

Studien zur Kenntnis des Schädels von *Cyclopterus lumpus* L.

2. Teil: Entstehung der Schädelknochen.

Von

Dr. Eduard Uhlmann, Jena.

Mit 45 Figuren im Text.

Vorwort.

Dieser Arbeit liegt im wesentlichen dasselbe Material wie dem ersten Teile meiner „Studien zur Kenntnis des Schädels von *Cyclopterus lumpus* L.“ (28)¹⁾ zugrunde²⁾. Ziel dieser Untersuchung war, die Entwicklung der Knochen möglichst genau in ihre Einzelheiten hinein zu verfolgen. Durch den Ausbruch des Krieges bin ich zu einer kurzen Zusammenfassung der gewonnenen Resultate gezwungen. Eine Neubearbeitung der Schädelknochenentwicklung bei Fischen schien mir angebracht, da wir außer den an Lachs und Forelle von SCHLEIP (23) zusammengestellten Tatsachen nur einige aphoristische Angaben³⁾ auf diesem Gebiete besitzen.

Die heute herrschende Auffassung über die Herleitung der Schädelknochen ist vornehmlich von KÖLLIKER, H. MÜLLER, GEGENBAUR und O. HERTWIG begründet worden. Von KÖLLIKER (12) stammt in erster Linie die Unterscheidung von Primordial- und Belegknochen oder — nach ihrer Entstehung aus

1) Die in Klammern gesetzten Zahlen verweisen auf die unter der betreffenden Nummer im Literaturverzeichnis aufgeführten Arbeiten.

2) S. dort unter „Material und Methoden“.

3) So vornehmlich die von LASDIN (13), SWINNERTON (27), WALTHER (31), GÖLDI (7), SCHMID-MONARD (24), PARKER (18), VROLIK (30), M'MURRICH (16); speziell über Zahnknochen von RÖSE (20), FRIEDMANN (3), CARLSON (2) u. a.; vgl. auch GAUPP (5).

Knorpel und Bindegewebe — Knorpel- und Bindegewebsknochen. H. MÜLLER (15) zeigte sodann 1858 an Hand der *Ganoiden*, daß Knochenbildung immer von besonderen Zellen ausgeht und daß also die Primordialknochen keine Umbildung von Knorpel, sondern eine Neubildung darstellen. Diese Tatsache wurde von GEGENBAUR (6a u. b) 1864 und 1867 für alle Wirbeltierklassen bestätigt. Zugleich wurde von diesem Forscher der Versuch gemacht, das erste Auftreten der Osteoblastentätigkeit zu lokalisieren. Er gelangte 1867 (6c, S. 67) zu dem Ergebnis: „Die ganze Erscheinung der Differenzierung des knöchernen Schädels wäre somit auf eine Anpassung der perichondralen Ossifikation an die vom knorpeligen Kraniaum gegebene Unterlage zurückzuführen“. Die hier ausgesprochene einheitliche Ableitung aller Schädelknochen wurde von GEGENBAUR selbst bereits 3 Jahre später (6d) wieder aufgegeben, indem er einige dorsale Schädelknochen als in die Tiefe gerückte Integumentossifikationen erklärte. Dieser Gedanke der dermalen Ableitung von Schädelknochen wurde 1874 von O. HERTWIG (10) aufgegriffen und zugleich auch auf die Verknöcherungen der Mundhöhle übertragen. Es gelang ihm bei *Urodelen* am *vomer*, *palatinum* und *operculare* die Entstehung des Knochens aus Verschmelzung von Zahnsockeln ontogenetisch nachzuweisen. Für *parasphenoid*, *pterygoidea*, *maxillare*, *intermaxillare* und *dentale* konnte er einen solchen Nachweis nicht bringen, nahm aber auch für diese Knochen die phylogenetische Entstehung aus Zahnsockelverschmelzung an. Zugleich sah er, daß bei den *Amuren* alle diese Knochen unabhängig von den Zähnen erscheinen. Dasselbe mag ihm auch teilweise von den *Teleostiern* bekannt gewesen sein (vgl. 10, S. 50). Den Deckknochen des Schädeldaches und der Mundhöhle, die von einem gemeinsamen Hautpanzer abzuleiten seien, stellte HERTWIG die Primordialknochen entgegen, als ossifizierte Teile des Primordialkraniums. Aus der HERTWIGSchen Arbeit resultierte demnach eine scharfe Trennung der Knochen nach der Art ihrer Entstehung in zwei Gruppen, in solche des Integumentes (in die Tiefe gerückte Zahnsockelverschmelzungen) und solche des Perichondrium (in der Tiefe, am Knorpelkranium entstandene Verknöcherungen). Demgegenüber wies VAN WIJHE (32) auf die Verknöcherungen von Membranen hin, welche sich dieser Gruppierung nicht unterordnen. Wie VROLIK (30) machte er ferner auch Muskelzug und Schleimkanäle für die Entstehung von Knochen geltend. SCHMIDMONARD (24) erbrachte sodann den ontogenetischen Nachweis, daß

sich Knochenlamellen als Muskelansätze bilden und zum Teil durch direkte Sklerotisierung von Bindegewebe entstehen. Durch die Arbeiten von GEGENBAUR (6 e), VROLIK (30), VAN WIJHE (32), SCHMID-MONARD (24), SAGEMEHL (22) und ALLIS (1) kam man schließlich zu der Einsicht, daß Schädelknochen sich aus dermalen und chondralen Verknöcherungen zusammensetzen können, der Auto- und Dermokomponente. Ontogenetisch wurde das selbständige Erscheinen dieser beiden Bestandteile zunächst am *squamosum* von *Esox* 1883 durch SCHMID-MONARD (24), sodann 20 Jahre später am *squamosum*, *palatinum*, *dentale*, *articulare* und *pharyngeum* von *Salmo* durch SCHLEIP (23) konstatiert. Dabei zeigte es sich, daß die sogenannte Dermolamelle dieser Mischknochen außer beim *pharyngeum* gleich bei ihrem Erscheinen mehr oder weniger dicht dem Knorpel teilweise auflag. Im vergangenen Jahre erschien schließlich eine Arbeit von LASDIN (13), in welcher der Verfasser auf Grund seiner ontogenetischen Studien am *Exocoetus* mitteilt, „daß die meisten Knochen des Neurokraniums aus gemischten Knochen entstehen“. „Reine Deckknochen sind nur *ethmoid* und *nasalia*“. Es ist erklärlich, daß der Autor infolgedessen zu dem Schlusse gelangt, „daß es ungemein schwer ist, die Knochen auf Grund ihrer ontogenetischen Entwicklung in Primordial- und Deckknochen zu teilen“.

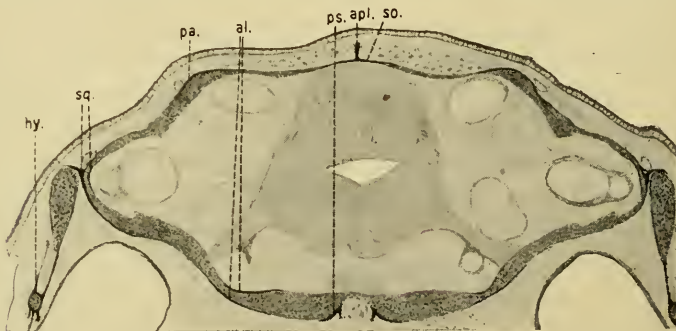
Aber nicht nur das Erscheinen selbständiger perichondraler Lamellen an sogenannten Deckknochen, sondern auch die Tatsache der vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte, daß gewisse Knochen der *Teleostier* (z. B. *ethmoid*, *praefrontale*, *sphenoticum*, *opisthoticum*) bald als Deck-, bald als Ersatzknochen auftreten, setzt einer Scheidung der Knochen in solche dermalen und solche perichondraler Herkunft große Schwierigkeiten entgegen. Schließlich sei noch darauf hingewiesen, daß die HERTWIGSche Zahnsockettheorie zur Erklärung des bestimmten (z. B. paarigen oder unpaaren) Auftretens und der auffälligen Übereinstimmung homologer Deckknochen in Form und Lage nicht auf gewisse, in der Gesamtorganisation liegende Momente verzichten kann. Dieselben sind in der Ausbildung der ursprünglichen Schädelhülle, des Primordialkraniums, als der Grundlage der Schädelknochenbildung zu suchen, wobei besonders die Bedeutung von Zug und Druckwirkungen für die Bildung von Knochenzentren nicht übersehen werden darf. Wie und wo die Knochen erscheinen, inwiefern gewisse Knochen vornehmlich im Dienste des Muskelansatzes, der Nahrungszerkleinerung, des Schleimkanalschutzes entstanden sind,

wieweit für die Knochenbildung rein statische Momente in Frage kommen, wodurch sich das regelmäßige Auftreten homologer Knochen an bestimmten Stellen bei den verschiedenen Teleostiern erklärt, dazu sollen im folgenden einige Beiträge geliefert werden.

Einzelbefunde.

Begonnen werden soll mit den Verknöcherungen der Occipitalregion, weil viele Momente darauf hinweisen, daß diese Knochen phylogenetisch zuletzt entstanden und vielleicht am wenigsten spezieller Anpassung und Funktionswandlung unterworfen sind, kurz am ursprünglichsten die Knochenbildung zeigen.

Das bei den Ganoiden noch vollkommen fehlende *supraoccipitale* erscheint bei *Cyclopterus* erst sehr spät, nämlich bei einem Jungfisch von 11 mm Länge. Es besteht in seiner ersten Anlage aus einer äußeren und einer inneren perichondralen Lamelle des *tectum synoticum*, die sich nach vorn vereint in die vor dem Knorpel liegende Kranialmembran fortsetzen. Das Verknöcherungszentrum liegt am Vorderende des *tectum synoticum* etwa an der höchsten Stelle dieses Knorpelbogens. Eine Verstärkung der Kranialwandung ist an dieser Stelle durch den Ansatz von Rumpfmuskulatur bedingt. Um den Muskeln eine breite Ansatzfläche zu geben, bildet sich von dem Verknöcherungszentrum



Textfig. 1. Transversalschnitt¹⁾ durch die Occipitalregion eines 20 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 28²⁾.

al. alisphenoid. *apl.* Apolamelle. *hy.* hyomandibulare. *pa.* parietale. *ps.* parasphenoid. *so.* supraoccipitale. *sq.* squamosum.

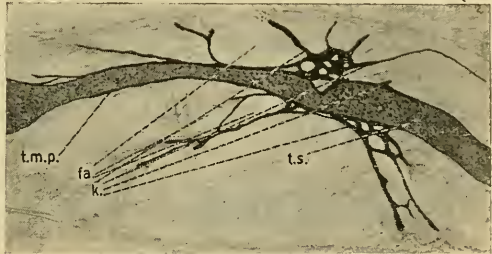
1) Die Bezeichnung der Schnittrichtung bezieht sich auf den durch den ganzen Schädel geführten Schnitt.

2) Die angegebene Vergrößerung ist die der Originalzeichnung. Die Textfiguren sind sämtlich auf $\frac{2}{3}$ verkleinert.

aus der (den meisten *Teleostiern* typische) Kamm des *supraoccipitale*. Bei einem 20 mm langen *Cyclopterus* ist derselbe bereits gut ausgebildet (Textfig. 1 *apl*). Das *supraoccipitale* besteht in diesem einfachen, aber doch alle wesentlichen Verknöcherungsanlagen zeigenden Stadium aus zwei perichondralen Lamellen, einer Membranverknöcherung: den Perilamellen¹⁾ — und dem Kamm: einer Apolamelle¹⁾. Diese Teile treten im Zusammenhange, nicht getrennt auf. Mit dem Wachsen des Tieres verdickt sich die Kranialmembran stark, und es entsteht durch kräftige Wucherung dieser bindegewebsfaserartigen Zellen ein teilweise sehr dickes Faserstützgewebe über und besonders unter der Membranverknöcherung. Vornehmlich zwischen *taenia media posterior* und *tectum synoticum* breitet sich beim erwachsenen Tier ein starker Fasergewebskeil aus (vgl. Studie I, Textfig. 13 u. Taf. 17, Fig. 6). In dieses Faser- gewebe werden vom Verknöcherungszentrum aus viele Knochenlamellen hineingesandt (Textfig. 2). Sie bilden schließlich nach

Textfig. 2. Sagittalschnitt durch das *supraoccipitale* eines 200 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 15.

fa. Faserstützgewebe. k. Knochenlamelle. t.m.p. *taenia media posterior*. t.s. *tectum synoticum*.

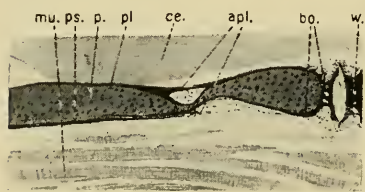


Entstehung zahlreicher Querlamellen ein kompliziertes Lamellensystem (vgl. Textfig. 2 und Studie I, Textfig. 13 u. Taf. 17, Fig. 6). Der Knorpel setzt dem Eindringen der Knochenlamellen einen größeren Widerstand entgegen oder, anders ausgedrückt, der stabilere Knorpel braucht den inneren Halt durch Lamellen nicht so nötig wie das Faserstützgewebe. Daher bleiben die Knochenlamellen mehr an der Oberfläche des Occipitalbogens und dringen nur sehr spät und schwach in den Knorpel ein. Schließlich sei noch bemerkt, daß das *supraoccipitale*, das auch beim ausgewachsenen Tier noch in seinen wesentlichsten Teilen dem Knorpel aufliegt,

1) Perilamellen sind solche Lamellen, welche am Primordialkranium entweder in der am Perichondrium (perichondral) oder in oder an der dem Perichondrium als Knochenmutterboden gleichwertigen Kranialmembran (membranös) entstehen. Apolamellen werden von Perilamellen aus gebildet und dringen in das Bindegewebe hinein.

nie bis zum Occipitalloch herabreicht (vgl. Studie I, S. 296, Taf. 17 Fig. 6).

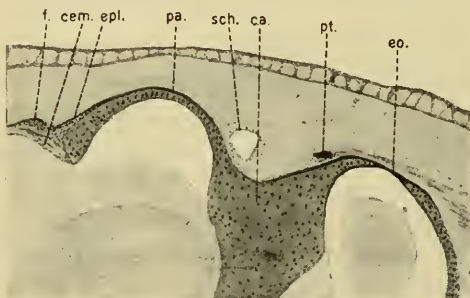
Das *basioccipitale* erscheint bereits bei einem 7 mm langen *Cyclopterus* zu beiden Seiten der Chorda als perichondrale innere und äußere Lamelle der hinteren *parachordalia* und der basalen Teile der Occipitalpfeiler im Anschluß an die zu gleicher Zeit verknöchernde Chordascheide. Am Übergang von *parachordalia* in *pila occipitalia* verdicken sich die Lamellen und



Textfig. 3. Sagittalschnitt durch das *basioccipitale* eines 19 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 54.

apl. Apolamelle. bo. *basioccipitale*. ce. *cerebrum*. mu. *musculi*. p. *parachordale*. pl. *Perilamelle*. ps. *parasphenoid*. w. *Wirbel*.

bilden Apolamellen (Textfig. 3 *apl.*). Die Bildung speziell dieser Lamellen, wie auch des ganzen Knochens, erklärt sich aus rein statischen Gründen als Verstärkung des schwachen Knorpelbodens zum Schutze des Zentralnervensystems wie bei den Wirbeln. Das Verknöcherungszentrum des *basioccipitale* liegt an der Hinterwand des basalen Knorpelkraniums zu beiden Seiten der Chorda. Von hier aus entwickelt sich auch der kaudale, rein wirbelartig gestaltete Teil des Knochens. Wie bei *Lepidosteus* [vgl. VEIT (29 a)]



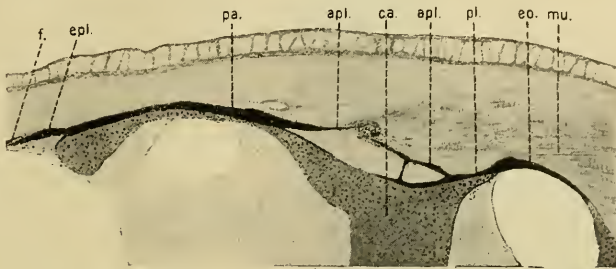
Textfig. 4. Sagittalschnitt durch die Occipitalregion eines 11 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 97.

c.a. *capsula auditoria*. cem. *Cerebralmembran*. eo. *epioticum*. epl. *Epilamelle*. f. *frontale*. pa. *parietale*. pt. *posttemporale*. sch. *Schleimkanal*.

bildet später die hintere Hälfte des Knochens unter teilweiser Verdrängung des Knorpels am Boden des Occipitalbogens ein kompliziertes Fächerwerk aus, während die vorderen Lamellen rein perichondral die hinteren *parachordalia* umfassen (vgl. Studie I, Taf. 17, Fig. 6).

Mit dem *supraoccipitale* zusammen erscheinen beim 11 mm langen *Cyclopterus* zwei seitliche Knochen der Hinterwand,

das *epioticum* und *opistoticum*. Beide entstehen als perichondrale Knochenlamellen zur Verstärkung des Knorpels an Muskelansatzstellen. Das dorsal übergreifende *epioticum* füllt zugleich durch Membranverknöcherung eine Lücke der Knorpelkapsel aus



Textfig. 5. Sagittalschnitt durch die Occipitalregion eines 25 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 54.

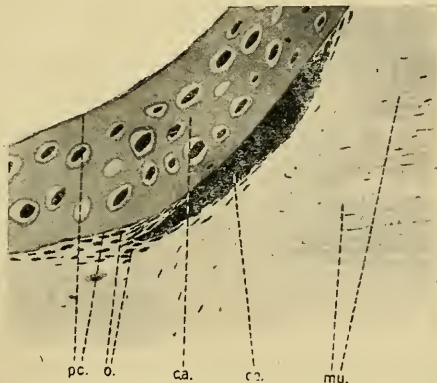
apl. Apolamelle. c.a. capsula auditoria. eo. epioticum. epl. Epilamelle. f. frontale. mu. musculi. pa. parietale. pl. Perilamelle.

(Textfig. 4 eo.). An dieser Stelle liegt das Verknöcherungszentrum dieses Knochens. Hier verstärkt er sich ganz besonders und sendet von hier Apolamellen aus zum Muskelansatz (Textfig. 5 eo.). Zwischen den primären und sekundären Lamellen bilden sich tertiäre Verbindungslamellen aus (Textfig. 5).

Es entsteht nach und nach von der Kranialhülle aus und zwar zunächst dorsalwärts das komplizierte, sehr leistungsfähige Kammerwerk. In nachembryonaler Zeit bilden sich auch an der Hinterwandung des Knochens starke Apolamellen aus (vgl. Studie I, Taf. 17, Fig. 4).

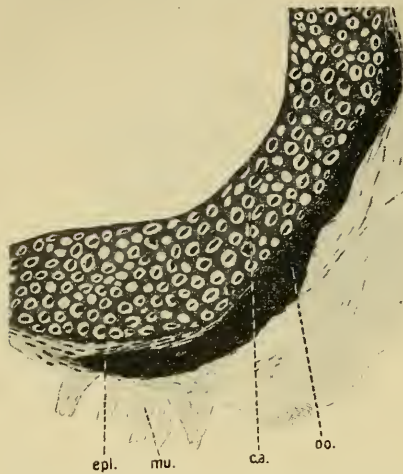
Das basal übergreifende *opistoticum* liegt bei seinem Erscheinen

dem Knorpel teilweise direkt auf, ist aber basalwärts durch starke Zellanhäufung vom Knorpel getrennt (Textfig. 6). Dieses Verhalten verbleibt so durch die ganze Entwicklung hindurch. Es ist möglich, daß die Entfernung eines Teiles der ursprünglichen Perilamelle



Textfig. 6. Sagittalschnitt durch das *opistoticum* eines 11 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 515. c.a. capsula auditoria. mu. musculi. o. Osteoblasten. oo. *opistoticum*. pc. Perichondrium.

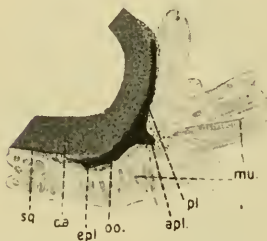
vom Knorpel phylogenetisch durch Muskelansatz zu erklären ist (Textfig. 7 *epl.*, d. h. Epilamelle¹⁾). Später bilden sich auch echte



Textfig. 7. Transversalschnitt durch das *opistoticum* eines 20 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 225.

ca. capsula auditoria. *epl.* Epilamelle. *mu.* musculi. *oo.* *opistoticum*.

bereits 1891 (22 c, S. 557) das richtige getroffen, wenn er das deckknochenartige *opistoticum* der *Cypriniden* von der entsprechenden Knorpelverknöcherung bei *Amia* abzuleiten versucht. Bei



Textfig. 8. Transversalschnitt durch das *opistoticum* eines 27 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 54.

apl. Apolamelle. *ca.* capsula auditoria. *epl.* Epilamelle. *mu.* musculi. *oo.* *opistoticum*. *pl.* Perilamelle. *sq.* *squamosum*.

Apolamellen an der Kaudalwand zum Muskelansatz aus (Textfig. 8), aus denen beim erwachsenen Tier das komplizierte Gebilde des *opistoticum* hervorgeht. Die Verknöcherung von Ansatzbändern spielt dabei sicherlich eine gewisse Rolle. Die Ausbildung des Knochens bei *Cyclopterus* zeigt aber, wie verkehrt es ist, das *opistoticum* als reine Sehnenverknöcherung aufzufassen oder gar aus der Reihe der integrierenden Bestandteile des Teleostierschädels zu streichen.

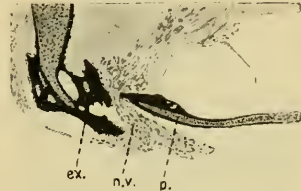
Vielmehr hat SAGEMEHL

bereits 1891 (22 c, S. 557) das richtige getroffen, wenn er das deckknochenartige *opistoticum* der *Cypriniden* von der entsprechenden Knorpelverknöcherung bei *Amia* abzuleiten versucht. Bei *Cyclopterus* bewahrt der größte Teil des Knochens auch beim erwachsenen Tiere noch seine perichondrale Natur. In breiter Fläche liegt er dem Knorpel auf und sendet neben vielen kleinen Fortsätzen eine starke bandartige Sehnenverknöcherung nach hinten. Das *squamosum* reicht nicht soweit nach hinten, daß es den perichondralen Teil des *opistoticum* hätte verdrängen können, wie es bei *Salmo* der Fall ist.

Während die bisher behandelten Knochen ihre erste Entstehung mehr oder weniger Muskelansatz verdanken, er-

1) Epilamelle nennen wir die Perilamelle, die sich teilweise oder ganz vom Knorpel entfernt hat.

klärt sich die Anlage der nun zu besprechenden *alisphenoidea* und *exoccipitalia* vornehmlich durch besondere Beanspruchung der Kranialwandung an Nervenaustrittstellen. Das *alisphenoid* erscheint von beiden zuerst. Am Austritt des *nervus trigeminus* + *facialis* sehen wir bereits bei einem 5 mm langen *Cyclopterus* starke Zellanhäufung am Perichondrium. Die erste Anlage einer Lamelle erscheint beim 6 mm langen Fisch am Rande des Knorpelstreifens, welcher *parachordalia* und die *processi postorbitales* verbindet. Es ist bemerkenswert, daß bei diesen Knochen die nach dem Gehirn zu liegende Lamelle kräftiger (dicker und länger) ausgebildet ist als die entsprechende äußerere Lamelle (vgl. *ex.* Textfig. 9). Direkt am Nervenaustritt liegt das Wachstumszentrum des *alisphenoid*. Hier verdickt sich alsbald der Knochen und schiebt von hier aus kammerartig Lamellen in das über dem Knorpel liegende Bindegewebe. In den Knorpel dringen die Apolamellen auch im Alter nur unwesentlich bei diesem Knochen ein, der auch im erwachsenen Zustande noch klar seinen perichondralen Charakter wahr.



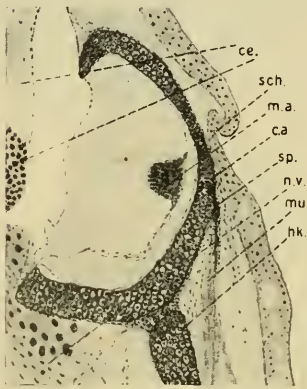
Textfig. 9. Sagittalschnitt durch das *exoccipitale* eines 22 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 54.

ex. *exoccipitale.* *n.v.* *nervus vagus.* *p.* *parachordale.*

Das *exoccipitale* legt sich am Vagusaustritt als dünne innere und äußere perichondrale Lamelle beim 7 mm langen *Cyclopterus* an. Die innere Lamelle verdickt sich wieder auffallend und bildet später vom Perichondrium aus ein ziemlich massives Kammerwerk von Lamellen, die teilweise eine stärkere Ausbildung des Knorpels hier ersetzen (Textfig. 9 *ex.*). Zeitig erhält auch die äußere Lamelle apochondrale, durch Querleisten gestützte Vorsprünge, hier mehr zum Muskelansatz. Das Zentrum der Verknöcherung liegt am Nervenaustritt. Von hier aus werden auch die *processi occipitales* von perichondralen Lamellen tutenartig umgeben. Diese bei *Cyclopterus* eigenartigen, die ersten Wirbel umklammernden Fortsätze bilden durch Entwicklung vieler apochondraler Lamellen und Querlamellen jene komplizierten Kammerwerke, die bereits im ersten Teile dieser Studien besprochen sind (vgl. Studie I, S. 305—308 u. Taf. 16, Fig. 1 u. Taf. 17, Fig. 4).

Es sollen nun zwei Knochen untersucht werden, deren Ursprung recht verschieden von den einzelnen Forschern aufgefaßt wurde, das *sphenoticum* und *squamosum*. Das *sphenoticum*

liegt auf dem *processus postorbitalis*, während das *squamosum* die Seitenwand der Gehörkapsel bildet und zugleich dorsal und ventral übergreift. Das *sphenoticum* wird teils als perichondrale Verknöcherung aufgefaßt, teils aber auch als dermale Ossifikation und als solche auch als *postfrontale* bezeichnet. Wie bei *Salmo*, so ist auch bei *Cyclopterus* das *sphenoticum* perichondraler Herkunft. Daß in älteren Stadien über einen Teil des Knochens ein Schleimkanal hinzieht, ändert an dieser Tatsache nichts. Der Knochen entsteht als perichondrale Lamelle beim 6 mm langen *Cyclopterus*. Vorn geht von dieser Perilamelle eine Apolamelle ab zum Muskelansatz etwa unterhalb der Schleimkanalöffnung (Textfig. 10).



Textfig. 10. Transversalschnitt durch das *sphenoticum* eines 6 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 225.

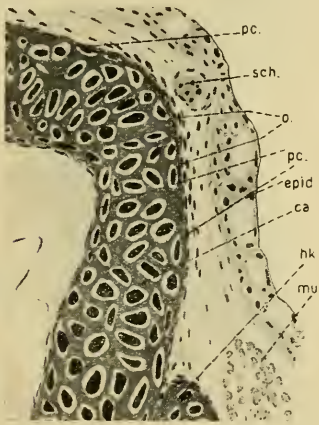
c.a. capsula auditoria. *ce.* cerebrum. *hk.* Hyomandibularknorpel. *m.a.* macula acustica. *mu.* muscoli. *n.v.* nervus vagus. *sch.* Schleimkanal. *sp.* sphenoticum.

Die erste Entstehungsursache des *sphenoticum* ist demnach auf Muskelzug zurückzuführen. Später wächst die Knochenlamelle bis zur vorderen Hyomandibulargelenkpfanne herunter, verdankt also hier dem Gelenkansatz mit seiner Muskulatur seinen Ursprung. Der Schleimkanal wird erst noch später von einer Apolamelle des *sphenoticum* umgeben, hat aber für die Entwicklung des Knochenindividuums als solches keine Bedeutung.

Viel heißer umstritten als das *sphenoticum* und sehr komplizierten Deutungen ausgesetzt ist das *squamosum*, auch *perioticum* genannt. Da dieser Knochen historisch von Bedeutung für die Auffassung von der Knochenentstehung geworden ist, ist die Geschichte seiner Wertung schon

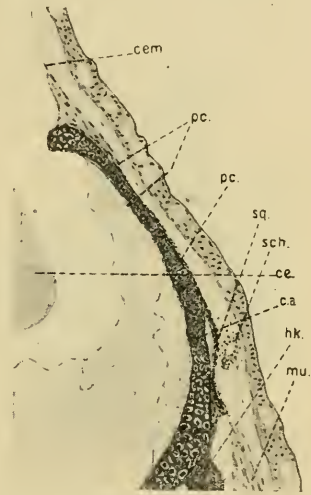
im Vorwort mit gewürdigt worden. Das Extrem seiner Deutung erreichte ALLIS (1 b), indem er es — auf Grund vergleichender anatomischer Untersuchung — aus drei Komponenten: Schleimkanal-, Membran- und Knorpelknochen herleitete. SCHMID-MONARD (24) beobachtete am Hecht, SCHLEIP (23) an Forelle und Salm die zwifache Entstehung des *squamosum* aus Perichondral- und Dermalverknöcherung ontogenetisch. Bei *Cyclopterus* existiert eine solche selbstständige, zur dermalen Herleitung berechtigende Entstehung einer Dermolamelle, wie sie SCHMID-MONARD und SCHLEIP angeben, nicht. Die Anlage des *squamosum* wird bereits beim 5 mm

langen *Cyclopterus* durch Zellanhäufung auf dem Knorpel — und nicht getrennt von ihm — angedeutet (Textfig. 11o). Die erste lamellenartige Ausbildung erscheint auf dem nächsten Stadium von 6 mm. Die Knochenlamelle beginnt mit dem zweiten Hyomandibularansatz, und zwar rein perichondral. Weiter hinten entfernt sich der untere Teil der Lamelle vom Knorpel, dort wo ein starker Hyomandibularmuskel ansetzt, also ganz parallel dem *sphenoticum* (Textfig. 12), während die Knochenlamelle gleich dahinter wieder dicht dem Knorpel aufliegt. Das Ganze ist eine



Textfig. 11.

Textfig. 11. Transversalschnitt durch die Gehörkapsel eines 5 mm langen *Cyclopterus* in der Gegend des späteren *squamosum*. Vergr. 515.
c.a. capsula auditoria. *epid.* Epidermis. *hk.* Hyomandibularknorpel. *mu.* musculli. *o.* Osteoblasten. *pc.* Perichondrium. *sch.* Schleimkanalanlage.

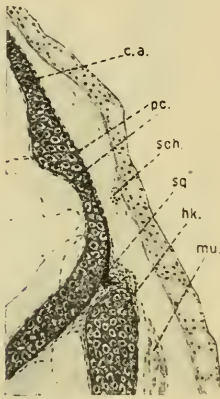


Textfig. 12.

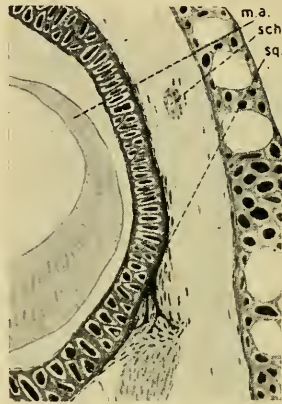
Textfig. 12. Transversalschnitt durch die Mitte des *squamosum* eines 6 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 225.
c.a. capsula auditoria. *ce.* cerebrum. *cem.* Cerebralmembran. *hk.* Hyomandibularknorpel. *mu.* musculli. *pc.* Perichondrium. *sch.* Schleimkanal. *sq.* *squamosum*.

kontinuierliche Lamelle. Der Schleimkanal ist noch nicht von Apolamellen des *squamosum* gestützt. Dagegen bilden sich bereits Apolamellen am Hyomandibularansatz (Textfig. 13). Es muß betont werden, daß bei weitem der größte Teil der Knochenlamelle bei ihrem ersten Auftreten perichondral dem Knorpel aufliegt. Das nächste Stadium von 7 mm zeigt keine wesentliche Änderung. Die Ausbildung der Apolamellen hinter dem zweiten Hyomandibularansatz wird komplizierter und leitet zur Kammer-

bildung über (Textfig. 14sq.). In diesem Stadium ist noch deutlich die Unabhängigkeit der Knochenanlage vom Schleimkanal zu erkennen (Textfig. 14). Erst viel später (beim 20 mm langen Jungfisch) bilden sich besondere Apolamellen zur Einfassung des Schleimkanals von der Perilamelle aus (Textfig. 15apl.). Schon früher hat sich an der Innenwandung des Knorpels nach dem *cerebrum* zu eine innere Lamelle des *squamosum* (Textfig. 15pl.) gebildet. Ein Teil der äußeren Lamelle wird immer mehr vom Knorpel abgedrängt und erscheint uns so als Epilamelle (Textfig. 15epl.). Wie auch SCHLEIP (23) am *autosquamosum* von



Textfig. 13.



Textfig. 14.

Textfig. 13. Transversalschnitt durch den hinteren Teil des *squamosum* eines 6 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 225.

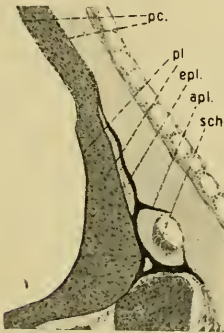
c.a. capsula auditoria. hk. Hyomandibularknorpel. mu. musculi. pc. Perichondrium. sch. Schleimkanal. sq. squamosum.

Textfig. 14. Transversalschnitt durch das *squamosum* eines 7 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 405.

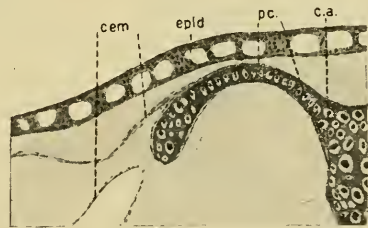
m.a. macula acustica. sch. Schleimkanal. sq. squamosum.

Salmo beobachtete, kommen schmale Zellen zwischen Knorpel und Lamelle zu liegen oder, anders ausgedrückt, das Perichondrium zeigt eine sehr starke Tätigkeit dort, wo Knochenmaterial nötig ist, so daß die Knochenlamelle nunmehr beiderseits Zuwachs erfahren kann an der Stelle, wo sie durch Muskelansatz besonders stark beansprucht ist. Dort, wo die Epilamelle vom Knorpel abgedrängt ist, bildet sich nun von der ursprünglichen Perilamelle aus, die noch immer in bei weitem größter Ausdehnung dem Knorpel dicht aufliegt, eine neue Perilamelle (Textfig. 15pl.), aber nicht etwa als selbständige Autolamelle. Das *squamosum* des *Cyclopterus* entsteht also als ein einheitliches Ganzes in engster

Beziehung zum Knorpel. Ursache der Entstehung des Knochens ist wie beim *sphenoticum* der Ansatz des (zweiten) Hyomandibulargelenkes mit seiner Muskulatur. Hier am Gelenkansatz ist der Knochen am stärksten. Von diesem Knochenzentrum aus entstehen die Apolamellen zum Muskelansatz (Textfig. 13, 14, 15) und zur Umschließung des Schleimkanales (Textfig. 15). Von hier aus bildet sich das sehr komplizierte Blättergerüst des Knochens, wie wir es beim erwachsenen Tiere vor uns haben. Nach alledem ist zu erwägen, ob die sogenannte *Dermocomponente* des *squamosum* der Fische nicht ebenfalls von Perichondralverknöcherung abzuleiten ist, eine Möglichkeit, die ich zur Ergänzung GAUPPS (5c) hier konstatiere.



Textfig. 15.



Textfig. 16.

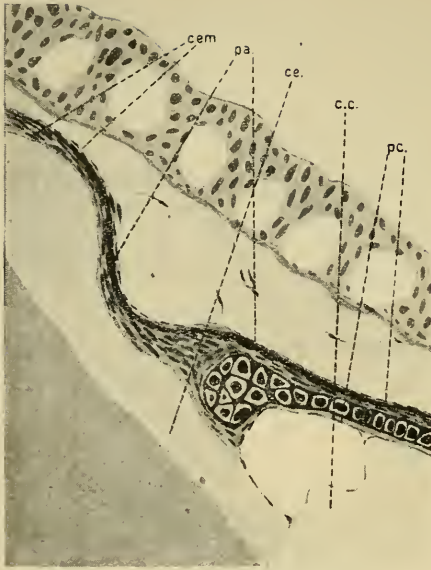
Textfig. 15. Transversalschnitt durch das *squamosum* eines 20 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 97.

apl. Apolamelle. epl. Epilamelle. pc. Perichondrium. pl. Perilamelle.
sch. Schleimkanal.

Textfig. 16. Sagittalschnitt durch die Gehörkapsel eines 6 mm langen *Cyclopterus* in der Gegend des späteren *parietale*. Vergr. 225.

c.a. capsula auditoria. cem. Cerebralmembran. epid. Epidermis. pc. Perichondrium.

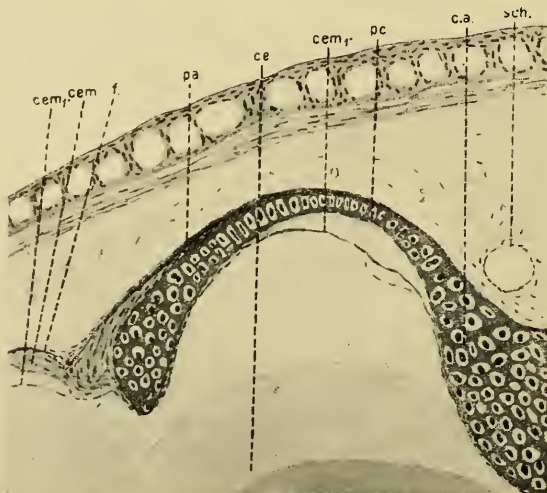
Ich komme nun zu Knochen, die allgemein als Deckknochen bezeichnet werden und als Sockelverschmelzung von Hautzähnen phylogenetisch aufgefaßt werden sollen, so besonders die die Decke des Schädeldaches bildenden *frontalia* und *parietalia*. Ich muß gleich vorausbemerkem, daß sich für diese Hypothese in der Ontogenie des *Cyclopterus* wenig Anhalt finden läßt. Beginnen wollen wir mit dem *parietale*. Es entsteht vorn an der *capsula auditoria*. Beim Sechsmillimeterstadium ist es noch nicht vorhanden, wir bemerken aber dort, wo die Cerebralmembran in das Perichondrium übergeht in derselben eine starke Zellvermehrung (Textfig. 16 cem.). Das Perichondrium (Textfig. 16 pc.) überzieht innen und außen den Knorpel. Seine Zellen liegen noch in



Textfig. 17. Sagittalschnitt durch das parietale eines 7 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 515.

c.c.; *cavum cranii*. *ce*, *cerebrum*. *cem*, *Cerebralmembran*. *pa*, *parietale*. *pc*, *Perichondrium*.

schmaler, dünner Schicht dem Knorpel an, stehen aber sicherlich wie die ihnen wesensgleichen Zellen der Cerebralmembran in einem gewissen embryonalen Stadium. Sie haben die Fähigkeit sich stark zu vermehren und sind der Mutterboden für die Knochenanlage. Das sehen wir deutlich im folgenden, 7 mm langen Stadium. In der stark verdickten Cerebralmembran (Textfig. 17 *cem*.) und in dem ebenso kräftige Zellvermehrung zeigenden Perichondrium (Textfig. 17 *pc*.) legt sich an der Übergangsstelle vom Knorpel zur Cerebralmembran die erste Knochenlamelle an (Textfig. 17 *pa*.),

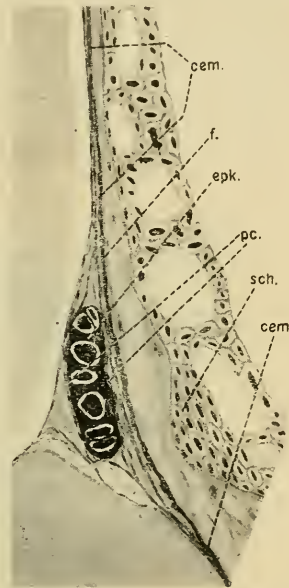


Textfig. 18. Sagittalschnitt durch das parietale eines 11 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 225.

c.a., *capsula auditoria*. *ce*, *cerebrum*. *cem*, u. *cem*₁, *primäre und sekundäre Cerebralmembran*. *f*, *frontale*. *pa*, *parietale*. *pc*, *Perichondrium*. *sch.*, *Schleimkanal*.

dort wo überhaupt kein Schleimkanal vorhanden ist (s. Textfig. 17). Im Gegenteil bleibt gerade dort, wo der Schleimkanal (Textfig. 18 u. 4 *sch.*) liegt, die Knochenbildung zunächst noch zurück. Das *parietale* entsteht also lediglich als Verstärkung der Cerebralmembran dort, wo der Knorpel nicht oder nicht mehr gebildet wird, zum Schutze des Zentralnervensystems. Die erste Anlage ist rein tektonisch zu erklären. Die Cerebralmembran verdickt sich immer mehr (Textfig. 18 *cem.*) und liefert das für *Cyclopterus* typische, an der Schädelbildung stark beteiligte Faserstützgewebe¹⁾. Kaudalwärts bildet sich später am *parietale* eine Apolamelle aus dort, wo die Rückenmuskeln sich an ihn ansetzen (Textfig. 5 *apl.*). Vorn liegt der Knochen weniger dicht dem Knorpel auf (Textfig. 18 *pa.*) und wird hier immer mehr vom Knorpel abgedrängt (Textfig. 5 *epl.*). Beim 25 mm langen *Cyclopterus* wird er an dieser Stelle schon etwas vom *frontale* (Textfig. 5 *f.*) überdeckt. Die teilweise Überlagerung der vorderen Spitze des *parietale* durch das *frontale* ist für den ausgewachsenen Schädel typisch.

Das *frontale* entsteht beim 4—5 mm langen *Cyclopterus*. Auch sein Mutterboden ist die primäre Cerebralmembran und das Perichondrium. Die erste Anlage zeigt sich in der Gegend des Epiphysalknorpels. Hier liegt auch während der ganzen Entwicklung das Verknöcherungszentrum. Auch bei *Salmo* konnte ich das Zentrum der Knochenentwicklung an dem Übergange vom Epiphysalknorpel in die *taenia* feststellen. Beim

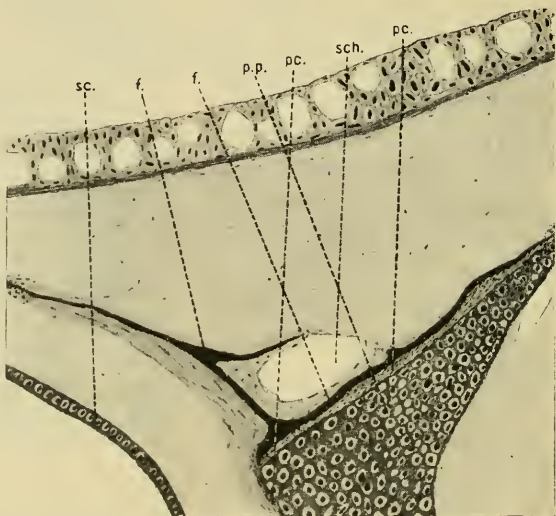


Textfig. 19. Transversalschnitt durch das frontale eines 6 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 515.

cem. Cerebralmembran. *epk.* Epiphysalknorpel. *f.* frontale. *pc.* Perichondrium. *sch.* Schleimkanalanlage.

1) Die histogenetische Entstehung der Stützgewebe des Cyclopterschädels soll in einem III. Teil dieser Studien behandelt werden. Wichtig ist, auch histogenetisch festzustellen, wieweit überhaupt die primäre, embryonale Cerebralmembran für die Entstehung der Stützgewebe des Schädels (Faserstützgewebe, Knorpel, Knochen) in Frage kommt. Einige Beiträge dazu sollen schon im folgenden (vgl. z. B. unter *vomer*) geliefert werden.

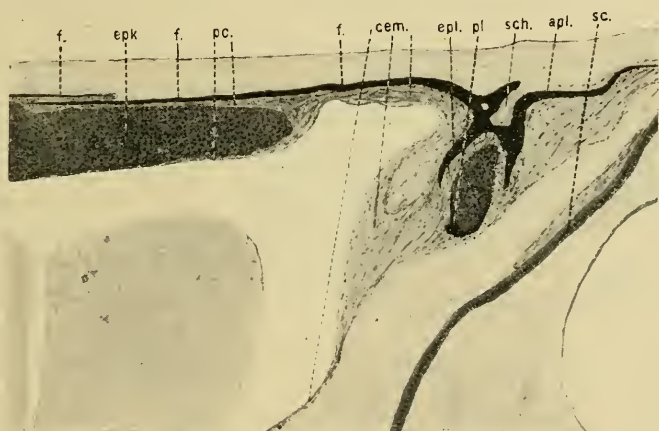
6 mm langen *Cyclopterus* liegt der Epiphysalknorpel (Textfig. 19 *epk.*) eingebettet in der Cerebralmembran (Textfig. 19 *cem.*). Der Schleimkanal (Textfig. 19 *sch.*) legt sich eben erst an. Der Knochen entsteht als feine Lamelle aus Zellen der Cerebralmembran (Textfig. 19 *f.*). Er erstreckt sich nach vorn bereits etwas über die *taenia ant-orbitalis* hin. Nach hinten wächst das *frontale* schnell bis zum *parietale*, das es beim 11 mm langen *Cyclopterus* erreicht (Textfig. 18 u. 4 *f.*). In demselben Stadium überdeckt es bereits einen großen Teil des *processus postorbitalis* (Textfig. 20 *pp.*). Von der Perilamelle aus haben sich nunmehr auch Apolamellen



Textfig. 20. Sagittalschnitt durch das *frontale* eines 11 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 225.
f. *frontale*. *pc.* Perichondrium. *pp.* *processus postorbitalis*. *sc.* Skleralring.
sch. Schleimkanal.

gebildet zum Schutze der Augenhöhle (Textfig. 20 *sc.*) und des Schleimkanals (Textfig. 20 *sch.*). Zu beachten ist, daß überall dort, wo die Knochenlamelle dem Knorpel nicht direkt aufliegt, die Knochenbildungszellen zwischen Knorpel und Lamelle liegen. Es zeigt sich darin eine enge Beziehung der Lamelle zum Knorpel. Da die Knochenlamelle schon bei ihrer ersten Anlage teilweise nicht direkt dem Knorpel aufliegt, nennen wir sie Epilamelle zum Unterschied der Perilamelle, aus der sie möglicherweise phylogenetisch hervorgegangen ist. Dieselbe epichondrische Bildung des Knochens kann man auch bei *Salmo* und *Lophius* feststellen. SCHLEIP hat eine ähnliche Knochenentstehung am *auto-*

squamosum bei *Salmo* konstatiert. Auch er hält, wenn er die so entstandene Lamelle als Autolamelle bezeichnet, trotzdem an der chondralen Entstehung dieser Knochenlamelle fest. Es gibt eben alle Übergänge zwischen perichondraler und epichondraler Knochenentwicklung. Am *opisthoticum* hatten wir gesehen, daß nur ein kleiner Teil der ursprünglichen Lamelle epichondrisch ausgebildet ist (Textfig. 7 *epl.*), beim *parietale* trat die epichondrische Ausbildung schon stärker hervor und beim *frontale* liegt der größte Teil der Urlamelle nicht dem Knorpel dicht auf. Dieser Abstand beträgt meist zunächst nur eine Zelllage, wird aber im Laufe der Ontogenese immer breiter. Beim stärkeren Wachstum



Textfig. 21. Querschnitt durch das *frontale* eines 38 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 54.

apl. Apolamelle. *cem.* Cerebralmembran. *epk.* Epiphysalknorpel. *epl.* Epilamelle. *f.* frontale. *pc.* Perichondrium. *pl.* Perilamelle. *sc.* Skleralring. *sch.* Schleimkanal.

des Jungfisches geht mit der Umbildung der embryonalen Cerebralmembran in das Faserstützgewebe parallel die Umwandlung der zwischen Knorpel und Knochenlamelle liegenden Zellen in Faser- gewebe. Der ursprüngliche Zusammenhang zwischen der primären Cerebralhülle, Knorpel und Knochen dokumentiert sich aber immer noch (vgl. Textfig. 21 u. 35*f.*). Beim 38 mm langen *Cyclopterus* haben sich die *frontalia* bereits soweit ausgedehnt, daß sie sich über dem Epiphysalknorpel gegenseitig teilweise überdecken (Textfig. 21*f.*). Zugleich hat sich am unteren Teil der *tacnia postorbitalis*, wo dieselbe nicht von der ursprünglichen Epilamelle überdeckt ist, eine neue Perilamelle angelegt (Textfig. 21 *pl.*). Das

wäre also die „Autolamelle“ SCHLEIPS, wie der Autor sie am *squamosum* und *dentale* von *Salmo* beschreibt. Dieses späte Auftreten einer selbständigen perichondrischen Lamelle und die epichondrale Ausbildung des größten Teiles der Urlamelle könnten dazu verleiten, für das *frontale* des *Cyclopterus* eine *Dermo-* und *Autocomponente* zu konstruieren, wenn nicht die Ontogenese der Urlamelle gegen eine dermale Ableitung derselben spräche. Wieweit man bei den *Ganoiden* berechtigt ist von *Dermo-* und *Autocomponente* zu sprechen, muß der noch ausstehenden ontogenetischen Untersuchung überlassen bleiben. In noch weit größerem Maße als das *parietale* schiebt das *frontale* des *Cyclopterus* viele Apolamellen auch nach oben in das über dem Knochen sich bildende Fasergewebe; es entsteht dadurch eine raue, eingekerbte Oberfläche, die dem Knochen scheinbar größere Festigkeit gibt



Textfig. 22. Sagittalschnitt durch das *parasphenoid* eines 5 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 97. *etk.* Ethmoidalknorpel. *p.* *parachordale*. *ps.* *parasphenoid*.

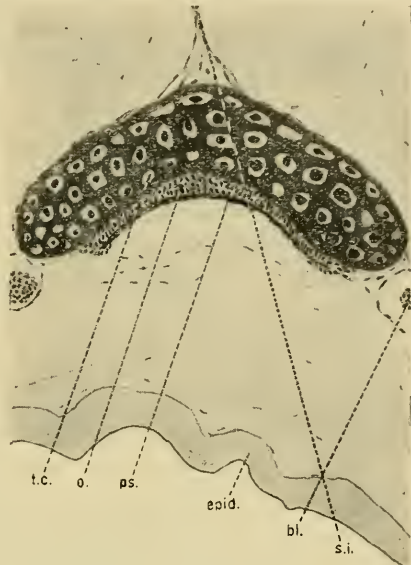
und ihm das den meisten Knochenfischen typische Aussehen verleiht.

Der Boden des prächondralen Schädels wird von zwei Knochen bedeckt, die nach der „HERTWIGSchen Theorie“ von Zahnsockelverschmelzungen herkommen sollen, dem *parasphenoid* und dem *vomer*. Für eine dermale Ableitung dieser Knochen finden wir aber bei *Cyclopterus* keinen Beleg. Die ersten Spuren des *parasphenoid* zeigen sich bereits im jüngsten, mir zur Verfügung stehenden Stadium, einem Embryo im Ei von 3—4 mm Länge, als Zellanhäufung in der Gegend des Hypophysenloches an den Trabekeln. Im nächsten Stadium, einem 4—5 mm langen Embryo kurz vor dem Ausschlüpfen aus dem Ei, entsteht hier die Urlamelle des *parasphenoid*. Sie liegt mehr oder weniger dicht am Knorpel und greift in die Kranialhülle des Hypophysenloches über (Textfig. 22 *ps.*), bildet sich also ähnlich wie das *parietale*. Das Verknöcherungszentrum liegt an der vorderen Vereinigung der *trabeculae* vor dem Hypophysenloch und dementsprechend später an dem hinteren Ende des basalen Ethmoidalfortsatzes (vgl. Studie I, Textfig. 10, 13 *ps.*). Die Bedeutung des

Knochens liegt zunächst darin, daß er das Hypophysenloch schließt, dann aber auch darin, daß er eine kräftige Verstärkung am Boden des *cavum cranii* darstellt. Die Anlage der primären Lamelle erfolgt demnach aus rein statischen Momenten, d. h. lediglich zum Schutze des *cerebrum*, da wo Knorpel nicht schnell genug oder gar nicht ausgebildet wird. Die Beziehung der *trabeculae* und des *parasphenoid* zur Kranialhülle ist in den Embryonal- und Jungfischstadien bei *Cyclopterus* klar (vgl. Studie I, Textfig. 4).

Bei der Mehrzahl der *Teleostier*, so auch bei *Salmo*, ist sie zur Zeit der Knochenbildung durch die vordere Hebung des Gehirns und die damit verbundene Septenbildung verwischt (Textfig. 23). Bei *Siluriden* und *Ganoiden* bleibt der vordere Teil des *cerebrum* dauernd von Knorpelwänden eingeschlossen.

Cyclopterus gibt uns zwischen beiden ein Bindeglied. Die Hebung des Gehirns schreitet hier in der Ontogenie so langsam fort, daß wir noch gut den Zusammenhang der *trabeculae* mit der Cerebralmembran

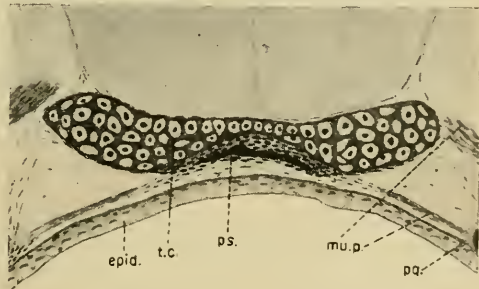


Textfig. 23. Transversalschnitt durch das vordere *parasphenoid* eines 20 mm langen *Salmo*. Vergr. 225.
bl. Blutgefäße. epid. Epidermis. o. Osteoblasten. ps. *parasphenoid*. s.i. *septum interorbitale*. t.c. *trabeculae communes*.

Textfig. 24. Transversalschnitt durch das vordere *parasphenoid* eines 7 mm langen *Cyclopterus*.

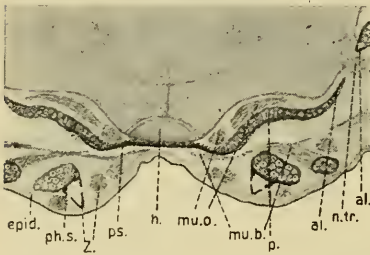
Vergr. 225.

epid. Epidermis. mu.p. *musculus palatinus*. pq. *Palatoquadratknorpel*. ps. *parasphenoid*. t.c. *trabeculae communes*.



verfolgen können. Beim 7 mm langen *Cyclopterus*, der in der Gesamtausbildung des Kraniums etwa einem *Salmo f.* von 20 mm Länge entspricht, können wir noch den direkten Zusammenhang

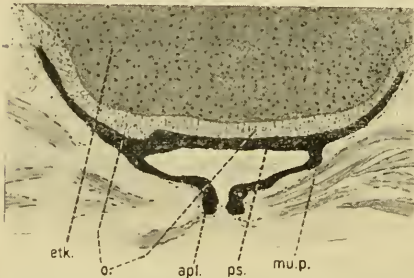
der Trabekularplatte mit der Cerebralhülle konstatieren (Textfig. 24), während beim entsprechenden Stadium von *Salmo* nur noch durch das Septum der Zusammenhang vorhanden ist (Textfig. 23). Wie das *basisphenoid* der Fische mit Septum, ist auch das *parasphenoid* nicht nur eine Scheidenverknöcherung, sondern ein autogener Knochen der Kranialhülle, eine Autostose, wie ja



Textfig. 25. Transversalschnitt durch das hintere *parasphenoid* eines 7 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 97.

al. *alisphenoid*. epid. Epidermis. h. Hypophyse. mu.o. *musculi oculi*. mu.b. *musculi branchiales*. n.tr. *nervus trigeminus*. p. *parachordale*. ph.s. *pharyngeale superius*. ps. *parasphenoid*. z. Zähne.

GAUPP (5c) auch das *basisphenoid* von *Salmo* als solche auffaßt. Daß auch bei *Cyclopterus* schon die Urlamelle teilweise als Epilamelle angelegt wird, war schon angedeutet. Bei dieser epichondrischen Ausbildung der Lamelle tritt aber in der ganzen Entwicklung eine enge Beziehung des Knochens zum Knorpel durch die Lage der knochenaufbauenden Zellen zutage, so bei



Textfig. 26. Transversalschnitt durch das *parasphenoid* eines 38 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 97.

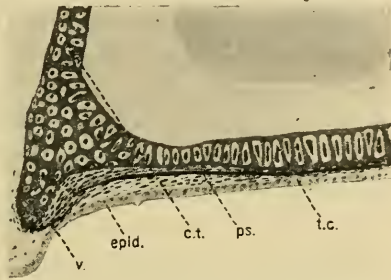
apl. Apolamelle. etk. Ethmoidalknorpel. mu.p. *musculus palatinus*. o. Osteoblasten. ps. *parasphenoid*.

Salmo (Textfig. 23o) und bei *Cyclopterus* (Textfig. 24), die auch bei der späteren Umbildung dieser embryonalen Zellen in Faserzellen bei *Cyclopterus* (Textfig. 26) nicht verloren geht. Schon beim 6 mm langen Jungfisch ist unterhalb des *cornu trabecularum* das *parasphenoid* des *Cyclopterus* epichondrisch ausgebildet (Textfig. 27 ps.). Weiter hinten an den Trabekeln liegt es dem Knorpel dicht an, geht dann am Hypophysenloch als Membranverknöcherung in die Cerebralmembran über (Textfig. 25 ps.) und zieht sich perichondral über die *parachordalia* (Textfig. 25 p.) hin. Später löst es sich auch an den *parachordalia* teilweise etwas vom Knorpel ab und zieht mit seinen hinteren Spitzen unter dem *basioccipitale* hin (Textfig. 3 ps.). Der vordere Teil des *para-*

sphenoid entwickelt sich frühzeitig kräftig, da er als Ansatzstelle für die *musculi adductores arcu palatini* und *retractores arcu branchialis* dient (Textfig. 24 *ps.*), und bildet schon im Siebenmillimeterstadium Apolamellen aus, die sich sehr bald verstärken (Textfig. 26 *apl.*) und schließlich dem Knochen seine charakteristische Oberfläche geben.

Wie das *parasphenoid*, so ist auch der *vomer* bei *Cyclopterus* nicht bezahnt. Bevor dieser Knochen erscheint, bemerkt man beim 4—5 mm langen Embryo unten an der Spitze des Ethmoidalknorpels starke Zellanhäufung vom Perichondrium aus (Textfig. 22). Beim 6 mm langen Jungfisch haben wir die erste Lamellenbildung. Die Knochenlamelle liegt vorn dem Knorpel

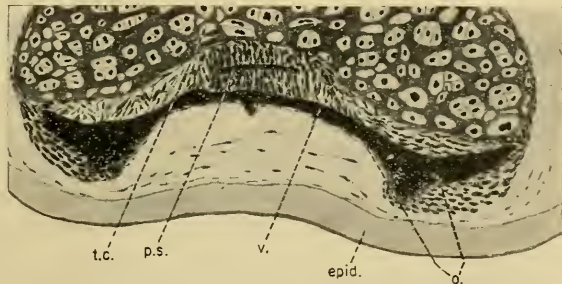
dicht an, ist aber nach hinten von ihm abgedrängt, dort wo er vom *parasphenoid* überlagert wird (Textfig. 27 *v.*). Im Querschnitt wird der Ursprung dieses epichondralen hinteren Teiles vom Perichondrium aus klar. Wir sehen in Textfig. 28, wie von beiden Seiten die Zellen des Perichondriums in Knochenbildungszellen übergehen. Dieselben legen sich dicht aneinander, sind aber beim *vomer* noch lange einzeln zu erkennen und bilden die Masse des



Textfig. 27. Medialer Sagittalschnitt durch den Ethmoidalknorpel eines 6 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 225. *c.t.* cornu trabecularum (Präethmoidalhorn). *epid.* Epidermis. *ps.* parasphenoid. *t.c.* trabeculae communes. *v.* vomer.

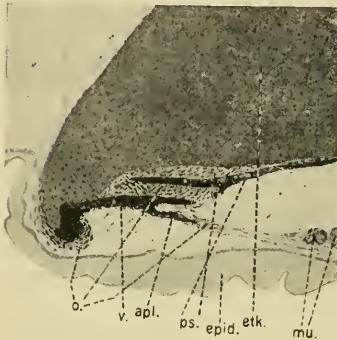
Textfig. 28. Transversalschnitt durch den vomer eines 12 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 225.

epid. Epidermis.
o. Osteoblasten.
ps. parasphenoid.
t.c. trabeculae communes. *v.* vomer.



Knochens. Das Zellplasma unterliegt gleichzeitig einer Umwandlung, so daß es auf gewisse Farbstoffe anders reagiert als das Plasma der übrigen Zellen. (Reaktion auf elastische Scheiden, genau wie bei Chordascheide und Basalmembran, am schärfsten mit Rubinmischungen — *Ammoniumrubinpikrat* —. Näheres im

III. Teil dieser Studien.) Diese doppelseitige Ansammlung von Zellen zur Bildung des *vomer* ist schon beim 4—5 mm langen *Cyclopterus* angedeutet (Textfig. 45o.). Zwischen diesen paarig auftretenden Osteoblastenhaufen legt sich als unpaare Lamelle bei *Cyclopterus* der *vomer* an. Die Zuleitung von Knochenbildungszellen von beiden Seiten her ist bedingt durch das zeitige Auftreten des *parasphenoid*, das sich zwischen Ethmoidalknorpel und *vomer* einschiebt (Textfig. 27, 28, 29ps.). Die doppelseitige Zuführung von Osteoblasten erklärt unter diesem Gesichtspunkt vielleicht auch das zuerst paarige Auftreten des *vomer* bei *Salmo* und anderen *Teleostiern*. Das einheitliche Ossifikationszentrum liegt bei allen von mir untersuchten *Teleostiern* an der unteren Spitze des Eth-



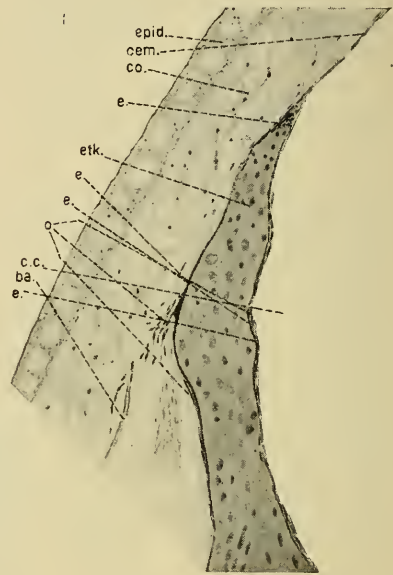
Textfig. 29.

Textfig. 29. Sagittalschnitt durch den *vomer* eines 19 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 97.

apl. Apolamelle. *epid.* Epidermis. *etk.* Ethmoidalknorpel. *mu.* musculi.
o. Osteoblasten. *ps.* *parasphenoid*. *v.* *vomer*.

Textfig. 30. Sagittalschnitt durch das *ethmoid* eines 11 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 225.

ba. Band. *c.c.* *cavum cranii*. *cem.* Cerebralmembran. *co.* *corium*. *e.* *ethmoid*.
epid. Epidermis. *etk.* Ethmoidalknorpel. *o.* Osteoblasten.



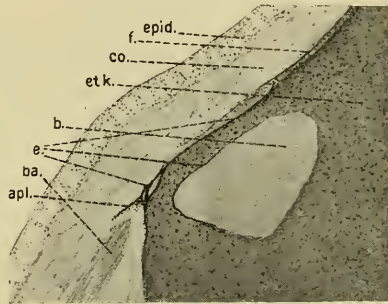
Textfig. 30.

moidalknorpels. Auch bei *Salmo* liegt hier der *vomer*, wie schon SCHLEIP betont, dem Knorpel dicht auf. Hier verstärkt sich bei *Cyclopterus* der Knochen stark (Textfig. 29v.), von hier aus bilden sich nach hinten Lamellen, und sehr spät dringen von hier aus auch Knochenlamellen in den Knorpel ein (vgl. Studie I, Textfig. 10 u. 13). Von der Urlamelle bilden sich schon frühzeitig Apolamellen

aus zum Muskel- und Bänderansatz (Textfig. 34v.), die sich sehr bald kräftig entwickeln (Textfig. 24apl.). Die Entstehung des Knochenindividuums ist wohl vornehmlich aus rein tektonischen Gründen zu erklären. Es ist verständlich, daß diese exponierte, beim Ergreifen der Beute¹⁾ hart mitgenommene Ethmoidalspitze einer besonderen Befestigung bedurfte. Der Muskel- und Bänderansatz erklärt nur die spezielle architektonische Ausbildung des Knochens. Die Ontogenese bestätigt das. Die Urlamelle entsteht zur Verstärkung des Ethmoidalknorpels, ein großer Teil der Apolamellen in Beziehung zu Bändern und Muskeln.

Zu den Verknöcherungen des Ethmoidalknorpels sind außer dem vorderen Teil des *parasphenoid* und dem *vomer* das *ethmoid*, die *praefrontalia* und die *nasalia* zu rechnen. Das *ethmoidale*, vielfach auch *supraethmoidale*

oder *mesethmoid* genannt, erscheint beim 11 mm langen *Cyclopterus* als perichondrale äußere und innere Lamelle (Textfig. 30e.) am Präethmoidalhorn kurz vor der Verschmelzung desselben mit den Paräethmoidalhörnern (vgl. Studie I, Textfig. 4c.t.). Das Verknöcherungszentrum liegt an der Stelle, welche später die obere Kante des Ethmoidalknorpels darstellt (vgl. Textfig. 31). Von hier aus bilden sich die Apolamellen



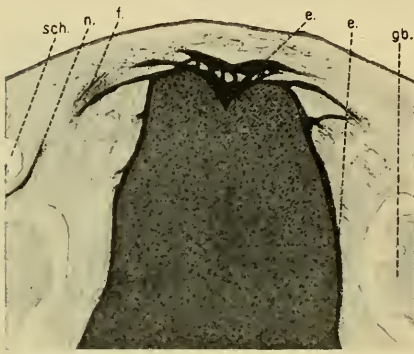
Textfig. 31. Sagittalschnitt durch das *ethmoid* eines 26 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 54.

apl. Apolamelle. b. Blasenknorpel. ba. Band. co. corium. e. ethmoid. epid. Epidermis. etk. Ethmoidalknorpel. f. frontale.

(Textfig. 31apl.). Die erste entsteht bereits im Elfmillimeterstadium dort, wo zwei starke, querverlaufende Bänder (vgl. Studie I, Taf. 16, Fig. 2) ansetzen (Textfig. 30 u. 31ba.). Die Apolamellen bilden bald im Zusammenhange mit entstehenden Querleisten ein kompliziertes Kammerwerk (Textfig. 31 u. 32). Beim 38 mm langen *Cyclopterus* beginnt der Knochen bereits auch in den Knorpel einzudringen (Textfig. 32e.). Beim erwachsenen Tier ist das in sehr starkem Maße der Fall (vgl. Studie I, Taf. 17, Fig. 6). Hinten wird das *ethmoidale* von den *frontalia* weit überdeckt (Textfig. 31, vgl. auch

1) Direkt beteiligt ist der *vomer* an der Ergreifung und Zerkleinerung der Beute bei *Cyclopterus* nicht, aber er hat dabei den Druck eines Teiles von *intermaxillare* und *maxillare* auszuhalten.

Studie I, Taf. 16, Fig. 2 u. Taf. 17, Fig. 6). Die innere Lamelle des *ethmoidale* steht zunächst nicht im Zusammenhange mit der äußeren Lamelle (Textfig. 30 u. 31e). Sie geht aus dem nach innen gelegenen Perichondrium hervor (Textfig. 30 u. 31) und bildet hier einen Knochenbelag, der den späteren Ethmoidalknorpel (Textfig. 31 et. k.) vom Blasenknorpel (Textfig. 31 b.) trennt. Erst bei stärkerem Wachstum des Jungfisches verschmelzen innere und äußere Lamelle, indem endochondrale Lamellen, besonders von außen her, den Knorpel durchdringen. Die Entstehungsursache des *ethmoidale* ist wiederum vornehmlich in rein statischen Momenten zu suchen, der Knochen hat den Zweck, die exponierte obere Kante des Kraniums zu verstärken. Daß ein Teil der



Textfig. 32. Transversalschnitt durch das *ethmoid* eines 38 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 54.

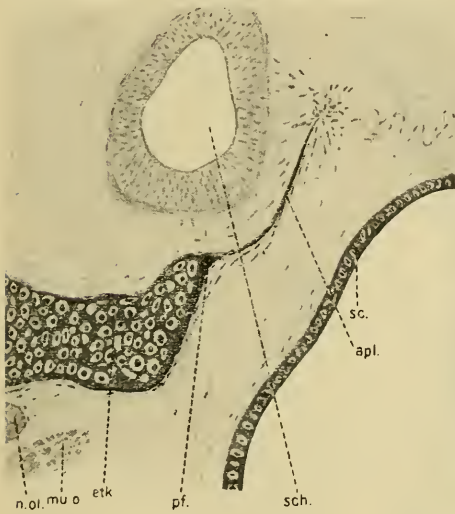
e. *ethmoid.* f. *frontale.* gb. Geruchsblase.
n. *nasale.* sch. Schleimkanal.

Apolamellen sich zum Bänderansatz bildet, ist von untergeordneter, sekundärer Bedeutung, die mehr zur Ausgestaltung als zur Entstehung des Knochens beiträgt.

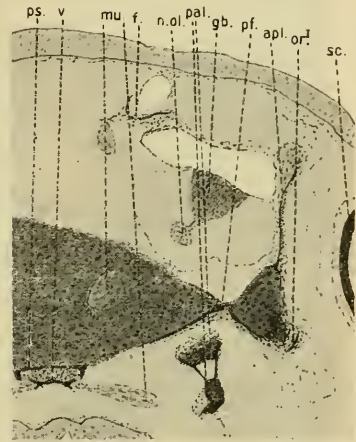
SCHLEIP (23) stellt das *ethmoidale*, weil es bei *Salmo* durch das Periost — das sich mit dem Perichondrium deckt — vom Knorpel getrennt ist, zu den Deckknochen. Bei *Cyclopterus* liegt eine derartige Trennung der Urlamelle vom Knorpel, die an sich kein unterscheidendes Merkmal sein darf, nicht vor. Die Lamelle liegt direkt dem Knorpel auf (Textfig. 30, 31, 32). Für eine dermale Ableitung des *ethmoidale* liegt bei *Cyclopterus* kein Grund vor.

Zu beiden Seiten des *ethmoidale* liegen die *praefrontalia*. Wie bei *Salmo* (*ethmoidalia lateralia*, SCHLEIP) erscheinen sie bei *Cyclopterus* als perichondrale Lamellen an den Paræthmoidalhörnern und den von diesen aus entstehenden *processi antorbitalis*. Beim 7 mm langen Jungfisch bilden sich die ersten Lamellenanlagen an der Paræthmoidalleiste in der Nähe des Olfaktoriusaustrittes und am Übergang der Paræthmoidalhörner in die Antorbitalleisten, beide perichondral und durch embryonale Zellen des Perichondriums miteinander verbunden. Mit der letzteren Perilamelle tritt zugleich eine Apolamelle auf, die sich zwischen

Geruchsblase und Augenhöhle ausbreitet. Beim 11 mm langen *Cyclopterus* ist die lamellenartige Verbindung zwischen beiden Perilamellen hergestellt. Die Apolamelle, welche von der Perilamelle des *processus antorbitalis* ausgeht, zieht sich nunmehr am Schleimkanal (Textfig. 33sch.) der Nasengrube entlang (Textfig. 33apl.) und reicht hinten (Textfig. 34apl.) bis zur Geruchsblase (Textfig. 34gb.). Das Zentrum der Verknöcherung liegt am Übergang des Par-ethmoidalhorns in die Antorbitalleiste (Textfig. 35pf.). Von diesem



Textfig. 33.



Textfig. 34.

Textfig. 33. Transversalschnitt durch das vordere *praefrontale* eines 11 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 225.

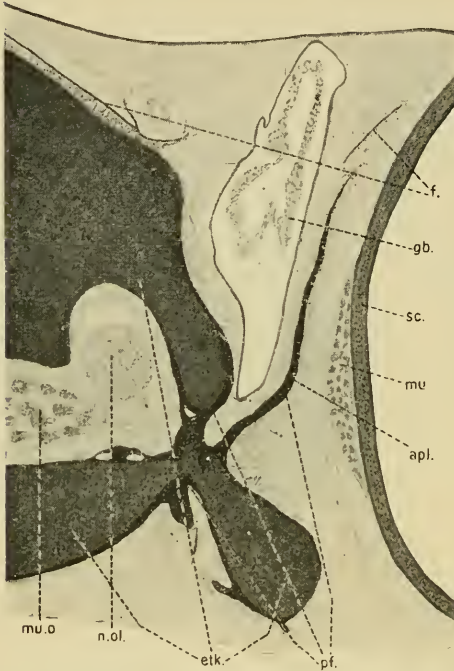
apl. Apolamelle. etk. Ethmoidalknorpel. mu.o. *musculi obliqui oculi*. n.ol. *nervus olfactorius*. pf. *praefrontale*. sc. Skleralring. sch. Schleimkanal.

Textfig. 34. Transversalschnitt durch das hintere *praefrontale* eines 11 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 97.

apl. Apolamelle. f. *frontale*. gb. Geruchsblase. mu. *musculi*. n.ol. *nervus olfactorius*. orl. *orbitale I.* pal. *palatinum*. pf. *praefrontale*. ps. *parasphenoid*. sc. Skleralring. v. *vomer*.

Knochenkern aus entwickeln sich noch mehr Apolamellen. Der Knochen verdickt sich hier stark und verdrängt teilweise den Knorpel (Textfig. 35pf.). Das *praefrontale* ist als Verstärkung des Knorpels an der Nasengrube und dem Olfaktoriaustritt zu verstehen. Die Bedeutung der ersten Apolamelle liegt darin, daß sie eine Scheidewand zwischen Nasengrube und Augenhöhle bildet (vgl. Textfig. 33, 34, 35). Diese gleich beim ersten Auftreten des Knochens miterscheinende apochondrale Lamelle könnte man

als eine in die Tiefe gewanderte Dermalkomponente des *prae-frontale* ansprechen; berechtigter scheint mir aber, schon in Rücksicht auf die rein perichondrale Entstehung desselben Knochens bei *Salmo*, dieselbe für eine von der Perilamelle herstammende Apolamelle zu halten und ihr gleichzeitiges Auftreten mit der Perilamelle für eine phylogenetische Neuerwerbung anzusehen. Damit hätten wir zugleich in dieser Apolamelle des *prae-frontale* ein Bindeglied zur Erklärung des *nasale*.



Textfig. 35. Transversalschnitt durch das mittlere *prae-frontale* eines 38 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 54.

apl. Apolamelle. etk. Ethmoidalknorpel. f. frontale. gb. Geruchsblase. mu. musculi. mu.o. musculi obliqui oculi. n.ol. nervus olfactorius. pf. *prae-frontale*. sc. Skleralring.

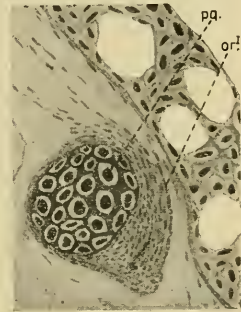
Die *nasalia*, auch *turbinalia* genannt, entstehen im Bindegewebe beim 11 mm langen *Cyclopterus* und umgeben die bereits in die Tiefe gerückten Schleimkanäle als dünne, scheidenartige Lamellen. Sie verlaufen von der vorderen apochondralen Lamelle des *ethmoidale* (Textfig. 31 apl.) aus schräg nach vorn, stehen aber mit dieser Lamelle in keiner Verbindung. Sie bleiben dauernd dünn und bilden wie bei vielen Teleostiern eine Sonderbildung zum Zwecke des Schleimkanalschutzes. Eine genetische Beziehung dieser unscheinbaren und für die Deutung des Wirbeltierschädelskaum in Betracht

kommenden Knochen¹⁾ zu den Apolamellen des *ethmoidale* konnte ontogenetisch nicht festgestellt werden. Ob sie als selbständig gewordene Apolamellen dieses Knochens aufzufassen sind, muß dahingestellt bleiben. Immerhin spricht die Lage des Knochens

1) Das *nasale* der höheren Wirbeltiere scheint vielmehr dem *ethmoidale* oder den *prae-frontalia* (vielleicht besser *parethmoidalia* genannt) zu entsprechen.

(vgl. Textfig. 32 *u.*) dafür. Ebenso weisen die vergleichend anatomischen Befunde, daß diese kleinen Knochen bei den Teleostiern als selbständige Individuen bald da sind, bald fehlen, darauf hin. Jedenfalls wird ihnen kaum die Bedeutung eines integrierenden Bestandteiles des Teleostierschädels zukommen¹⁾. Schleimröhrenknochen finden sich verschiedentlich, so bei *Gymnotus*, *Mureniden*, *Cypriniden* über den eigentlichen Schädelknochen (vgl. GAUPP, 5c).

Bevor ich die Verknocherungen des Neurokraniums verlasse und zu denen des Visceralskelettes übergehe, sollen noch kurz einige, für den Wirbeltierschädel weniger bedeutende, schwer ableitbare und auch in der Reihe der Knochenfische an Gestalt, Anordnung und Zahl stark wechselnde Knochen behandelt werden, die *orbitalia*. Die eigentümliche Ausbildung derselben ist bereits im Teil I dieser Studien besprochen worden (vgl. Studie I, Taf. 17, Fig. 3). Die Art der Entstehung ist recht verschieden. Das *orbitale I* bildet sich beim 6 mm langen *Cyclopterus* vorn am Palatoquadratknorpel ohne Schleimkanalbeziehung. Textfig. 36 zeigt die genetische Beziehung des Knochens zu diesem Knorpel, die man als ein Extrem der besprochenen epichondrischen Lamellenbildung auffassen kann. Die Knochenbildungszellen umgeben rings den Knorpel und haben wahrscheinlich die Lamelle von ihm abgedrängt. Weiter hinten liegt die Lamelle dem Parethmoidalhorn an. Aber hier ist eine scharfe Scheide zwischen Knochenbildungszellen des *orbitale I* und den Perichondriumzellen des Parethmoidalorns zu bemerken, die während der ganzen Ontogenie bleibt. Es ist das ein Zeichen dafür, daß es sich hier nur um eine sekundäre Anlehnung des *orbitale I* an den Ethmoidalknorpel handelt. Noch weiter nach hinten zieht das *orbitale I*, wie auch die beiden folgenden *orbitalia II* und *III* unter dem Skleralring hin. Eine genetische Beziehung zwischen *orbitalia* und Skleralring ist nicht festzustellen. Die *orbitalia II*



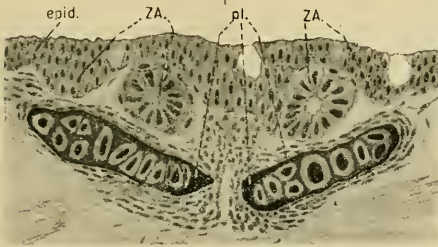
Textfig. 36. Transversalschnitt durch das *orbitale I* eines 7 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 405.
or I orbitale I. *pg* Palatoquadratknorpel.

1) Zu beachten ist, daß die von manchen Autoren beschriebenen *nasalia* der Teleostier den *praefrontalia* des *Cyclopterus* homolog sind, denn die *praefrontalia* des *Cyclopterus* schließen die Nasalkanäle ein, die *nasalia* dagegen die *supraorbitalen* Schleimkanäle.

und *III* entstehen beim 6 mm langen *Cyclopterus* in einiger Entfernung von diesem Knorpelringe in dem embryonalen Bindegewebe. Ein Übergang von Perichondriumzellen in Knochenbildungszellen ist nicht zu konstatieren. Die Ontogenese des *Cyclopterus* bietet für die Ableitung der *orbitalia* vom Skleralring keinen Beleg, obwohl sie doch augenscheinlich eine Verstärkung dieses Knorpelringes darstellen. Wie weit die *orbitalia* im Dienste des Schleimkanals entstanden sind, ist zweifelhaft. Das *orbitale I* entsteht ganz unabhängig vom Schleimkanal. Derselbe beginnt erst dort, wo unterhalb des *orbitale I* das *orbitale II* anfängt. Der Schleimkanal zieht sodann über dem *orbitale III* hin bis zu der Stelle, wo dieser Knochen im stumpfen Winkel zum *praecoperculum* abbiegt (vgl. Studie I, Taf. 17, Fig. 3). Hier verläßt der Schleimkanal das *orbitale III*, wendet sich nach oben und geht über das bandartige *postorbitale* zum *sphenoticum*, über dem er sich mit dem Mandibularkanal vereinigt. Daß der Schleimkanal nicht die einzige Ursache der Bildung dieser Knochen ist, geht daraus hervor, daß das *orbitale I* und der größere Teil des *orbitale III* gar nicht vom Schleimkanal überzogen sind. Wie weit der Skleralring als Bildungsstätte der *orbitalia* in Betracht zu ziehen ist, muß fernerer Untersuchungen ontogenetischer Art überlassen bleiben. Der untere Teil des *orbitale III* und das *postorbitale* entstehen außerdem in Beziehung zu Bändern.

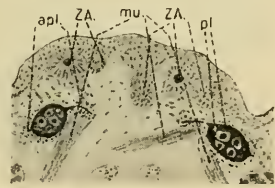
Am *Visceralskelett* beginnen wir mit den Verknöcherungen der Branchialknorpel. An denselben erscheint die erste Knochenbildung der *branchialia* als perichondrale Lamelle beim 6 mm langen *Cyclopterus*. Die Lamelle entsteht dort, wo eine besondere Beanspruchung des Knorpels, z. B. durch Muskelansatz (vgl. Textfig. 25 *mu. b.*) erfolgt. Nur sehr langsam breitet sie sich mehr und mehr über den ganzen Knorpel aus und bildet an den besonders beanspruchten Stellen kurze, massive Apolamellen aus. Auch beim erwachsenen *Cyclopterus* bestehen die *branchialia* lediglich in einer den Branchialknorpel nicht einmal vollständig umgebenden Hülle mit schwachen lokalen Verdickungen. Spezialerscheinungen der *branchialia* sind die bei *Cyclopterus* bezahnten *pharyngalea inferioria* und *superioria*. Beim 5 mm langen *Cyclopterus* ist das *pharyngale inferius* noch nicht angelegt, während die Zahnanlage bereits da ist. Es ist der Knorpel (des *ceratobranchiale* des 5. Kiemenbogens) lediglich ringsum von einer dichten Zellschicht umgeben. Erst im Sechsmillimeterstadium sehen wir die erste Anlage der perichondral

erscheinenden Knochenlamelle, die sich besonders dick nach der inneren Knorpelspitze ausbildet (Textfig. 37 *pl.*). Als Ansatzfläche für Muskeln bildet sich hier bereits im nächsten Stadium von 7 mm eine Apolamelle von der perichondralen Urlamelle aus (Textfig. 38). Letztere umgibt nunmehr den ganzen Knorpel (Textfig. 38 *pl.*) und bildet auch nach außen kleine Apolamellen



Textfig. 37.

Textfig. 37. Transversalschnitt durch die *pharyngale inferiora* eines 6 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 515.
epid. Epidermis. *pl.* Perilamelle. *za.* Zahnanlage.



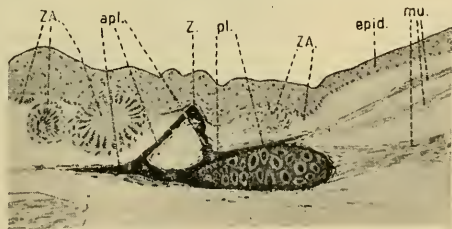
Textfig. 38.

Textfig. 38. Transversalschnitt durch die *pharyngale inferiora* eines 7 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 225.
apl. Apolamelle. *mu.* musculi. *pl.* Perilamelle. *za.* Zahnanlage.

aus (Textfig. 38 *apl.*). Von den primären Apolamellen bilden sich sekundäre Apolamellen aus, welche zur Stütze der Zähne dienen (Textfig. 39). Wir sehen in diesem Elfmillimeterstadium, welches die Beziehung zwischen Zahn und Apolamellen des Zahnknochens in einfacher Form zeigt, daß die Apolamellen zugleich dem Muskelansatz und der Zahnstütze dienen (Textfig. 39 *z.* u. *mu.*). Genau wie

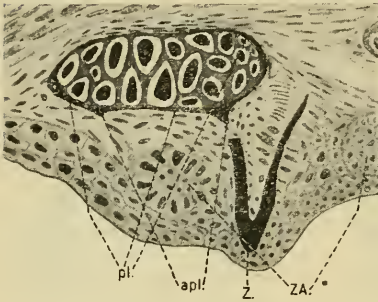
Textfig. 39. Sagittalschnitt durch das *pharyngale inferius* eines 11 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 225.

apl. Apolamelle. *epid.* Epidermis. *mu.* musculi. *pl.* Perilamelle. *z.* Zahn. *za.* Zahnanlage.



das *pharyngale inferius* legt sich das *pharyngale superius* an. Während beim 5 mm langen *Cyclopterus* die Zähne bereits angelegt sind, ist der zahntragende Knochen noch nicht vorhanden, aber seine Bildung durch Zellvermehrung rings um den Epibranchialknorpel des 2. Kiemenbogens eingeleitet. Im Sechsmillimeterstadium erscheint die perichondrale Lamelle, und zwar

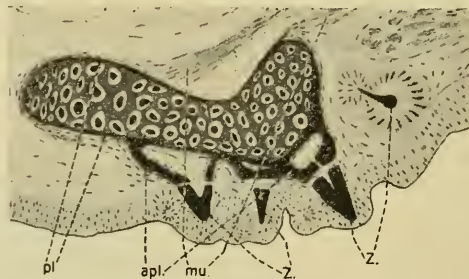
wieder vornehmlich nach innen zu ausgebildet. Die Lamelle umschließt den Knorpel nicht überall in gleicher Stärke, sondern ist besonders kräftig ausgebildet, wo sie besonders beansprucht wird (Textfig. 40 *pl.*). Es zeigt sich damit schon in diesem Stadium



Textfig. 40. Sagittalschnitt durch das pharyngale superius eines 6 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 515.
apl. Apolamelle. *pl.* Perilamelle.
z. Zahn. *za.* Zahnanlage.

die erste Andeutung der Apolamellenbildung als Knochenverdickung (Textfig. 40 *apl.*). Die zum Muskelansatz und zur Zahnunterlage gebildeten Apolamellen verstärken sich schnell und zeigen bereits beim 11 mm langen *Cyclopterus* das typische Aussehen eines Zahnknochens (Textfig. 41 *apl.*). Bei den oberen und unteren Schlundknochen kommt es später durch komplizierte Ausbildung von Apolamellen unter Entstehung von Querleisten zu jener für die meisten Knochen

des *Cyclopterus* typischen, kammerartigen Knochengestaltung. Die bezahnten Schlundknochen unterscheiden sich dadurch von den übrigen Branchialknochen. Sie entstehen aber perichondral wie diese. Ihre Verschiedenheit besteht lediglich darin, daß sie in Anpassung ihrer Funktion als Unterlage für Zähne besonders viele



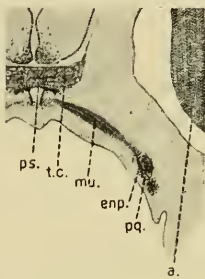
Textfig. 41. Sagittalschnitt durch das pharyngale superius eines 6 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 225.
apl. Apolamelle. *pl.* Perilamelle. *mu.* musculi. *z.* Zähne.

und starke Apolamellen ausbilden. Was SCHMIDT (25) Befestigungsknochen nennt, ist nur eine intensive Apolamellenbildung von der perichondralen Urlamelle aus, also kein von dieser selbständig auftretendes Gebilde oder gar Zahnsockelverschmelzung, demnach alles andere als ein Beleg der HERTWIGSchen Theorie.

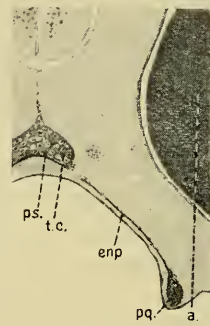
Die Verknöcherungen des Hyoidbogens entstehen etwas früher als die der Branchialbogen. Sie erscheinen, wie bei *Salmo*, durchweg als perichondrale Lamellen beim 4—5 mm langen *Cyclopterus*, und zwar das *urohyale* am unpaaren, knorpeligen Mittelstück des Zungenbeinbogens, der ersten *copula*, je zwei *basihyalia* an den sich daran anschließenden Knorpelstücken, das *ceratohyale* und das kleine *epihyale* an den sogenannten Keratohyalknorpel und das *stylohyale* an dem obersten, kleinen Hyalknorpel. Das *urohyale* sendet sehr bald eine starke Apolamelle nach unten zum Muskelansatz. Diese Lamelle bildet sich so kräftig aus, daß der Knochen des erwachsenen Tieres nicht mehr das Aussehen eines Knorpelknochens hat, jedoch ist der Knorpel auch dann noch im *urohyale* zu konstatieren. Das *hyomandibulare* entsteht beim 7 mm langen Jungfisch als perichondrale Lamelle am Hyomandibularknorpel. Es entwickelt sehr bald starke Apolamellen. Das *hyomandibulare* dient der Befestigung des Hyalbogens am Schädel und der Verbindung desselben mittels des *symplecticum* zum Kieferbogen. Seine Bedeutung als Gelenkansatz und die damit verbundenen Muskelansatzstellen bedingen eine entsprechende Bildung von Apolamellen und geben dem Knochen seine bekannte, typische Gestalt (vgl. Studie I, Taf. 17, Fig. 3), die wir mehr oder weniger bei allen Teleostiern übereinstimmend finden. Am vorderen Fortsatze des Hyomandibularknorpels entsteht gleichzeitig mit dem *hyomandibulare* das *symplecticum* perichondral am Übergang zum Kieferbogen. Bei allen diesen Verknöcherungen zeigt der Knorpel durch die Entwicklung bis zum erwachsenen Tier kräftiges Wachstum und überwiegt — das *urohyale* ausgenommen — an Menge den Knochen. Die Knochenlamellen dringen nur wenig in den Knorpel ein, bilden aber überall Apolamellen, wo sie besonders beansprucht werden, so vornehmlich das *hyomandibulare*. Ganz anders verhalten sich die *radii branchiostegi* und die *opercula*, die als modifizierte *radii* aufgefaßt werden können. Hier entwickeln sich aus den Anhäufungen jener embryonalen Zellen, die sowohl Vorknorpel als auch Knochenbildungszellen darstellen, nicht oder nicht mehr Knorpelspangen, wie zeitlebens bei den *Selachiern*, sondern direkt Knochen. Die *radii* und *opercula* entstehen bereits beim 4—5 mm langen *Cyclopterus* auf diese Weise. Während sich die *radii* als einfache Knochenspangen entwickeln, erleiden die *opercula* starke Abänderungen, die bei den verschiedenen Fischen sehr mannigfaltiger Art sind. Bei *Cyclopterus* bildet

sich das *operculum* plattenartig aus, das *suboperculum* und *interoperculum* schmal und teilweise bandartig, das *praeoperculum* etwas breiter (vgl. Studie I, Taf. 17, Fig. 3). Ihre Gestaltung erklärt sich aus der Funktion¹⁾, die sie übernommen haben, als Scheiden und Bandverstärkung vornehmlich zum Schutze der Kiemenöffnung und beim *praeoperculum* auch zum Schutze des über dasselbe zum *hyomandibulare* ziehenden Mandibularschleimkanals.

Als erste Verknöcherung des Mandibularbogens entsteht da, wo der große Palatoquadratknochen dem Ethmoidalknochen anliegt, beim 7 mm langen *Cyclopterus* das *palatinum* als peri-



Textfig. 42.



Textfig. 43.

Textfig. 42. Transversalschnitt durch das entopterygoid eines 11 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 54.

a. Auge. enp. entopterygoid. mu. musculus palatinus. pq. Palatoquadratknochen. ps. parasphenoid. t.c. trabeculae communes.

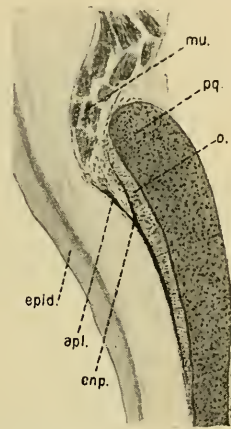
Textfig. 43. Transversalschnitt durch das entopterygoid eines 18 mm langen *Salmo*. Vergr. 54.

a. Auge. entopterygoid. pq. Palatoquadratknochen. ps. parasphenoid. t.c. trabeculae communes.

chondrale Lamelle. Später bilden sich von dieser starke Apolamellen zum Bänderansatz aus. Eine etwa als *dermopalatinum* zu deutende, selbständig auftretende Lamelle ist bei *Cyclopterus* nicht vorhanden. An der oberen Kante des Palatoquadratknochens entsteht beim 11 mm langen *Cyclopterus* das *entopterygoid* da, wo der *musculus palatoquadratus* (Textfig. 42 m.p.) vom *parasphenoid* (Textfig. 42 ps.) zum Palatoquadratknochen (Textfig. 42 pq.) zieht. Bei *Salmo* ist dieser Muskel zum größten Teil

1) Sie fungieren als Kiemendeckel, daher die plattenartige Ausbildung aller *opercula* bei den meisten Fischen. *Cyclopterus* gibt wahrscheinlich dazu ein Zwischenstadium.

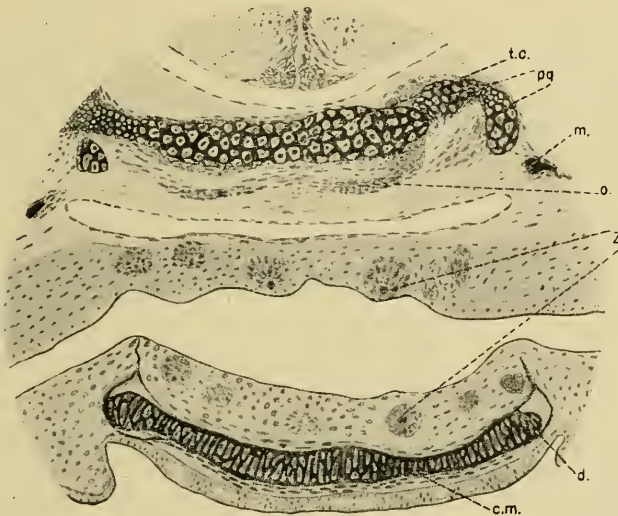
schon frühzeitig durch ein flächenartig ausgebreitetes Band ersetzt, das zeitig vom Palatoquadratknorpel aus als *entopterygoid* verknöchert (Textfig. 43 *enp.*). Bei *Cyclopterus* bilden sich später von der dem Palatoquadratknorpel (Textfig. 44 *pq.*) typisch epichondrisch aufliegenden Urlamelle (Textfig. 44 *enp.*) zum Muskelansatz (Textfig. 44 *mu.*) Apolamellen aus (Textfig. 44 *apl.*). Wie das *entopterygoid*, entsteht beim 11 mm langen *Cyclopterus* als epichondrale Lamelle am Vorderende des Palatoquadratknorpels unterhalb des *palatinum* das *pterygoid*. Das Auftreten dieser beiden, bei *Cyclopterus* epichondrisch entstehenden *pterygoidea* ist bei den *Teleostiern* sehr unregelmäßig. Als integrierende Bestandteile des Teleostierschädels dürfen diese auf Muskel- und Bandansatz zurückzuführenden Epilamellen kaum betrachtet werden, da sie mit dem *palatinum* häufig zu einem Knochenindividuum verbunden sind. Bei *Cyclopterus* bleiben sie zwar selbstständig, aber das *pterygoid* ist beim erwachsenen Tier auch nur schwer als selbständiger Knochen zu erkennen. Vielleicht ist ihr selbständiges Erscheinen und ihre Bildung als Epilamelle eine phylogenetische Neuerscheinung. Das perichondral entstehende *metapterygoid* bewahrt dagegen seine Selbständigkeit. Es erscheint beim 11 mm langen *Cyclopterus* als dünne Perilamelle an der dem *hyomandibulare* zugewandten Kante des Palatoquadratknorpels. Von der Urlamelle aus entwickeln sich zwei starke Apolamellen, die sich wie bandartige Verknöcherungen zum *hyomandibulare* hinziehen. Gegenüber vom *metapterygoid* entsteht am Gelenk des Palatoquadratknorpel mit dem unteren Kieferbogen das *quadratum* als perichondrale Lamelle beim 7 mm langen *Cyclopterus*. Die Urlamelle verdickt sich sehr bald stark und sendet überallhin starke Apolamellen aus, die sich wiederum verzweigen und kammerartig verschmelzen. Die starke Ausbildung des Knochens ist aus seiner Lage am Gelenk des Kieferbogens erklärlich. In den Knorpel dringen die Verknöcherungen des Palatoquadratknorpels, abgesehen vom *palatinum*, so



Textfig. 44. Transversalschnitt durch das *entopterygoid* eines 38 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 97.
apl. Apolamelle. *enp.* *entopterygoid*. *epid.* Epidermis.
mu. *musculus palatinus*.
pq. Palatoquadratknorpel.
o. Osteoblasten.

gut wie gar nicht ein. An dem zweiten, unteren Knorpelstück des Mandibularbogens, dem MECKELschen Knorpel, entstehen drei Knochen, das *angulare* am *processus retroarticularis*, das *articulare* am Gelenk und das *dentale* an der vorderen Spitze des Knorpels. Das *angulare* entsteht beim 6—7 mm langen *Cyclopterus* rein perichondral. Von der perichondralen Urlamelle aus bilden sich zeitig Apolamellen zum Muskelansatz, wie überhaupt der Knochen vornehmlich dem Ansatz der Kiefern Muskulatur seine Entstehung verdankt. Das *articulare* erscheint beim eben ausgeschlüpften, 5 mm langen Jungfisch. Es liegt beim Entstehen zu einem großen Teile perichondral dem Knorpel auf, ist aber nach vorn und unten vom Knorpel abgeschoben und zeigt dort also epichondrische Ausbildung. Das Verknöcherungszentrum liegt in der Nähe des Gelenkes. Hier liegt die Urlamelle dem Knorpel rein perichondrisch auf. Von hier aus erfolgt in den nächsten Stadien eine intensive Apolamellenbildung, die schließlich zu einem komplizierten, kammerartigen Knochenbau führt. Diese kräftige Verstärkung des MECKELschen Knorpels am Gelenk ist aus statischen Momenten erklärlich. Zugleich entwickeln sich die Apolamellen des *articulare* in Dienste des Muskel- und Bänderansatzes und des Schleimkanalschutzes. Ein Teil der Lamellen hüllt den vom *dentale* kommenden Mandibularschleimkanal ein. Das *dentale* entsteht früher als die beiden eben behandelten anderen Knochen des unteren Kieferbogens. Es ist bereits vorhanden im ersten, mir zur Verfügung stehenden Stadium, einem 3—4 mm langen Embryo im Ei. Wie bei *Salmo* liegt das *dentale* in diesem Stadium vorn dem Knorpel perichondral auf, während es weiter hinten mehr epichondral ausgebildet ist. Auch sind in diesem Stadium bereits Apolamellen angelegt (Textfig. 45 d.). Die Hauptmasse des Knochens liegt aber noch an der den Zähnen abgewandten Unterseite des Knorpels. Unter dem epichondrisch ausgebildeten Teile der Urlamelle legt sich zunächst keine neue perichondrale Lamelle an, wie es bei *Salmo* geschieht. Im Laufe der Entwicklung wird die Urlamelle, deren Verknöcherungszentrum an der Vorderspitze des MECKELschen Knorpels liegt, immer mehr vom Knorpel abgedrängt. Beim 300 mm langen, ziemlich erwachsenen Tier ist das *dentale* fast ganz vom Knorpel abgedrängt; vorn hat sich vom Knochenzentrum aus eine neue Perilamelle gebildet. Unter dem größten Teil des *dentale* zieht aber nunmehr das *articulare* am Knorpel lang und trennt dort das *dentale* vom Knorpel. Das zahntragende *dentale* entsteht vor-

nehmlich als Verstärkung des Knorpels an dem bezahnten, beim Ergreifen und Zerkleinern der Beute stark beanspruchten Teile des Kieferbogens. Wenn wir annehmen, daß die Zahnbildung die primäre, die Knochenbildung die sekundäre Erscheinung bei Knochenfischen ist, so wären die Zahnanlagen die Ursache für die Entstehung des Knochens, wenn nicht, so doch wenigstens die eines großen Teiles der Apolamellenbildung. Die Apolamellen stehen außerdem beim *dentale* im Dienste des Muskel- und Bandansatzes und des Schleimkanalschutzes. Der Knochen bildet sich im Gegensatz zu den meisten anderen Knochen des *Cyclopterus* ausnahmsweise



Textfig. 45. Querschnitt durch den Rachen eines 4 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 225.

c.m. cartilago Meckeli. *d.* dentale. *m.* maxillare. *o.* Osteoblasten des vomer. *pq.* Palatoquadratknorpel. *t.c.* trabeculae communes.

fest und massiv aus, indem das vorn liegende Zentrum der Verknöcherung und die davon ausgehende Urlamelle sich kräftig verdicken und die von dort aus entstehenden Apolamellen ein sehr dichtes Flechtwerk erzeugen.

Noch weitergehende Umbildung als beim *dentale* finden wir bei den Verknöcherungen des Prämaxillarbogens oder — wenn man einen solchen selbständigen Visceralbogen nicht für genügend erwiesen hält — der Lippenknorpel. Jedenfalls haben der Intermaxillar- und der Maxillarknorpel in der Ontogenese sehr ihre Bedeutung als selbständige Visceralknorpel verloren. Die an ihnen ursprünglich entstandenen Knochen treten an ihre Stelle

schon beim Beginn der Ontogenese, d. h. übereilen den Knorpel in der Entwicklung (*intermaxillare* des *Cyclopterus*), verdrängen den Knorpel entweder teilweise und zeitweise (Maxillarknorpel bei *Amia*, Intermaxillarknorpel bei *Salmo*, *Lophius* und *Cyclopterus*) oder ganz (Maxillarknorpel bei den untersuchten *Cyclopterus*, *Lophius* und *Salmo* und wahrscheinlich bei den meisten *Teleostiern*), so daß nur noch Vorknorpel vorübergehend ausgebildet wird. Wie die *radii* entstehen *intermaxillare* und *maxillare* in und aus einer Anhäufung von embryonalen Zellen, die sowohl Vorknorpel als auch Knochenbildungszellen darstellen. Beim jüngsten vorhandenen Stadium, einem 3—4 mm langen Embryo im Ei, sind die vertikalen Äste der *intermaxillaria* bereits vorhanden, während die horizontalen Äste erst eben angedeutet sind. Die Horizontaläste liegen in diesem Stadium als kurze Vorsprünge am Fuße der vertikalen Äste und überziehen noch nicht die Reihe der bereits angelegten Zähne. Das ist erst beim 5 mm langen *Cyclopterus* der Fall. Bei den eben ausgeschlüpften 4—5 mm langen Embryonen beginnen die Vorknorpelzellen Chondrin zu liefern; es entsteht der Intermaxillarknorpel, der sich an den Vertikalästen bis zu den Horizontalästen hinunterzieht. In den folgenden Stadien entwickelt sich der Intermaxillarknorpel besonders am oberen Ende der sich als massive Stangen herausbildenden Vertikaläste und liefert hier ein Polster für die *intermaxillaria* vor dem *ethmoid*. Auch bei *Salmo* bildet sich erst Vorknorpel, dann aus ihm die *intermaxillaria*, danach der Intermaxillarknorpel (vgl. auch SCHLEIP, 23). Während am *intermaxillare* der Knochen den Knorpel in der Entwicklung nur überholt, dann aber der Knorpel doch noch selbst erscheint, kommt es bei den *maxillaria* gar nicht mehr zur Knorpelbildung. Wie bei *Lophius* und *Salmo* wird ein Maxillarknorpel bei *Cyclopterus* nicht (oder nicht mehr) ausgebildet, sondern erscheint nur vorübergehend als Vorknorpel. Die *maxillaria* sind beim 3—4 mm langen Embryo, der noch nicht ausgeschlüpft ist, bereits als Bälkchen in der beschriebenen embryonalen Zellanhäufung angelegt. In dieser entwickelt sich das unbezahnte *maxillare* zu einer kräftigen Spange, die sich immer mehr an den Palatoquadratknorpel anlehnt. Aber diese Anlehnung ist nur eine sekundäre. Es liegt keine epichondrische Beziehung zwischen Intermaxillarknochen und Palatoquadratknorpel vor. Scharf sind die Osteoblasten von den Perichondriumzellen des Knorpels abgegrenzt. In der Wirbeltierreihe wird die Anlehnung des *maxillare* an die Verknöcherungen des Palatoquadrat-

knorpels eine immer innigere, je mehr der Knorpel durch Knochen ersetzt wird. Ob *intermaxillare* und *maxillare* als Deckknochen an den Lippenknorpeln aufzufassen sind (vgl. GAUPP, 5c) oder ob sie Ersatzknochen des Vorkieferbogens sind, ist schwer zu entscheiden. Gegen die Herleitung des *intermaxillare* aus Zahnsockelverschmelzung spricht die *Ontogenese* dieses Knochens bei *Cyclopterus* und vornehmlich die Tatsache, daß die vertikalen Äste dieser Knochen vor den zahntragenden Horizontalästen da sind, und daß die horizontalen Äste von den Vertikalästen aus entstehen.

Ergebnisse.

I. Grundlage der ersten Knochenbildung ist am Neurokranium die membranöse oder knorpelige Hülle des Zentralnervensystems, am Visceralkranium die vorknorpelige oder knorpelige Anlage der Visceralbogen.

a) Die überwiegende Mehrzahl der Knochen des Cyclopterschädels entsteht aus embryonalen Zellen des Perichondriums am Knorpelkranium.

Die Lamellen liegen bei ihrem Erscheinen zumeist dem Knorpel dicht auf (perichondral, Perilamellen), seltener sind sie teilweise oder ganz durch die vom Perichondrium stammenden Osteoblasten vom Knorpel abgedrängt (epichondral, Epilamellen), zeigen aber noch immer die innigste Beziehung zum Knorpel.

b) Zweitens entwickeln sich Knochen an Übergangsstellen des Knorpels in die Kranialmembran aus embryonalen Zellen der knorpeligen und membranösen Kranialhülle.

c) Drittens bilden sich Knochen aus den embryonalen Zellen des sogenannten Vorknorpels an Teilen des Visceralkraniums, welche nicht, nicht mehr oder erst später knorpelig angelegt werden.

Von diesen (nach a, b und c entstehenden) primären Lamellen bilden sich sekundäre Leisten (Apolamellen) aus, welche entweder in das über dem Knorpel liegende Bindegewebe (apochondral) oder — weniger zahlreich und spät — in den Knorpel (endochondral) eindringen, soweit dieser den Knochen als Grundlage dient.

II. Knochenlamellen entstehen (wie der Knorpel) zur Verstärkung der Hülle des Zentralnervensystems und der Visceralbogen überall dort, wo eine besondere Beanspruchung vorliegt, so vornehmlich

- a) an den ihrer Lage nach besonders exponierten Partien des Kraniums,
- b) an Gelenken,
- c) an Muskel- und Bandinsertionen,
- d) an den zur Ergreifung und Zerkleinerung der Nahrung dienenden und darum oft bezahnten Stellen,
- e) an Nervenausstritten des Neurokraniums.

Sekundär ist die Ausbildung von Knochenlamellen zum Schutze der Schleimkanäle.

III. Die Entstehung und Lokalisierung bestimmter Knochenindividuen ist abhängig von der Ausbildung des Primordialkraniums zur Zeit der Knochenentwicklung.

ad I.

Da das Primordialkranium des *Cyclopterus* sich in einem für *Teleostier* außergewöhnlich vollkommenem Maße entwickelt, ist es erklärlich, daß sich die meisten Knochen am Knorpel bilden. *Basioccipitale*, *epioticum*, *alisphenoid*, *exoccipitale*, *ethmoidale*, *branchialia* nebst den bezahnten *pharyngalea*, *hyalia*, *hyomandibulare*, *symplecticum*, *palatinum*, *metapterygoid*, *quadratum*, *angulare* entstehen rein perichondral. Beim *opistoticum*, *squamosum*, *parietale*, *parasphenoid*, *vomer articulare*, *dentale* ist ein Teil der Urlamelle epichondral ausgebildet, d. h. ein Teil der Lamelle liegt nicht mehr dicht dem Knorpel auf, zeigt aber noch die innigste Beziehung zum Knorpel. Beim *supraoccipitale* besteht die Urlamelle aus einem perichondralen Belag der inneren und äußeren Wandung des *tectum synoticum*, der sich nach vorn in die Kranialmembran fortsetzt. Beim *parietale* und *parasphenoid* liegt die teils perichondrisch, teils epichondrisch sich bildende Urlamelle zugleich auch der Kranialmembran auf. Beim *frontale* entsteht die Urlamelle gleichzeitig epichondrisch und in der Kranialmembran. Beim *praefrontale* entsteht die Urlamelle perichondrisch mit einer Apolamelle, beim *dentale* peri- und epichondrisch mit einer Apolamelle am perichondralen Teil, beim *orbitale I* epichondrisch und achondrisch, d. h. als epichondrale Lamelle, die sich immer weiter vom Knorpel entfernt, so daß am hinteren Teil der Lamelle keine Beziehung durch die Knochenbildungszellen zum Perichondrium mehr besteht.

Die bereits in der Urlamellenbildung vorhandenen Übergänge von perichondraler zu epichondraler, membranöser und apochondraler Knochenentstehung weisen darauf hin, daß zwischen

diesen Formen der Knochenbildung kein tieferer genetischer Unterschied besteht.

Daß die Entstehung von Apolamellen eine sekundäre, von den Urlamellen ausgehende Bildungsweise ist, zeigt uns — abgesehen von dem im Zusammenhange mit peri- und epichondralen Lamellen des *praefrontale* und *dentale* erscheinenden primären Auftreten — die Ontogenese aller Knochen. Man wird daher annehmen dürfen, daß es sich bei den schon an der Urlamelle auftretenden Apolamellen dieser Knochen um eine phylogenetisch erworbene Neuerscheinung handelt.

Eine gewisse Abdrängung von Knochenlamellen vom Knorpel sowie eine weitere Ausdehnung chondraler Knochenlamellen auf die Kranialmembran können wir zwar auch in der Ontogenese verfolgen, aber beides ist immer schon in der Urlamelle angelegt. Immerhin — eine scharfe genetische Scheide läßt sich zwischen perichondraler und epichondraler sowie zwischen chondraler und membranöser Knochenentstehung nicht ziehen. Das zeigen gerade die Übergänge der Knochenbildung bei der Entstehung der Urlamelle. Liegt der Zusammenhang zwischen Urlamelle und Apolamelle darin, daß diese aus jener ontogenetisch und wohl auch phylogenetisch hervorgeht, so haben wir bei der chondralen Knochenbildung genau dasselbe Verhältnis: Die epichondrale Knochenbildung geht aus der perichondralen hervor. Der Zusammenhang zwischen chondraler und (kranial)-membranöser Knochenbildung beruht in der Gleichwertigkeit der knorpeligen und der membranösen Hülle des Kraniums als Mutterboden für Knochenbildung: Die Urlamellen entstehen aus embryonalen Zellen sowohl des Perichondriums als auch der Kranialmembran. Damit soll lediglich gesagt sein, daß sich an den knorpelig oder membranös ausgebildeten Partien des Primordialkraniums embryonale Zellen befinden, welche das Vermögen haben, Knochen zu bilden. Die Frage, woher phylogenetisch diese Formelemente des Knochens stammen (vgl. GEGENBAUR, 6f.) und ob lediglich Zellen der ursprünglichen Kranialmembran, die in das Perichondrium übergeht (vgl. z. B. Textfig. 16 u. 17 *cem.*), als Knochenbildner in Frage kommen, soll damit nicht beantwortet, sondern offen gelassen werden. Andererseits muß aber darauf hingewiesen werden, daß bei allen diesen Knochen eine innige Beziehung zur Kranialmembran und dem Perichondrium durch die ganze Ontogenese zu konstatieren ist.

Bei der perichondrischen Knochenbildung liegt die Knochen-

lamelle dem Knorpel dicht auf (z. B. Textfig. 30*e*). Eine schmale Zellschicht zwischen Knorpel und Knochen ist nur schwer oder gar nicht zu konstatieren. Die Verknöcherung wird gewöhnlich eingeleitet durch eine Vermehrung der Zellen an der Oberfläche des Knorpels (z. B. Textfig. 11*o*). Aus diesen Zellanhäufungen bilden sich die Knochenlamellen (z. B. Textfig. 37*pl*). Da die Perilamellen dem Knorpel dicht aufliegen, ist nur ein einseitiges Wachstum derselben von außen möglich (vgl. Textfig. 37*pl*). Diese einseitige Wachstumsmöglichkeit hat bei der Notwendigkeit schnellen Aufbaues starker Verknöcherungen große Nachteile. Sie findet sich daher zur Verstärkung des Knorpels meist nur dort, wo keine besondere lokale Beanspruchung desselben durch Druck oder Zug vorliegt. An den besonders belasteten Stellen finden wir entweder eine frühzeitige starke Apolamellenbildung von der Urlamelle aus (z. B. Textfig. 5, 14, 39*apl*), oder wir sehen, daß die Perilamelle gleich in ihrer Anlage etwas vom Knorpel abgeschoben wird. Die Urlamelle erscheint dann teilweise oder ganz epichondral (z. B. Textfig. 6, 29, 44, 36). Beide Prozesse geben den Knochenbildungszellen die Möglichkeit, Knochenlamellen von beiden Seiten aus aufbauen zu können. Bei der Abdrängung der Knochenlamelle vom Knorpel sind alle Übergänge von perichondraler Knochenbildung bis zur extremsten epichondralen (vgl. Textfig. 36) zu konstatieren. Liegt nur eine sehr dünne Zelllage zwischen Knorpel und Knochenlamelle, so tritt auch SCHLEIP (23, S. 30 — am *autosquamosum*) für die chondrale Ableitung der Lamelle ein, dagegen rechnet er *parietale* und *ethmoid* zu den Deckknochen, weil eine Zelllage — das wäre also das Perichondrium oder das Periost — die Lamelle vom Knorpel trennt (23, S. 16 u. 17). Ob mehr oder weniger oder gar keine Zellen zwischen Knochen und Knorpel liegen, wird schwerlich ein genügender Beweis dafür sein können, daß die Knochen von heterogenen Bildungsstätten stammen. Sehr schwierig wird sich diese Trennung in Deck- und Ersatzknochen bei denjenigen Knochen durchführen lassen, deren Urlamelle teils dicht dem Knorpel aufliegt und teils vom Knorpel abgedrängt ist. Einige dieser Knochen haben denn auch die verschiedenste Ableitung erfahren. So sind *opistoticum* und *sphenoticum* bald zu den Deck-, bald zu den Ersatzknochen gestellt worden. Andere von ihnen hat man nach der Zusammensetzung aus verschiedenen Lamellen als Mischknochen bezeichnet (*squamosum*, *articulare*, *dentale*) und an den Knochen einen

chondralen und dermalen Teil unterschieden (so auch SCHLEIP, 23). Auf Grund vergleichend anatomischer Studien hat schon SAGEMEHL (22) auf das verschiedenartige Verhalten homologer Knochen bei verschiedenen Fischen (z. B. des *opistoticum* bei *Amia* und *Cypriniden*) aufmerksam gemacht und daraus gefolgert, daß Primordialknochen den Charakter von Deckknochen und Deckknochen den Charakter von Primordialknochen annehmen können. Diesem Versuch, die gegebenen Tatsachen der scharfen Scheidung in Deck- und Ersatzknochen anzupassen, ist auch WALTHER (31) gefolgt, indem er das perichondrale Auftreten sogenannter typischer Deckknochen als sekundär erworben bezeichnet. Wenn wir von diesen Kompromissen absehen, so bleibt die auf ontogenetische Tatsachen sich stützende Mischknochentheorie als Stütze der zwiefachen Ableitung der Teleostierknochen. Wie die Befunde gezeigt haben, liegt ein Zusammenwachsen von verschiedenen Komponenten dermalen und chondraler Herkunft bei *Cyclopterus* nicht vor. Andererseits wird es schwer sein, auf Grund der Mischknochentheorie die einheitliche Anlage der Urlamelle „am Knorpel und zugleich vom Knorpel abgedrängt“ zu erklären. Die einheitlichen Mischanlagen perichondrischer, epichondrischer und (kranial-)membranöser Knochenbildung erklärt sich aus ihrer einheitlichen Bildungsstätte am Primordialkranium. Gegen eine Ableitung epichondrisch entstehender Knochenlamellen von dermalen Verknöcherungen und für einen engen Zusammenhang derselben mit dem Primordialkranium spricht die innige Beziehung¹⁾, die zwischen den epichondralen Knochenlamellen und dem Primordialkranium besteht. Die Knochenbildungszellen liegen vornehmlich zwischen Lamelle und Knorpel (z. B. Textfig. 6, 7, 18, 26, 27, 28, 29) oder in der Kranialmembran (z. B. Textfig. 17, 18) oder sie umschließen vom Perichondrium aus die Lamelle (z. B. Textfig. 28). Die innige Beziehung epichondrischer Knochen zur membranösen und knorpeligen Kranialhülle zeigt sich durch die ganze Entwicklung, so auch noch nach Ausbildung des Faserstützgewebes (vgl. Textfig. 21). Dagegen kommt es niemals bei *Cyclopterus* zu einer Verschmelzung von Knochenlamellen und Hautverknöcherungen, wie bei *Siluriden* und *Ganoiden* (vgl. GÖLDI, 7), obwohl wir bei *Cyclopterus*, wie

1) Dieselbe besteht nur zwischen Knochenlamelle und dem Knorpel, von dem aus sie entstanden ist, nicht aber mit dem Knorpel, an den sie sich anlehnt, z. B. *maxillare* am Palatoquadratknorpel.

HASE (9) gezeigt hat, einen sehr primitiven, dem der *Selachier* nahestehenden Hautpanzer haben.

An den Stellen des Primordialkraniums, an welchen Knorpel zur Zeit der Knochenentstehung nicht ausgebildet ist, entstehen an der membranösen Kranialhülle Verknöcherungen im engen Zusammenhange mit chondralen Lamellen, so am *supraoccipitale*, *parietale*, *frontale* und *parasphenoid* (vgl. Textfig. 17, 18, 19, 22, 25).

An den Teilen des Visceralkraniums, welche im Dienste der Nahrungsergreifung und Nahrungszerkleinerung sowie des Schutzes der Atmungsorgane schon sehr frühzeitig entstehen, sehen wir, daß einige und gerade die ältesten Knochen sich direkt aus dichtzelligen, embryonalen Gewebestreifen, dem sogenannten Vorknorpel, entwickeln und der Knorpel erst später (*intermaxillare*) oder gar nicht (*maxillare, radii, opercula*) zur Ausbildung kommt. Aller Wahrscheinlichkeit nach sind *intermaxillare* und *maxillare* Verknöcherungen eines schon bei den Selachiern reduzierten Prämaxillarbogens. *Radii* sind auch bei *Selachiern* ausgebildet, und zwar knorpelig. Wie weit die *opercula* von *radii* des Hyomandibularknorpels, wie sie bei rezenten Selachiern (*Callorhynchus*, vgl. 5c, S. 649) und ausgestorbenen Formen (11) bekannt sind, abgeleitet werden dürfen, ist schwer zu entscheiden, da sie meist stark verändert sind und vielfache Gestaltung bei den Teleostiern erfahren haben. Daß aber die *opercula* selbständige Sehnenverknöcherungen darstellen, ist nicht anzunehmen. Es spricht dagegen auch die Erfahrung, die wir bei der Ontogenese der Knochen des *Cyclopterus* gemacht haben, daß alle Sehnen- und Bänderverknöcherungen als Apolamellen von primären Lamellen des Primordialkraniums aus entstehen. Die *opercula* sind bei *Cyclopterus* teilweise schmal oder gar bandförmig und bilden möglicherweise einen Übergang von der ursprünglichen Gestalt der *radii* zu der durch mannigfache Abänderungen dem Kiemendeckel mehr und mehr angepaßten plattenartigen Form der *opercula* der meisten Knochenfische.

Während bei den als Stäbchen erscheinenden *radii* eine Bildung sekundärer Lamellen von der Urlamelle aus nicht vorhanden ist und am *intermaxillare* und *maxillare*, welche beide als kräftige Knochenstangen sich entwickeln, dieselbe nur eine untergeordnete Rolle spielt, sehen wir bei den Knochen, die am Knorpel entstehen, eine sehr intensive und bei *Cyclopterus* sehr komplizierte Apolamellenbildung von der primären Lamelle aus.

Die Apolamellen dringen von der Urlamelle aus in das Bindegewebe hinein, senden wieder Lamellen (tertiäre) aus (vgl. z. B. Textfig. 20) und bringen schließlich ein sehr verzweigtes, durch viele Querlamellen verbundenes, aber bei wenig Knochenmaterial leistungsfähiges Kammerwerk von Knochenlamellen zustande, wie es bereits in Studie I (28) beschrieben ist. In den Knorpel dringen diese dünnen Lamellen weniger und nur spät hinein (vgl. Studie I, Taf. 17, Fig. 6). Von den im Bereich der Kranialmembran entstandenen Teilen der primären Lamelle bilden sich in gleicher Weise Apolamellen aus. Gleichzeitig verdickt sich die Kranialhülle und bildet ein Faserstützgewebe, das die Hohlräume zwischen den Lamellen ausfüllt (vgl. Studie I, Taf. 17, Fig. 6).

ad II.

Verknöcherungen entstehen zur Verstärkung der Kranialhülle und der Visceralbogen überall da, wo dieselben durch Druck und Zug besonders beansprucht sind. Für das Erscheinen verschiedener Knochen kommen vornehmlich rein statische Momente in Betracht, wie GAUPP mit Recht betont hat. So erklären sich manche Knochenanlagen hauptsächlich durch ihre exponierte Lage am Kranium, z. B. der *vomer* an der unteren und das *ethmoid* an der oberen Vorderkante des Neurokraniums als Verstärkungen der Knorpelhülle an diesen besonders gefährdeten Partien, das *parasphenoid* als Stütze des Neurokraniums gegen den Rachen, *frontalia* und *parietalia* als Verstärkung des Schädeldaches. Eine zweite Ursache der Knochenentstehung ist die durch Aufhängeapparate und an Gelenken erzeugte Druck- und Zugwirkung auf den Knorpel. So entstehen am Hyomandibularansatz *sphenoticum*, *squamosum* und *hyomandibulare*, zur Befestigung des Oberkiefers das *palatinum* und am Unterkiefergelenk *quadratum* und *articulare*. Bei diesen Knochen spielt zugleich der mit den Gelenken verbundene und für die Tätigkeit derselben nötige Muskel- und Bandansatz für die Ausbildung des Knochens eine große Rolle. Muskel- und Bänderansatz sind ferner die Hauptursache für die Entstehung des *angulare*, der *pterygoidea*, des *symplecticum*, des *opisthoticum* und *epioticum* und des Kammes des *supraoccipitale*. Bei den meisten Knochen ist die Entstehung von Apolamellen auf Muskel- und Bandansatz zum großen Teil zurückzuführen (vgl. Textfig. 8, 10, 14, 26, 29, 31, 38, 42, 43, 44). Ein Teil der Verknöcherungen des Visceralbogens ist bei *Cyclopterus* auf den Druck, den die Knorpelstücke bei der Bewältigung der Nahrung

auszuhalten haben, zurückzuführen, so namentlich *intermaxillare*, *dentale* und die *branchialia*. Der *vomer* kommt bei *Cyclopterus* in dieser Beziehung nur indirekt in Betracht. Er dient nicht zur Ergreifung der Nahrung wie bei anderen Teleostiern, sondern hat lediglich den Druck der diese Funktion übernehmenden Verknöcherungen des Prämaxillarbogens am Neurokranium zu tragen. Die *hyalia*, welche dem ganzen Schlundapparat den Halt geben, entstehen vornehmlich im Dienste des Muskelansatzes, der für die Bewältigung der Nahrung durch die Schlundknochen nötig ist. Auch die Schlundknochen selber entstehen an den Schlundknorpeln im engsten Zusammenhange mit Muskelzug. Ihr Hauptentstehungsgrund ist aber der Druck, den die zu verarbeitende Nahrung auf sie ausübt. Spezialausbildungen der Schlundverknöcherungen sind die bezahnten *pharyngalea*. Sie entstehen gleich den übrigen *branchialia*, wie im speziellen Teile gezeigt ist, perichondral und bilden von der perichondralen Urlamelle aus Apolamellen, die neben Muskelansatz zur Stütze der Zähne dienen (vgl. Textfig. 38—41). Diese Apolamellen bilden sich dann viel stärker aus als die Urlamelle. Das hat SCHMIDT (25) zu dem Fehlschluß geführt, daß eine Bestätigung der HERTWIGSchen Theorie hier vorliegt. Am *intermaxillare* entsteht der zahntragende, horizontale Ast später als die vertikale Urlamelle und von dieser aus. Am *dentale* ist die Urlamelle gleich bei ihrem Auftreten peri-, epi- und apochondral angelegt. Aber der apochondrale Teil zieht auch hier zunächst nicht unter den Zahnanlagen lang, sondern es bildet sich der die Zähne stützende Teil erst später von der Urlamelle aus. Die Zahnknochen des *Cyclopterus* sind spezielle Ausbildungen von Knochen, die an Teilen der Visceralbogen (*pharyngalea*, *dentale*) oder an Stelle von Knorpelstücken ehemaliger Visceralbogen (*intermaxillare*) entstehen. Der die Zähne tragende Teil dieser Knochen entsteht von der Urlamelle aus. Verknöcherungen des Neurokraniums treten bei *Cyclopterus* nicht in Beziehung zu Zähnen. Die HERTWIGSche Theorie findet in der Ontogenese des *Cyclopterus* keinen Beleg. Die Schwierigkeit einer Ableitung von Schädelknochen aus Zahnverknöcherungen bei Teleostiern und Ganoiden hat schon HERTWIG selber gesehen (10), und wie er auch andere (2, 31, 7, 23). HERTWIG stützte sich bei seiner noch heute allgemein anerkannten Theorie der Entstehung von Deckknochen aus Zahnsockelverschmelzungen auf seine Beobachtungen am *vomer*, *palatinum* und *operculare* des zeitig und stark verknöchern Urodelenschädels. Er sah hier Knochen ontogenetisch

direkt aus Zahsockelverschmelzung entstehen. Bei den Anuren, die sich durch ein starkes Knorpelkranium auszeichnen, mußte er dagegen schon feststellen, daß diese Knochen als selbständige Lamellen gebildet werden. Es bleibt also die Frage, ob nicht die ursprünglichere Art der Verknöcherung an den Formen mit gut ausgebildetem Knorpelkranium (Anuren und den meisten Fischen) zu suchen ist. Immerhin —, mögen auch die Zähne nicht direkt durch Sockelverschmelzung Knochen aufbauen, so üben sie doch da, wo sie auftreten, einen Druck auf ihre Unterlage aus, der zur Bildung von Knochen führen kann und bei *Cyclopterus* zur Bildung von starken Apolamellen führt. Einen ähnlichen, wenn auch schwachen Druck verursachen scheinbar auch die Hauptnerven auf die Kranialwandung bei ihrem Austritt aus der Schädelhöhle. Es spricht dafür die Tatsache, daß am Nervenaustritt die innere Lamelle dort auftretender Knochen oft früher erscheint und stärker ausgebildet ist als die äußere Lamelle (vergl. Textfig. 9). So geben auch Nervenaustritte den Anlaß zur Entstehung von Knochen. Es bilden sich am Austritt des *nervus trigeminus* + *facialis* das *alisphenoid*, des *nervus vagus* das *occipitale* und des *nervus olfactorius* das *praefrontale*. Eine Lamelle des *praefrontale* dient zugleich der Geruchsgrube und dem Nasalkanal als Stütze. Die kleinen, unscheinbaren *nasalia*, auch *turbinalia* genannt, dienen nicht dem Nasalkanal, sondern dem supraorbitalen Schleimkanal zum Schutz. Bei der Einschließung der Schleimkanäle handelt es sich bei *Cyclopterus* vornehmlich um Apolamellenbildungen. Schon VROLIK (30), M'MURRICH (16), ALLIS (1) und SAGEMEHL (22) wiesen darauf hin, daß nur der Bruchteil eines Knochens meist mit dem Schleimkanal in Beziehung steht¹⁾. Das ganze Knochenindividuum läßt sich daher nicht aus dem nur über einen Teil seiner Ausdehnung hinziehenden Schleimkanal begründen. Vielmehr ist die Einbettung der Sinneskanäle sekundär entstanden, wie auch FÜRBRINGER (4) an den Dipnoern konstatiert. Die den Schleimkanal umschließenden Knochenlamellen entwickeln sich auch bei *Cyclopterus* ontogenetisch nach den Urlamellen und in der überwiegenden Mehrzahl von ihnen aus. Unabhängig entstehen *nasale* und *orbitalia*. Ob das *nasale* als Apolamelle vom *ethmoid* aus phylo-

1) Am *squamosum* von *Exocoetus* fehlt die Beziehung zum Knochen ganz, hier wird der Schleimkanal von Schuppen eingeschlossen (13).

genetisch entstanden und selbständig geworden ist, ob die *orbitalia*, die nur teilweise die Funktion des Schleimkanalschutzes übernommen haben, ursprünglich Verknöcherungen am Knorpel gewesen sind, oder ob *nasalia* und *orbitalia* als dermale Schleimkanalknochen aufzufassen sind, kann die *Ontogenese* nicht entscheiden. Jedenfalls sind es keine integrierenden Knochenbestandteile des Wirbeltierschädels. Das *praecoperculum* scheint bei *Cyclopterus* nur sekundär die Aufgabe des Schleimkanalschutzes übernommen zu haben und ist wahrscheinlich wie die übrigen *opercula* von *radii* des Hyomandibularknorpels abzuleiten. Die Einhüllung der Schleimkanäle ist eine sekundäre Spezialerscheinung bei Fischen, die für die Entwicklung des Wirbeltierschädels ohne Bedeutung ist. Ursache zur Bildung integrierender Knochen des Teleostierschädels sind die Schleimkanäle nicht. Der Verlauf der Kanäle ist bei *Cyclopterus* folgender. Der supraorbitale Schleimkanal beginnt jederseits mit dem *nasale*, läuft über das *frontale*, wo er einen Ausführgang hat, zum *sphenoticum* und tritt kurz vor dem *squamosum* mit dem vereinigten Infraorbital-Mandibularkanal zusammen. Am Beginn des *squamosum* liegt sodann wieder ein Ausführgang. Etwas weiter hinten sind die beiden lateralen Kanäle durch den Occipitalkanal verbunden. Derselbe zieht über das vordere *supraoccipitale*, die *epiotica* und *parietalia* und tritt über den hinteren Teilen der *squamosa* in die Seitenkanäle ein, die nunmehr als Seitenlinien über den Körper lang nach hinten verlaufen. Der infraorbitale Schleimkanal beginnt am Hinterende des *orbitale I*, geht über *orbitale II* und den vorderen Teil des *orbitale III*, danach über das *postorbitale* und vereinigt sich, nachdem er vorher einen Gang an die Hautoberfläche geschickt hat, am *sphenoticum* mit dem Mandibularkanal, welcher über *dentale*, *articulare*, *praecoperculum* zum *sphenoticum* sich erstreckt. Alle diese Kanäle entstehen an der Hautoberfläche, wandern mehr oder weniger in die Tiefe und finden hier am Kranium eine feste Unterlage, die durch seitliche Einschließung mittels Apolamellen noch verstärkt werden kann (vgl. Textfig. 13, 14, 15 *sch.*).

ad III.

In der Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere ist eine dauernde Verstärkung des Kraniums zu beobachten. An Stelle eines vorübergehend auftretenden, dichtzelligen Stützelementes tritt der leistungsfähigere Knorpel oder die Kranialmembran. Der Knorpel entsteht aus besonders dichten Zellanhäufungen — bei einigen

Selachiern soll nach LUBOSCH (14a) Vorknorpel fehlen — durch Absonderung einer gemeinsamen Grundsubstanz. An Stellen besonderer Beanspruchung wird Knorpel und Kranialmembran durch Kalkablagerungen verstärkt. Die Festigkeit des Knorpels wird erhöht durch Einlagerung oder Auflagerung von Mineralien. Die Einlagerung ist die primitivere Art. Wir finden sie bei Selachiern und Knorpelganoiden, aber auch bei Knochenganoiden und Teleostern. Sie besteht in Einführung von Kalksalzen in die Interzellulärsubstanz. Die Knorpelzellen bleiben intakt (vgl. LUBOSCH, 14b). Bei den Selachiern kommt es zur Bildung regelmäßiger Kalkplatten, die dicht an oder auch unter der Knorpeloberfläche liegen. Die größte Leistungsfähigkeit wird in der Verstärkung des Knorpels bei Knochenganoiden und Knochenfischen erst erreicht durch Auflagerung von verkalkten Lamellen auf dem Knorpel. Schon bei den Teleostiern und dann in der ganzen Wirbeltierreihe wird der Knorpel selber durch diese Knochenbildung immer mehr verdrängt. Den Unterschied zwischen den Kalkplatten der Selachier und den Knochenlamellen der höheren Fische hat H. MÜLLER (15) nachgewiesen. Aber bei aller Verschiedenheit in Ort und Art der Ausbildung haben doch beide Verkalkungsprozesse das gemeinsam, daß sie von Zellen an der Knorpeloberfläche ausgehen, die auf einer gewissen embryonalen Stufe verharren. Die Eigenart des Knochens zeigt sich darin, daß er sich von seinem knorpeligen Boden emanzipiert, auch ohne die knorpelige Unterlage weiterwächst, ja den Knorpel, der ihm als Urboden gedient hat, durch seine große Leistungsfähigkeit überflüssig macht, so daß sich derselbe zurückbildet und schließlich dem Knochen allein den Platz läßt.

Ist die Kalkplattenauflagerung als Verstärkung eines schnell, lückenlos und starkwandig auftretenden Knorpelkraniums zu verstehen, so bedeutet die Knochenbildung die Befestigung und den Ersatz eines langsam, lückenhaft und schwachwandig entstehenden Knorpelkraniums. Bei dem letzteren Vorgange entstehen vom Perichondrium und der Kranialmembran aus Knochenlamellen, welche die zur Zeit der nötigen Verstärkung des Schädels vorhandenen, durch Membran ausgefüllten Lücken des Knorpelkraniums durch Knochen überbrücken und auch ohne knorpelige Grundlage fortwachsen. Gleichzeitig bedarf die schwache Knorpelbildung einer beschleunigten Verstärkung. Da die auf dem Knorpel liegende Perilamelle dieselbe bei der einseitigen Wachstumsmöglichkeit nicht liefern kann, entstehen von der (ursprüng-

lich dicht) auf dem Knorpel lagernden Knochenlamelle aus neue Lamellen, die sich von der Knorpeloberfläche entfernen (die Apolamellen), oder die Perilamelle hebt sich, um beiderseits Zuwachs erhalten zu können, vom Knorpel ab und wird zur Epilamelle. Auf diese Weise wird die (Kalk oder ähnliche Mineralien einlagernde und dadurch sehr widerstandsfähige) Lamelle immer unabhängiger vom Knorpel und macht schließlich seine ursprüngliche Grundlage überflüssig. Die beim Einsetzen der Verknöcherung vorhandenen Knorpelanlagen geben dabei die Grundlage für das Entstehen von Knochenzentren. Je lückenhafter das Primordialkranium wird, um so mehr erhalten wir bestimmt lokalisierte Knochenindividuen. Mit dem Zurücktreten des Knorpels in der Ontogenie werden die Knochen immer konstanter in der Wirbeltierreihe. An Stelle vieler, wechselnder, indifferenten Verknöcherungen treten weniger zahlreiche, bestimmte (homologe), konstante Knochen (vgl. auch FÜRBRINGER 4, S. 434). Zug- und Druckwirkung allein können wohl die Entstehung von Knochenlamellen, aber nicht die Lokalisierung regelmäßig auftretender Knochenindividuen erklären. Letztere wird erst verständlich durch die Berücksichtigung der knorpeligen Grundlage, von der aus die Knochen entstehen.

Aus einer gewissen Übereinstimmung der Anlage und Ausdehnung des Knorpelkraniums zur Zeit der Knochenentstehung bei den Knochenfischen — soweit dieselbe bekannt ist: *Esox* (31), *Salmo* (26 u. 5 c), *Gobius*, *Anchois*, *Atherine* (19), *Gasterosteus* (27), *Exocoetus* (13), *Cyclopterus* (28), *Syngnathus* (16), *Cyprinus* (17), *Clupea* (21), vgl. auch *Lepidosteus* (18 u. 29) — erklärt sich das bestimmte Auftreten homologer Knochen. Diese Übereinstimmung ist weniger groß, wo zeitig geschlossene Knorpelmassen auftreten, konstant, wo nur schmale Knorpelstreifen liegen. So finden wir an der zeitig und einheitlich verknorpelnden Gehörkapsel eine ziemliche Mannigfaltigkeit wechselnder Knochen. Je nach Ausdehnung des *squamosum* kommt es oft nicht zur Ausbildung eines *prooticum* (so auch bei *Cyclopterus*), oder das *opistoticum* fehlt, auch die Bildung des *sphenoticum* kann unterbleiben. Zweck dieser Verknöcherungen ist die Verstärkung des Knorpels der *capsula auditoria* am Hyomandibularansatz mit seiner Muskulatur und an Ansatzstellen von Rückenmuskulatur. Alle diese Funktionen kann in wechselnder Ausdehnung das *squamosum* übernehmen. Bei *Cyclopterus* entsteht entsprechend dem vorderen Ansatz des Hyomandibularknorpels das *sphenoticum*, entsprechend dem hinteren

Ansatz desselben Knorpelstückes das *squamosum* und am Ansatz seitlicher Rückenmuskulatur das *opistoticum*. Regelmäßiger ist bei den Knochenfischen das Auftreten der *alisphenoidca* an den Knorpelkommissuren zwischen *parachordalia* und *processi post-orbitales* (vgl. Studie I, Textfig. 8 u. 9), der *epiotica* am Übergänge des *tectum synoticum* in die Gehörkapseln und der *parietalia*¹⁾ am Übergänge des dorsalen Randes der Gehörkapseln in die Postorbitalfortsätze. Konstant ist die Lokalisierung des den *Ganoiden* fehlenden *supraoccipitale* (mit seinem möglicherweise einem Dornfortsatz entsprechenden Kamme) am medialen Vorderende des *tectum synoticum*, dort wo die *pila occipitalia* verschmelzen. Am Boden der Occipitalpfeiler entsteht bei den meisten Teleostiern wirbelartig das *basioccipitale*. An den zum Vagusaustritt dienenden Lücken zwischen Occipitalpfeiler und Gehörkapsel treten übereinstimmend bei Knochenfischen die *exoccipitalia* auf. Entsprechend den Unterschieden in der Hebung des Gehirns sind die Verknöcherungen am Boden des Neurokraniums wechselnd ausgebildet. Am Hypophysenloch entsteht das *parasphenoid* von der Vereinigung der *trabeculae* (in die *trabeculae communes*) aus. Da bei *Cyclopterus* die Ausbildung eines *septum interorbitale* unterbleibt, kommt es nicht zur Anlage eines *orbito-* und *basisphenoid* wie bei der Mehrzahl der Fische. Das Rostrum dient dem *vomer*, das Präethmoidalhörn (*cornu trabecularum*) dem *ethmoid*, die Parethmoidalhörner den *praefrontalia* und die Epiphysalknorpel mit ihren *taeniae* den *frontalia* als Grundlage und Ausgangspunkt der Verknöcherung. Bei *Cyclopterus* entstehen die konstanten Knochen des Neurokraniums an markanten Stellen des Knorpelkraniums. Hat der Knochen den Knorpel in der Ausbildung überholt, so können die Knochen auch an den entsprechenden Punkten der vorknorpeligen Anlage desselben entstehen, wie teilweise das *squamosum* bei *Salmo*. Noch schärfer ausgesprochen als am Neurokranium ist die Abhängigkeit der Knochenindividuen von der Ausbildung des Knorpels an den Knorpelstücken der Visceralbogen. Die Knochen entsprechen hier teils einfach den Knorpelstücken „als Knorpelhüllen, die in Knochenlamellen bestehen“, so die *branchialia*, das *urohyale*, *stylohyale*, oder sie treten „an

1) Die Funktion der nicht an so exponierten Stellen entstehenden *parietalia* kann bei Knochenfischen von den *frontalia* mit übernommen werden (z. B. *Gobioiden*); vgl. auch das *fronto-parietale* der *Dipnoer*.

Stelle von Knorpelstücken“ auf, wie die bei Selachiern knorpelig ausgebildeten *radii*, teils entstehen sie an besonders exponierten Stellen dieser Knorpel, so die beiden *basihyalia* an der Innen- und Außenkante des Basihyalknorpels; das *cerato-* und *epihyale* vorn und hinten am sogenannten Keratohyalknorpel, der ursprünglich zwei Knorpelkernen entspricht; ebenso das *hyomandibulare* und *symplecticum* an dem oberen Teil des Hyomandibularknorpels und an dem *processus symplectiformis*; das *palatinum*, *metapterygoid* und *quadratum* am vorderen, hinteren und unteren Fortsatze des Palatoquadratknorpels; das *dentale* vorn, das *articulare* am Gelenk und das *angulare* am hinteren Fortsatze des MECKELschen Knorpels. Das *pterygoid* und *entopterygoid* liegen nicht an so exponierten Stellen des Palatoquadratknorpels. Ihr Erscheinen ist daher bei Teleostiern starkem Wechsel unterworfen. Sie können mit dem *palatinum* verschmelzen oder ganz fehlen, so daß ihre Funktion das *palatinum* mit übernimmt. Bei *Cyclopterus* sind sie als selbständige Knochen ausgebildet. Wie weit *intermaxillare* und *maxillare* Knorpelstücken des Prämaxillarbogens entsprechen, läßt sich nicht entscheiden, da wir die ursprüngliche Gestaltung des Bogens noch nicht kennen. Ein durch spezielle Anpassung noch mehr verschleiertes Bild des phylogenetischen Ursprungs bieten uns die *opercula*, die möglicherweise von *radii* abstammen. Ihr ontogenetisches Erscheinen als schmale, dem Hyomandibularknorpel anliegende Lamellen spricht sehr dafür. Ob die *orbitalia* und die *nasalia* von Verknöcherungen des Knorpelkraniums abstammen oder Dermalverknöcherungen vorstellen, ist nicht zu entscheiden. Ihre Funktion ist teilweise unklar und wechselnd, ihr Erscheinen wechselreich und vielgestaltig, ihre Bedeutung als integrierende Schädelknochen gering. Wenn wir auch in diesen Fällen eine Wechselbeziehung zwischen Knorpelkranium und Knochen nicht feststellen können, so ist doch die Bedeutung des Primordialkraniums für die Entstehung der Knochenindividuen augenscheinlich. **Zur Erklärung des regelmäßigen Auftretens homologer Knochen bei verwandten Gruppen muß die Anlage des Knorpelkraniums berücksichtigt werden.** Die auf Druck und Zug allein beruhenden gleichen Organisationsverhältnisse können uns das übereinstimmende Erscheinen von Knochenlamellen, **nicht aber das Auftreten von Knochenindividuen erklären**, welche mit ihren Lamellen die verschiedensten Funktionen übernehmen und ursprünglich verschiedene Knochenanlagen in sich vereinen. Mag der Knorpel auch nur vorübergehende Bedeutung in der Wirbel-

tierreihe haben; um zum Verständnis homologer Knochenbildung zu gelangen, wird er berücksichtigt werden müssen.

Wenn ich hier den Wert der knorpeligen Grundlage für die Knochenbildung betont habe, so soll damit lediglich die Bedeutung des Primordiakraniums für die Lokalisierung von Knochenindividuen hervorgehoben werden. Wenn ich ferner gezeigt habe, daß die Entstehung der Knochenlamellen bei *Cyclopterus* und anderen Teleostiern die Möglichkeit einer Abdrängung der Perilamelle zur Epilamelle und das Bestreben der Urlamelle, von ihrem Mutterboden als Apolamelle fortzuwachsen, aufweist, so soll damit durchaus keine allgemeingültige Ableitung aller Verknöcherungen von der ursprünglichen Hülle des Gehirns und den Visceralanlagen gegeben werden. Die Tatsache der dermalen Herkunft gewisser Verknöcherungen bleibt unangetastet. **Es fragt sich nur, wie weit diese dermalen Verknöcherungen bestimmend sind für die Bildung integrierender Knochen der Wirbeltiere.** Diese Frage ist durchaus noch nicht entschieden. Die HERTWIGSche Theorie ist eine zur Zeit sehr brauchbare Hypothese, aber kein Dogma, das zu beweisen die Pflicht jeder ontogenetischen Arbeit wäre¹⁾. Die Frage, ob dermatogene Verknöcherungen dauernde oder nur vorübergehende Bedeutung in der Entwicklung der Wirbeltierknochen haben, ist heute ebensowenig gelöst wie die, wie weit die Schädelknochen Autochthonen an der ursprünglichen Hülle des *cerebrum* und den Uranlagen der Visceralbogen sind, wie etwa die Verknöcherungen der Wirbel und die Rippen. **Solange diese Frage nicht gelöst ist, ist die scharfe Gruppierung einer ganz bestimmten Anzahl von Schädelknochen unter dem Begriff dermatogen und dem Namen Deckknochen kaum haltbar.** So sehr auch die paläozoologische Tatsache, daß die Dermalverknöcherungen zuerst da waren, für eine Ableitung der Knochen von Hautverknöcherungen spricht, die vergleichende Anatomie und Ontogenie zeigt uns gerade bei Fischen immer wieder das Gegenteil. Zugleich stellt sie uns vor die Schwierigkeit, denselben Knochen bald dermatogen, bald chondrogen bezeichnen zu müssen, wie z. B. *opistoticum*, *squamosum*, *ethmoid* und andere. Sicherlich verfehlt ist es, augenscheinlich phylogenetisch und teilweise ontogenetisch vorknorpelig oder knorpelig präformierte Verknöcherungen, wie z. B.

1) Wie schwierig das manchmal ist, hat HERTWIGS Schüler WALTHER am Hecht erfahren, bei dem wie bei *Cyclopterus dentale* und *articulare* zum Teil perichondral auftreten.

die *radii*, als Deckknochen zu bezeichnen, nur weil sie nicht auf Knorpel entstehen. Zum Schluß sei noch einmal darauf hingewiesen, daß eine mehr oder weniger dichte Auflagerung auf dem Knorpel unmöglich für vollkommen heterogenen Ursprung entscheidend sein kann. Es darf das mehr oder weniger innige Verhältnis der Urlamelle zum Knorpel nicht als trennendes Merkmal zwischen dermatogener und chondrogener Herkunft eines Knochens hingestellt werden. Entscheiden kann hier nur die Fülle vergleichend ontogenetisch gewonnener Resultate, die noch aussteht. Die vergleichende Ontogenie muß die vergleichende Anatomie ergänzen.

Abkürzungen.

<i>a.</i>	= Auge.	<i>im.</i>	= intermaxillare.
<i>ach.</i>	= achondral.	<i>imk.</i>	= Intermaxillarknorpel.
<i>al.</i>	= alisphenoid.	<i>iop.</i>	= interoperculum.
<i>an.</i>	= angulare.	<i>k.</i>	= Knochenlamelle.
<i>apl.</i>	= Apolamelle.	<i>m.</i>	= maxillare.
<i>art.</i>	= articulare.	<i>m.a.</i>	= macula acustica.
<i>b.</i>	= Blasenknorpel.	<i>mp.</i>	= metapterygoid.
<i>ba.</i>	= Band.	<i>mu.</i>	= musculus.
<i>bh.</i>	= basihyalia.	<i>n.</i>	= nasale.
<i>bl.</i>	= Blutgefäße.	<i>n.ol.</i>	= nervus olfactorius.
<i>bo.</i>	= basioccipitale.	<i>n.tr.</i>	= nervus trigeminus.
<i>c.</i>	= Chorda.	<i>n.v.</i>	= nervus vagus.
<i>c.a.</i>	= capsula auditoria (perio- tischer Knorpel).	<i>o.</i>	= Osteoblasten.
<i>c.c.</i>	= cavum cranii.	<i>oo.</i>	= opistoticum.
<i>ce.</i>	= cerebrum.	<i>op.</i>	= operculum.
<i>cem.</i>	= Cerebralmembran.	<i>or^I</i>	= orbitale I.
<i>ch.</i>	= ceratohyale.	<i>p.</i>	= parachordalia.
<i>c.m.</i>	= cartilago Meckeli.	<i>pa.</i>	= parietale.
<i>co.</i>	= corium.	<i>pal.</i>	= palatinum.
<i>ct.</i>	= cornu trabecularum (Prä- ethmoidalhörn).	<i>p.a.</i>	= processus antorbitalis.
<i>d.</i>	= dentale.	<i>pc.</i>	= Perichondrium.
<i>e.</i>	= ethmoid.	<i>pf.</i>	= praefrontale.
<i>enl.</i>	= Endolamelle.	<i>ph.i.</i>	= pharyngale inferius.
<i>enp.</i>	= entopterygoid.	<i>ph.s.</i>	= pharyngale superius.
<i>eo.</i>	= epioticum.	<i>pl.</i>	= Perilamelle.
<i>ep.</i>	= Epiphyse.	<i>po.</i>	= postorbitale.
<i>eph.</i>	= epihyale.	<i>pp.</i>	= praeoperculum.
<i>epk.</i>	= Epiphysalknorpel.	<i>p.p.</i>	= processus postorbitalis.
<i>epid.</i>	= Epidermis.	<i>pq.</i>	= Palatoquadratknorpel.
<i>epl.</i>	= Epilamelle.	<i>ps.</i>	= parasphenoid.
<i>etk.</i>	= Ethmoidalknorpel.	<i>pt.</i>	= posttemporale.
<i>ex.</i>	= exoccipitale.	<i>pte.</i>	= pterygoid.
<i>fa.</i>	= Faserstützgewebe.	<i>q.</i>	= quadratum.
<i>f.</i>	= frontale.	<i>r.b.</i>	= radii branchiostegi.
<i>g.</i>	= Gefäße.	<i>s.</i>	= symplecticum.
<i>gb.</i>	= Geruchsblase.	<i>sc.</i>	= Skleralring.
<i>h.</i>	= Hypophyse.	<i>sch.</i>	= Schleimkanal.
<i>hk.</i>	= Hyomandibularknorpel.	<i>sh.</i>	= stylohyale.
		<i>s.i.</i>	= septum interorbitale.
		<i>so.</i>	= supraoccipitale.

<i>sop.</i> = suboperculum.	<i>t.p.</i> = taeniae postorbitales.
<i>sp.</i> = sphenoticum.	<i>t.s.</i> = tectum synoticum.
<i>sq.</i> = squamosum.	<i>u.</i> = urohyale.
<i>t.</i> = trabeculae.	<i>v.</i> = vomer.
<i>t.c.</i> = trabeculae communes.	<i>W.</i> = Wirbel.
<i>t.a.</i> = taeniae antorbitales.	<i>Z.</i> = Zahn.
<i>t.m.a.</i> = taenia media anterior.	<i>Za.</i> = Zahnanlage.
<i>t.m.p.</i> = taenia media posterior.	

Literaturverzeichnis.

Die Literatur deckt sich größtenteils mit der des I. Teiles meiner Studien. Ich verweise demnach auf die dort gemachten Angaben. Hier sollen nur diejenigen Arbeiten angeführt werden, welche im Texte erwähnt sind.

- 1) ALLIS, E. PH.,
 - a) On the Morphology of certain Bones of the Cheek and Snout of *Amia calva*. Journ. of Morph. 1898, Vol. XIV.
 - b) On certain Homologies of the Squamosal, Intercalar, Exoccipitale and Extrascapular Bones of *Amia calva*. Anat. Anz. 1899, Vol. XVI.
- 2) CARLSSON, A., Über die Zahnentwicklung bei einigen Teleostiern. Morph. Jahrb. (Anat. Abt.) 1895, Bd. VIII.
- 3) FRIEDMANN, E., Beiträge zur Zahnentwicklung der Knochenfische. Morph. Arb. 1897, Bd. VII.
- 4) FÜRBRINGER, K., Morphologie des Skeletts der Dipnoer usw. Denksch. Med.-Nat. Ges. Jena 1904, Bd. IV.
- 5) GAUPP, E.,
 - a) Alte Probleme und neuere Arbeiten über den Wirbeltierschädel. Anat. Hefte 1900, Bd. II, H. 10.
 - b) Zur Entwicklung der Schädelknochen bei den Teleostiern. Verh. Anat. Ges. Heidelberg 1903.
 - c) Die Entwicklung des Kopfskeletts in Hertwigs Handbuch der Entwicklungslehre 1906, 3^{II}.
- 6) GEGENBAUR, C.,
 - a) Über die Bildung des Knochengewebes. 1. Teil. Jen. Zeitschr. 1864, Bd. I.
 - b) Über die Bildung des Knochengewebes. 2. Teil. Jen. Zeitschr. 1867, Bd. III.
 - c) Über primäre und sekundäre Knochenbildung mit besonderer Beziehung auf die Lehre vom Primordialkranium. Jen. Zeitschr. 1867, Bd. III.
 - d) Grundzüge der vergleichenden Anatomie, 2. Aufl. Leipzig 1870.
 - e) Über das Kopfskelett von *Alepocephalus rostratus*. Morph. Jahrb. 1878, Suppl.-Bd. IV.
 - f) Vergleichende Anatomie I. Leipzig 1898.

- 7) GÖLDI, A., Kopfskelett und Schultergürtel von *Loricaria cataphracta*, *Ballistes capriscus* und *Accipenser ruthenus*. Jen. Zeitschr. 1884, Bd. XVII.
- 8) HARRISON, R. G., Ectodermal or Mesodermal Origin of the Bones of Teleosts. Anat. Anz. 1895, Bd. X.
- 9) HASE, A., Studien über das Integument von *Cyclopterus lumpus*. Jen. Zeitschr. 1911, Bd. XLVII.
- 10) HERTWIG, O., Über das Zahnsystem der Amphibien. Bonn 1874.
- 11) JAECKEL, O., Über den Bau des Schädels. Verh. Anat. Ges. Greifswald 1913.
- 12) KÖLLIKER, A., Allg. Betrachtungen über die Entstehung d. knöchernen Schädels der Wirbeltiere. Ber. Zool. Anst. Würzburg 1847/48, H. 2.
- 13) LASDIN, W., Die Entwicklung des Schädels von *Exocoetus*. Travaux Soc. Imp. Nat. Petersbourg 1913, Bd. LXIV.
- 14) LUBOSCH, W.,
 - a) Entwicklung des Knorpelgewebes usw. Biol. Zentralblatt Leipzig 1909, Bd. XXIX.
 - b) Anpassungserscheinungen bei der Verkalkung des Selachierknorpels. Anat. Anz. 1910, Bd. XXXV.
- 15) MÜLLER, HEINR., Über die Entwicklung der Knochensubstanz. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1858, Bd. IX.
- 16) M'MURRICH, J. P., Osteol. and Devel. of *Syngnathus*. Quart. Journ. Micr. Sc. 1883, Bd. XXIII.
- 17) NUSBAUM, J., Entwicklungsgeschichte und vergleichende Beurteilung der Occipitalregion und WEBERSchen Knöchelchen. Anat. Anz. 1908, Bd. XXXII.
- 18) PARKER, W. K.,
 - a) On the structure and development of the skull in the salmon. Phil. Trans. Roy. Soc. London 1873, Vol. CLXIII.
 - b) On the structure and development of the skull in the *Lepidosteus osseus*. Phil. Trans. Roy. Soc. London 1882, Vol. CLXXIII.
 - c) PARKER and BETANY, Morphologie des Schädels, deutsch von VETTER 1879.
- 19) POUCHET, G., Développement du squelette des Poissons osseux. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie 1875, 1878, Vol. XI et XIV.
- 20) RÖSE, C., Über die Zahnentwicklung der Fische. Anat. Anz. 1894, Bd. IX.
- 21) RYDER, J. A., Development of osseus Fishes. U. S. Fish. Commission 1885.
- 22) SAGEMEHL, M., Beiträge zur vergleichenden Anatomie
 - a) I. Kranium von *Amia calva*. Morph. Jahrb. 1884, Bd. IX.
 - b) III. Kranium der Characiniden. Morph. Jahrb. 1885, Bd. X.
 - c) IV. Kranium der Cypriniden. Morph. Jahrb. 1891, Bd. XVII.
- 23) SCHLEIP, W., Entwicklung der Kopfknochen bei Lachs und Forelle. Inaug.-Diss. Freiburg i. Br. 1903.

- 370 Eduard Uhlmann, Stud. z. Kenntn. d. Schädels v. *Cycl. lump.* L.
- 24) SCHMID-MONARD, C., Die Histogenese des Knochens der Teleostier. Zeitschr. wiss. Zool. 1883, Bd. XXXIX.
- 25) SCHMIDT, B., Das Gebiß des *Cyclopterus lumpus*. Jen. Zeitschr. 1913, Bd. XLIX.
- 26) STÖHR, P., Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfskelettes der Teleostier. Festschr. III. Säkularfeier der A. J. Maximiliana Würzburg. Leipzig 1883.
- 27) SWINNERTON, H., A contribution to the Morphology of the Teleostean Head Skeleton, based upon a Study of the Developing Skull of the Tree-spined Stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). Quart. Journ. of Micr. Sc. N. S. 1902, Vol. XLV.
- 28) UHLMAANN, E., Studien zur Kenntnis des Schädels von *Cyclopterus lumpus*; I. Teil: Morphogenese des Schädels. Jen. Zeitschr. 1921, Bd. LVII.
- 29) O. VEIT,
a) Besonderheiten am Primordialkranium von *Lepidosteus osseus*. Anat. Hefte 1907, Bd. XLIII.
b) Die Entwicklung des Primordialkraniums von *Lepidosteus osseus*. Anat. Hefte 1911, Bd. XXXXIII.
- 30) VROLIK, A. J., Studien über die Verknöcherung und die Knochen des Schädels der Telostier. Nied. Arch. f. Zool. 1871/73, Bd. I.
- 31) WALTHER, J., Die Entwicklung der Deckknochen am Kopfskelett des Hechtes. Diss., Jena 1882.
- 32) WIJHE, J. VAN, Über das Visceralskelett und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und von *Ceratodus*. Nied. Arch. f. Zool. 1879—82, Bd. V.
-

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. 2. Teil: Entstehung der Schädelknochen. 315-370](#)