QH
5
J51
NH
Jenaische Zeitschrift für Natur-
wissenschaft

Studien zur Kenntnis des Schädels von Cyclopterus lumpus L.

1. Teil: Morphogenese des Schädels.

Von

Dr. Eduard Uhlmann, Jena.

Mit 17 Figuren im Text und Tafel 16–17.

Smithsonian Institution
NOV 14 1921
Nat. Mus.

Vorwort.

Diese Arbeit soll als erster Teil meiner „Studien zur Kenntnis des Schädels von Cyclopterus lumpus L.“ erscheinen und zugleich den beiden folgenden Teilen „Art und Ort der Knochenentstehung“ und über die „Histogenese der Knochen“ zur orientierenden Einleitung dienen.

Daß die Bearbeitung der Schädelmorphogenese eines Fisches berechtigt ist, ergibt sich aus der Tatsache, daß unsere Kenntnis über die Entwicklung des Teleostierkraniums eigentlich nur auf die von Salmo und Gasterosteus beschränkt ist. Bei den Ganoiden sind wir auf einige, vornehmlich durch Veit (59, 60[1]) bekanntgewordene Stadien von Lepidosteus angewiesen. Bei Salmo ist die Frage der Wirbelassimilation von Willcox (65), die erste Anlage des Knorpelkraniums von Stöhr (54) bearbeitet. Bei der Weiterentwicklung zum erwachsenen Salmo sind wir auf Parkers (30) lückenhafte und nicht gerade sehr durchsichtige Angaben angewiesen. Bei Gasterosteus, dessen Schädelentwicklung unter Fortlassung der Wirbelassimilation klar bis zum erwachsenen Tier von Swinnerton (58) bearbeitet ist, liegen zeitige Reduktionen von Knorpelanlagen und zum Teil eine ganz andere Art der Knorpelanlage wie bei Cyclopterus vor.

1) Die eingeklammerten Zahlen sind Verweise auf die im Literaturverzeichnis aufgezählten Arbeiten.

Auf die Frage der Wirbelverschmelzung konnte auch ich aus Mangel an genügend jungem Material nicht eingehen. Die Knorpelkranien der ersten Stadien wurden graphisch rekonstruiert. Ich bin mir wohl bewußt, daß durch Plattenmodelle eine größere Genauigkeit erreicht wird. Da es sich aber nicht darum handelte, einige Stadien detailliert zu beschreiben, sondern die Entwicklung des Schädels in großen Zügen bis zum erwachsenen Tier durchzuführen, mußte auf dieses umständliche Verfahren verzichtet werden. Etwas spezieller wurde auf die Entwicklung der Ethmoidalregion und auf die dorsalen und lateralen Knorpelreste eingegangen, da dieselben noch nicht genügend berücksichtigt und doch für die Feststellung der Verwandtschaftsbeziehungen scheinbar nicht unwichtig sind. Das Visceralskelett wurde nur kurz behandelt, da seine Entwicklung von der bei Salmo von PARKER (30) und ZACHINELLI (67) und bei Gasterosteus von SWINNERTON (58) geschilderten nicht sonderlich abweicht. Der Branchialapparat wurde ganz fortgelassen, da er bereits von SCHMIDT (46) bei Cyclopterus beschrieben ist. Es soll also vornehmlich die Entwicklung des Neurokraniums gegeben werden.

Am Schluß der Arbeit soll bereits in diesem Teile kurz auf den Bau der Knochen eingegangen werden. Soweit mir nur irgend erreichbar war, wurden auch andere Teleostier zum Vergleiche herangezogen.

Ich möchte es nicht unterlassen, auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. PLATE, zu danken für die vielen Anregungen, die ich durch ihn in meinen zoologischen Studien erhielt, und für das Interesse, das er jederzeit meiner Arbeit entgegengebracht hat. Ferner bin ich Herrn Privatdozenten Dr. HASE zu Dank verpflichtet für die gütige Überlassung seines wertvollen Materials und für die ständige Fürsorge, mir jeden Weg zu erleichtern, der mich näher an mein Ziel bringen könnte.

Jena, im Mai 1914. **E. Uhlmann.**

Material und Methoden.

Zur Verfügung stand mir eine sehr gute ontogenetische Reihe vom 14 Tage alten Embryo im Ei bis zum erwachsenen Tier. Die Embryonal- und Jungfischstadien (3—56 mm) wurden in Schnittserien von 5 und 10 μ transversal, sagittal, seltener horizontal zerlegt. Es wurden 53 Schnittserien der verschiedensten

Stadien angefertigt. Ferner leisteten mir einige Schnittserien des Herrn Dr. B. Schmidt wertvolle Ergänzungen meines Materials. Leider waren dieselben stets nur durch die vordere Schädelpartie geführt.

Als Entkalkungsflüssigkeit bewährte sich am meisten 5- bis 10%ige wässerige Salpetersäure mit Kaliumalaunnachbehandlung, doch wurde auch mit Orthschem Gemisch, schwefliger Säure und Essigsäure gelegentlich entkalkt.

Als Kontrastfärbung zwischen Knorpel und Knochen empfehle ich neben dem bekannten Hämalaun (Hämatoxylin)-van Gieson, Hämalaun-Eosin, Hämalaun-Orange G + Fuchsin S (Disse 07 u. 09) besonders Bismarckbraun-Ammoniumrubinpikrat-Lichtgrün und Karmin-Indigokarmin-Pikrinsäure. Knorpel und Vorknorpel läßt sich sehr gut durch Bismarckbraun-Hämalaun unterscheiden. Zum Kalknachweise leisteten mir die von Stoeltzer im Virchow-Archiv 1905 empfohlenen Metallreaktionen gute Dienste. Ich verwandte vornehmlich: Silbernitrat-Pyrogallol, Bleiazetat (oder Kobaltnitrat, oder Kupfersulphat)-Schwefelammonium, Eisenchlorid-Ferrocyankalium.

Die Schädel der Jungfische wurden von 13 mm an nach entsprechender Totalfärbung mit Alizarin (Knochen), Toluidinblau, Methylenblau, Methylgrün (Knorpel) unter dem Binokular abpräpariert. Gute Resultate gab die Färbung mit Alizarin-Toluidinblau und Aufhellung mit Benzol-Schwefelkohlenstoff. So übersichtlich diese Lupenpräparate auch sind, sind sie doch nie so sicher, daß man — besonders bei feineren Knorpel- und Knochenlagen — auf eine Kontrolle durch Schnittserien verzichten könnte.

Die Schädel der erwachsenen Tiere, deren größtes 520 mm maß, wurden teils in kaltem Wasser durch Bakterien (3—4 Monate), teils mit (am besten 10%iger) Kalilauge mazeriert. Obwohl ich durch die Erfahrungen, welche Hase bei der Mazeration der Hautverknöcherungen dieses Fisches gemacht hatte, auf Schwierigkeiten vorbereitet war, übertrafen doch die ersten Erfolge oder besser Mißerfolge weit meine Erwartungen. Das zentimeterdicke Korium hält der Mazeration länger stand als alle anderen Gewebe des Schädels mit Inbegriff der Knochen und des Knorpels. Dadurch mußte ich ständig mit dem Umstand rechnen, daß feine Knochenlamellen, welche direkt am Korium sitzen, bei der Entfernung desselben mit abgerissen wurden. Durch Färbung des Schädels mit Alizarin vor der Mazeration wurde die Gefahr Knochenlamellen zu übersehen vermindert. Daß die feinen, oft tütenartig

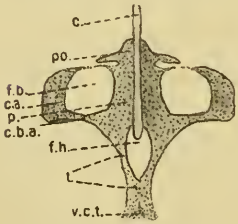
ineinander geschobenen Knochenlamellen sich voneinander ablösten, konnte nie ganz vermieden werden. Um über die Lage dieser Lamellen möglichst ins Klare zu kommen, mußte ich zu besonderen Mitteln greifen. Erstens zerlegte ich die eine Schädelhälfte eines erwachsenen Tieres in aufeinander folgende Blöcke, die mir je einige Probeschnitte lieferten. Dadurch erhielt ich eine Serie mit regelmäßigen Lücken durch den Schädel. Zweitens durchleuchtete ich den Kopf eines 300 mm großen Cyclopterus mit Benzol-Schwefelkohlenstoff nach vorheriger Färbung mit Alizarin. Wenn mir dieses Präparat auch gute Dienste geleistet hat, so möchte ich dies langwierige und bei so großen Objekten recht kostspielige Verfahren nur für den Notfall empfehlen, zumal sich diese Präparate nicht halten.

Einzelbefunde.

I.

Stadium A. Embryo 3—4 mm lang, 15 Tage nach der Befruchtung. Dotterreiches Ei, $1^1/_2$—2 mm im Durchmesser.

Der Boden des chordalen Neurokraniums wird durch die zu beiden Seiten der Chorda liegenden *parachordalia* (Textfig. 1, *p.*) gebildet. Eine Trennung derselben in vordere und hintere *parachordalia* ist nicht mehr zu konstatieren. Hinter den Parachordalplatten erheben sich die Occipitalpfeiler oder *pila occipitalia* (Textfig. 1, *p.o.*). Der periotische Knorpel, die spätere *capsula*



Textfig. 1. Cycl. A. 3—4 mm, im Ei. 15 Tage nach der Befruchtung. Knorpelkranium. Graphische Rekonstruktion nach Transversalschnittserie. Vergr. 54[1]). *c.* Chorda. *ca.* periotischer Knorpel (*capsula auditoria*). *c.b.a. commissura basicapsularis anterior.* *f.b. fenestra basicapsularis.* *f.h. fenestra hypophyseos* (*basicranialis*). *p. parachordalia.* *p.o. pila occipitalia* (Occipitalpfeiler). *t. trabeculae.* *v.c.t.* vorknorpliges Trabekelhorn.

auditoria (Textfig. 1, *c.a.*), ist mit der Parachordalplatte vorn durch die *commissura basicapsularis anterior* (Textfig. 1, *c.b.a.*) knorpelig verbunden. Die *commissura basicapsularis posterior* legt sich dagegen erst vorknorpelig an. Periotischer Knorpel und Parachordalplatten umschließen gemeinsam ein großes Loch, die *fenestra basicapsularis* (Textfig. 1, *f.b.*). Vor den durch die Chorda getrennten *parachordalia* liegen die *trabeculae* (Textfig. 1, *t.*). Dieselben sind bereits knorpelig mit den Parachordalplatten verbunden und bilden

1) Die angegebene Vergrößerung ist die der Originalzeichnung. Die Textfiguren sind sämtlich auf $^2/_3$ verkleinert.

Gruppierung des Materials nach charakteristischen Etappen im Fortschritt der Schädelentwicklung

Gruppe	Stadium	Kurze Charakteristik des Entwicklungsfortschrittes
I.	Cycl. 3—4 mm (A), im dotterreichen Ei, 15 Tage nach der Befruchtung	Trabekel, Parachordalplatten und periotischer Knorpel sind knorpelig vorhanden, letzterer aber nur durch eine schmale vordere Kommissur mit den parachordalia verbunden. Die Chorda ragt frei in das durch parachordalia und trabeculae gebildete Hypophysenloch.
II.	Cycl. 4—5 mm, kurz vor und nach dem Ausschlüpfen, 24 (B) und 26 (C) Tage alt	Parachordalia und capsula auditoria sind der ganzen Länge nach knorpelig verbunden. Die Chorda ragt nicht mehr in das Hypophysenloch. Parethmoidalhörner und Epiphysalknorpel erscheinen paarig.
III.	Cycl. 5—7 mm	Die paarigen Parethmoidal- und Epiphysalknorpelanlagen verschmelzen dorsal leistenartig und sind seitlich durch taeniae antorbitales verbunden. Tectum synoticum schließt sich. Das Gehirn geht noch zwischen den Parethmoidalhörnern hindurch bis zum (aus den vereinigten Trabekeln gebildeten) Präethmoidalhorn. Die Mehrzahl der Knochen erscheint.
IV.	Cycl. 11—15 mm	Durch Ausbildung eines massiven Ethmoidalknorpels wird das Cavum hinter die Gegend der Parethmoidalhörner verlagert. Der Epiphysalknorpel ist mit den periotischen Knorpeln durch die taeniae postorbitales verbunden. Taenia media anterior und posterior bilden sich aus. Stadium beginnender intensiver Ausbildung sekundärer Knochenlamellen und der ersten Kalkablagerung.
V.	Cycl. 26—56 mm	Ethmoidal- und Epiphysalknorpel verschmelzen zu einer großen Knorpelmasse. Die taenia media posterior bildet sich zu einem breiten Knorpeldach aus, das mit seiner Spitze bis zum tectum synoticum reicht. In der Knochenentwicklung macht sich bereits der Beginn der Kammerbildung und eine Zunahme des Fasergewebes bemerkbar.
VI.	Cycl. 120—520 mm	Das Knorpelkranium erreicht beim erwachsenen Tier sein Optimum. Typisch ist eine komplizierte Kammerbildung durch die Knochenlamellen und die starke Ausdehnung eines Faserstützgewebes zwischen diesen Lamellen bei den größeren Stadien.

mit diesen die *fenestra hypophyseos* (Textfig. 1, *f.h.*). Nach vorn vereinigen sie sich zu den *trabeculae communes* und lassen schon rostral die vorknorpelige Anlage der Trabekelhörner (Textfig. 1, *v.c.t.*) erkennen. Das Gehirn ist von einer dünnen, kaum von dem umgebenden embryonalen Gewebe unterscheidbaren Hülle, der primären Cerebralmembran, umschlossen. Das Neurokranium dieses 3—4 mm langen Cyclopterus zeigt also etwa denselben Entwicklungsgrad wie den einer Forelle von 12 mm und eines Stichlings von etwa 5 mm Länge. Nur im späteren Auftreten der *commissura basicapsularis posterior* bei Gasterosteus und Cyclopterus ist ein Unterschied Salmo gegenüber zu konstatieren. Die Chorda ragt (Textfig. 1, *c.*) bei allen drei verglichenen Stadien ein Stück frei in das Hypophysenloch hinein. Verknöcherungen kommen bei Cyclopterus in diesem Alter am Neurokranium noch nicht vor.

Am Visceralkranium ist der Vorkieferbogen noch nicht knorpelig ausgebildet. In einem vorknorpelartigen, dichtzelligen Gewebekomplex legen sich hier eben die Vertikaläste der *intermaxillaria* und die *maxillaria* an. Der Kieferbogen ist durch den noch kurzen und gedrungenen Palatoquadratknorpel und den länglichen, schmalen Meckelschen Knorpel vertreten. Am vorderen Ende des *cartilago Meckeli* ist das *dentale* bereits vorhanden. Am Hyalbogen ist der Basihyalknorpel, der sogenannte Keratohyalknorpel und der Stylohyalknorpel, ferner als Verbindung zum periotischen Knorpel der Hyomandibularknorpel vorhanden. Verknöcherungen sind an dem Hyalbogen, sowie an den bereits vorhandenen Branchialbogen und ihren *copulae* noch nicht zu bemerken.

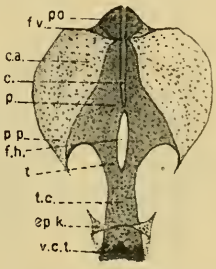
Beachtenswert ist das zeitige Erscheinen der *clavicula* in diesem Stadium. Da sie die Hauptverbindung zwischen Schädel und der bald sich entwickelnden und gleich nach dem Ausschlüpfen des Embryos aus dem Ei in Funktion tretende Haftscheibe — die jungen Tiere saugen sich damit am Männchen fest — repräsentiert, ist ihr zeitiges Vorhandensein wohl begründet.

II.

Stadium B und C. Cyclopterus 4—5 mm lang, 24 und 26 Tage nach der Befruchtung, kurz vor und nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei.

Am Boden des Kraniums ist keine prinzipielle Änderung eingetreten, Trabekel und Parachordalplatten umgeben noch ge-

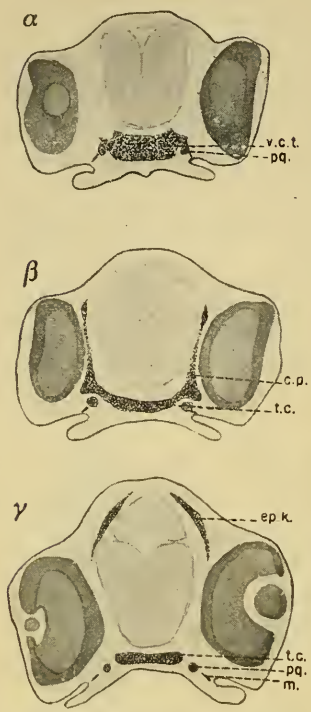
meinsam das Hypophysenloch, in welches aber die Chorda infolge des starken Wachstums der *parachordalia* nach vorn nun nicht mehr hineinragt (Textfig. 2). Vor der Chorda verschmelzen die Parachordalplatten ineinander. Zu einer Verwachsung der *parachordalia* über oder unter der Chorda kommt es nicht. Die periotischen Knorpel stehen nunmehr ihrer ganzen Länge nach mit den Parachordalplatten in — teilweise allerdings noch recht dünner — Verbindung. Nach oben wölben sie sich um und bilden die Gehörkapseln und die Anlagen des occipitalen Schädeldaches (Textfig. 2, *c.a.*). Nach vorn laufen sie in kurze massive Spitzen aus, die *processi postorbitales* (Textfig. 2, *p.p.*). Die Hinterwandung des Kraniums wird am Occipitalloch von den Occipitalpfeilern (Textfig. 2, *p.o.*) gebildet. Bei der Verschmelzung dieser *pila occipitalia* mit den *capsulae auditoriae* bleibt ein größeres Loch für den Vagusaustritt bestehen (Textfig. 2, *f.v.*). Nach hinten laufen



Textfig. 2. Cycl. C. 4—5 mm, eben ausgeschlüpft. 26 Tage nach der Befruchtung. Knorpelkranium, dorsal. Graphische Rekonstruktion nach Transversalschnittserie. Vergr. 54. *c.* Chorda. *c.a. capsula auditoria. ep.k.* Epiphysalknorpel. *f.h. fenestra hypophyseos. f.v. fissura vagi. p. parachordalia. p.o. pila occipitalia. p.p. processus postorbitalis. t. trabeculae. t.c. trabeculae communes. v.c.t.* vorknorpeliges Trabekelhorn.

die Occipitalbogen als basale Platten unter zwei Occipitalnervenpaaren fort (Textfig. 2, *p.o.*). An den *trabeculae communes* (Textfig. 2, *t.c.*) hat sich außer dem noch immer vorknorpeligen *cornu trabecularum* (Textfig. 2 u. 3, *v.c.t.*) eine weitere für die Ausbildung des Ethmoidalknorpels wichtige Anlage gebildet. Dieselbe besteht aus zwei von den vereinigten Trabekeln hinter dem Trabekelhorn seitlich nach oben steigenden Leisten, den *cornua parethmoidalia* (Textfig. 3 β, *c.p.*). Sie sind oben und unten bereits knorpelig, in der Mitte dagegen erst vorknorpelig ausgebildet. Hinter diesen Parethmoidalhörnern ist etwa in Augenmitte eine scheinbar ganz selbständige, paarige Knorpelanlage entstanden, die voneinander vollkommen getrennt auftretenden Epiphysalknorpel (Textfig. 2 und Textfig. 3 γ, *ep.k.*). Sie liegen ziemlich dorsal, ziehen jedoch zugleich lateral nach unten und entsprechen in Lage (zwischen Augenblasen und Gehirn) und Form (trapezoid) etwa den bei Selachiern von Sewertzoff (50) beschriebenen Alisphenoid-

platten. Nach vorn und hinten laufen die Epiphysalknorpel in kurze Spitzen aus. Die vorderen stehen in vorknorpeliger Verbindung mit den mittleren Teilen der Parethmoidalhörner. Als erste Verknöcherung des Neurokraniums tritt in diesem Stadium am Hypophysenloch das *parasphenoid* auf.



Textfig. 3. Cycl. C. 4—5 mm. Drei aufeinander folgende Transversalschnitte durch die Augenregion. Vergr. 54. *α*: *v.c.t.* vorknorpeliges Trabekelhorn (bildet das Präethmoidalhorn). *β*: *c.p. cornua parethmoidalia* (Parethmoidalleisten). *γ*: *ep.k.* Epiphysalknorpel (paarig in der Anlage (bildet die Epiphysalleiste. *pq.* Palatoquadratknorpel. *m. maxillare. t.c. trabeculae communes.*

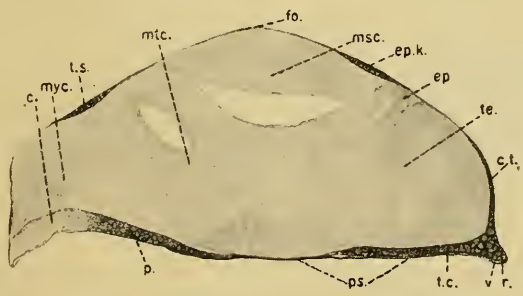
An dem ovalen, vorknorpeligen Komplex des späteren Intermaxillarknorpels, der vor dem Trabekelhorn liegt, zeigt sich die erste Chondrinbildung. Die vertikalen Äste der *intermaxillaria* sind bereits gut ausgebildet, während die horizontalen, zahntragenden Äste dieser Knochen eben erst entstehen. Der Palatoquadratknorpel ist nach vorn gewachsen und reicht nunmehr bis zum *cornu trabecularum*. Er zeigt noch keine Verknöcherungen. Das *maxillare* lehnt sich vorn an ihn an, zieht dann von ihm weg als massive Spange nach unten und verläuft spitz in einer Hautfalte des Mundwinkels. Am Meckelschen Knorpel ist am Gelenkansatz das *articulare* entstanden. Längs des Hyomandibularknorpels erscheinen die *opercula* und darunter an dem Keratohyalknorpel entlang die *radii*. An den Knorpelstücken des Hyalbogens selber zeigen sich ebenfalls die ersten Knochenlamellen, das *urohyale*, je zwei *basihyalia*, die *ceratohyalia*, *epihyalia* und *stylohyalia*. An den übrigen Visceralbogen sind noch keine Verknöcherungen vorhanden.

Am Hinterschädel treten die *posttemporalia* und *supraclaviculae* auf. Sie verbinden mittels der kräftig ausgebildeten *claviculae* den Schädel mit dem bereits vollkommen zu seiner Bestimmung als Saugscheibe umgewandelten, stark verknöcherten Bauchflossenpaar.

III.

Cyclopterus 5—7 mm.

Die *trabeculae* und *parachordalia* bilden noch immer das Hypophysenloch, das nunmehr allerdings vom *parasphenoid* überspannt ist. Die *trabeculae communes* haben sich stark verdickt (Textfig. 4, *t.c.*) und vorn ein kurzes *rostrum* (Textfig. 4, *r.*) geliefert. Das Präethmoidalhorn ist knorpelig ausgebildet, ist nach oben gewachsen und etwas dorsalwärts umgebogen (Textfig. 4, *c.t.*). Auch die Parethmoidalhörner sind jetzt ihrer ganzen Länge nach knorpelig. Sie biegen ebenfalls dorsal um und verschmelzen über dem Gehirn beim 7 mm langen Cyclopterus (vgl. Textfig. 6*β*, *c.p.*). Schon etwas früher — beim 6 mm langen Jungfisch — stellt sich eine knorpelige Verbindung von den Parethmoidalanlagen zu den



Textfig. 4. Cycl. 6 mm. Sagittalschnitt durch die Mitte des Schädels. Vergr. 54. *c.* Chorda. *c.t cornu trabecularum* (Präethmoidalhorn). *ep* Epiphyse. *ep.k.* Epiphysalknorpel. *msc. mesencephalon. mtc. metencephalon. myc. myelencephalon. p. parachordalia. ps. parasphenoid. r. rostrum. t.c. trabeculae communes. te. telencephalon. t.s. tectum synoticum. v. vomer.*

Epiphysalknorpeln heraus (Textfig. 4, *ep.k.*) durch die seitlichen *taeniae antorbitales* (vgl. Textfig. 8, *t.a.*). Die Epiphysalknorpel sind unterdessen über dem Gehirn leistenartig verschmolzen. Von dieser Epiphysalleiste bildet sich bereits jetzt schon ein kurzer mittlerer Fortsatz nach hinten aus, die spätere *taenia media posterior* (vgl. Textfig. 8, *t.m.p.*). Eine seitliche Verbindung des Epiphysalknorpels mit den Postorbitalfortsätzen der Gehörkapseln ist noch nicht vorhanden. Der chordale Teil des Kraniums hat sich zu einer einheitlichen Knorpelhöhle herausgestaltet. Die am Occipitalloch gelegenen oberen Spitzen der Gehörkapseln (vgl. Textfig. 2) sind zum *tectum synoticum* (Textfig. 4, *t.s.*, vgl. auch Textfig. 8, *t.s.*) zusammengewachsen. Vor diesem Occipitaldach liegt die große ovale Fontanelle (Textfig. 4, *fo.*), die vorn zum

Teil schon von den *frontalia* überspannt wird. Die *frontalia* überdachen nach außen die Augen, nach innen stoßen sie noch nicht zusammen. Hier wie kaudalwärts gehen sie in die sehnige Haut der Fontanelle ohne scharfe Grenze über. Da Verkalkung auf diesem Stadium noch nicht vorkommt, ist auch die einzige sichere Methode, Knochenlamellen von Bändern zu unterscheiden, nämlich die der Metallreaktion nicht anwendbar. Histologisch sind Cerebralmembran und Knochenlamelle hier nur schwer zu unterscheiden. In diesen ersten Jungfischstadien ist die Anlage der Mehrzahl der Knochen zu beobachten. Es entstehen an den Parethmoidalhörnern die *praefrontalia,* am Rostrum (Textfig. 4, *r.*) der *vomer* (Textfigur 4, *v.*), unter dem bereits ausgebildeten Skleralring die *orbitalia,* an den Epiphysalknorpeln die *frontalia,* dahinter an den dorsalen Rändern der Gehörkapseln die *parietalia.* In der Occipitalregion erscheinen ferner die *squamosa, sphenotica, exoccipitalia, alisphenoidea, epiotica* und das *basioccipitale.* Am MECKELschen Knorpel bildet sich das angulare, am Palatoquadratknorpel entstehen *palatinum* und *quadratum,* am Hyomandibularknorpel *hyomandibulare* und *symplecticum,* an den Branchialknorpeln die *branchialia.*

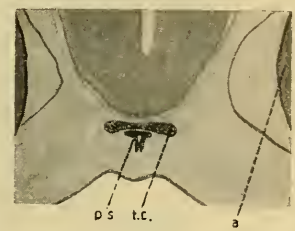
IV.

Cyclopterus 11—25 mm.

Beim elfmillimetrigen Jungfisch ist am Boden des prächordalen Neurokraniums eine bemerkenswerte Veränderung eingetreten. Der Verband zwischen *trabeculae communes* und den *parachordalia* hat sich gelöst, und zwar hinter der dünnsten Stelle des vereinigten Trabekelverlaufes etwa unter dem Achsenkreuze der Augennerven. Die Trabekularplatte bildet also nur noch einen hinteren, unteren Fortsatz des Ethmoidalknorpels. LASDIN (26) hat denselben Vorgang bei Exocoetus beobachtet, hält aber diesen unteren Ethmoidalfortsatz für eine vollkommene Neubildung. Dieselbe hat nach ihm mit der Trabekularplatte nichts zu tun, da die Trabekularanlage vorher starke Degenerationserscheinungen zeigen soll. Bei Cyclopterus habe ich solche Degeneration nicht beobachten können. Die dünnen unvereinigten Trabekeläste zeigen nur kein Wachtum mehr — genau wie die Chorda —, da ihre Stützfunktion überflüssig geworden ist. Der leistungsfähigere Knochen, das *parasphenoid,* hat am Hypophysenloch die Aufgabe der *trabeculae* mit übernommen. Das Wachstumszentrum dieses Knochens liegt am Übergange der *trabeculae* in die *trabeculae communes.* Die feinen, im Durchschnitte meist nur einige Knorpel-

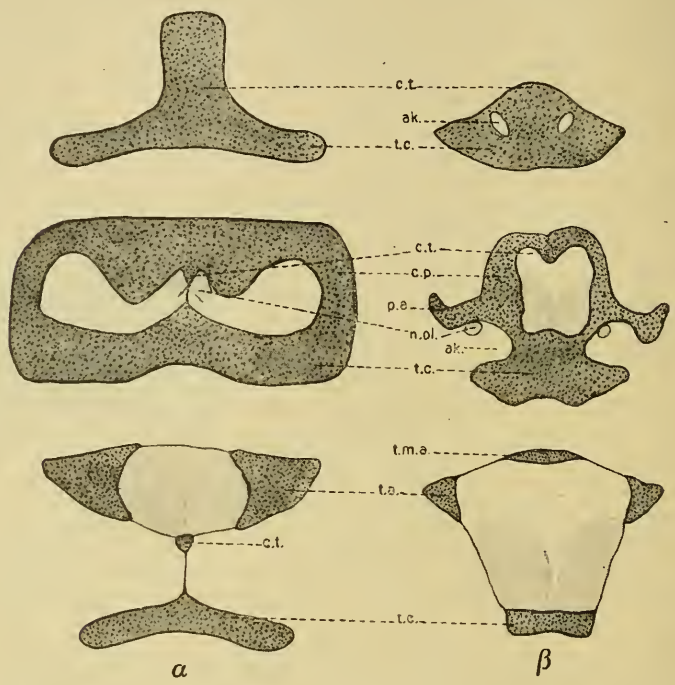
zellen aufweisenden Äste werden hier durch den Knochen verdrängt. Es handelt sich also lediglich um eine lokale Verknöcherungserscheinung an einem relativ geringen Teile der *trabeculae*. Der untere Ethmoidalfortsatz ist demnach bei Cyclopterus mit dem hinteren Teile der *trabeculae communes* homolog und zeigt so auch beim 11 mm langen Jungfisch hinten noch den typischen Trabekularplattendurchschnitt (Textfig. 5, *t.c.*). Bei Salmo liegen diese Verhältnisse noch klarer. Hier ist der Verband des dicken, keilförmigen unteren Ethmoidalknorpelfortsatzes mit den Parachordalplatten durch die unvereinigten *trabeculae* noch bei 50—60 mm langen Tieren zu beobachten.

Die Trabekularplatte zeigt in den folgenden Stadien bei Cyclopterus ein starkes Wachstum besonders in seiner vorderen Region und entwickelt sich so zum Ethmoidalknorpel. Schon beim 11 mm langen Jungfisch sind die *trabeculae communes* stark in die Dicke gewachsen (Textfig. 6 u. 7, *t.c.*). Das breite Ethmoidalhorn hat sich nach hinten weiter dorsal vom Gehirn ausgedehnt, ist mit der durch die Parethmoidalhörner gebildeten Leiste verwachsen (Textfig. 6β, mittlere Figur, *c.t.*) und hat über dieselbe hinaus einen kurzen, dorsalen hinteren Fortsatz des Ethmoidalknorpels gebildet, die *taenia media anterior* (Textfigur 6β, untere Figur, *t.m.a.*, vgl. auch Textfig. 8, *t.m.a.*). Seitlich von den Parethmoidalhörnern haben sich von diesen Knorpelanlagen aus die Antorbitalleisten, die Unterlagen für die Nasenblasen, entwickelt als wagerechte Platten (Textfig. 6β, mittlere Figur, *p.a.*), die sich nach hinten verdicken und zusammen mit den Parethmoidalhörnern in die Antorbitalbänder übergehen (Textfig. 6β, untere Figur, *t.a.*, vgl. auch Textfig. 8, *t.a.*). Unter den *processi antorbitales* oder Antorbitalleisten laufen die (bei Cyclopterus paarigen) Augenmuskelkanäle (Textfig. 6β, mittlere Figur, *ak.*) entlang. Diese Kanäle verschmelzen bei Cyclopterus auch vorn nicht, wie es bei Salmo der Fall ist. Die Anlage des Ethmoidalknorpels ist bei Salmo etwas anders, wenn auch nicht prinzipiell verschieden von der bei Cyclopterus. Durch zeitige Hebung des Gehirns kommt es bei Salmo zur Bildung eines häutigen Septums (Textfig. 6α, untere Figur) zwischen Gehirn und Trabekularplatte.



Textfig. 5. Cycl. 11 mm. Transversalschnitt durch die *trabeculae communes* in Augenmitte. Vergr. 54. *a.* Auge. *ps. parasphenoid. t.c. trabeculae communes.*

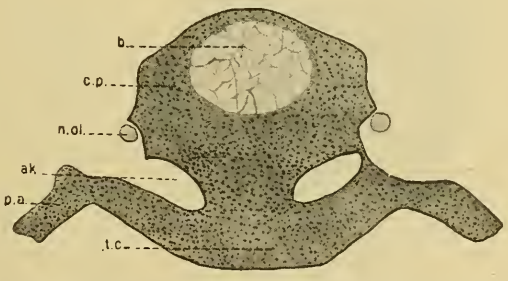
Die Nasenblasen liegen weiter vorn, direkt auf den *trabeculae communes* (Textfig. 6*a*, obere Figur, *t.c.*), rechts und links des *cornu trabecularum* (Textfig. 6*a*, obere Figur, *c.t.*) — bei Cyclopterus dagegen zum Teil auf den beschriebenen Parethmoidalleisten, welche sich etwa von der Mitte der Parethmoidalhörner aus bilden und höher als die Trabekularplatte liegen (Textfig. 6*β*, mittlere Figur, *p.a.*) — und werden durch das vorn septenartig



Textfig. 6. Je drei entsprechende Transversalschnitte durch die Ethmoidalregion von: *α*) *Salmo salar* (20 mm) und *β*) *Cyclopterus lumpus* (11 mm). Vergr. 54.
ak. Augenmuskelkanal. *c.p.* Parethmoidalleisten. *c.t.* Präethmoidalhorn. *p.a. processus antorbitalis* (Antorbitalleiste). *n.ol. nervus olfactorius.* *t.a. taeniae antorbitales.* *t.c. trabeculae communes.* *t.m.a. taenia media anterior.*

ausgebildete Präethmoidalhorn (Textfig. 6*a*, obere Figur, *c.t.*) getrennt. Wie bei Cyclopterus steigen bei Salmo seitlich von den *trabeculae communes* die *cornua parethmoidalia* auf (Textfig. 6*a*, mittlere Figur, *c.p.*), welche ebenfalls oben umbiegen und dorsal miteinander und dem Präethmoidalhorn verschmelzen (Textfig. 6*a*, mittlere Figur, *c.t.*). Von dem Präethmoidalhorn aus geht ein dünnes Knorpelband unter dem Gehirn nach hinten (Textfig. 6*a*, untere Figur, *c.t.*). Zwischen diesem und den *trabeculae* spannt

sich das häutige Septum aus (Textfig. 6*a*, untere Figur). Das Gehirn geht beim 20 mm langen Salmo f. nicht mehr durch die Parethmoidalhörner hindurch, sondern beginnt erst hinter diesen und wird von den vorn sehr stark ausgebildeten Antorbitalbändern eingeklammert (Textfig. 6*a*, untere Figur, *t.a.*). Bei dem entsprechenden Stadium eines 11 mm langen Cyclopterus zieht dagegen das Gehirn noch zwischen die Parethmoidalhörner hindurch und in die durch Verschmelzung von *trabeculae communes, cornua parethmoidalia* und *cornu praeethmoidale* gebildete Höhle hinein (Textfig. 6*β*, mittlere Figur). Je massiver nun der Ethmoidalknorpel wird, um so mehr tritt auch bei Cyclopterus das *cavum cranii* in den folgenden Stadien zurück. Beim 17 mm langen Jungfisch liegt es bereits hinter der Gegend der Parethmoidalhörner. Zwischen den *cornua parethmoidalia* hat sich ein Blasenknorpel gebildet (Textfig. 7, *b*). Hinter diesem liegt eine massive Knorpelwand, welche sich von den Parethmoidalhörnern aus bildet und das *cavum cranii* vorn abschließt (vgl. Textfigur 10, *b*). Die Antorbitalleisten (Textfigur 6*β*, mittlere Figur, *p.a.*) verdicken sich nach hinten (Textfig. 8, *p.a.*), schließen damit die Nasengruben (Textfig. 8, *n.g.*) nach hinten ab und gehen dann in die *taeniae antorbitales* über (Textfig. 8, *t.a.*). Gleichzeitig bilden sich von den *processi antorbitales* aus seitliche Knorpelleisten nach oben (Textfig. 6*β*, mittlere Figur, *p.a.*), welche die Nasengruben zum Teil gegen die Orbita abgrenzen.

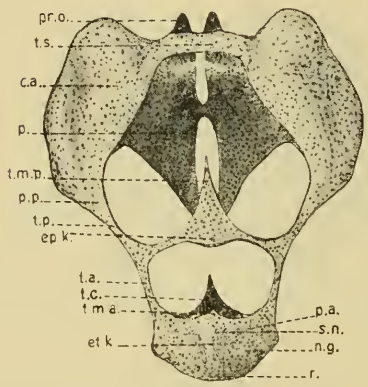


Textfig. 7. Cycl. 17 mm. Transversalschnitt durch den Ethmoidalknorpel in der Höhe der Parethmoidalleisten.
ak. Augenmuskelkanal. *b.* Blasenknorpel. *c.p. cornua parethmoidalia* (Parethmoidalleisten). *n.ol. nervus olfactorius. p.a. processus antorbitalis. t.c. trabeculae communes.*

In der Ausbildung der Nasengruben scheint mir Salmo dem Cyclopterus gegenüber das primitivere Verhalten, in der frühzeitigen Rückverlagerung des *cavum cranii* und der Septenbildung sekundäre Eigenschaften zu zeigen.

Die Ausdehnung der dorsalen Knorpelspangen ist bei den beiden verglichenen Jungfischstadien — Cyclopterus 11 mm und Salmo 20 mm — etwa dieselbe. Der Epiphysalknorpel schickt

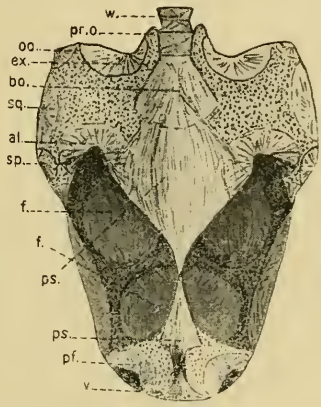
einen mittleren Fortsatz nach hinten und ist seitlich durch Knorpelbänder nach vorn mit dem Ethmoidalknorpel und nach hinten mit den Gehörkapseln verbunden (vgl. Textfig. 8). Diese hinteren Verbindungen haben sich beim 11 mm langen Cyclopterus eben erst knorpelig geschlossen. Der von der Mitte des Epiphysalknorpels nach hinten gesandte Fortsatz, die *taenia media posterior* wächst dauernd kaudalwärts und erreicht mit seiner Spitze beim 22 mm langen Jungfisch bereits die Höhe des vorderen Hyomandibularansatzes Textfig. 8, *t.m.p.*). Sonst hat sich bei dieser Größe an den dorsalen Knorpelbändern nichts prinzipiell verändert. Die *taeniae antorbitales* (Textfig. 8, *t.a.*) und *postorbitales* (Textfig. 8, *t.p.*) sind ziemlich kräftig geworden. Die Postorbitalbänder verbreitern sich in die Postorbitalfortsätze (Textfig. 8, *p.p.*) kurz hinter dem



Textfig. 8. Cycl. 22 mm. Knorpelkranium, dorsal. Bei 15facher Vergrößerung unter dem Binokular gezeichnet. (Das Kranium ist in seinem hinteren Teile etwas auseinandergebreitet, um die basalen Partien genügend erkennen zu lassen.) — Färbung: Toluidinblau. Aufhellung: Benzol-Schwefelkohlenstoff. *c.a. capsula auditoria. ep.k.* Epiphysalknorpel. *et.k.* Ethmoidalknorpel. *ng.* Nasengrube. *p. parachordale. p.a. processus antorbitalis. p.p. processus postorbitalis. pr.o. processus occipitalis* (basaler Fortstaz des Occipitalpfeilers). *r. rostrum. s.n. septum nasi. t.a. taeniae anteriores. t.c.* basaler Ethmoidalfortsatz (hervorgegangen aus *trabeculae communes*). *t.m.a. taenia media anterior. t.m.p. taenia media posterior. t.p. taeniae posteriores. t.s. tectum synoticum.*

Verknöcherungszentrum der *frontalia*. Die Parachordalplatten sind namentlich vorn stark gewachsen. Vor der Chorda verschmelzen sie ein kurzes Stück und ziehen sich nach vorn in die getrennt verlaufenden vorderen *parachordalia* aus (Textfig. 8, *p.*). Zwischen diesen und den Gehörkapselfortsätzen (Textfig. 8, *p.p.*) entsteht eine breite Knorpelmasse. An ihr liegt das *alisphenoid* (Textfig. 9, *al.*). Der Ethmoidalknorpel bildet nunmehr ein geschlossenes Ganzes (Textfig. 8, *et.k.*). Wir sehen vorn ein kurzes *rostrum* (Textfig. 8, *r.*), dahinter ein flaches, kurzes, aus dem Präethmoidalhorn oder *cornu trabecularum* hervorgegangenes *septum nasi* (Textfig. 8, *s.n.*), zu beiden Seiten die die Nasengruben (Textfig. 8, *ng.*) bildenden *processi antorbitales* (Textfig. 8, *p.a.*), welche hinten in die *taeniae antorbitales* (Textfig. 8, *t.a.*) übergehen, und

schließlich dorsal einen kurzen hinteren Fortsatz, die *taenia media anterior* (Textfig. 8, *t.m.a.*) und ventral einen längeren, aus den *trabeculae communes* hervorgegangenen Fortsatz (Textfig. 8, *t.c.*). Wir haben hier bereits einen Zustand des Knorpelkraniums, der auch beim erwachsenen Tiere — abgesehen von den bei der Verschmelzung von Ethmoidal- und Epiphysalknorpel verschwindenden vorderen Bändern — noch recht gut herauszuerkennen ist. Auch die Knochen sind in ihrer typischen Lagerung, wenn auch noch nicht in ihrer ganzen Ausdehnung vorhanden. Das *ethmoidale* ist beim 11 mm langen Cyclopterus nunmehr auch erschienen, und zwar an der Vereinigung der Parethmoidalhörner mit dem Präethmoidalhorn (vgl. Textfig. 6β, mittlere Figur, *c.t.*), eben so vor dem *ethmoidale* die kleinen dicht unter dem Korium liegenden *nasalia* und am Palatoquadratknorpel die *pterygoidea*. Gleichzeitig ist am *tectum synoticum* (Textfig. 8, *t.s.*) das *supraoccipitale* entstanden, ebenso an den basalen Außenkanten der hinteren Gehörkapselwand die *opistotica* (Textfig. 9, *oo.*), so daß beim 11 mm langen Jungfisch bereits alle Knochen somit vorhanden sind. Die durch den Epiphysalknorpel in einen kleineren vorderen und einen größeren hinteren Teil gespaltene dorsale Fontanelle (vgl. Textfig. 8) wird zum größten Teil von den *frontalia* überdacht. In dem vorderen Teil der Fontanelle bleibt noch längere Zeit eine mediale Lücke zwischen den *frontalia* erhalten, die in Lage und Form an die bei vielen Siluriden, Characiniden und Cypriniden noch beim erwachsenen Tiere erhaltene Frontallücke erinnert. Das *basioccipitale* ist in seiner hinteren Hälfte typisch wirbelartig gestaltet (Textfig. 9, *bo.*). Die seitlich von diesem Knochen liegenden *exoccipitalia* (Textfig. 9, *cx.*) umklammern mit ihren Knochenlamellen die *processi occipitales* (Textfig. 8 u. 9, *pr.o.*). Diese Occipitalfortsätze schließen beim 22 mm langen Cyclopterus erst einen kleinen Teil des ersten Wirbels ein (Textfig. 9, *w.*), der später fast



Textfig. 9. Cycl. 22 mm. Knorpelkranium, ventral. Bei 15facher Vergrößerung unter dem Binokular gezeichnet. Färbung: Alizarin. Einbettung in Glyzerin. *al. alisphenoid. bo. basioccipitale. ex. exoccipitale. f. frontale. oo. opistoticum. pf. praefrontale. pr.o. processus occipitalis. ps. parasphenoid. sp. sphenoticum. sq. squamosum. v. vomer. w.* 1. Wirbel.

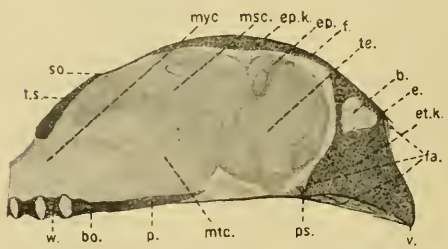
ganz zwischen sie zu liegen kommt (vgl. Taf. 16, Fig. 1). Sie laufen auch in diesem Stadium unter zwei Nervenaustritten hin, von denen das zweite Paar die bereits ausgebildeten oberen Bögen des ersten Wirbels durchbohrt. Während das ganze dorsale Kranium in diesen Stadien ein starkes Wachstum zeigt, bleibt die Chorda vollkommen in der Entwicklung zurück.

Für die Knochenausbildung dieser Stadien ist eine intensive Bildung sekundärer Lamellen von den Urlamellen aus charakteristisch. Im Gesamttypus weichen aber die Knochen durchaus noch nicht von dem bei Teleostiern allgemein üblichen ab. Die für die Knochen des erwachsenen Cyclopterus charakteristischen Kammerungen zeigen sich erst später. Erwähnenswert ist schließlich noch, daß beim 11 mm langen Cyclopterus die erste Kalkablagerung in den Knochen zu konstatieren ist.

V.

Cyclopterus 26—56 mm.

Die nun folgenden Stadien sind beherrscht durch starkes Wachstum der hinteren Partien des Ethmoidal- und Epiphysalknorpels, sowie des Postorbitalfortsatzes. Die *taenia media anterior*

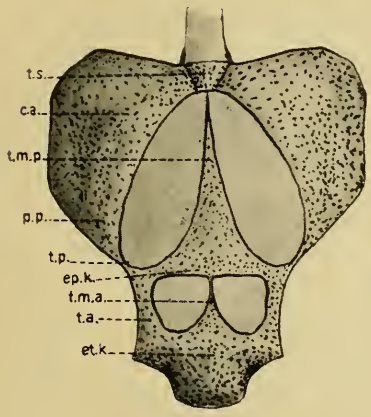


Textfig. 10. Cycl. 28 mm. Sagittalschnitt durch die Mitte des Kraniums. Vergr. 15.

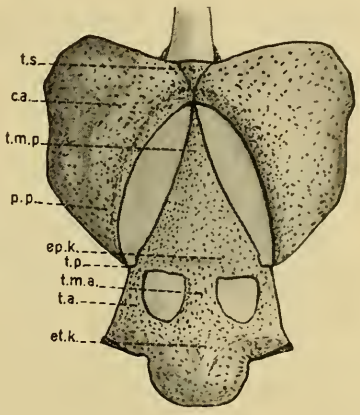
b. Blasenknorpel, an der Verwachsungszone von Prä- und Parethmoidalhörnern. *bo. basioccipitale. e. ethmoid. ep.* Epiphyse *ep.k.* Epiphysalknorpel. *et.k.* Ethmoidalknorpel. *f frontale. fa.* Fasergewebe. *msc. mesencephalon. mtc. metencephalon. myc. myelencephalon. p. parachordale. ps. parasphenoid. so. supraoccipitale. te. telencephalon. t.s. tectum synoticum. v. vomer. w.* 1. Wirbel.

wächst schnell nach hinten und ist beim 28 mm langen Cyclopterus bereits mit dem Epiphysalknorpel verschmolzen (Textfig. 10 unter *f.*). Dadurch ist die vordere Fontanelle in zwei Teile geteilt worden (vgl. Textfig. 11). Ein medialer Sagittalschnitt durch den Schädel dieses Stadiums zeigt uns den massiven Ethmoidalknorpel (Textfig. 10, *et.k.*). Hinter dem *ethmoid* (Textfig. 10, *e.*), das zwischen seinen vorderen Lamellen schon das an Bedeutung allmählich zunehmende Fasergewebe (Textfig. 10, *fa.*) zeigt, sehen wir die beim Stadium 17 schon beschriebene Blasenknorpelhöhle (Textfig. 10, *b.*) und die den Blasenknorpel vom Cavum trennende

Knorpelwand. Der untere Ethmoidalfortsatz liegt mit seiner Spitze im Verknöcherungszentrum des *parasphenoid* (Textfig. 10, *ps.*). Hier — etwa unter Augenmitte — finden wir ihn auch beim erwachsenen Tier noch. Von den *parachordalia* (Textfig. 10, *p.*) sind in diesem durch die Mitte des Schädels geführten Längsschnitt die vorderen *parachordalia* nicht zu sehen, da sie medial nicht zusammenstoßen. Der mittlere Fortsatz des Epiphysalknorpels (Textfig. 10, *ep.k.*) erreicht das bereits typisch gestaltete *tectum synoticum* (Textfig. 10, *t.s.*) noch nicht. Dies ist erst bei einem 38 mm langen Cyclopterus der Fall. Als feine Spitze zieht



Textfig. 11.



Textfig. 12.

Textfig. 11. Cycl. 38 mm. Kranium, dorsal. Vergr. 10. Färbung: Methylgrün. Aufbewahrung nach Differenzieren in 2%iger Essigsäure in 80%igem Alkohol.

c.a. capsula auditoria. ep.k. Epiphysalknorpel. *et.k.* Ethmoidalknorpel. *p.p.* Postorbitalfortsatz. *t.a. taeniae anteriores. t.m.a. taenia media anterior. t.m.p. taenia media posterior. t.p. taeniae posteriores. t.s. tectum synoticum.*

Textfig. 12. Cycl. 56 mm. Kranium, dorsal. Vergr. 7. — Technik und Bezeichnungen wie unter Textfig. 11.

sich hier die *taenia media posterior* nach hinten aus (Textfig. 11, *t.m.p.*) und teilt die große Fontanelle in zwei Hälften. Die *taeniae postorbitales* sind recht dünn (Textfig. 11, *t.p.*) und gehen kurz hinter ihrem Austritt aus dem Epiphysalknorpel (Textfig. 12, *ep.k.*) in die schnell sich verbreiternden, stark nach vorn gewachsenen *processi postorbitales* (Textfig. 11, *p.p.*) über. Die *taeniae antorbitales* sind sehr in die Breite gewachsen (Textfig. 11, *t.a.*), die *taenia media anterior* ist dagegen noch recht dünn (Textfig. 11, *t.m.a.*). In den folgenden Stadien verdickt sich letztere aber recht schnell, so daß sie bei einem 56 mm langen Cyclopterus schon eine be-

trächtliche Breite aufweist (Textfig. 12, *t.m.a.*). Die Fenster der vorderen Fontanelle sind dermaßen reduziert, daß wir in der Dorsalansicht (Textfig. 12) bereits den Eindruck einer großen aus Ethmoidal- und Epiphysalknorpel (Textfig. 12, *et.k.* und *ep.k.*) verschmolzenen Knorpelmasse haben. Die *taenia media posterior* (Textfig. 12, *t.m.p.*) ist auch viel breiter geworden und hat fast schon die Ausdehnung, wie sie beim erwachsenen Tier vorliegt, erreicht. Die dicken Postorbitalfortsätze (Textfig. 12, *p.p.*) erstrecken sich nunmehr bis dicht an den Epiphysalknorpel. Der Verband zwischen den *processi postorbitales* und dem *cartilago epiphysalis* durch die *taeniae postorbitales* ist nicht mehr vorhanden (Textfig. 12, *t.p.*). Die starke Verknöcherung des *frontale,* dessen Verknöcherungszentrum hier liegt, hat den Knorpel an dieser Stelle verdrängt. Abgesehen von den beiden Fenstern der vorderen Fontanelle, die sich sehr bald schließen, liegen bei dem Knorpelkranium eines 56 mm langen Cyclopterus schon die Verhältnisse des ausgewachsenen Tieres vor.

Das Fasergewebe ist bereits beim Stadium 28 wohl zu bemerken (Textfig. 10, *fa.*) und erhält immer mehr Bedeutung. Die Knochenlamellen gestalten sich nach und nach komplizierter. Sie wachsen nur wenig in die Breite, vergrößern dagegen dauernd ihre Flächen und verbinden dieselben durch seitliche Querlamellen. Wir haben in diesen Stadien die Übergänge zur Kammerbildung der Knochen und zur Entwicklung des Faserstützgewebes, die für das erwachsene Tier so charakteristisch sind.

VI.

Cyclopterus 150—520 mm.

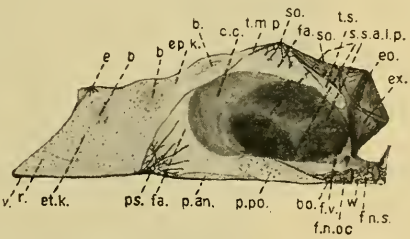
Alle bisher beschriebenen Stadien lassen sich als Embryonal- und Jungfischstadien zusammenfassen. Sie haben das gemeinsame Kennzeichen vornehmlich, daß das *cavum cranii* bei ihnen noch durch die Orbita bis zum Ethmoidalknorpel zieht.

Bei einem Cyclopterus von 150 mm Länge reicht das *cavum* nicht mehr bis Augenmitte, aber immerhin noch ein Stück in die Orbita hinein (Textfig. 13, *c.c.*). Das Cavum ist nur bis zur Hälfte mit Gehirn ausgefüllt. Der *nervus opticus* läuft eine kurze Strecke schräg durch die Orbita. Bei einem 300 mm langen Cyclopterus ist das *cavum* hinter die Orbita verlagert, wie dies auch bei noch größeren Exemplaren der Fall ist (Taf. 17, Fig. 6).

Beim 150 mm langen Cyclopterus ist das Faserstützgewebe (Textfig. 13, *fa.*) als Hülle des Cavums von Bedeutung geworden.

Ein großer Komplex dieses Gewebes füllt den Raum zwischen Ethmoidalknorpel (Textfig. 13, *et.k.*) und Cavum (Textfig. 13, *c.c.*) über dem *parasphenoid* (Textfig. 13, *ps.*) aus; ein etwas weniger mächtiger liegt unter dem *supraoccipitale* (Textfig. 13, *so.*) zwischen *taenia media posterior* (Textfig. 13, *t.m.p.*), *tectum synoticum* (Textfig. 13, *t.s.*) und *cavum* (Textfig. 13, *c.c.*). Zwei weitere Fasergewebemassen schließen die dorsalen Lücken zwischen *taenia media posterior* und dem Dach der Gehörkapseln vor dem *tectum synoticum*. Außer diesen Hauptverbreitungsgebieten ist das Fasergewebe überall zwischen den Knochenlamellen der Schädelknochen und der Wirbel zu finden.

Am Knorpelkranium ist keine prinzipielle Veränderung mehr eingetreten. Der Knorpel hat ständig an Ausdehnung gewonnen.



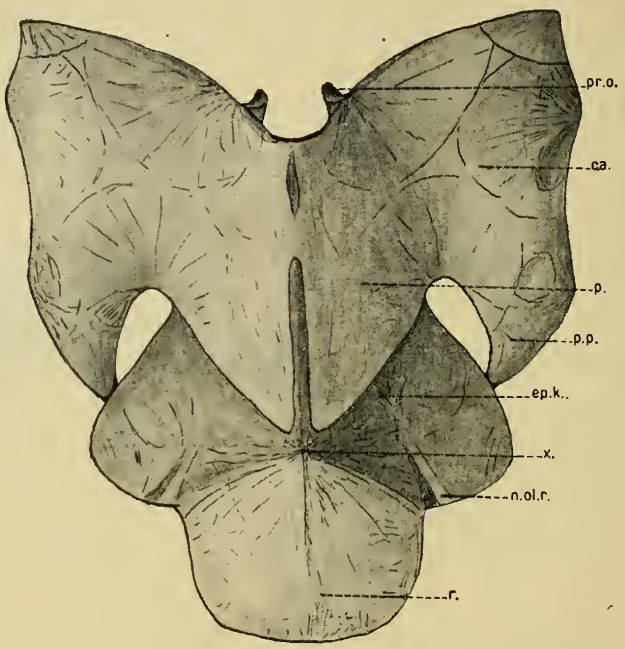
Textfig. 13. Cycl. 150 mm. Sagittalschnitt durch den Schädel, einige Millimeter von der Mittellinie entfernt, so daß auch die vorderen Parachordalplatten (*p.an.*) im Schnitt getroffen wurden. Vergr. 2. — Färbung: Alizarin. Aufbewahrung in 80%igem Alkohol.

b. Blasenknorpel. *bo. basioccipitale. c.c. cavum cranii. e. ethmoid. eo. epioticum. ep.k.* Epiphysalknorpel. *et.k.* Ethmoidalknorpel. *ex. exoccipitale. fa.* Faserstützgewebe. *f.n.oc. foramen nervi occipitalis. f.n.s. foramen nervi spinalis. f.v. foramen nervi vagi. p.an. parachordale anterius. p.po. parachordale posterius. p.s. parasphenoid. r. rostrum. so. supraoccipitale. s.s.a., l., p. septum semicirculare anterius, laterale, posterius. t.m.p. taenia media posterior. t.s. tectum synotisum. v. vomer. w.* 1. Wirbel.

Die Ethmoidalregion ist ganz besonders massiv geworden (Textfig. 13, *et.k.*). Auch die Verwachsungsstelle mit dem Epiphysalknorpel ist nicht mehr so dünn wie auf den vorhergehenden Stadien (vgl. Textfig. 10 u. 13) und wie die Verwachsungsstelle von Präethmoidalhorn und Parethmoidalhörner durch Auftreten eines Blasenknorpels gekennzeichnet (der mittlere in Textfig. 13, *b.*). Die Knochen zeigen die für das erwachsene Tier charakteristische Blätter- und Kammerausbildung (Textfig. 13, *ps*, *so*, *w*; Textfig. 16 u. 17).

Beim erwachsenen Schädel fällt sofort die mächtige Ausdehnung des Knorpels auf (Textfig. 14 u. 15). Wenn der Knorpel auch hier und da durch Knochenlamellen verdrängt ist, so hat er sich doch ständig vermehrt. Abgesehen von der bereits behandelten Durchbrechung der *trabeculae* durch das *parasphenoid* und der *taeniae antorbitales* durch die *frontalia* kommen am Neurokranium kaum noch bemerkenswerte Knorpelreduktionen vor. Das

prächordale Kranium wird durch den mächtigen Ethmoidal-Epiphysalknorpel repräsentiert (Textfig. 14 u. 15, *et.k.* u. *ep.k.*), an dem vorn ein *rostrum* (Textfig. 14 u. 15, *r.*), dahinter die Antorbitalleisten (Textfig. 15, *p.a.*) und kaudal die breite *taenia media posterior* (Textfig. 15, *t.m.p.*) noch gut ausgeprägt sind. Am chordalen Kranium lassen sich *parachordalia* (Textfig. 14 u. 15, *p.*), *capsulae auditoriae* (Textfig. 14 u. 15, *c.a.*), *tectum synoticum*

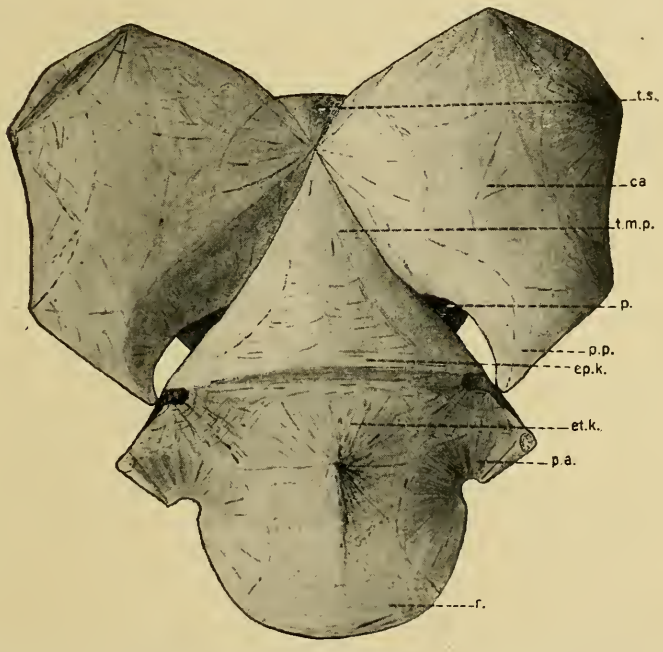


Textfig. 14. Cycl. 460 mm, geschlechtsreifes ♀. Knorpelkranium ventral. Vergr. 2. Nach vorsichtiger Bakterienmazeration in Alkohol gehärtet und abpräpariert. Färbung Methylenblau.

ca. capsula auditoria. ep.k. Epiphysalknorpel. *n.ol.r.* Rinne, in welcher der *Nervus olfactorius* verläuft. *p. parachordale. pr.o. processus occipitalis. p.p. processus postorbitalis. r. rostrum. x.* hinteres Ende des basalen Ethmoidalkeils.

Textfig. 15, *t.s.*), *processi postorbitales* (Textfig. 14 u. 15, *p.p.*) und *processi occipitales* (Textfig. 14, *p.o.*) unterscheiden. Am Visceralskelett ist der Knorpel nicht überall in so ausgedehntem Maße weitergebildet. Der Intermaxillarknorpel hat trotz der kräftigen Gestaltung des *intermaxillare* (Taf. 17, Fig. 3) ständig an Ausdehnung gewonnen. Er bettet die oberen Enden der vertikalen Äste der *intermaxillaria* ein und zieht von hier aus fast bis zu den Enden der Horizontaläste dieser Knochen (Taf. 16, Fig. 2).

Dieser allem Anschein nach letzte Rest eines ehemaligen knorpeligen Vorkieferbogens zeigt also bei Cyclopterus wenig rudimentäres Verhalten, da er gleichsam als Auflager der *intermaxillaria* am Kranium eine neue Funktion übernommen hat. Der Palatoquadratknorpel hat sich zu einer breiten Knorpelmasse entwickelt, welche an den Kanten von *palatinum, quadratum* und *metapterygoid* eingefaßt wird (Taf. 17, Fig. 2). Der MECKELsche Knorpel bleibt etwas in der Entwicklung gegenüber seinen starken Verknöcherungen zurück, ebenso das Knorpelstück des *urohyale*. In den übrigen



Textfig. 15. Cycl. 460 mm, geschlechtsreifes ♀. Knorpelkranium dorsal. Vergr. 2. Technik wie unter Textfig. 15.

c.a. capsula auditoria. ep.k. Epiphysalknorpel. *et.k.* Ethmoidalknorpel. *p. parachordale. p.a. processus antorbitalis. p.p. processus postorbitalis. t.m.p. taenia media posterior. t.s. tectum synoticum. r. rostrum.*

Hyalknorpelstücken überwiegt der Knorpel über die Knochenbildungen der *basihyalia, ceratohyalia, epihyalia* und *stylohyalia*. Den Knochen kommt hier nur eine Bedeutung als Verstärkung des Knorpels an der Oberfläche desselben zu (Taf. 16, Fig. 5). Auch im *hyomandibulare* und *symplecticum* ist der Hyomandibularknorpel gut entwickelt. In den Branchialbögen ist der Knorpel unzweifelhaft das wichtigste Stützelement geblieben.

Die Verknöcherungen des Schädels.

Das Dach des Schädels ist fast ganz von den großen *frontalia* überdeckt. Hinter ihnen liegen die bedeutend kleineren *parietalia* und zwischen diesen das *supraoccipitale* (Taf. 16, Fig. 2). Letzteres zieht zugleich an der Hinterwand des Kraniums hinab, reicht aber nicht bis zum Occipitalloch. Das *tectum synoticum* bleibt also über der Austrittstelle des Medularrohres von Knochenlamellen frei (Taf. 17, Fig. 4). Das *supraoccipitale* umschließt vorn die *taenia media posterior*, hinten das *tectum synoticum* und zwischen beiden einen Fasergewebskeil, in welchen es zahlreiche Knochenlamellen hineinsendet (Taf. 17, Fig. 6). Das Occipitalloch wird basal vom *basioccipitale* und lateral von den *exoccipitalia* umschlossen (Taf. 17, Fig. 4). Das *basioccipitale* enthält in seiner trichterförmigen, wirbelähnlichen hinteren Öffnung ein wohlentwickeltes Chordagewebe (Taf. 17, Fig. 6). Seine Knochenlamellen haben den Knorpel der Occipitalpfeiler teilweise verdrängt, umklammern vorn die *parachordalia* und gehen dort in die Lamellen des *parasphenoid* über (Taf. 17, Fig. 6). Die *exoccipitalia* haben die Occipitalfortsätze mit Knochenlamellen überzogen und umschließen mit diesen Fortsätzen den ersten Wirbel beiderseits. Den knorpeligen Enden der *processi occipitales* entsprechen Aushöhlungen am ersten Wirbel (Taf. 16, Fig. 1). Seitlich von den *exoccipitalia* liegen an der kaudalen Schädelwand die *opistotica* und darüber die *epiotica* (Taf. 17, Fig. 4), die dorsalwärts umbiegen (Taf. 16, Fig. 2). *Basioccipitale, exoccipitalia* und *opistotica* bedecken zugleich den hinteren Teil des Schädelbodens (Taf. 16, Fig. 1). Die *exoccipitalia* überlagern zu beiden Seiten das *basioccipitale*. Vor den *opistotica* bedecken die *squamosa* die Seitenwände der Gehörkapseln, greifen aber zugleich auch nach der Dorsal- und Ventralseite des Schädels über (Taf. 16, Fig. 1 u. 2; Taf. 17, Fig. 3). An der hinteren Artikulationsstelle des *hyomandibulare* ist die Knochenbildung unterblieben (Taf. 16, Fig. 1). *Epiotica* und *squamosa* werden etwas von den Spitzen der *posttemporalia*, die den Schädel mit dem Schultergürtel verbinden, überlagert (Taf. 16, Fig. 2). Die vor den *squamosa* an den Postorbitalfortsätzen liegenden *sphenotica* werden oben fast ganz von den *frontalia* überdeckt (Taf. 16, Fig. 2), unten liegen sie freier und zeigen die vordere Gelenkpfanne für das *hyomandibulare* (Taf. 16, Fig. 1). Die Spitzen der *processi postorbitales* werden von Lamellen der *frontalia* tütenförmig umgeben (Taf. 16, Fig. 1). Dort, wo die Postorbitalfortsätze in die Parachordalplatten

übergehen, liegen die *alisphenoidea* und zwischen diesen das bis zur Spitze des Ethmoidalknorpels reichende *parasphenoid* (Taf. 16, Fig. 1). Vorn wird dasselbe von der Spitze des *vomer* überdeckt (Taf. 16, Fig. 1). Den Ethmoidalknorpel umhüllen oben und unten vornehmlich die *praefrontalia* (Taf. 16, Fig. 1 u. 2). Auf der Unterseite ist je ein Olfaktoriuskanal in sie eingegraben, der am Knorpelrande aufhört. Hier durchbricht der *nervus olfactorius* die über den Knorpel hinausragende Knochenlamelle des *praefrontale,* um zur dorsal liegenden Geruchsblase zu gelangen (Taf. 16, Fig. 1). Nach der Mitte zu berühren sich die *praefrontalia* weder auf der Unter- noch auf der Oberseite des Ethmoidalknorpels. Das an dem oberen Vorsprunge des Ethmoidalknorpels liegende *ethmoid* (Taf. 17, Fig. 6) wird zum großen Teil von den *frontalia* überdeckt (Taf. 16, Fig. 2). Von der Spitze dieses Vorsprunges aus schickt es viele Knochenlamellen in den Knorpel und in eine vor diesem liegende Fasergewebsschicht (Taf. 17, Fig. 6). Unterhalb des *ethmoid* sind dem Ethmoidalknorpel die *intermaxillaria* vorgelagert. Sie bestehen je aus einem längeren und kürzeren vertikalen und einem horizontalen Aste. Seitlich von ihren Vertikalästen liegen frei unter der Haut die *nasalia,* zwei kleine Schleimkanalknochen (Taf. 16, Fig. 2). Das bezahnte *intermaxillare* steht nicht in Gelenkverbindung mit dem *articulare.* Diese Verbindung wird durch das *maxillare,* das sich an das *praefrontale* anlehnt, hergestellt (Taf. 17, Fig. 3). Über das *articulare* zieht sich das bezahnte *dentale.* Hinten liegt dem *articulare* das kleine *angulare* auf (Taf. 17, Fig. 3). Vom Ethmoidalknorpel ziehen — von der Ansatzstelle des *intermaxillare* aus — die *suborbitalia* quer über die Backe. Sie liegen dicht unter dem *Corium* und sind von den unter sie gelagerten *pterygoidea* durch Muskelpartien getrennt. Es sind drei *suborbitalia* vorhanden. Das zweite und dritte liegen im stumpfen Winkel zueinander. Über diesem liegt das kleine *postorbitale.* Unter der vorderen Spitze des ersten *suborbitale* lehnt sich das *palatinum* an den Ethmoidalknorpel an. Von ihm aus leitet am Palatoquadratknorpel das *pterygoid* zum *quadratum* und das *entopterygoid* zum *metapterygoid* über. In das *quadratum* schiebt sich von hinten das hornartige *symplecticum* hinein (Taf. 17, Fig. 3). An dieses schließt sich nach oben das *hyomandibulare* an. Der vom *symplecticum* eingeschlossene Knorpel geht in den unteren Fortsatz des *hyomandibulare* über. Unter diesem zieht das lange *praeoperculum* nach vorn bis zum *articulare.* An den hinteren Fortsatz des

hyomandibulare (Taf. 17, Fig. 3) setzt sich das etwa dreieckige *operculum* an. Von ihm aus leitet das hinten in zwei schmale Bänder sich teilende *suboperculum* und das vorn fadenartig auslaufende *interoperculum* zum *articulare* über (Taf. 17, Fig. 3). Der Hyalapparat ist durch das unpaare *urohyale,* je zwei *basihyalia* und je ein *ceratohyale, epihyale* und *stylohyale* vertreten (Taf. 17, Fig. 3 u. 4).

Bei diesen feinen, fast durchweg dem Knorpel aufliegenden Knochenlamellen kann von Knochennähten natürlich nicht die Rede sein. Die an der Knorpeloberfläche liegenden Lamellen überdecken sich entweder (z. B. *exoccipitalia* das *basioccipitale,* Taf. 16, Fig. 1) oder erreichen einander gar nicht (z. B. *basioccipitale* und *alisphenoidea* (Taf. 16, Fig. 1); selten stoßen sie zusammen und biegen sich dann gegenseitig um (z. B. *frontalia* und *parietalia,* Taf. 16, Fig. 2).

Zusammenfassung und Schlüsse.

I.

Das Knorpelkranium des *Cyclopterus lumpus* entsteht aus folgenden Knorpelanlagen:

1. den *trabeculae* (bilden den Ethmoidalknorpel),
2. den *parachordalia* (bilden den hinteren Schädelboden),
3. den periotischen Knorpeln (bilden die Gehörkapseln und das *tectum synoticum*),
4. den Occipitalpfeilern (nehmen teil an der kaudalen Wandung des Kraniums und bilden die Occipitalfortsätze),
5. den Epiphysalanlagen (bilden das Schädeldach).

II.

Reduktionen ganzer Knorpelanlagen kommen am Kranium nicht vor. Es liegt nur unbedeutende, lokale Verdrängung von Knorpel durch Knochen vor.

III.

Die Maximalentwicklung des Knorpelschädels liegt bei dem erwachsenen Tier vor.

IV.

Die Schädelknochen haben typische Lage und Form der Teleostierknochen, die Knochenlamellen bleiben nur sehr dünn.

V.

Neben Knorpel und Knochenlamellen kommt als Stützgewebe des Lumpschädels ein faseriges Bindegewebe in Betracht.

ad I.

Die *trabeculae* bilden zusammen mit den *parachordalia* in den ersten Stadien den Boden des Kraniums. Beide umschließen gemeinsam das Hypophysenloch. Die unvereinten Trabekeläste bleiben im Wachstum zurück und werden bereits bei einem 11 mm langen *Cyclopterus* vollkommen durch das *parasphenoid* verdrängt. Die *trabeculae communes* zeigen dagegen dauernd ein starkes Wachstum. Sie verdicken sich vorn und senden ein vorderes und zwei seitliche Hörner nach oben, das Präethmoidalhorn und die Parethmoidalhörner[1]), die sich später dorsal vom Vorderhirn vereinen. Bei ihrer Anlage sind die Parethmoidalhörner oben und unten knorpelig, in der Mitte aber noch vorknorpelig (Textfig. 3β, *c.p.*). Das könnte dazu verleiten, die Parethmoidalknorpel als selbständige Anlagen anzusehen. Ich kann mich zu dieser Annahme nicht entschließen, sondern halte die frühzeitige Verknorpelung des oberen Teiles für eine phylogenetisch sekundäre Erscheinung und die Parethmoidalhörner für eine ursprünglich im Zusammenhange mit den *trabeculae communes* entstandene Bildung, wie dies ja auch bei *Gasterosteus* (58) und *Clupea* (41) der Fall zu sein scheint. Bei einem *Cyclopterus* von 11 mm Länge sind Präethmoidalhorn, Parethmoidalhörner und Trabekularplatte bis auf zwei kleine, seitlich vom Präethmoidalhorn vor der Verschmelzung von Prä- und Parethmoidalhörnern liegende Fensterchen verschmolzen, so daß das Vorderhirn höhlenartig umschlossen ist.

Die Verhältnisse liegen bei einem 11 mm langen *Cyclopterus* prinzipiell genau so wie bei einem $20^1/_2$ mm langen *Lepidosteus,* abgesehen natürlich von der abnormen Rostrumausbildung dieses Knochenganoiden. Die Parethmoidalhörner entsprechen der Paraphysearleiste, das Präethmoidalhorn der *taenia tecti media anterior* Veits (60). Bei *Cyclopterus* kommen ferner von der Wurzel der Parethmoidalhörner aus besondere Antorbitalleisten als Stützen für die Nasenblasen und Abschluß der Nasengruben gegen die Orbita hin zur Ausbildung. Vorn wird die Spitze der *trabeculae communes* in ein kurzes *rostrum* ausgezogen. Hinten verwandelt sich die Trabekularplatte in einen kräftigen, mit seiner kaudalen Spitze ständig etwa unter dem Achsenkreuze liegenden unteren Ethmoidalfortsatz. Die sich von hinten in die Trabekularplatte hineinschiebenden Augenmuskelkanäle verschmelzen zu keiner Zeit

1) Die Bezeichnungen Präethmoidalhorn und Parethmoidalhörner übernehme ich von Swinnerton (58).

und an keiner Stelle. Dorsal schließen sich die vor der — durch die Parethmoidalhörner gebildeten — Parethmoidalleiste liegenden Fensterchen sehr bald. Von dieser Leiste geht ein mittlerer Fortsatz, die *taenia media anterior,* und zwei seitliche Bänder nach hinten, die *taeniae antorbitales.* Diese Fortsätze erreichen früher oder später den Epiphysalknorpel und werden in die bei einem 56 mm langen *Cyclopterus* schon fast vollzogene Verschmelzung von Ethmoidal- und Epiphysalknorpel mit aufgenommen (Textfig. 8, 11, 12). Mit der massiven Ausbildung des Ethmoidalknorpels hängt die erste Zurückdrängung des *cavum cranii* zusammen. Dasselbe erstreckt sich zunächst durch den ganzen Schädel, liegt beim *Cyclopterus* von 17 mm Länge noch zwischen den Parethmoidalhörnern, bei 17 mm Länge bereits hinter diesen und reicht bei einem 38 mm langen Jungfisch noch bis zur Augenmitte. Später wird es durch die immer mehr in die Tiefe rückenden Augen hinter die Orbita verlagert (vgl. Textfig. 4, 10, 13 und Taf. 17, Fig. 6).

An den *parachordalia* kann man infolge der starken Ausbildung der hinteren Augenmuskel schon frühzeitig zwei Teile unterscheiden, die hinteren *parachordalia,* welche vollkommen mit den periotischen Knorpeln verschmelzen, und die durch die eingeschobenen *musculi oculi recti posteriores* etwas tiefer gelagerten vorderen *parachordalia.* Mit dem starken Wachstum der Parachordalplatten nach vorn hängt die scheinbare Rückverlagerung der Chorda zusammen. Letztere zeigt schon frühzeitig kein Längenwachstum mehr.

Aus den periotischen Knorpeln gehen die Gehörkapseln und das *tectum synoticum* hervor. Vorn entstehen an ihnen die Postorbitalfortsätze, die beim Stadium 11 mit dem Epiphysalknorpel in Verbindung treten. Ebenso verschmelzen die *processi postorbitales* mehr oder weniger mit den vorderen *parachordalia.*

Die *pila occipitalia* oder Occipitalpfeiler nehmen teil an der Bildung des Occipitalloches. Kaudal laufen sie in lange Knorpelleisten aus, die sich über zwei Nervenaustritte hin erstrecken. Diese *processi occipitales* werden von Knochenlamellen der *exoccipitalia* umgeben und reichen beim erwachsenen Tier etwa über zwei Drittel des ersten Wirbels hin. Da den Exoccipitalfortsätzen, in denen der Knorpel noch gut erhalten ist, zwei Ausbuchtungen am Wirbel entsprechen, so sieht die ganze Erscheinung fast wie eine Art Artikulation aus, bei der die Exoccipitalfortsätze die Rolle von zwei *pseudocondyli* übernommen haben (Taf. 16, Fig. 1).

Wieviel Segmente dem *Neokranium* angegliedert sind, kann

ich nicht entscheiden, da mir die ersten Jugendstadien fehlen. Von den beiden über den Occipitalfortsätzen austretenden Nerven wird der erste beim erwachsenen Tier in das Kranium eingezogenen. Er verläßt dasselbe durch das *exoccipitale*. Das zweite Nervenpaar wird nicht assimiliert. Es durchbohrt die oberen Bögen des ersten Wirbels. Aus der Tatsache, daß der erste, hinter dem *nervus vagus* im *occipitale* austretende Occipitalnerv aus vier Wurzeln sich zusammensetzt, während der den ersten Wirbelbogen durchbohrende Spinalnerv nur zwei Wurzeln besitzt, kann man schließen, daß dieser erste Nervenaustritt zwei verschmolzenen Occipitospinalnerven entspricht. *Cyclopterus* zeigt hier ein Verhalten, das zu dem bei *Silurus* überleitet. Bei *Silurus glanis* durchboren nach Jaquet (Arch. sc. méd. Bucarest 1898) die beiden Occipitospinalnerven gemeinsam das *exoccipitale*. Ein daran sich anschließendes Stadium zeigen Scomber(9) und Perca(44). Hier gehen die beiden Occipitalnerven durch zwei dicht nebeneinander liegende Löcher des *exoccipitale* nach außen. Dieses Verhalten führt wiederum über zu dem dritten Stadium bei *Cyprinodonten* und *Scomberesoces*(44). Hier verlassen die Occipitospinalnerven durch zwei ziemlich weit auseinanderliegende Löcher des *exoccipitale* das *Cavum*. Wie bei Selachiern spinale Nerven unter Verlust der dorsalen Wurzel zu occipitalen Nerven werden und verschmelzen können, so mögen auch bei Teleostiern ähnliche Prozesse vorliegen. Gegebenen Falles haben wir also im dritten Stadium die ursprünglicheren Verhältnisse vor uns.

Während die bisher behandelten vier Knorpelherde bereits im jüngsten (15 Tage alten) Stadium vorhanden sind, tritt die dorso-laterale, paarige Anlage des Epiphysalknorpels erst später (bei 24 Tage altem *Cyclopterus*) auf. Beim 6 mm langen *Cyclopterus* verschmelzen die Epiphysalknorpel dorsal zu einer Leiste. Diese tritt zunächst durch *taeniae antorbitales* mit dem Ethmoidalknorpel, bald danach durch *taeniae postorbitales* mit den Postorbitalfortsätzen der Gehörkapseln in Verbindung. Beim Übergang aus der Embryonalzeit zum erwachsenen Tier (*Cyclopterus* 50—100 mm) verschmilzt der Ethmoidalknorpel vollkommen mit dem Epiphysalknorpel.

Die für die Ontogenie der meisten Teleostier typische und bei manchen Formen [*Ostariophysen*(44, 43, 58)] im erwachsenen Zustand noch erhalten bleibende Epiphysalleiste ist das Homologon zur Supraorbitalleiste der *Ganoiden* und *Selachier*. Diese Leiste bildet sich nach Veit(60) im Zusammenhange mit den Postorbital-

fortsätzen der Gehörkapseln bei *Lepidosteus*, dagegen selbständig bei *Acanthias* nach SEWERTZOFF (50) aus der paarigen Alisphenoidknorpelanlage, den „Alisphenoidplatten". Eine paarige, selbständige Anlage der Epiphysalleiste liegt auch bei *Gasterosteus* (58) vor. Der Konnex mit den Gehörkapseln, der bei *Lepidosteus* so zeitig vorhanden ist, kommt hier gar nicht zustande. Auch die Verbindung des Epiphysalknorpels durch *taeniae antorbitales* mit dem Ethmoidalknorpel ist nur eine vorübergehende. Beim Karpfen bildet sich, wie ich aus einem Plattenmodell von NUSBAUM (29) ersehe, der Epiphysalknorpel scheinbar genau wie bei *Lepidosteus*. Bei *Exocoetus* ist die Epiphysalleiste nach LASDIN (26) zunächst mit den Postorbitalfortsätzen im Zusammenhange und verbindet sich erst später durch die Antorbitalbänder mit dem Ethmoidalknorpel. Bei *Lophius* ist die Epiphysalanlage bereits bei den jüngsten von mir untersuchten Exemplaren von 14 mm Länge im Zusammenhange mit den Postorbitalfortsätzen. Eine Verbindung mit dem Ethmoidalknorpel scheint nicht zustande zu kommen. Die Antorbitalfortsätze des Ethmoidalknorpels bleiben kurz und zeigen auch bei einem 35 mm langen Tier noch kein Wachstum nach hinten. Wie die Verhältnisse sich bei *Salmo* entwickeln, habe ich an den mir zur Verfügung stehenden Stadien nicht verfolgen können. Jedenfalls ist hier wie bei *Cyclopterus* der Epiphysalknorpel schon sehr zeitig durch Ant- und Postorbitalbänder mit dem Knorpel der Ethmoidalregion und der Gehörkapseln verbunden (Forelle von 18 mm Länge); dasselbe Verhalten zeigt auch ein 20½ mm langer *Lepidosteus*. Diese wenigen verfolgbaren Fälle lehren uns, daß die Anlage des Epiphysalknorpels paarig und die Leistenbildung sekundär ist, daß ferner die *taeniae antorbitales* vornehmlich von der seitlichen Ethmoidalknorpelanlage (Ethmoidalhörner) und die *taeniae postorbitales* vornehmlich von den Postorbitalfortsätzen der periotischen Knorpel gebildet werden. Die Orbitalbänder sind die Reste der lateralen Knorpelanlage. Die orbitalen Seitenwände wurden überflüssig bei der — durch die Vergrößerung der Augen bedingten — Rückverlagerung des Gehirns. Bei *Ganoiden* und *Siluriden* finden wir noch laterale Knorpelwände als Hülle des lang ausgezogenen *lobus olfactorius*. Bei den meisten Teleostiern wurden dagegen bei noch stärkerer Verlagerung der Augen in die Tiefe lediglich die *nervi olfactorii* in die Länge gestreckt. Zwischen den Augen erhielt sich entweder eine breitere knorpelige und bindegewebige Masse, wie bei *Cyclopterus*, oder auch ein schmales

oft verknöcherndes Septum, wie bei *Gadiden*. Außer den seitlichen Orbitalbändern sind bei den Teleostiern auch mittlere Knorpelleisten des Schädeldaches noch vielfach zu konstatieren, nämlich die vom Ethmoidalknorpel ausgehende *taenia media anterior* und die vom Epiphysalknorpel gebildete *taenia media posterior*. Beide finden sich wie bei *Cyclopterus* bei *Salmo, Lophius, Gobius*, *Atherine* (POUCHET [36]), *Cyclothone* (GIERSE [18]). Bei *Cyclopterus* und *Salmo* werden sie in die Verschmelzung von Ethmoidal- und Epiphysalknorpel mit aufgenommen. Oft ist nur die *taenia media posterior* vorhanden, so bei *Gasterosteus* [SWINNERTON (58)] und *Argyropelecus* [HANDRICK (23)]. Bei allen eben genannten Teleostiern ist die *taenia media posterior* auch beim erwachsenen Tier noch mehr oder weniger vorhanden, ferner auch bei *Osmerus, Corregonus* [BAYER (3)], *Alepocephalus* [GEGENBAUR (17)], *Regalecus* [PARKER (34)], *Hoplostethus* [SUPINO (57)] und anderen. Bei *Cyclopterus* wächst die *taenia media posterior* stark in die Breite und bildet beim erwachsenen Tier die Hauptbedeckung des *cavum cranii* dorsal. In der Ausbildung des Schädeldaches liegt also bei *Cyclopterus* die Bedeutung des Epiphysalknorpels. Was schließlich die Entstehung dieses Epiphysalknorpels anbetrifft, so möchte ich, so scharf auch die paarige Anlage zu betonen ist, derselben dennoch nicht auch die Bedeutung eines phylogenetisch selbständig entstandenen Knorpelherdes zuschreiben, wie dies SEWERTZOFF für die paarigen Alisphenoidplatten annimmt. Ich halte die paarigen Epiphysalknorpel für Derivate des Knorpelbodens, deren Abgliederung schon weiter fortgeschritten ist als die der Parethmoidalhörner bei *Cyclopterus*. Parethmoidal- und Paraphyysalknorpelanlagen erscheinen beide zu gleicher Zeit und später als der kraniale Knorpelboden, beide verschmelzen auch zu gleicher Zeit zu dorsalen Leisten. Daraus, daß die in der Ontogenie zwar selbständig auftretenden und mehr und mehr dorsal verlagerten Epiphysalknorpelanlagen später entstehen als der Boden des Kraniums, dürfen wir zum mindesten auf ein größeres phyletisches Alter des Knorpelbodens schließen.

ad II.

Abgesehen von den *trabeculae* sind die Knorpelanlagen noch gut beim erwachsenen *Cyclopterus* erkennbar. Die Verdrängung der unvereinigten *trabeculae* erfolgt durch das frühzeitig ausgebildete *parasphenoid*. Die *trabeculae communes*

haben den Ethmoidalknorpel gebildet und sind ganz in ihm aufgegangen. Die *parachordalia* stellen noch beim erwachsenen Tier den Boden des Kraniums und das von ihnen gebildete *tectum synoticum* das kaudale Schädeldach dar. In der Gegend des *basioccipitale* sind die hinteren Parachordalplatten stark von Knochenlamellen durchsetzt. Die vorderen *parachordalia* sind dauernd nach vorn gewachsen und reichen beim erwachsenen *Cyclopterus* fast bis zur Spitze des basalen Ethmoidalknorpelfortsatzes. Die Gehörkapseln laufen vorn in die Postorbitalfortsätze aus. Diese gehen durch die *taeniae posteriores* in den Epiphysalknorpel über. Dieser Verband wird erst beim etwa 50 mm langen Jungfisch durch die *frontalia* geringfügig durchbrochen. Auch an den Occipitalpfeilern sind keine besonderen Reduktionen zu bemerken. Sie stellen beim erwachsenen *Cyclopterus* die Pseudokondyli und die Hinterwand des Occipitalloches vor. Der Epiphysalknorpel ist mit dem Ethmoidalknorpel verschmolzen und hat durch seinen hinteren breiten Fortsatz das Schädeldach vor dem *tectum synoticum* gebildet.

ad III.

Es läßt sich also bei *Cyclopterus* mit Recht behaupten, daß das *stadium optimum cranii*[1]) beim erwachsenen Tier vorliegt. Daß dieses Optimum erst sehr spät erreicht wird, läßt schon vermuten, daß wir es hier nicht nur mit primitiven Erscheinungen zu tun haben. Primitiv sind die Knorpelanlagen. Diese Anlagen hat aber *Cyclopterus* mehr oder weniger mit den übrigen Teleostiern gemein. Sekundär ist wohl sicher die starke Ausbildung der vorderen Knorpelmasse. Vielleicht ist sie als Anpassung an die Lebensweise dieses Fisches, der (angeheftet an Riffen) der Brandung ausgesetzt ist, zu erklären. Die nahe verwandten, paläozoologisch älteren *Gobiiden* zeigen auch nicht im entferntesten diese dem *Cyclopterus* eigentümliche starke Knorpelausbildung. In bezug auf die Orbitalregion sind die *Ganoiden* und *Siluriden* mit ihren knorpeligen Orbitalwandungen wohl die primitiveren. Beachtens-

---

1) Als *optimum cranii* bezeichnet Gaupp (1901, S. 870) das Stadium, auf dem „die meisten Teile des Knorpelschädels vorhanden sind und die Zerstörungsprozesse noch nicht begonnen haben“.

Rückbildung und Ersatz des Knorpels durch Knochen spielen bei *Cyclopterus* keine Rolle. Die Knochen sind auch beim erwachsenen Tiere nicht imstande, den Knorpel in Territorien zu zerlegen.

wert ist bei *Cyclopterus* die durch die ganze Ontogenie hindurch zu verfolgende Rückverlagerung des Gehirns, das sich zunächst durch die Orbita und die Riechgruben hindurch erstreckt und nach und nach ganz hinter die Orbita zu liegen kommt. Wir sehen hier deutlich den primitiveren Bestand dem sekundären weichen. Die Knorpelmasse ist an sich also noch kein Kriterium für die Nähe der Verwandtschaft mit primitiven Formen, etwa den *Selachiern*.

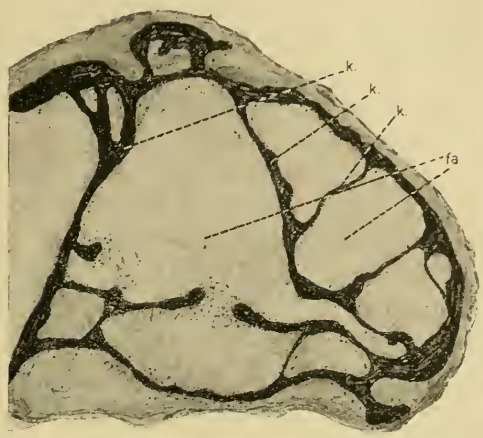
ad IV.

Die Knochen des *Cyclopterus lumpus* haben im großen und ganzen die bei Teleostiern typische Lage und Form. Unter Form verstehe ich hier lediglich die Ausbildung der oberflächlichen Lamellen ihrem Umriß nach. Diese zeigt dasselbe Bild wie bei anderen Knochenfischen. Die *opercula* weichen allerdings von der gewohnten Form etwas mehr ab. Sie sind, abgesehen von dem dreieckigen *operculum*, sehr schmal und stark reduziert. Das finden wir aber auch bei *Ostracion, Balistes* und *Lophius* (Artedi, *Ichthyologica,* Leyde (1738); Hollard, Monographie des *Ostracionides*, Ann. Sc. nat. 1857). Den *Discoboli* eigenartig ist — wie schon Garman (11) angibt — die Verlängerung des dritten *suborbitale* quer über die Backe bis zum *praeoperculum* hin. Aber auch hierzu finden wir ähnliche, wenn auch nicht so ausgesprochene Erscheinungen, z. B. bei *Gasterosteus* (58), *Sebastes* (20). Daß das *hyomandibulare* zwei Artikulationen besitzt, ist nicht so auffallend. Es kommt dies Verhalten vielfach bei Teleostiern vor, z. B. bei *Gasterosteus* (58), *Clupea, Elops, Dussumieria* (39, 40), *Scomber* (2), *Eleotris* (38), *Labrax* (6) und verschiedenen *Muraeniden* (31).

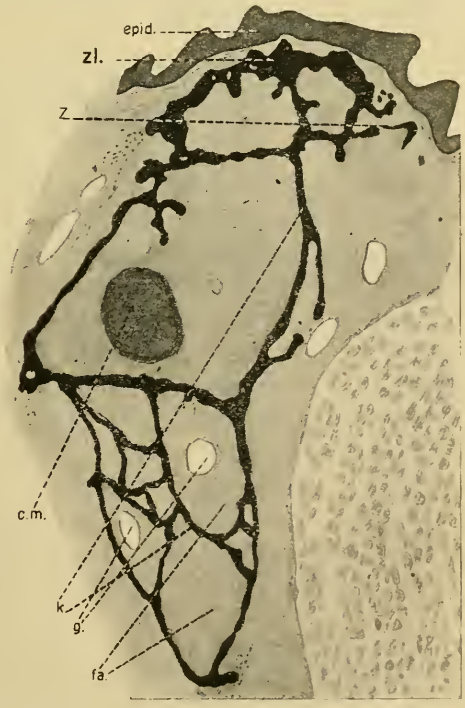
Der Bau des Knochens weicht zunächst durchaus nicht von dem bei anderen Teleostiern beobachteten ab. Der Knochen entsteht als dünne Lamelle, an der bald kurze Vorsprünge erscheinen. Bei *Cyclopterus, Lophius* und *Salmo*, von denen mir genügend junge Embryonen zur Verfügung standen, bildet sich diese erste Lamelle aus rundlichen oder länglichen bis spindelförmigen Zellen. Diese Knochenbildungszellen werden vom Jungfischstadium an mit in die Knochenanlage eingezogen. Von einer alleinigen Ausscheidung einer Grundsubstanz durch besonders dazu bestimmte Zellen könnte man nur in der Embryonalzeit sprechen. Die Kerne der Knochenbildungszellen sind entweder noch lange oder gar dauernd im Knochen zu bemerken (Fischknochen mit Knochenkörperchen), so z. B. im *maxillare* von *Cyclopterus*, bei den

Knochen von *Anguilla, Saccobranchus* und wahrscheinlich allen den Arten, die Kölliker (Verh. Phys.-Med. Ges. Würzburg 1859) als Fische mit Knochenkörperchen zusammengestellt hat; oder sie legen sich in der Längsrichtung der Lamelle eng aneinander und verschmelzen zu Kittlinien. Durch letzteren Vorgang entsteht die bei Teleostiern weit verbreitete osteoide Substanz. Dieselbe ist also ein verkalkendes Stützgewebe, dessen Knochenbildungszellen so fest miteinander verschmolzen sind, daß ihre Kerne nicht mehr einzeln zu erkennen sind. Beide Arten der Knochenbildung kommen mit allen Übergängen bei ein und demselben Fisch vor. Bei *Cyclopterus* ist die Bildung der Osteoidsubstanz die herrschende. Die erste Anlage der Knochenlamelle stellt sich bei ihm als eine Ausscheidung großkerniger Zellen des embryonalen Bindegewebes dar. Mit der Differenzierung des faserigen Bindegewebes nehmen die Knochenbildungszellen Spindelform an. Dies fällt zusammen mit der ersten Kalkablagerung (etwa *Cyclopterus* 11 mm). Bei den untersuchten Arten entwickeln sich die Knochen zunächst ganz gleich weiter, indem aus dem umgebenden faserigen Bindegewebe immer neue Knochenbildungszellen in den Knochen eingezogen werden. Diese Art der Histogenese des Knochens finden wir auch noch beim erwachsenen Tier. Ein Unterschied zwischen *Salmo* einerseits und *Lophius* und *Cyclopterus* andererseits macht sich in den älteren Embryonalstadien darin bemerkbar, daß die Knochenbildungszellen bei den beiden letzten Arten vornehmlich an den Enden der Lamellen und ihrer Vorsprünge eintreten, so daß die Knochenlamellen wenig Dickenwachstum aber ein starkes Längenwachstum zeigen. Es entstehen auf diese Weise die dünnen Lamellen des *Cyclopterus*- und *Lophius*-Knochens. Diese feinen Lamellen dringen auch in den Knorpel ein, vermögen ihn aber nicht in Knochenterritorien zu zerlegen; ebenso liegen die Verhältnisse bei *Alepocephalus* (17). Vrolik (62) unterscheidet auf Grund seiner Studien an *Salmo* und *Esox* perichondrostische und enchondrostische Knochen und zeigt zugleich, daß die enchondrostischen aus den perichondrostischen hervorgehen und daß diese Bezeichnungen lediglich ein Mengenverhältnis von Knorpel und Knochen zum Ausdruck bringen können. Bei *Cyclopterus* sehen wir alle Übergänge zu und zwischen diesen Knochenarten (vgl. *ethmoid* auf Taf. 17, Fig. 6 und *dentale* auf Textfig. 17). Während der Knorpel den Knochenlamellen einen gewissen Widerstand entgegensetzt, kommt es außerhalb derselben bei *Cyclopterus* und *Lophius* zu einer starken Entfaltung der Haupt- und

Nebenlamellen, die schließlich zu einer komplizierten Kammerung führt. In den Kammern liegt ein weit differenziertes Fasergewebe, in dem die Knochenbildungszellen immer seltener werden und schließlich nur noch an den Enden der Knochenlamellen zu finden sind. Ein Extrem der Kammerbildung konnte ich an den Knochen von *Orthagoriscus* konstatieren [1]), die wegen dieser eigentümlichen Ausbildung schon viele Bearbeiter gefunden haben [2]). Daß diese Knochen mit kammerartigem Bau von den Knochen



Textfig. 16. Cycl. 400 mm, geschlechtsreifes ♀. Transversalschnitt durch das *intermaxillare*. Vergr. 54.
fa. Faserstützgewebe. *k.* verkalkte Lamellen.



Textfig. 17. Cycl. 300 mm, geschlechtsreifes ♂. Transversalschnitt durch das *dentale*. Vergr. 15.
fa. Faserstützgewebe. *c.m. cartilago Meckeli. epid.* Epidermis. *g.* Gefäße. *k.* verkalkte Knochenlamellen. *z.* Zahn. *zl.* Zahnleiste.

1) Dank der gütigen Fürsorge des Privatdozenten Dr. Hase und der Liebenswürdigkeit meines Kollegen Schmidt war mir Gelegenheit gegeben, auch *Lophius* und einige Knochen von *Orthagoriscus mola* untersuchen zu können.

2) Zur Berichtigung der Angaben Nowikoffs (28) möchte ich gleich hier bemerken, daß sich außer Leydig 1857 auch Quekett 1855, Hollard 1857, Köliker 1860, Duméril 1870, Harting 1868, Trois 1884, Stephan 1900 und Supino 1904 mit den Knochen von *Orthagoriscus* beschäftigt haben.

anderer Teleostier nicht prinzipiell verschieden sind, hat bereits Studnicka (55) für *Lophius* ausgesprochen. Ich glaube dasselbe durch die Ontogenie des Knochens bei *Cyclopterus* und *Lophius* beweisen zu können und nehme eine ähnliche Ausbildung auch für den *Orthagoriscus*-Knochen an.

Die Kammerbildung ist bei den Knochen der Teleostier — namentlich auch in den Wirbeln — ziemlich verbreitet, und es zeigen sich alle Übergänge zum normalen durch *Salmo* bekannten Knochentypus. Es sind derartige Bildungen beschrieben worden bei *Ballistes* (Göldi 1884), *Diodon* und *Tetradon* (Harting 1868), *Ranciana* (Trois 1884), *Tetragonurus* (Mettenheimer 1855), *Trachypterus* (Leydig 1857), *Chironectes* und *Monacanthus* (Götte 1879), *Halieuthea* und *Malthe* (Hertwig 1882). Welchen Zwecken diese Knochenausbildung bei den genannten Arten im einzelnen dient, läßt sich schwer einsehen. Das eine aber ist jedenfalls sicher, es wird durch das Balken- und Kammerwerk mit wenig verkalktem Material eine große Leistungsfähigkeit erzielt.

ad V.

Die bedeutendste Stützfunktion kommt auch am erwachsenen Schädel des *Cyclopterus lumpus* dem Knorpel zu. Neben ihm und den Knochenlamellen spielt das zellenarme, zwischen den Lamellen liegende Fasergewebe bei seiner Mächtigkeit auch eine gewisse Rolle als Stützelement des Schädels. Es reicht teilweise auch über die Knochenlamellen hinaus und bildet im chordalen Kranium die Haupthülle für das *cavum cranii* (Taf. 17, Fig. 6). Überall füllt es die Lücken zwischen dem Knorpel aus und bildet mit Knorpel und Osteoidlamellen (Taf. 17, Fig. 6, *supraoccipitale*; Textfig. 17) oder nur mit den Osteoidlamellen (Textfig. 16) zusammen bei *Cyclopterus* die physiologische Einheit eines Knochens.

Abkürzungen und Synonyma.

C = Cuvier, St = Stanius, O = Owen, H = Huxley, P = Parker.

al. = alisphenoid O.
a. = Auge.
ak. = Augenmuskelkanal.
bo. = bassioccipitale O. (occipitale basilare C).
b. = Blasenknorpel.
c.a. = capsula auditoria, Ohrkapsel, periotischer Knorpel.
c.m. = cartilago Meckeli.
c.c. = cavum cranii.
c. = Chorda.

c.b.a. = commissura basicapsularis anterior.
c.p. = cornu parethmoidale (Paraphysalleiste der Ganoiden), Parethmoidalleiste.
c.t. = cornu trabecularum (= cornu praeethmoidale).
enp. = entopterygoid C. (pterygoid St., mesopterygoid P.).
ep.k. = Epiphysalknorpel, cartilago epiphysalis (Epiphysalleiste).
ep. = Epiphyse.
epid. = Epidermis.
eo. = epioticum H. (paroccipitale O., occipitale externum C.).
e. = ethmoid C. (nasale O., supraethmoidale P.).
et.k. = Ethmoidalknorpel, cartilago ethmoidalis.
ex. = exoccipitale O. (occipitale laterale C.).
fa. = Faserstützgewebe.
f.b. = fenestra basicapsularis.
f.h. = fenestra hypophyseos (basicranialis).
f.v. = fissura vagi.
fo. = Fontanelle
f.n.ol. = foramen nervi olfactorii.
f.n.oc. = foramen nervi occipitospinalis.
f.n.s. = foramen nervi spinalis.
f. = frontale C.
g. = Gefäße.
hc. = hypencephalon.
hy. = hyomandibulare H. (temporale C., epitympanicum O.).
im. = intermaxillare C. (praemaxillare bereits auch bei O.).
im.k. = Intermaxillarknorpel.
k. = verknöcherte Lamellen.
m. = maxillare C.
msc. = mesencephalon.
mp. = metapterygoid H. (tympanicum C., praetympanicum O.).
mtc. = metencephalon.
myc. = myelencephalon.
n. = nasale C. (turbinale O.).
ng. = Nasengrube.
n.ol. = nervus olfactorius.
n.ol.r. = Rinne, in welcher der nervus olfactorius am basalen Ethmoidalknorpel verläuft.
oo. = opistoticum H. (rocher C., petrosum O., occipitale posterius St., intercalare Vrolik.).
pq. = Palatoquadratknorpel.
p. = parachordalia, Parachordalplatte.
p.an. = parachordale anterius.
p.po. = parachordale posterius.
ps. = parasphenoid H. (sphenoid C., sphenoideum basilare St., basisphenoid O.).
pa. = parietale.
p.o. = pila occipitalia, Occipitalpfeiler, Occipitalbogen.
pt. = posttemporale H. (suprascapula C.).
pf. = praefrontale O. (frontale anterius C. lat. ethmoid P.).

pr.o. = processi occipitales, Occipitalfortsätze.
p.a. = processi antorbitales, Antorbitalleisten des Ethmoidalknorpels.
p.p. = processi postorbitales, Postorbitalfortsätze der Gehörkapseln.
q. = quadratum H. (jugale C., quadratojugale St., hypotympanicum O.).
r. = rostum.
s.n. = septum nasi.
s.s.a.,-l.,-p. = septum semicirculare anterius, -laterale, -posterius.
sp. = sphenoticum P. (postfrontale C.).
sq. = squamosum H. (mastoid C., pteroticum P.).
sbo. = suborbitalia C. (infraorbitalia St.).
spc. = supraclavicula H. (scapula C.)
so. = supraoccipitale O. (occipitale superius C.).
t.a. = taeniae antorbitales.
t.p. = taeniae postorbitales.
t.m.a. = taenia media anterior.
t.m.p. = taenia media posterior.
t.s. = tectum synosticum.
te. = telencephalon.
t. = trabeculae.
t.c. = trabeculae communes.
u. = urohyale O. (basibranchiostegale P.).
v. = vomer C.
v.c.t. = vorknorpelige Trabekularplatte.
w. = 1. Wirbel.
x. = Ende der basalen Ethmoidalknorpelspitze.
z. = Zahn.

(Die eingeklammerten Bezeichnungen sind vom Verfasser nicht verwendet.)

Literaturverzeichnis.

Die zahlreichen, rein topographisch die Knochen, nicht aber die knorpeligen Elemente des Teleostierschädels behandelnden Arbeiten, wie sie vornehmlich von Regan und Starks geliefert sind, sollen hier nicht mit angeführt werden.

1) Allis, E., On the Morphology of certain Bones of the Cheek and Snout of Amia Calva. Journ. of Morphol. 1898, Vol. XIV.
2) Ders., The Skull and the Cranial and first spinal Muscles and Nerves in Scomber. Journ. of Morphol. 1903, Vol. XVIII.
3) Bayer, Fr., Über einige interessante Teile vom Skelett der großen Moräne. Sitzungsber. kgl. böhm. Ges. Wiss. Prag (Math.-Nat. Kl.) 1888.
4) Balfour, F. M., A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. London 1878.
5) Borchert, H., Anatomisch-physiologische Untersuchung der Haftscheibe des Cyclopterus lumpus. Diss. Kiel 1889.

6) Brühl, C. B., Zootomie aller Tierklassen, 1874—1888.
7) Bütschli, O., Vergleichende Anatomie I, 1910.
8) Cuvier, M. et Valenciennes, Histoire naturelle des poissons, Tome II, Fasc. 3. Paris 1828.
9) Duméril, A., Histoire naturelle des poissons, 1865—1870.
10) Ganin, M., Über die Entwicklung des Kopfskeletts bei Knochenfischen (Rhodeus, Gasterosteus). Zool. Anz. 1880, Bd. III.
11) Garman, S., The Discoboli. Mem. of Mus. of comp. Zoology at Harvards College Cambridge 1892, Vol. XIV.
12) Gaupp, E., Die Metamerie des Schädels. Anat. Hefte 1897, Bd. VII.
13) Ders., Alte Probleme und neuere Arbeiten über den Wirbeltierschädel. Anat. Hefte 1900, Bd. X.
14) Ders., Zur Entwicklung der Schädelknochen bei Teleostiern. Verh. Anat. Ges. Heidelberg 1903.
15) Ders., Die Entwicklung des Kopfskeletts. Handb. vergl. u. exp. Entwicklungslehre der Wirbeltiere, hrsg. von O. Hertwig, 1905, Bd. III, H. 2.
16) Gegenbaur, C., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Bd. I. Leipzig 1898.
17) Ders., Über das Kopfskelett von Alepocephalus rostratus. Morph. Jahrb. 1878, Suppl.-Bd. IV.
18) Gierse, A., Untersuchungen über das Gehirn und die Kopfnerven von Cyclothone acclinidens. Morph. Jahrb. 1904, Bd. XXXII.
19) Göldi, E. A., Kopfskelett und Schultergürtel von Loricaria cataphracta, Ballistes capriscus und Accipenser ruthenus. Jen. Ztschr. f. Naturw. 1884, Bd. XVII.
20) Goodrich, E. G., Cyclostomes und Fishes; in: Lankester, A Treatise on Zoology 1909.
21) Guitel, F., Recherches sur le développement des nageoires paires du Cyclopterus lumpus. Arch. de Zool. Expériment. et Générale 1896, 3e sér., Tome IV.
22) Günther, A., Handbuch der Ichthyologie 1886 (deutsch von G. v. Hayek).
23) Handrick, K., Zur Kenntnis des Nervensystems und der Leuchtorgane des Argyropelecus hemigymus. Zoologica. Orig.-Abhandl. a. d. Gesamtgeb. d. Zool., Bd. XIII, H. 32. Stuttgart 1901.
24) Harting, P., Notices zoologiques, anatomiques et histologiques sur l'Orthagoriscus ozodura. Verhandl. Kgl. Akad. v. Wintenschappen. Amsterdam 1868.
25) Huxley, T. H., Observations on the Development of some Parts of the Skeleton of Fishes. Quart. Journ. Micros. Sci. 1859, Vol. VII.
26) Lasdin, W., Bau und Entwicklung des Schädels von Exocoetus. Trav. Soc. Imp. Nat. Pétersbourg, compt. rend. des séances 1913, Tome XLIV.

27) M'Murrich, J. P., On the Osteology and Development of Syngnathus Peckianus. Quart. Journ. Microsc. Sci. 1883, Vol. XXIII.
28) Nowikoff, M., Histologischer Bau der Knochen von Orthagoriscus mola. Anat. Anz. 1910, Bd. XXXVII.
29) Nusbaum, J., Entwicklungsgeschichte und morphologische Beurteilung der Occipitalregion des Schädels und der Weberschen Knöchelchen bei den Knochenfischen (Cyprinus carpio L.). Anat. Anz. 1908, Bd. XXXII.
30) Parker, W. K., On the Structure and Development of the Skull in the Salmon. Phil. Trans. Roy. Soc. 1873, Vol. CLXIII.
31) Parkrr and Betany, Morphologie des Schädels 1879 (deutsch von B. Vetter).
32) Parker, W. K., On the Structure and Development of the Skull in Sturgeons. Phil. Trans. Roy. Soc. 1882, Vol. CLXXIII.
33) Ders., On the Development of the Skull in Lepidosteus osseus. Ebenda.
34) Ders., On the Skeleton of Regalecus argenteus. Trans. Zool. Soc. 1886, Vol. XII.
35) Pictet, F. J., Traité de Paléontologie, Edition 2. Paris 1854.
36) Pouchet, G., Développement du squelette des poissons osseux. Journ. de l'Anat. et Physiol. 1875, Tome XI; 1878, Tome XIV.
37) Rathke, Bemerkungen über den Bau des Cyclopterus lumpus. Meckels Archiv für die Physiologie, Bd. VII. Halle 1822.
38) Regan, The Osteology and classification of the Gobioid Fishes. Ann. Mag. Nat. Hist., Vol. VIII. London 1911.
39) Ridewood, W. G., On the Cranial Osteology of the Fishes of the Families Elopidae and Albulidae. Proc. Zool. Soc., Vol. II. London 1904.
40) Ders., On the Cranial Osteology of the Clupeoid Fishes. Ebenda.
41) Ryder, J. A., Development of osseous Fishes. U. S. Fish. Commission 1885.
42) Sagemehl, M., Beitr. z. vergl. Anat. d. Fische: I. Cranium von Amia calva. Morph. Jahrb. 1884, Bd. IX.
43) Ders., III. Cranium der Characiniden. Morph. Jahrb. 1885, Bd. X.
44) Ders., IV. Cranium der Cypriniden. Morph. Jahrb. 1891, Bd. XVII.
45) Schleip, W., Entwicklung der Kopfknochen bei Lachs und Forelle. Diss. Freiburg 1903.
46) Schmidt, B., Das Gebiß des Cyclopterus lumpus. Jen. Ztschr. f. Naturw. 1913, Bd. IL.
47) Schreiner, K. E., Einige Ergebnisse über den Bau und die Entwicklung der Occipitalregion von Amia und Lepidosteus. Ztschr. wiss. Zool. 1902, Bd. LXXII.
48) Sewertzoff, A., Die Entwicklung der Occipitalregion der niederen Vertebraten im Zusammenhang mit der Frage über die Metamerie des Kopfes. Bull. Soc. Imp. Nat., Tome II. Moscou 1895.

49) Ders., Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Wirbeltierschädels. Anat. Anz. 1897, Bd. XIII.
50) Ders., Die Entwicklung des Selachierschädels. Festschr. z. E. v. Kupffer. Jena 1899.
51) Ders., Zur Entwicklungsgeschichte von Ascalabotes fascicularis. Anat. Anz. 1900, Bd. XVIII.
52) Ders., Zur Entwicklungsgeschichte von Ceratodus Forsteri. Anat. Anz. 1902, Bd. XXI.
53) Stannius, H., Handbuch der Zootomie der Wirbeltiere. 1. Abt.: Fische. Edition 1, 1846; Edition 2, 1854.
54) Stöhr, P., Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfskeletts der Teleostier. Festschr. zur 3. Säkularfeier der A. J. Maximiliana Würzburg. Leipzig 1883.
55) Studnicka, F. K., Über einige Grundsubstanzgewebe. Anat. Anz. 1907, Bd. XXXI.
56) Supino, F., Contributo allo studio del tessuto osseo dell Orthagoriscus. Atti dei Lincei 1904.
57) Ders., Ricerche sul cranio dei teleostei. Ric. Anat. Lab. Roma 1901, Tome VIII; 1902, Tome IX.
58) Swinnerton, H., A Contribution to the Morphology of the Teleostean Head Skeleton, based upon a Study of the Developing Skull of the Three-spined Stickleback (Gasterosteus aculeatus). Quart. Journ. of Micros. Sci. 1902, N. S. Vol. XXXXV.
59) Veit, O., Besonderheiten am Primordialcranium von Lepidosteus osseus. Anat. Hefte 1907, Bd. XXXIII.
60) Ders., Die Entwicklung des Primordialcraniums von Lepidosteus osseus. Anat. Hefte 1911, Bd. XLIV.
61) Vogt, C. und Jung, Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie. Braunschweig 1883—1884.
62) Vrolik, A. J., Studien über die Verknöcherung und die Knochen des Schädels der Teleostier. Niederl. Arch. f. Zool. 1871—1873, Bd. I.
63) Walther, J., Die Entwicklung der Deckknochen am Kopfskelett des Hechtes. Diss. Jena 1882.
64) Wiedersheim, R., Grundriß der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Jena 1909.
65) Willcox, M. A., Notes on the occipital region of the trout, Trutta fario. Zool. Bull. Vol. II. Boston 1899.
66) Winslow, G. M., The Chondro-cranium in the Ichthyopsida. Tuft's College Studies 1898.
67) Zachinelli, W., Sullo sviluppo dello scheletro viscerale di Salmo fario. Boll. Soc. Zool. ital., Tome X. Roma 1909.
68) Zittel, K. v., Handbuch der Paläontologie. Abt. 1: Palaezoologie, Bd. III. München 1887.

Anmerkung: Während der Abfassung dieser Arbeit ist von Böker (H. Böker, Diss. med. Freiburg 1913) ein schönes Plattenmodell eines 33 mm langen Salmo salar nach einer Serie von Schleip erschienen.

Tafelerklärungen.

In den Tafelfiguren ist der Knorpel blau, Bänder und Bindegewebe rot, Knochen schwarz angelegt. Fig. 1—5 geben den Schädel eines 460 mm langen Cyclopterus in den verschiedenen Ansichten. Der Schädel wurde 3 Monate in kaltem Wasser (Bakterien) mazeriert, danach gehärtet, mit Alizarin und Methylenblau gefärbt und in 80%igem Alkohol abpräpariert.

Taf. 16.

Fig. 1. Schädel ventral, nach Beseitigung des Visceralskeletts. Vergr. 2.

Fig. 2. Schädel dorsal. Vergr. 2.

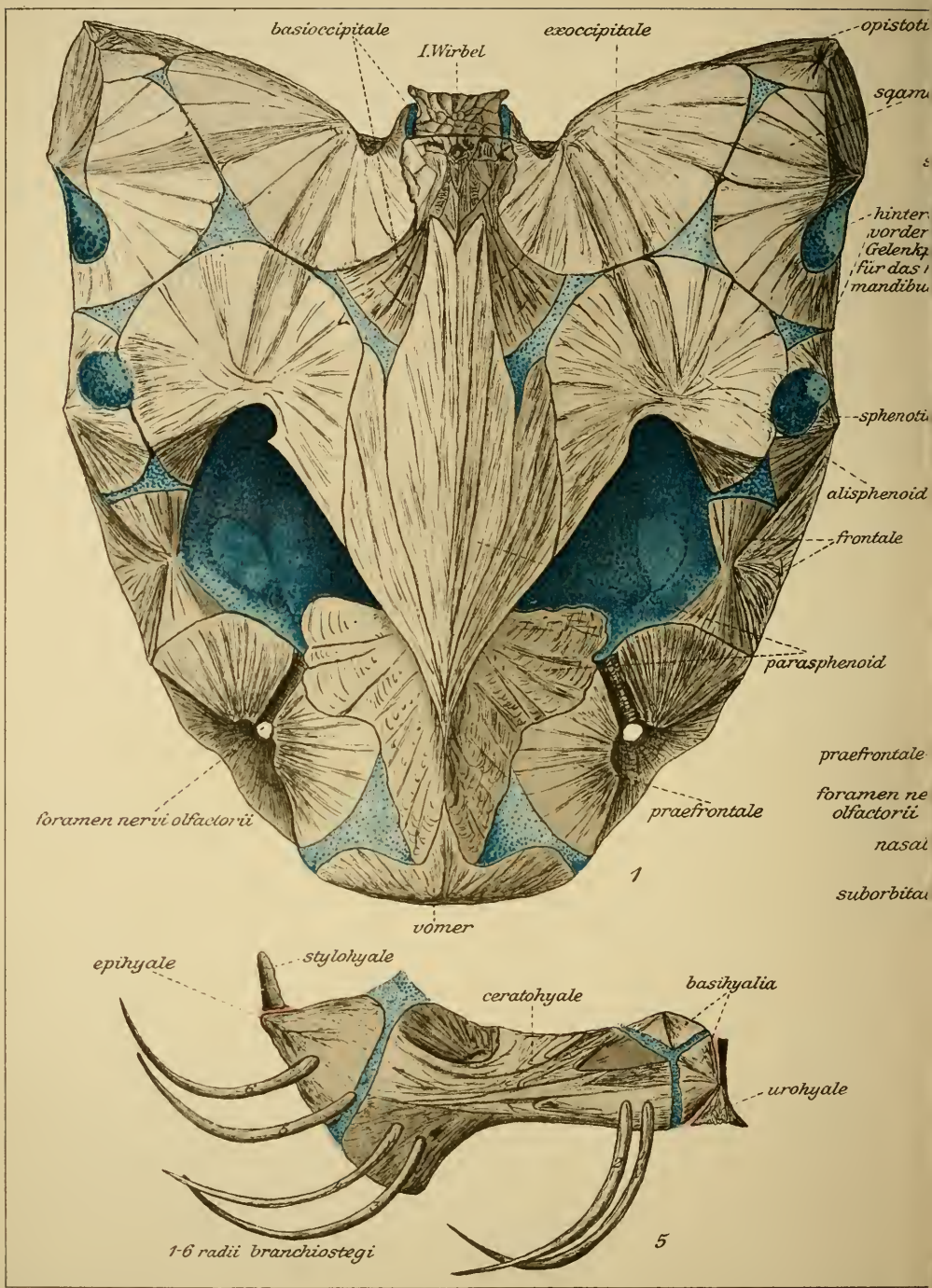
Fig. 5. Schädel lateral. Vergr. 2.

Taf. 17.

Fig. 3. Schädel kaudal. Vergr. 2.

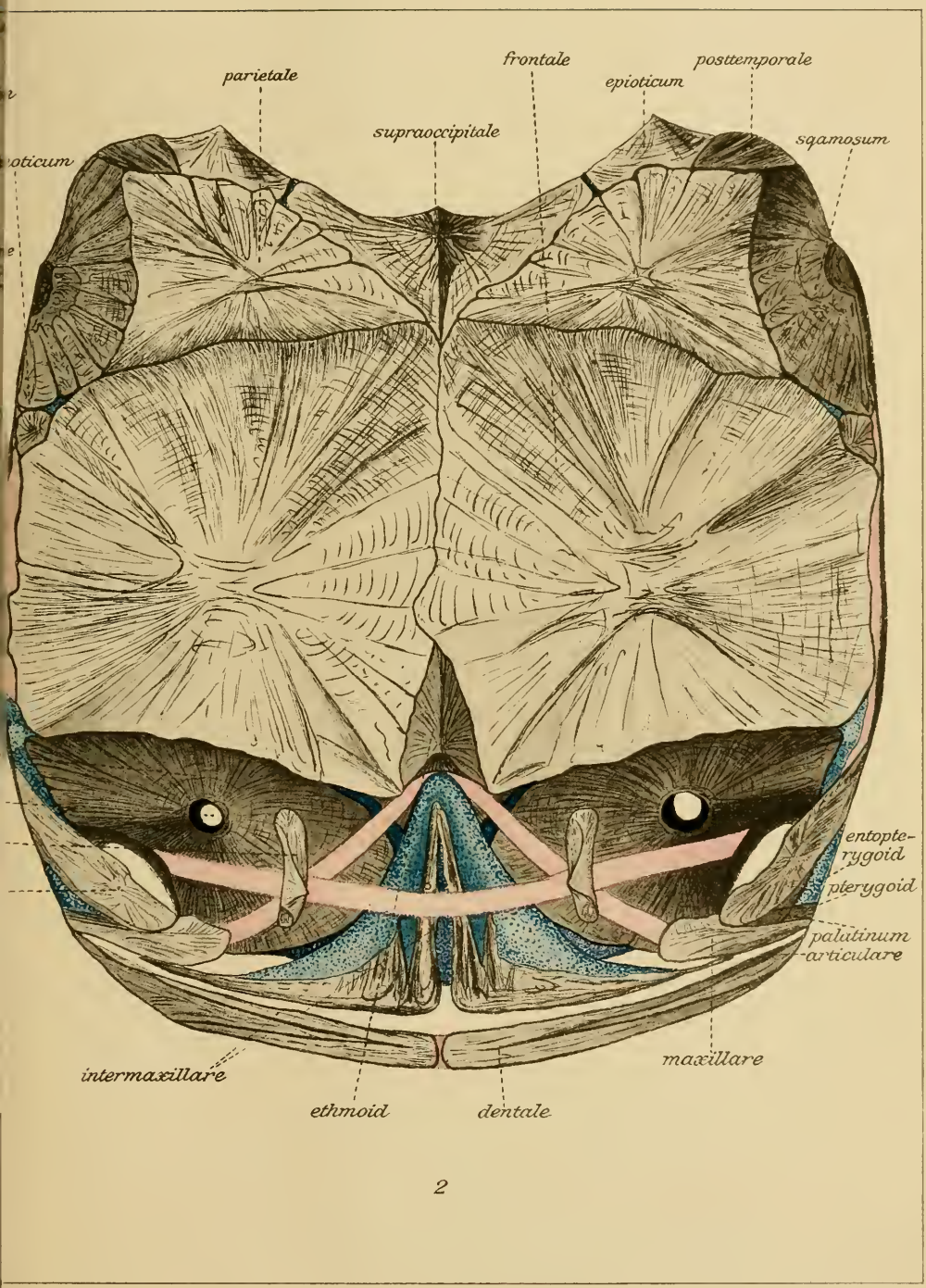
Fig. 4. Hyalapparat. Vergr. 2.

Fig. 6. Sagittalschnitt durch die Mitte des Kraniums eines 500 mm langen Cyclopterus lumpus (geschlechtsreifes ♀). Vergr. 2 1/2. Färbung: Alizarin-Methylenblau. Aufbewahrung: 80%iger Alkohol.



E. Uhlmann gez.

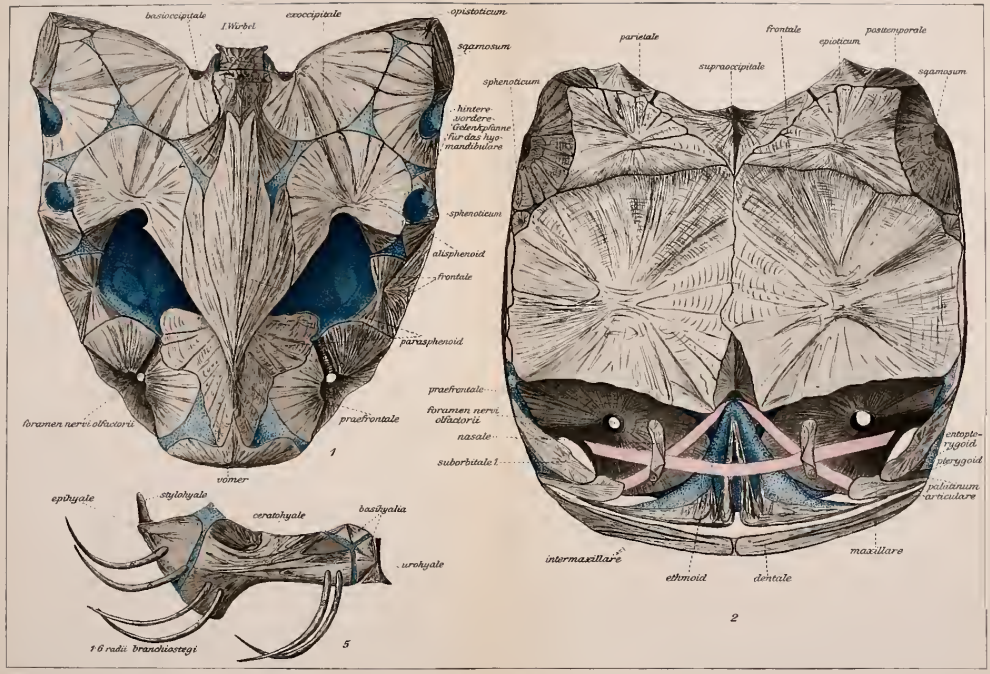
Verlag von Gust



2

ischer in Jena.

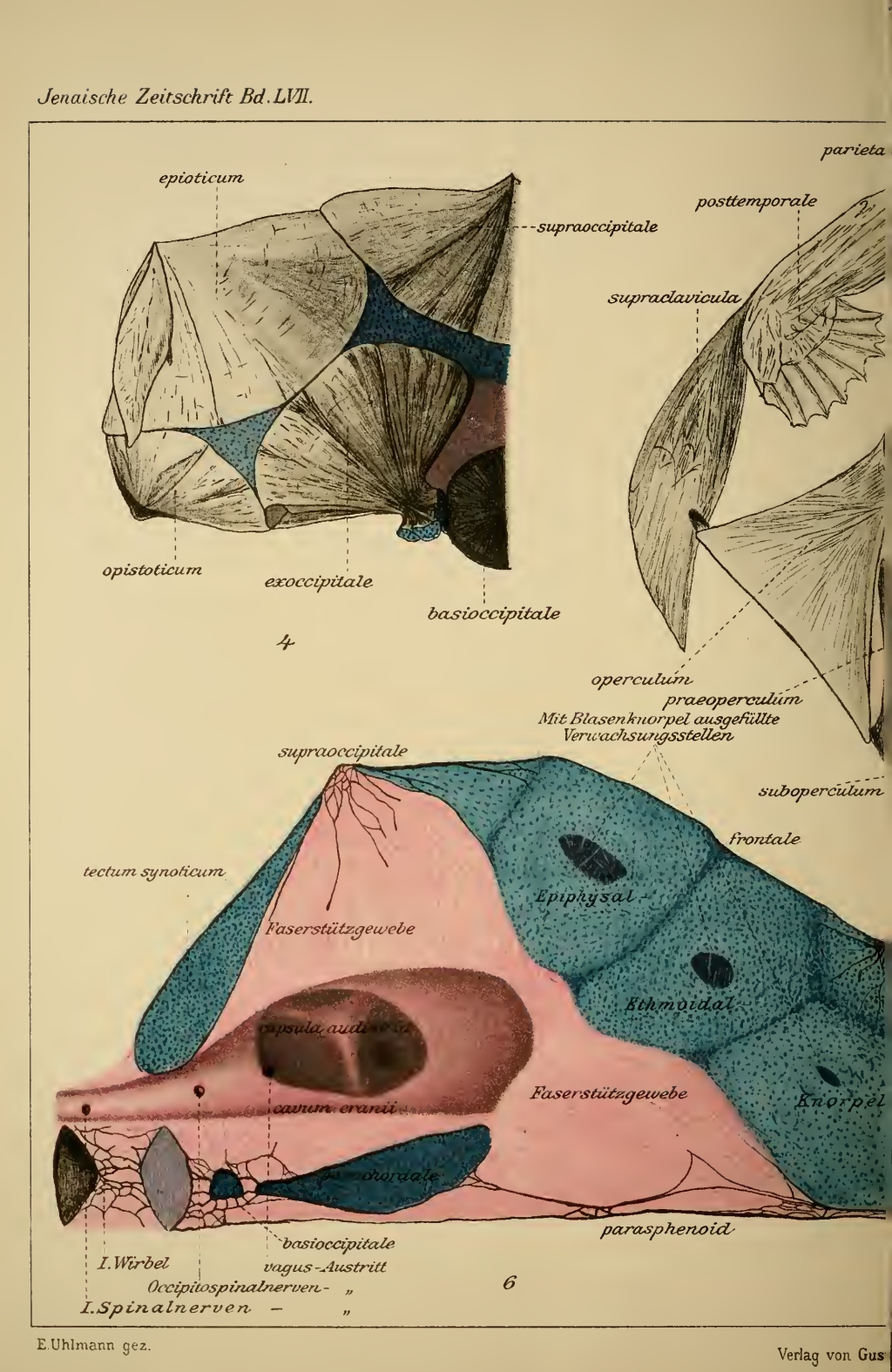
Lith.Anst.v.K.Wesser,Jena.



E. Uhlmann gez.

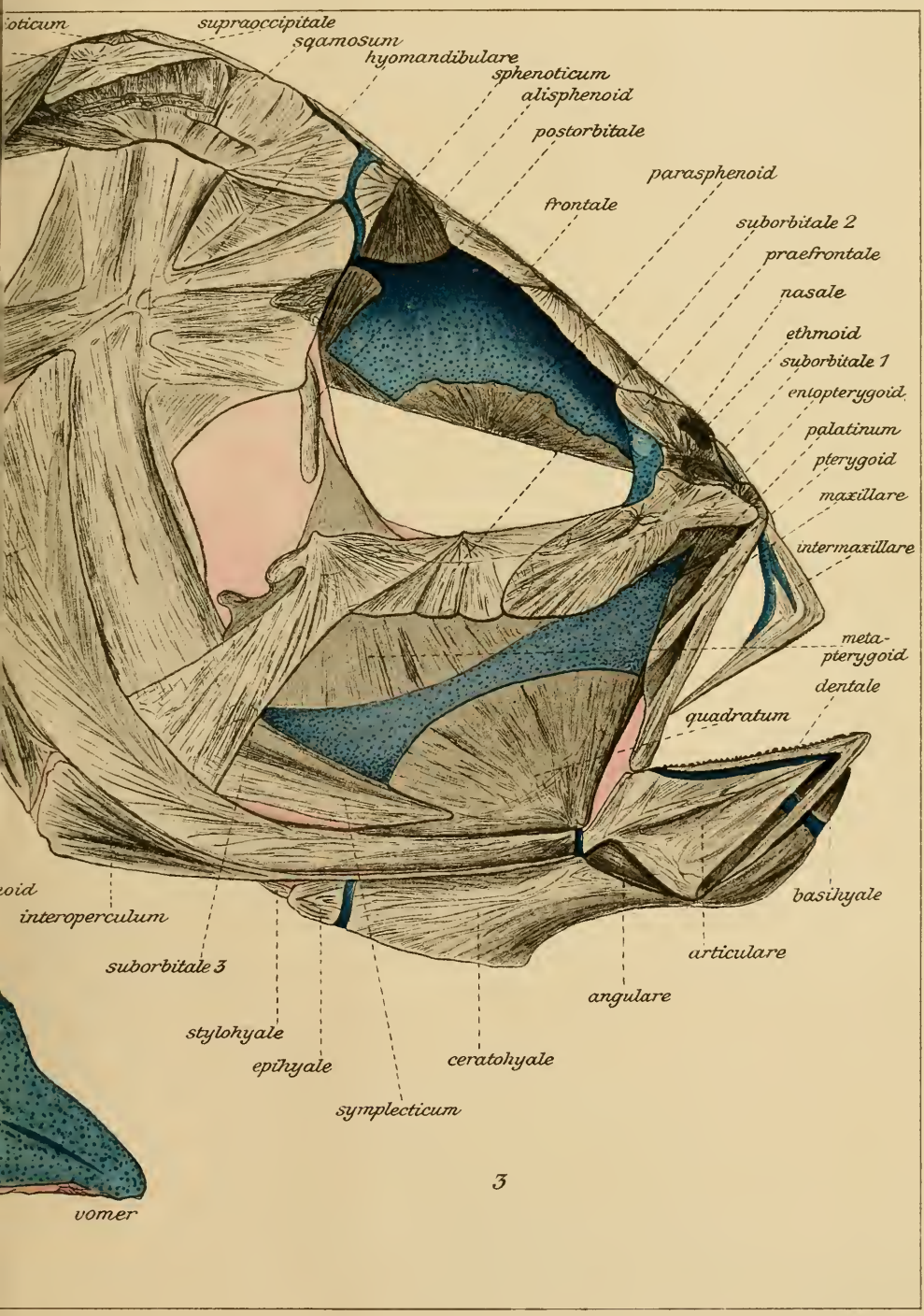
Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Lith. Anst. Klimsch, Jena.



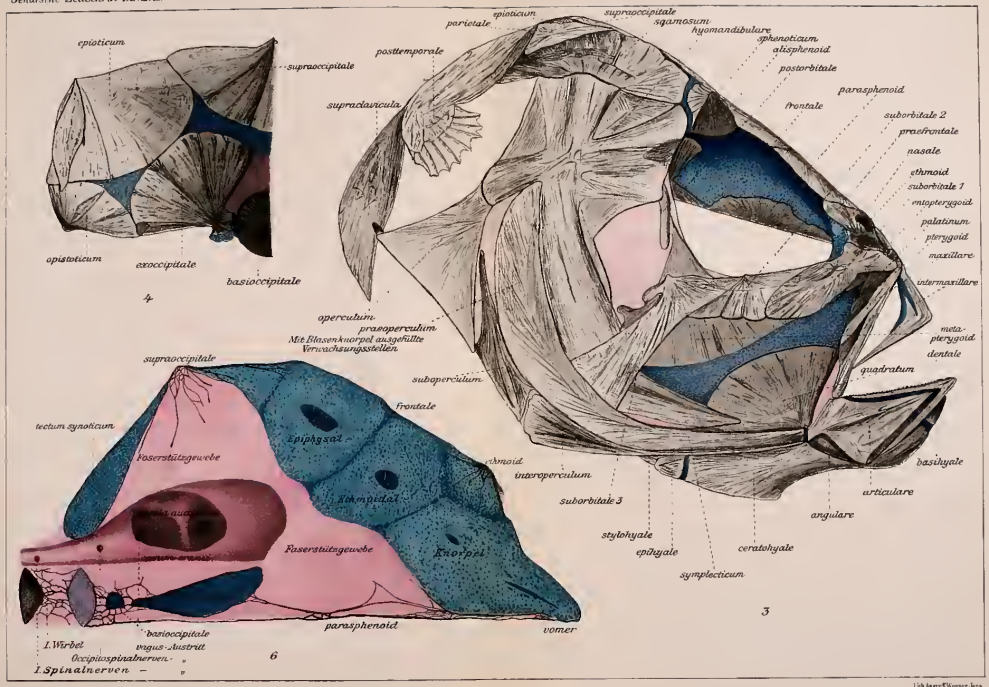
E. Uhlmann gez.

Verlag von Gus



Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.

ischer in Jena.



E. Uhlmann gez.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Lith. Inst. v. F. Werner, Jena.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: NF_50

Autor(en)/Author(s): Uhlmann Eduard

Artikel/Article: Studien zur Kenntnis des Schädels von Cyclopterus lumpus L. I. Teil: Morphogenese des Schädels. 275-314