recti externi* auch noch die anderen Augenmuskeln in das *Cavum cranii* hineinwandern, so muss nothwendigerweise der zwischen den Muskelgruppen beider Seiten gelegene Knorpelwulst komprimirt werden und die beiden Ossifikationscentren zusammenrücken, um schließlich zu einem unpaaren, zwischen den Muskeln des rechten und des linken *Bulbus* liegenden Knochen zu verschmelzen. Dann sind aber die Verhältnisse gegeben, wie sie bei vielen Knochenfischen bestehen.

Wenn man diese Deutung nicht annimmt, so muss man für *Amia* Ossifikationen postuliren, die bei keinem anderen Fische vorkommen, und ihr einen weit verbreiteten Knochen absprechen.

Es erwächst nun die Aufgabe, den Augenmuskelkanal von *Amia* mit dem der Knochenfische zu vergleichen und andererseits zu untersuchen, ob er sich nicht von bekannten Bildungen bei tiefer stehenden Formen ableiten lässt. Bei einem Vergleich mit den bei

Teleostiern gegebenen Organisationsverhältnissen kann ich mich kurz fassen.

Der Hauptunterschied zwischen dem Augenmuskelkanal von *Amia* und dem der Knochenfische liegt darin, dass er bei den letzteren gegen die Schädelhöhle hin durch eine knöcherne Decke abgeschlossen ist, während bei *Amia* diese Decke membranös ist. Die Bildung dieser Decke, an welcher sich die benachbarten Knochen, also vor Allem die Petrosa, durch Entwicklung von horizontalen in der Mittellinie zusammenstoßenden Knochenfortsätzen beteiligen, ist bei verschiedenen Knochenfischen eine verschiedene und soll in späteren Arbeiten genau geschildert werden. Außerdem ist es bei Knochenfischen ganz gewöhnlich, dass der Augenmuskelkanal sich viel weiter nach hinten erstreckt, als bei *Amia* und bis in das Occipitale basilare hineinreicht. Es erfolgt dieses durch Weiterwachsen der Augenmuskeln nach hinten, die sich auf diese Weise den Kanal selbst weiter aushöhlen.

Was die phylogenetische Entstehung des Augenmuskelkanals betrifft, so hat GEGENBAUR die Vermuthung geäußert, dass der bei den Selachiern vorkommende *Canalis transversus* bei Teleostiern zur Einlagerung von Augenmuskeln benutzt werde<sup>1</sup>.

Bei Selachiern verläuft dieser Kanal von einer Orbita zur anderen quer durch die knorpelige Schädelbasis und setzt beide periorbitalen Lymphsinus mit einander in Verbindung; in einzelnen Fällen ist er gegen die Schädelhöhle hin nur durch eine Membran verschlossen. Dicht vor diesem *Canalis transversus* liegen die Eintrittskanäle der Carotiden, die von dem ersteren bei einigen Formen ebenfalls nur durch eine Membran getrennt sind. In der Orbita inseriren sich die geraden Augenmuskeln in der nächsten Umgebung der äußeren Öffnung dieses Kanals; in deren nächsten Nähe liegt ebenfalls, wenigstens bei einigen Selachiern (*Hexanchus*) die Austrittsöffnung des *Nervus abducens*. Für diese Auffassung spricht Vieles in dem Verhalten der betreffenden Theile bei *Amia*. Vor Allem ist der Umstand zu berücksichtigen, dass bei *Amia* der vom *Cavum cranii* abgeschlossene Raum von den Augenmuskeln nicht ausgefüllt wird, wie es bei Teleostiern der Fall ist, sondern zum größten Theil von lymphoidem Gewebe erfüllt ist. Da wir nun nicht den geringsten Grund zur Annahme haben, dass *Amia* von Formen

<sup>1</sup> C. GEGENBAUR, Untersuchungen zur vergl. Anatomie d. Wirbelthiere. Heft III. Das Kopfskelet d. Selachier 1872. pag. 78.

abstammt, deren Augenmuskeln stärker entwickelt waren und den genannten Raum ganz ausfüllten, so ist nur die Vorstellung möglich, dass *Amia* einen praeformirten an der Basis cranii gelegenen, lymphatischen Raum besitzt, in welchen erst sekundär die Ansatzstellen der *Recti externi* hineinrücken. Dieser praeformirte Lymphraum kann aber, wenn wir uns nach homologen Gebilden bei niedriger organisirten Fischen umsehen, nur dem *Canalis transversus* der Selachier entsprechen, welcher bei *Amia* sich ganz außerordentlich erweitert und verbreitert und schließlich auch die Carotidenkanäle und die umgebenden Nerven nahe ihren Austrittsöffnungen in seinen Bereich gezogen hat. Bei der Gelegenheit hat auch seine ursprünglich knorpelige Decke einer membranösen Platz gemacht. So lange in diesen Organisationsverhältnissen, zwischen dem primitiven Befunde der Selachier und dem relativ schon weit differenzirten bei *Amia* keine Übergangsformen bekannt sind, muss die Anschauung von GEGENBAUR noch Hypothese bleiben; eine Hypothese, die allerdings viel für sich hat. Bei Annahme derselben wird vor Allem über den Verbleib des *Canalis transversus* der Selachier bei höheren Formen Rechenschaft abgelegt und sodann kommt man nicht in die missliche Lage bei *Amia* und bei den von ihr ableitbaren Teleostiern einen unter dem *Cavum cranii* gelegenen neugebildeten Raum anzunehmen, dessen Bedeutung und Homologie ganz räthselhafte wären.

Die *Regio olfactoria* weist im Innern des Schädels zwei neben einander parallel von hinten nach vorn verlaufende weite Kanäle auf, die durch eine breite knorpelige Scheidewand von einander getrennt werden und die mit den *Foramina olfactoria* am Boden der Nasengruben ausmünden. In diesen Kanälen, welche als direkte Fortsetzung des *Cavum cranii* aufzufassen sind, liegen die sehr dicken und derben *N. olfactorii*. Sie besitzen eine starke von den Hirnhäuten gebildete Hülle und innerhalb derselben liegen 7 bis 10 locker mit einander verbundene Nervenstränge, zwischen denen allem Anschein nach kein Austausch von Fasern statt hat.

Bekanntlich lassen sich bei Fischen in dem Verhalten der Centraltheile des Geruchsorgans zu ihren peripherischen Endausbreitungen zwei Typen unterscheiden. In dem einen Falle liegen die *Bulbi olfactorii* der Riechmembran dicht an und sind durch lange *Traetus* mit dem Vorderhirn verbunden: ein einheitlicher *Nervus olfactorius* ist in diesem Falle nicht vorhanden, vielmehr treten viele ganz kurze Nervenfaserbündel vom *Bulbus* zur Riechschleimhaut. In

dem anderen Falle schließen sich die Bulbi olfactorii an die Hemisphären des Großhirns an und geben langen wirklichen Riechnerven den Ursprung.

Es könnte auf den ersten Blick den Anschein haben, als wäre dieser Unterschied nur unwesentlich, als wäre der Bulbus olfactorius kein integrierender Gehirntheil, sondern nur eine Anhäufung von Ganglienzellen im Verlauf der Riechnervenfasern, die an verschiedenen Stellen liegen könnte. Der typische, sehr charakteristische Unterschied zwischen dem starken, mit einem derben Neurilemma versehenen, peripher vom Bulbus gelegenen Nervus olfactorius und dem dünnen, nur von der weichen Pia umhüllten, central vom Bulbus liegenden Tractus spricht dagegen. Eben so der von STANNIUS<sup>1</sup> hervorgehobene Umstand, dass sich diese beiden angegebenen Lagerungsverhältnisse der Bulbi olfactorii stets ausschließen: dass entweder ein dem Gehirn anliegender Bulbus vorkommt oder ein sich der Riechmembran anschließender: Fälle, wo ein central gelegener Bulbus vorkommt und außerdem gangliöse Anschwellungen im weiteren Verlauf der Riechnerven, existiren nicht.

Außerdem sind unter den Fischen — allerdings höchst selten — Übergangsformen zwischen den beiden angegebenen Typen bekannt, also Fälle, wo der Bulbus auf halbem Wege zwischen dem Gehirn und der Riechmembran gelegen ist, und wo er mit dem ersteren durch einen dünnen weichen Tractus, mit der letzteren durch einen starken, mindestens viermal so dicken derben Nerven verbunden ist. STANNIUS hat den einzigen bis jetzt bekannten derartigen Fall bei dem Gadiden *Raniceps fuscus* beschrieben: weitere ganz ähnliche Verhältnisse finde ich bei den Characinidengattungen *Hydrocyon* und *Alestes*.

Aus der bloßen Betrachtung dieser beiden Typen ergibt sich kein Anhaltspunkt, um ein Urtheil zu gestatten, welcher Typus der primäre und welcher der abgeleitete ist. Wie in so vielen anderen Fragen, so entscheidet auch hier die systematische, auf andere Organisationsverhältnisse basirte Stellung der Formen, welcher der eine oder der andere Typus zukommt. Wir finden nun, dass der erste Typus bei allen Selachiern vorkommt, bei Holocephalen und bei gewissen Teleostiergruppen, die sich als sehr primitive charakterisiren, nämlich, wie schon längst bekannt ist, bei den Silu-

<sup>1</sup> STANNIUS, Das peripherische Nervensystem d. Fische. 1849. pag. 2.

roiden, den Cyprinoiden, den Gadiden und wie ich gefunden habe, auch bei den Mormyriden.

Der zweite Typus ist verbreitet bei den Ganoiden und bei der größten Mehrzahl der Teleostier. Es kann nach Allen diesem keinem Zweifel unterliegen, dass der erste Typus der primitive ist und dass sich aus ihm der andere Typus durch allmähliche Verkürzung des Tractus und Ausspinnung eines Nerven entwickelt hat.

Bei Teleostiern erfolgt die Ausbildung eines Nervus olfactorius unter gewissen, wie es scheint, stets gleichen Bedingungen. Die Vergrößerung der Orbita führt zu einer Fenestration der seitlichen Orbitalwand an deren vorderen Ecke, in der Nähe der ursprünglichen Lagerungsstelle des Bulbus olfactorius, wie man es sehr schön bei Characiniden sehen kann: diese sich weiter ausdehnende Usur ist die nächste Veranlassung zur Bildung eines Nervus olfactorius, welcher somit in der Orbita seinen Verlauf haben muss.

Diese Verhältnisse scheinen ganz konstant bei Teleostiern zu sein; unter einer großen Anzahl der verschiedensten Formen fand ich stets entweder einen Nervus olfactorius in der Orbita oder einen langen Tractus in einer direkten bis zur Nasengrube reichenden Fortsetzung der Schädelhöhle.

Bei dem schon erwähnten Hydrocyon liegt der Bulbus in einer besonderen Auftreibung des Orbitosphenoid: von ihm verläuft ein in der Orbita frei gelegener Nerv zur Riechmembran, und ein langer innerhalb des Cavum cranii gelegener Tractus zum Vorderhirn, so dass auch in diesem Falle die durchgehende Regel keine Ausnahme erleidet.

Eine auffallende Ausnahme von diesem Verhalten machen alle Ganoiden. Bei diesen Fischen verläuft ein wirklicher Nervus olfactorius innerhalb der direkten Fortsetzung der Schädelhöhle und erweist sich dadurch als eine Bildung, die unter ganz anderen, nicht näher bekannten Bedingungen entstanden sein muss, als die Riechnerven der Knochenfische, und mit den letzteren daher in keinem genetischen Zusammenhang steht.

Nur Lepidosteus macht von diesem konstanten Verhalten der Ganoiden eine scheinbare Ausnahme. Der Riechnerv verläuft bei Lepidosteus zuerst in einer trichterförmigen durch die Alisphenoidea gebildeten Knochenröhre. Am hinteren Rande der Orbita tritt er aus dieser Röhre heraus und liegt dem theils knorpeligen theils membranösen Interorbitalseptum lateral an: somit verläuft er an dieser Stelle frei in der Orbita. Am vorderen Rande der Orbita treten

beide Nerven in eine sehr lange knorpelige Doppelröhre ein, welche dem zum Primordialcranium gehörigen Theil des langen Rostrum dieses Fisches entspricht und an deren vorderem Ende die Riechgruben liegen. Auf den ersten Blick scheint hier ein Bildungsmodus vorzuliegen, welcher demjenigen der meisten Knochenfische vollkommen entspricht; doch ist das durchaus nicht der Fall. Wie schon erwähnt, beginnt die Fenestration der lateralen Schädelwand in der Nasalregion bei Knochenfischen am vorderen Rande der Orbita, an der Stelle, wo der Bulbus olfactorius der Riechschleimhaut anliegt und führt zur räumlichen Trennung desselben von der Membrana olfactoria und zur Ausspinnung eines Nervus olfactorius. Bei *Lepidosteus* ist die lange Doppelröhre, in welcher die Nerven verlaufen, als ursprüngliche direkte Fortsetzung der Schädelhöhle aufzufassen; somit kann die Bildung einer interorbitalen Scheidewand bei diesem Fisch nicht von derselben Stelle ausgegangen sein, wie bei den Knochenfischen: es kann auch in dieser Fensterung nicht das ursächliche Moment für die Entstehung des Riechnerven gesucht werden. Derselbe muss eben bei *Lepidosteus* wie auch bei den übrigen Ganoiden ursprünglich seiner ganzen Länge nach in einer Fortsetzung der Schädelhöhle gelegen haben, die durch eine mediale Scheidewand in zwei Kanäle getheilt war; später schwanden die lateralen Wandungen im hinteren interorbitalen Theil derselben, und der Olfactorius kam auf diese Weise in die Orbita zu liegen.

Es war mir im Laufe dieser Abhandlung mehrfach die Möglichkeit geboten, darauf hinweisen zu können, dass eine ganze Anzahl von Organisationsverhältnissen bei Knochenfischen sich ganz ungezwungen direkt von *Amia* ableiten lässt, und es könnte daraus die Ansicht entstehen, als ob dieses in allen Organen der Fall sei, und als sei *Amia* in der That ein direkter Vorfahr des Teleostierstammes. Um so lieber nehme ich hier die Gelegenheit wahr auf die eben beschriebenen Verhältnisse in der Bildung des Riechnerven hinzuweisen, in welchen *Amia* entschieden eine höhere Organisationsstufe erreicht hat, als gewisse niedrigstehende Knochenfische.

Bei dieser Gelegenheit will ich es nicht unterlassen die morphologischen Verhältnisse der peripheren Geruchsorgane der Ganoiden und Teleostier etwas näher zu betrachten und mit den entsprechenden Einrichtungen der Selachier zu vergleichen. Bei nieder organisirten Haien, z. B. bei den Notidaniden und bei *Acanthias*, ist an der unteren Fläche der Schnauze jederseits eine einfache Nasenöffnung vorhanden, welche durch zwei vom Rande derselben ein-

springende Fortsätze, die Nasenklappen, unvollkommen in eine mediale und eine laterale Eingangsöffnung zerlegt wird.

Bei höher organisirten Selachiern, unter den Haien bei Scyllien und bei vielen Rochen, erstreckt sich von der medialen Eingangsöffnung eine mehr oder weniger tiefe Rinne zum oberen Rande der Mundöffnung. Es ist das die bekannte Nasolabialrinne, die ja auch in der Ontogenie der höheren Vertebraten auftritt und durch deren Schließung das mediale Nasenloch eine nach der Nasenhöhle sich öffnende und eine am Rande der Oberlippe gelegene Mündung erhält. Die letztere entspricht der inneren Nasenöffnung der Dipnoer, Amphibien und Amnioten. Diese Verhältnisse sind durch GEGENBAUR längst klar gelegt, und es fragt sich nur, wie die Teleostier und Ganoiden sich hierin verhalten<sup>1</sup>.

Nach der alten, auch von GEGENBAUR angenommenen Anschauung entsprechen die beiden Öffnungen der Nasengrube bei Knochenfischen und Ganoiden den beiden unvollkommen von einander getrennten Mündungen der niedrig organisirten Selachier. Anders hat BALFOUR<sup>2</sup> die Verhältnisse aufgefasst. Nach seiner Ansicht sind die hinteren Nasenöffnungen der höheren Fische homolog den inneren Nasenöffnungen der luftathmenden Wirbelthiere, welche durch eine allmählich erfolgte Achsendrehung der Nasenkapsel aus der Oberlippe an die Oberfläche des Kopfes gerückt sind.

Auf Grund meiner Beobachtungen an Fischen muss ich dieser Anschauung entgegentreten und mich der alten Auffassung anschließen. Es sind namentlich zwei Argumente, die ich gegen BALFOUR anzuführen habe: ein vergleichend-anatomisches und ein entwicklungsgeschichtliches. In der nächsten Umgebung der Nasenlöcher und in der Hautbrücke, welche vorderes und hinteres Loch trennt, fand ich bei einer Anzahl von Teleostiern, unter anderen auch bei allen von mir untersuchten einheimischen Cyprinoiden einen bis jetzt noch nicht bekannten kleinen Knorpel, der dem Nasenflügelknorpel der Selachier ganz sicher homolog ist. Dieser Knorpel hat gewöhnlich die Gestalt einer S: die beiden Schleifen umgeben die Nasenöffnungen, das mittlere Stück liegt in der Hautbrücke zwischen den Öffnungen. Er ist mit der Haut sehr fest verbunden, so dass eine Präparation mit Messer und Pincette nur schwer gelingt: dagegen ist

---

<sup>1</sup> C. GEGENBAUR, Grundzüge der vgl. Anatomie. II. Aufl. 1870. pag. 754 und: Das Kopfskelet der Selachier. 1872. pag. 97 u. 216.

<sup>2</sup> F. M. BALFOUR, Handbuch d. vgl. Embryologie 1881. Bd. II. pag. 477.

es an mikroskopischen Schnitten durch die Nasenregion sehr leicht, sich von seiner Anwesenheit zu überzeugen. Er trägt den Charakter von Hyalinknorpel, und unterscheidet sich von dem Knorpel des Primordialcranium, mit dem er beiläufig gesagt nirgends in Zusammenhang steht, durch viel dichter gelagerte Knorpelzellen. Auch bei Selachiern umgibt der Nasenflügelknorpel in vielen Fällen die Nasenöffnung in Gestalt eines Ringes und entsendet Fortsätze in die Nasenklappen. Wenn man sich vorstellt, dass die Nasenklappen der Selachier mit einander verwachsen und die in ihnen enthaltenen Knorpelfortsätze mit einander verschmelzen, so resultiren Verhältnisse, die sich von den bei den meisten Teleostiern bestehenden in nichts unterscheiden. Dass dieses die richtige Auffassung ist, lehrt die Entwicklungsgeschichte des Geruchsorgans bei Knochenfischen.

Bei eben ausgeschlüpften Fischchen ist jederseits eine einfache ungetheilte Nasenöffnung vorhanden; so sehe ich es bei *Lota vulgaris*, beim Hecht, bei der Forelle und bei *Chondrostoma nasus*. Erst in nachembryonaler Zeit erfolgt bei den verschiedenen Formen bald früher, bald später eine Scheidung dieser Öffnung in ein vorderes und ein hinteres Nasenloch. Es wächst von der medialen und von der lateralen Peripherie je ein schmaler Hautlappen aus, der nach dem Centrum der Öffnung gerichtet ist. Sehr bald legen sich diese Fortsätze, welche den Nasenklappen der Selachier entsprechen, an einander und zwar liegt bei allen von mir untersuchten Formen der laterale Fortsatz hinter dem medialen. In diesem Stadium besitzt der Naseneingang der Knochenfische genau dasselbe Verhalten, welches bei den Notidaniden und bei *Acanthias* sich bleibend erhält. Binnen kurzer Zeit verschmelzen diese beiden Nasenklappen der Knochenfische mit einander und der Naseneingang erhält seine definitive Gestalt, wenigstens für diejenigen Formen, bei denen die beiden Nasenlöcher dicht bei einander liegen. Da sich auch *Lota vulgaris*, deren hinteres und vorderes Nasenloch im erwachsenen Zustande weit von einander entfernt sind, ursprünglich ganz eben so verhält, so muss bei dieser Art später (leider fehlen mir diese späteren Stadien) ein Breiterwerden der Nasenbrücke und ein Auseinanderrücken der Nasenlöcher stattfinden. Jedenfalls sind die Fische mit dicht beisammen liegenden vorderen und hinteren Nasenöffnungen als die primitiveren Formen zu betrachten, von denen sich solche Formen ableiten lassen, deren Nasenlöcher weit entfernt von einander liegen. Als die in einer bestimmten Richtung am weitesten fortgeschrittenen sind dann solche Formen zu betrachten, bei denen

beide Nasenlöcher weit von einander entfernt sind und in der Oberlippe liegen.

Solche Bildungen kommen unter Knochenfischen in der Familie der Muraenoiden bei *Ophisurus* und Verwandten vor<sup>1</sup> und haben auf den ersten Blick in der That eine gewisse Ähnlichkeit mit den entsprechenden Bildungen bei Dipnoern und Perennibranchiaten, und es scheint mir nicht unwahrscheinlich zu sein, dass diese Eigenthümlichkeit der Ophisuren BALFOUR zur Annahme einer Homologie der hinteren Nasenöffnung der Knochenfische mit der inneren Nasenöffnung der luftathmenden Wirbelthiere verleitet hat. Eine auf eine größere Reihe von Formen ausgedehnte Vergleichung und die Entwicklungsgeschichte klären auch in diesem Falle den wahren Sachverhalt auf und weisen nach, dass es sich nur um einen interessanten Fall einer »konvergenten Entwicklung« handelt.

Welche Stellung den Teleostiern zukommt, die bleibend nur einen Naseneingang jederseits besitzen, wie z. B. *Belone*, die Pomacentriden, viele Chromiden etc. ist ohne Kenntnis der Entwicklungsgeschichte nicht mit absoluter Sicherheit zu entscheiden. Wenn man jedoch berücksichtigt, dass die nächsten Verwandten dieser Fische (*Cyprinodonten*, *Labroiden*) das gewöhnliche Verhalten zeigen, so ist es wohl kaum fehlgegriffen, anzunehmen, dass bei den eben erwähnten Formen ganz einfach die trennende Hautbrücke zwischen beiden Nasenöffnungen sekundär reducirt ist.

Wie in so vielen anderen Organisationsverhältnissen, so erweisen sich auch in dem Verhalten der Nasenöffnungen die niedrig organisirten Selachier als der Ausgangspunkt, von dem aus zwei divergirende Reihen abgeleitet werden können: auf der einen Seite die höheren Fische, auf der anderen die luftathmenden Wirbelthiere.

Wie schon früher von mir erwähnt wurde, liegt das vordere und das hintere Nasenloch von *Amia* weit von einander entfernt und repräsentirt somit *Amia* einen Zustand, der gegenüber dem gewöhnlichen Verhalten der Knochenfische, als ein weiter entwickelter gelten muss. In der breiten Hautbrücke zwischen beiden Nasenlöchern ist das *Os nasale* eingebettet. Es ist unter diesen Umständen durchaus nicht wunderbar, dass ich bei diesem Fische trotz besonders darauf gerichteter Aufmerksamkeit keine Spur eines Na-

---

<sup>1</sup> LÜTKEN, Nogle Bemaerkninger om Naeseborenes Stilling hos de i Gruppe med *Ophisurus* staaende Slaegter af Aalefamilien. Videnskabl. Meddelelser fra d. naturhistoriske Forening i Kjöbenhavn 1851.

senflügelknorpels in der Umgebung der Nasenlöcher habe auffinden können. Das Nasale hat eben dessen ursprüngliche Funktion, den Naseneingang zu stützen, übernommen und einen Nasenflügelknorpel entbehrlich gemacht.

Es bleibt mir noch übrig zum Schluss der vorliegenden Arbeit eine Parallele zwischen dem Cranium von *Amia* und demjenigen der Selachier, von denen es sich noch am ungezwungensten ableiten lässt, zu ziehen und die Ähnlichkeiten und Unterschiede hervorzuheben. Im Ganzen sind die letzteren viel geringer als man a priori erwarten sollte. Der fundamentalste Unterschied zwischen dem Schädel von *Amia* und dem der Selachier wird durch das Auftreten von großen zusammenhängenden Ossifikationen bei der ersteren bedingt. Diese Ossifikationen können das Primordialcranium entweder bloß überlagern, oder aber sie verbinden sich mit demselben aufs innigste und ersetzen ursprünglich knorpelige Regionen desselben, ohne deren Gestalt zu alteriren.

Das erste Auftreten von größeren zusammenhängenden Massen von Knochengewebe in der Reihe der Fische bezeichnet einen der größten und weittragendsten Fortschritte im Entwicklungsgange der Wirbelthiere. Es tritt hier zum ersten Mal ein Gewebe auf, das sich als Schutz- und Stützmaterial sehr viel geeigneter erweist, als der Knorpel. Ein Blick auf eine Reihe von Selachier- und Teleostierschädeln genügt, um sofort die ganze Bedeutung dieses »Ereignisses« klar zu stellen.

Der ganze Habitus ist ein anderer geworden. An Stelle der plumpen Selachierschädel ist eine leichte graciöse Bauart getreten. Die weichen abgerundeten Konturen des ersteren sind durch eckige, häufig bizarre Schädelformen ersetzt, an welchen jede Muskelgrube und jeder Sehnenansatz scharf ausgeprägt erscheint. Das neue Baumaterial übertrifft das alte eben nicht allein an Resistenzfähigkeit, sondern ist ihm auch an plastischer Modellirfähigkeit weit überlegen. Auch noch innerhalb der höheren Fische lassen sich in dieser Hinsicht ganz deutliche Abstufungen auffinden. Die Knochenganoiden und ein Theil der Physostomen erinnert in den abgerundeten Konturen, in der geringen Ausbildung der Muskelgruben und Cristen noch sehr an die Selachier, und erst in den am höchsten entwickelten Gruppen der Fische, namentlich bei den Acanthopterygiern, kommt der weiter differenzirte Typus zur vollen Geltung.

Das Primordialeranium von *Amia* zeigt — ganz abgesehen von dem Umstande, dass es zum Theil aus anderem Material besteht. — wenig Unterschiede von dem der Selachier. Zunächst hat die Hinterhauptregion von *Amia*, durch Assimilation einiger Wirbel, einen anderen morphologischen Werth erhalten, als die entsprechende Region der Selachier, ohne dass ihre Gestalt durch diesen Vorgang wesentlich verändert wäre. Nur ihre Länge hat gegenüber dem Verhalten bei Selachiern bedeutend zugenommen, was sich durch den eben erwähnten Umstand ja hinlänglich erklärt.

Der nach hinten gegen die Occipitalregion abfallende Theil der Schädeldecke lässt Verhältnisse erkennen, die im Wesentlichen schon bei Selachiern bestehen. Der mediale knorpelige nach hinten gerichtete Vorsprung ist schon bei den Notidaniden als knorpelige Muskeriste entwickelt. Eben so ist es nicht schwer in den mittleren von den Exoccipitalia eingenommenen Vorsprüngen bei *Amia* die durch die vorspringenden hinteren Bogengänge bedingten Knorpelleisten der Selachier zu erkennen. Bei einzelnen Haien, z. B. bei *Scyllium*, sind auch schon die lateralen hinteren Ecken des Schädels, die bei *Amia* von den Interealaria eingenommen werden, ganz gut ausgebildet. Bei *Scyllien* lässt sich auch schon zwischen der Crista des hinteren Bogenganges und dem zuletzt erwähnten lateralen Schädelvorsprung eine bis in die Gegend des Postorbitalfortsatzes reichende Einsenkung des Schädeldaches erkennen, die bei *Amia* von den darüber liegenden Hautknochen überbrückt und zur Temporalhöhle geschlossen wird.

In der Labyrinthregion finden wir bei Selachiern die Labyrinthhöhle gegen das Cavum cranii abgeschlossen, bei *Amia* durch eine wahrscheinlich von der Peripherie des Acusticusloches ausgegangene Fenestration weit offen.

An der Außenfläche der Labyrinthregion sind die durch die Gelenkpfanne des Hyomandibulare bedingten Veränderungen die auffallendsten. Es ist mir schon Gelegenheit geboten worden auf die Verbreiterung des Hyomandibulare nach vorn bis zum Postorbitalfortsatz bei höheren Fischen hinweisen zu können. An dieser Stelle möchte ich nur noch hervorheben, dass von sämtlichen Selachiern die Notidaniden in der Lage des Hyomandibulargelenks mit *Amia* und mit den Teleostiern noch am meisten übereinstimmen.

Die an der Schädeldecke vieler Selachier vorkommenden Parietalgruben, welche die erweiterten blinden Endabschnitte der Aqueducti vestibuli aufnehmen, fehlen bei sämtlichen Ganoiden und

Teleostiern. Es hängt dieses offenbar zusammen mit der geringen Ausbildung der Aquaeducti bei den höheren Fischen gegenüber den Selachiern.

An der Basis des Primordialschädels finden wir bei höheren Fischen ganz durchgehend eine Fenestration in der Gegend der Hypophysis cerebri, die bei Selachiern fehlt.

Postorbital- und Antorbitalfortsätze kommen sowohl den meisten Selachiern als auch *Amia* und fast allen Teleostiern zu.

In der Orbitalregion finden wir das Opticusloch der Selachier, das schon bei diesen eine beginnende Erweiterung erkennen lässt, bei *Amia* durch ein großes Fenster vertreten.

Der bei vielen Selachiern vorhandene knorpelige Augenträger ist bei *Amia* durch einen fibrösen Strang repräsentirt.

Ein durch vorspringende Leisten des Primordialeranium gebildeter Boden und eine Decke der Orbita, wie sie vielen Selachiern zukommen, sind bei *Amia* nur in Spuren vorhanden.

Die für Selachier sehr charakteristische Praefrontallücke der Decke des Primordialschädels fehlt bei *Amia*, scheint dagegen bei gewissen Familien der Knochenfische, bei Cyprinoiden und Characiniiden, vorhanden zu sein.

Ziemlich beträchtliche Verschiedenheiten sind im Aufbau der Nasalregion der Selachier und der höheren Fische mit Einschluss von *Amia* zu konstatiren. Während die Nasenöffnungen der Selachier an der unteren Fläche der Schnauze liegen, öffnen sie sich bei höheren Fischen ohne Ausnahme an der lateralen oder an der oberen Fläche des Kopfes; außerdem sind die gut entwickelten Nasenkapseln der Selachier bei *Amia* und bei den Knochenfischen auf ziemlich flache Gruben reducirt.

Ein dem Nasenflügelknorpel der Selachier homologes Gebilde fehlt *Amia* vollkommen, lässt sich jedoch, wie oben dargethan ist, bei gewissen Knochenfischen nachweisen. Ein fernerer nicht unbedeutender Unterschied in der Bildung der Nasalregion bei den höheren Fischen und bei Selachiern wird dadurch bedingt, dass bei den ersteren an der unteren Fläche der erwähnten Region Gelenkhöcker zur Artikulation mit dem vorderen Ende des Palatinbogens entwickelt sind.

Die vielen Selachiern zukommenden so charakteristischen durchbrochenen Rostra fehlen den höheren Fischen entweder gänzlich oder sind durch einfache undurchbrochene Gebilde vertreten, die sich in dieser Beziehung den Rostra der Notidaniden nähern.

Alles zusammengefasst, ergibt sich, dass wenige Organisationsverhältnisse von *Amia* nicht als direkte Fortentwicklung von bei Selachiern bestehenden Verhältnissen angesehen werden können.

Hierher gehört die verschiedene Verlaufsweise des *Ramus palatinus* bei Selachiern und bei den höheren Fischen, deren Verhältnisse auf einander nicht direkt zu beziehen sind. Doch ist es nicht unwahrscheinlich, dass wir es in diesem Falle mit einem Vikariiren von ganz differenten sensiblen Nervenästen zu thun haben, wie es bei Fischen ja sehr häufig vorkommt.

In den allermeisten Organisationsverhältnissen des Schädels lässt *Amia* eine direkte Weiterbildung von Verhältnissen erkennen, die schon bei Selachiern bestehen; und namentlich sind es die am wenigsten differenzirten Selachier — die Notidaniden, welche die deutlichsten Beziehungen zu *Amia* erkennen lassen.

Die unterscheidenden Merkmale zwischen dem Cranium von *Amia* und dem der Teleostier anzugeben ist sehr schwer. Es giebt eben nur sehr wenige Charaktere des Schädels von *Amia*, die nicht in der einen oder in der anderen Teleostierfamilie gefunden würden, und auch diese wenigen unterscheidenden Charaktere sind *Amia* nicht ausschließlich eigen, sondern werden auch bei anderen Ganoiden angetroffen. Hierher gehört die kontinuierliche ungefensterte knorpelige Decke des Primordialschädels, die bei Teleostiern stets Lücken erkennen lässt, dagegen unter den Ganoiden bei den Accipenseriden ihre Integrität bewahrt hat. Ein zweites wichtiges Merkmal ist der Mangel eines *Os occipitale superius* bei *Amia* und bei sämtlichen übrigen Ganoiden, während es bei Teleostiern ganz konstant vorkommt. Ein drittes Merkmal — den schon oben besprochenen Verlauf des *Nervus olfactorius* in einer direkten Fortsetzung der Schädelhöhle, theilt *Amia* ebenfalls mit allen übrigen Ganoiden.

Nachtrag. Erst als diese Arbeit zum Druck abgegeben war, erhielt ich die Abhandlung von J. VAN WIJHE »Über das Visceralskelet und die Nerven des Kopfes der Ganoiden« (Niederländ. Arch. f. Zoolog. Bd. V Heft 3, 1882), in welcher die Gehirnnerven von *Amia* beschrieben sind. Es freut mich, dass VAN WIJHE mit mir in allen wesentlichen Punkten übereinstimmt. Eben so muss ich konstatiren, dass schon VAN WIJHE auf die Wichtigkeit der Schleimkanäle bei der Bestimmung der Knochen des Schädeldaches aufmerksam gemacht hat (l. c. pag. 228).

---

# Erklärung der Abbildungen.

## Tafel X.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen.

<p><i>Ob</i> Occipitale basilare,  <i>Ol</i> Occipitale laterale,  <i>Ex</i> Occipitale externum,  <i>Ic</i> Intercalare.  <i>Pe</i> Petrosium,  <i>Sq</i> Squamosum,  <i>Psf</i> Postfrontale,  <i>Prf</i> Praefrontale,  <i>Pa</i> Parietale,  <i>F</i> Frontale,  <i>Ps</i> Parasphenoid,  <i>Na</i> Nasale,  <i>An</i> Antorbitale,  <i>Eth</i> Ethmoideum,  <i>Vo</i> Vomer,  <i>Smx</i> Septomaxillare,  <i>Pmx</i> Praemaxillare,  <i>Os</i> Orbitosphenoid,  <i>As</i> Alisphenoid,</p>	<p><i>Oc I</i> u. <i>II</i> erster und zweiter Occipitalbogen,  <i>oc I, II</i> u. <i>III</i> Austrittsöffnung des ersten bis dritten Occipitalnerven,  <i>v</i> Vagusloch.  <i>gph</i> Glossopharyngensloch,  <i>fa</i> Facialisloch,  <i>Tr</i> Öffnung für den II. u. III. Trigeminasast,  <i>tr</i> Öffnung f. d. ersten Trigeminusast,  <i>op</i> Opticusfenster,  <i>cb</i> Gefäßkanal d. Occip. basilare,  <i>ca</i> Öffnung f. d. Carotis.  <i>cs</i> Canalis semicircularis anterior,  <i>ce</i> - - - externus,  <i>cp</i> - - - posterior,  <i>ep</i> Epiphysarleiste.  <i>tg</i> Temporalgrube.  <i>fh</i> Hypophysarfenster.</p>
-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------

Fig. 1. Schädel von *Amia calva* von oben in natürl. Größe.

Fig. 2. - - - - - unten.

Fig. 3. - - - - - der Seite.

Fig. 4. - - - - - von hinten.

Fig. 5. Primordialschädel (nach Entfernung aller Deckknochen) von *Amia calva* von oben.

Fig. 6. Dessgl. von unten.

Fig. 7. Der Länge nach durchsägter Schädel von *Amia* von innen.

Fig. 8. Querschnitt des Schädels von *Amia* durch die Gegend der Nasen-  
gruben.

Diese Figur ist eben so wie die nachfolgenden nicht nach der Natur gezeichnet, sondern nach einem der Länge nach durchsägten Schädel mit Zirkel und Maßstab konstruiert.

Fig. 9. Querschnitt des vorderen Abschnittes der Orbitalregion.

Fig. 10. Dessgl. durch die Gegend der Fenestra optica.

Fig. 11. Dessgl. in der Höhe des Facialislochs.

Fig. 12. Dessgl. durch die Labyrinthregion dicht vor dem Glossopharyngensloch.



