

2. Zur Ontogenese des Kopfes der Plattfische.

Von Hugo Mayhoff.

(Aus dem Zoologischen Institut Marburg.)

eingeg. 28. Oktober 1913.

Der Prozeß der Augenwanderung, der in der Ontogenese der Plattfische (Heterosomata) sich abspielt, hat seit seiner Entdeckung durch van Beneden (1853), Malm (1854, 1868), Steenstrup (1864, 1876) zu wiederholter Diskussion Anlaß gegeben, die auch gegenwärtig noch nicht als geschlossen betrachtet werden darf. Während die Morphologie des erwachsenen Plattfischkopfes durch Traquair (1865) eine mustergültige Darstellung gefunden hat, während andererseits durch die systematischen Meeresforschungen der letzten 25 Jahre die Kenntnis von den äußeren Metamorphosen der Plattfischlarven außerordentlich gefördert worden ist, sind die Angaben über die inneren Umbildungen des larvalen Plattfischkopfes in hohem Grade widersprechend geblieben. Insbesondere ist es bisher nicht möglich, zu beurteilen, inwieweit diese Vorgänge bei verschiedenen Gruppen der Plattfische übereinstimmend verlaufen.

Agassiz (1878) hat zuerst 2 Modi oder Haupttypen der Plattfischmetamorphose unterschieden, die in anatomischer und, wie sich neuerdings deutlich herauszustellen scheint, auch in bionomischer Hinsicht scharf auseinander gehalten werden können.

Bei den Formen des ersten, weiter verbreiteten Typus wandert das blindseitige Auge auf die Augenseite hinüber vor der Spitze der Rückenflosse, ehe diese bis auf den Vorderkopf vorwächst; dies wurde zuerst von van Beneden und von Malm bei *Pleuronectes* und *Rhombus* festgestellt und ist gegenwärtig bei 27 Arten nachgewiesen, die sich auf die Unterfamilien der Rhombinae¹, Paralichthyinae², Pleuronectinae und Soleinae verteilen. Giard (1877), Marshall (1886), Perrier (1903) haben mit Recht diesen Typus als ursprünglich gedeutet. Bei dem zweiten, zuerst von Steenstrup beobachteten Typus hat die vorwachsende Rückenflosse vor der Augenwanderung das Ethmoidskellett erreicht, und das Auge muß unter der Flossenbasis seinen Weg nehmen. Die hierher gehörigen Plattfischlarven waren als *Bibronia*, *Peloria* (Cocco 1844), *Bascanius* (Schiodte 1868) und unter dem irreführenden Namen *Plagusiae* (Steenstrup 1864, 1876, Agassiz 1878) beschrieben, bis

¹ Rhombinae, Kyle 1900, 1913 = Bothinae, Regan 1910 = Psettinae, Jordan et Evermann 1898.

² Paralichthinae, Regan 1910, Kyle 1913 = Hippoglosso-Rhombinae, Kyle 1900.

Emery (1884) und Raffaele (1888) ihre systematische Stellung bestimmten³; ein weiteres Beispiel desselben Typus fand Ehrenbaum (1896) in *Arnoglossus laterna* (Walb.); eine Fülle von Licht hat für die Systematik und Bionomie dieser interessanten Formen eine vor kurzem erschienene, umfassende Arbeit Kyles (1913) gebracht: sie stellt den Durchtritt des rechten Auges unter der Rückenflosse bei etwa 10 *Arnoglossus*- und *Platophrys*⁴-Arten und bei 3 *Symphurus*⁵-Arten fest. Bei ersteren ist das beschleunigte Wachstum des kopfständigen Vorderendes der Rückenflosse verknüpft mit einer mächtigen Längenentfaltung ihres zweiten Strahles, der als transitorischer »Dorsalentakel« die Rolle eines typischen Larvenorgans spielt; bei letzteren betrifft eine analoge, transitorische Verlängerung die fünf ersten Strahlen der Rückenflosse. Der 2. Typus Agassiz' wäre damit beschränkt auf die Unterfamilien der Platophryinae⁶ und Cynoglossinae; oder richtiger gesagt — denn das ergibt sich aus der entfernten Verwandtschaft beider Gruppen — in beiden Stammeslinien muß unabhängig, konvergent der Durchtritt des Auges zur ontogenetischen Notwendigkeit geworden sein. Nach dem Verhalten der Rückenflosse zum Auge sind also in Zukunft nicht nur zwei, sondern drei Modi der Augenwanderung zu unterscheiden: ein primärer und zwei sekundäre, deren einer bei den Platophryinen, deren zweiter bei den Cynoglossinen sich herausgebildet hat.

Der Bau des Kopfes ist bei den Larven der Cynoglossinen anatomisch bisher noch nicht untersucht⁷; für den Platophryinen-

³ *Bibronia ligulata*, Cocco 1844 = *Ammopleurops* Gthr. 1862 sp.? — *Peloria heckeli*, Cocco 1844 = *Rhomboidichthys podas* (Delaroche 1809).

⁴ *Platophrys*, Swainson 1839 = *Rhomboidichthys*, Bleeker 1856 = *Bothus*, Rafinesque 1810, Steindachner 1868, Kyle 1913. Jugendformen = *Peloria*, Cocco 1844 e. p. = *Plagusia*, Steenstrup 1864, 1876, Agassiz 1878.

⁵ *Symphurus*, Rafinesque 1810, Jordan et Everm. 1898, Kyle 1913 = *Plagusia* (Browne 1756) Cuvier 1829, Bonaparte 1833 (nec Latreille 1806 nec Steenstrup 1864, 1876, Agassiz 1878) = *Plagusia*, Bonaparte 1846 = *Aphoristia*, Kaup 1858 = *Ammopleurops*, Günther 1862. Jugendform *Bibronia* Cocco 1844 = *Peloria* Emery err. (nec Cocco 1844) 1884.

⁶ Platophryinae Regan 1910 = Bothinae Kyle 1913. Trotz der überzeugenden Ausführungen Kyles, betreffend die Priorität von *Bothus* Rafin., glaube ich vorläufig *Platophrys* — Platophryinae vorziehen zu sollen, da bei diesen Bezeichnungen Zweifel über die gemeinten Gruppen nicht oder doch nicht in dem Maß möglich sind, wie sie den Namen *Bothus* — Bothinae anhaften: s. Anm. 1.

⁷ Es ist zu hoffen, daß diese Lücke bald von der auf ein reiches mediterranes Material gestützten Untersuchung ausgefüllt werde, die Kyle (1913) in Aussicht stellt. — Der Ausdruck Larve wird hier im Sinne Ehrenbaums, Cunninghams, Fabre-Domergues für alle Stadien gebraucht, die noch nicht den Habitus der erwachsenen Form erreicht haben; Holt, Petersen, Kyle u. a. beschränken ihn enger und nennen alle Jugendformen bereits postlarval, die den Dottersack resorbieren haben. Mit Rücksicht darauf, daß typische larvale, transitorische Organe gerade in der »postlarvalen Periode« erst gebildet werden, scheint der erstere Gebrauch vorzuziehen zu sein. Wollte man die letztere Definition durchführen, so wären

Typus liegen Angaben vor von Steenstrup (1864, 1876), Agassiz (1878), Pfeffer (1886, 1894); am besten bekannt ist der primitive Typus durch Malm (1868), Agassiz (1878), Thilo (1901), Williams (1902), Fabre-Domergue und Biéatrix (1905). Leider erlauben aber, abgesehen von ihren vielfach gegensätzlichen Auffassungen, fast alle diese vorhandenen Berichte schon deshalb untereinander keinen sicheren Vergleich, weil die Untersuchungstechnik nicht als ausreichend angesehen werden kann. Wo die Aus- und Rückbildung zartester hyaliner Knorpel- und Knochenpartien an Schädeln von 1,5—5 mm Gesamtlänge in Frage stehen, dürften von Präparationen unter der Lupe oder vom Studium lebender oder in toto aufgehellter Objekte bestenfalls allein die positiven Befunde verwertbar sein; gerade die negativen sind umstritten. Die einzige Darstellung, die sich auf Schnittserien stützt (Williams), hat sich fast ausschließlich auf Rekonstruktionen des Knorpelskelettes der ethmo-orbitalen Region beschränkt.

Hier sollen die Ergebnisse einer seit längerer Zeit durchgeführten Untersuchung mitgeteilt werden, deren Ziel in erster Linie war, die genetischen Beziehungen zwischen dem primitiven und dem Platyphryinen-Typus der Metamorphose des Plattfischkopfes zu prüfen. In Querschnittserien untersucht wurden 11 Stadien von *Pleuronectes platessa* L., *limanda* L., *flesus* L. und 5 Stadien von *Arnoglossus laterna* (Walbaum). Das Material stammte aus der Nordsee und war größtenteils von der Kgl. Biologischen Anstalt auf Helgoland konserviert. Es stellte sich als wünschenswert heraus, die Entwicklung des gesamten Kopfskelettes zu verfolgen, um für den Vergleich sowohl beider Typen untereinander als mit der Ontogenese symmetrischer Teleostier eine breitere Basis zu gewinnen; dann war vor allem der Ausbildung der Hautsinneskanäle nachzugehen, die seitens der oben genannten ontogenetischen Darstellungen durchaus unberücksichtigt gelassen war⁵; daneben ergaben die Wachstumsprozesse der Augenmuskeln, des Hirns, der Sinnesorgane Gesichtspunkte, die für das Verständnis der »Mechanik« der Augenwanderung von prinzipieller Bedeutung zu sein scheinen.

Betreffs eingehenderer Begründung und Abbildung der hier mitgeteilten Befunde, sowie näherer Auseinandersetzung mit der Literatur sei auf meine ausführliche Darstellung verwiesen, deren Veröffentlichung vorbereitet wird. (Des beschränkten Raumes halber sind am Schluß dieser Zeilen außer den Arbeiten von Williams und von Kyle, die in anatomischer und in systematischer Hinsicht als letzte das in Frage

auch die Kaulquappen der Anuren und was nicht sonst noch (?) als »Postlarvae« zu bezeichnen.

⁵ Darauf muß hingewiesen werden gegenüber den Folgerungen, die neuerdings Regan (1910) aus Williams Schweigen gegen Traquair abgeleitet hat.

stehende Gebiet ausgreifend behandeln, nur solche Arbeiten aufgeführt, die aus deren Literaturverzeichnissen nicht zu ersehen sind.)

Das Primordialcranium von *Pleuronectes* vor der Augenwanderung entfernt sich wenig von dem für andre Teleostier (*Solea*, *Gasterosteus*, *Rhodeus*, *Cyprinus*, *Esox*, *Salmo*) mehr oder minder vollständig bekannten Entwicklungsgang. Die Chordaspitze reicht rostral anfangs bis in eine sehr enge Fenestra hypophyseos hinein, weicht aber infolge des stärkeren Wachstums der seitlichen Schädelteile (z. T. wie es scheint auch unter terminaler Reduktion) immer weiter rückwärts und endigt während der Augenwanderung in gleicher Höhe mit der Macula acustica sacculi. Rostral von ihr schließt eine sekundäre interparachordale Verknorpelung den Schädelboden. Von den relativ massigen Parachordalia aus erheben sich auf dem jüngsten untersuchten Stadium (*Pl. platessa* 7 mm) selbständig hinter dem Vagusaustritt die Occipitalpfeiler. Von jeder Ohrkapsel besteht gleichzeitig nur die kräftige vordere basikapsuläre Knorpelcommissur hinter dem Austritt des N. facialis und ein von dieser aus weit laterocaudal ausladender periodischer Abschnitt. Die weitergreifende Verknorpelung bildet eine schmale präfaciale Knorpelbrücke, die laterale Ohrkapselwand und zwischen den Nn. glossopharyngeus und vagus eine breite hintere basikapsuläre Commissur. Indem die letztere mit dem Occipitalpfeiler verschmilzt, wird der N. vagus in einen Knorpelkanal eingeschlossen; dadurch, daß die verschmolzene Knorpelmasse sich zugleich dorsomedianwärts entfaltet, entsteht über dem Nachhirn ein Pectum synoticum. Ventral von der Labyrinthblase erhält sich eine Zeitlang eine weite Fenestra basicapsularis, an deren caudalem Rande der N. glossopharyngeus austritt. Später verknorpelt, den Nerven in ein eignes Foramen schließend, auch diese Fläche des Primordialcraniums vollständig und wölbt sich ventralwärts zur dünnwandigen Bulla acustica saccularis aus. Schließlich sind vor der Augenwanderung mit dem knorpeligen Dach der Ohrkapsel und den als solide Massen entwickelten Laepta semicircularia alle knorpeligen Teile der caudalen Schädelhälfte in voller Ausdehnung erschienen; an der verdickten Ventralwandung der vorderen Partie der Ohrkapsel — der anfänglichen Commissura basicapsularis anterior — hat sich eine tiefe Pfanne für den Gelenkkopf des Hyomandibulare herausgebildet. Nach vorn gehen die Parachordalia in die schlankeren Trabeculae über, die in spitzem Winkel zusammenstoßend seitlich die Fenestra hypophyseos begrenzen. Sie setzen rostral sich fort in einen dorsoventral abgeplatteten Stab, der die ganze Länge der Orbitalregion durchzieht. Diese Trabecula impar entspricht den verschmolzenen vorderen Abschnitten der Trabekeln anderer Teleostier; daß sie jedoch ontogenetisch noch durch Verschmelzung paariger Knorpel entstehe, ist für die Pleuro-

nectiden auszuschließen. Ihr Vorderende ist verbreitert zu einer anfangs kaum, später ziemlich scharf caudalwärts abgesetzten Ethmoidplatte, die auf dem frühesten Stadium vollständig vom Vorderhirn und den Riechsäcken überlagert wird. Mit stärkerer Entfaltung der Trabecula und Ethmoidplatte werden allmählich die Riechsäcke seitlich vorgeschoben, während der vordere Hirnpol zwischen ihnen caudalwärts zurückzuweichen scheint: rostral von letzterem erhebt sich nunmehr auf dem hinteren Abschnitt der Ethmoidplatte eine knorpelige Crista ethmoidea mediana. Etwas später streben von den laterocaudalen Ecken der Ethmoidplatte hinter den Riechsäcken schwächige Knorpelpfeiler, Processus parethmoidei empor. Schon vorher sind von den rostrolateralen Polen die Ohrkapseln, mit einer dorsalen Verbreiterung ihres Anfangsteils jederseits den R. oticus N. facialis (Ophthalmici lateralis) umfassend, zwei schlanke Processus supraorbitales ausgewachsen: sie legen sich über die hintere Circumferenz der Augäpfel hinweg und erreichen rostral die Processus parethmoidei. So entsteht jederseits eine geschlossen über dem Auge hinziehende Taenia supraorbitalis (marginalis). Während dadurch die knorpelige Schädelkapsel eine neue Verbindung mit dem Ethmoidskelot erlangt, tritt in der knorpeligen Kontinuität der Schädelbasis eine Trennung ein: die Trabecula impar löst sich von ihrem paarigen Anfangsteil und bereitet damit das Auseinanderweichen des ethmoidalen und cerebralen Abschnitts des Primordialcraniums vor. An den Taeniae supraorbitales prägt sich von Anfang an ein leichter Grad von Asymmetrie aus — die linke (blindseitige) ist schwächer entwickelt als die rechte; jene hat an der schwächsten Stelle 3—4, diese 7—8 Knorpelzellen im Querschnitt — und noch ehe äußerlich der Beginn der Augenwanderung sichtbar ist, findet an der linken Taenia supraorbitalis eine Reduktion statt.

Von »präcranialen« Skeletteilen besitzt *Pleuronectes* ein wohlentwickeltes Rostrale und je ein Paar Submaxillaria, Subrostralia und Mundwinkelknorpel. Die gegebene Reihenfolge entspricht ihrem ontogenetischen Auftreten. Das Rostrale entsteht sehr früh als selbständiger Knorpelherd vor der Crista ethmoidea mediana, mit der es in Gelenkverbindung tritt. Es ist als Cartilago orbitalis anterior in völlig übereinstimmender Entwicklung bei *Pseudopleuronectes americanus* von Williams beschrieben, aber in seinem späteren Schicksal, wie es scheint, verkannt worden: es ist das Intermaxillary cartilage Traquairs und nimmt nicht teil an der vorderen Begrenzung der oberen Orbita. Die Submaxillaria und Subrostralia erscheinen — wie bei *Salmo* — später als die beiden Deckknochenpaare (Maxillaria und Prämaxillaria), denen sie als »Gleitknorpel« dienen und von denen aus sie auf späteren

Stadien teilweise ossifizieren. Die Mundwinkelknorpel bilden sich erst während der Augenwanderung heraus; während in den eben genannten Stücken sich typischer hyaliner Knorpel differenziert, verharren sie (auch auf dem ältesten untersuchten Stadium — *Pl. flesus* von 35 mm Länge) in einem jungknorpelartigen Zustand und entbehren der scharfen Grenze gegen das umgebende Bindegewebe.

Das Visceralskelet ist bis zur Augenwanderung in seinen knorpeligen Elementen im wesentlichen fertig gegliedert. Die Sonderungsvorgänge wurden im einzelnen verfolgt, wobei sowohl der primitive Modus der Gelenkbildung — vollständig durchgehende Verknorpelung innerhalb eines gesamten Visceralbogens, nachfolgende Trennung der Kontinuität, schließliche Reduktion des Knorpels in den Gelenkstellen — als auch ein abgeleiteter Modus beobachtet wurde, bei dem das Gewebe zwischen den künftigen Gelenkenden nicht über das Vorknorpelstadium hinausgelangt. Von den einzelnen Befunden seien nur einige herausgehoben. Der Palatinfortsatz entsteht, in Übereinstimmung mit den Befunden an *Solea*, *Gasterosteus*, *Rhodeus*, *Salmo*, als ein Auswuchs des Quadratknorpels; die *Junctura ethmo-palatina* bildet sich ontogenetisch wesentlich später aus als die Suspensorialgelenke. Das Stylohyale = Interhyale auctorum erwies sich seiner Genese nach als ein Epiphyale, seriales Homologon der Epibranchialia: es ist keine Abgliederung des Ceratohyale, sondern — wenn man schon bei einem hyalinen Knorpelkern, der sich in einem jungknorpeligen Streifen differenziert, von Abgliederung sprechen will — des Hyomandibulare; mit der ventralen Kante des Hyomandibulare bleibt es in knorpeliger Verbindung, nachdem es längst mit dem oberen Ende des Ceratohyale gelenkt. Die Copula entsteht in drei gesonderten Abschnitten: zuerst erscheint die lange mittlere Copula communis (die bei der späteren Verknöcherung in die Basibranchialia I, II, III zerlegt wird), dann das kurze Basibranchiale IV, zuletzt das massigere Glossohyale. Daß an der Bildung dieser drei unpaaren Knorpelstäbe die ventralen Bogenenden unbeteiligt sind, braucht im Hinblick auf die neueren Beobachtungen an Teleostomen kaum besonders betont zu werden; Hypobranchialia sind auf dem betreffenden Stadium noch nicht abgliedert.

Im ganzen betrachtet zeichnet sich das Primordialskelet von *Pleuronectes* (und überhaupt das der Plattfische) aus durch die bedeutende Ersparnis an Knorpelmaterial in der Ethmoorbitalregion; eine kräftigere Entfaltung zeigen allein die Ethmoidplatte, die Crista ethmoidea mediana, das Rostrale; die Bildung eines knorpeligen Tegmen cranii und einer Epiphysearleiste unterbleibt — worauf bereits Williams bei *Pseudopleuronectes americanus* hingewiesen hat — gänzlich; die vor-

handenen Knorpel sind schmale Stäbe, dünne Pfeiler oder zarte Spangen, die z. T. kaum erschienen bereits einem raschen Schwund (s. u.) verfallen. Vergleicht man damit die relativ solide Entwicklung der cerebralen Hälfte des Knorpelschädels, so kann es kaum zweifelhaft sein, daß dies Zurückbleiben des Knorpels im Gesichtsteil als eine sekundäre Reduktion aufzufassen ist, begründet teilweise als Anpassung an die später hier im Zusammenhang der Augenwanderung vor sich gehenden Umbildungen.

Frühzeitig nehmen Ossifikationen in beträchtlicher Ausdehnung teil an den funktionellen Aufgaben des Primordialcraniums. Bei Beginn der Augenwanderung sind bei *Pleuronectes* nicht nur sämtliche umfangreichere Deckknochen erschienen — Parasphenoideum, Vomer, Ethmoideum superius, Frontalia, Parietalia, das Orbitale I (Lacrimale) der Augenseite, Präopercula, Prämaxillaria, Ecto- und Entopterygoidea, Articularia, Dentalia, Opercula, Inter- und Subopercula, (7) Branchiostegalia, Dermopharyngea (am II., III., IV., V. Branchialbogen) — sondern auch ein großer Teil der Ersatzverknöcherungen hat das primordiale Skelet perichondral umscheidet, bzw. dessen membranös gebliebene Partien knöchern substituiert: Occipitale superius, Pterotica, Epotica, Angularia, Quadrata, Symplectica, Hyomandibularia, Cerato- und Hypohyalia. Wichtig ist im besonderen, festzustellen, daß die *Pleuronectes*-Larve, wenn sie sich zur Augenwanderung anschickt, bereits ein fast völlig geschlossenes knöchernes Schädeldach besitzt: Die große Lücke des Primordialcraniums überwölbt caudal das Occipitale superius, indem es vom Vorderrande des Pectum synoticum aus als mächtige Membranverknöcherung sich vorwärts entfaltet; ihm schließen sich seitlich die Parietalia an; von vorn her decken die Frontalia mit ihren breiten postorbitalen Abschnitten das Mittelhirn und entsenden weiter vorwärts zwei schmalere interoculare Fortsätze. Diese letzteren legen sich symmetrisch mit ihren lateralen Rändern über die hinteren Hälften der Taeniae supraorbitales, mit ihren Flächen schmiegen sie sich dem Vorderhirn an. Sie entsprechen dem breiten knöchernen Stirndach symmetrischer Teleostier, und zwar nicht nur in den angegebenen Lagebeziehungen, sondern auch in ihrem Verhalten zu den Hautsinneslinien.

Wir wenden uns zur Betrachtung der anatomischen Veränderungen während der Augenwanderung selbst. Mehrere Reihen sehr verschiedenartiger Vorgänge greifen in diesem Entwicklungsprozeß ineinander: umfangliche Neubildungen am Ethmoidskelet gehen einher neben Zerstörungen von Knorpel und Knochen in der Orbitalregion, eine lokale Festigung subcutaner Gewebszüge wirkt zusammen mit ausgedehnter Resorption gelockerten Bindegewebes und versprengter Epithelstränge

und mit einem nicht unbedeutenden Längenwachstum des Gesichtschädels. Die Verlagerung der Augen ist das Ergebnis aller dieser Veränderungen, deren eine die andre voraussetzt. Dazu kommen Ursprungswanderungen der Augenmuskeln, das rasche Fortschreiten der perichondralen Verknöcherung und deren Ausbreitung im subcutanen Gewebe, schließlich in minder enger Abhängigkeit — wie vergleichende sowohl als teratologische Erfahrungen lehren — das Vorwachsen der Rückenflosse.

Am Ethmoidskelet wachsen die Processus parethmoidei kräftig dorsomedianwärts aus und verschmelzen jederseits über dem N. olfactorius mit der Crista mediana. Diese entsendet an ihrem dorsocaudalen Ende einen Fortsatz abwärts, der sich mit einem von der Trabekel aus entgegenkommenden Fortsatz zum Arcus ethmoideus vereinigt. So entstehen lateral zwei breite, von den N. olfactorii durchbohrte Ethmoidflügel, caudal unter dem schlanken Arcus ethmoideus ein vorderer Augenmuskelkanal, in dem die Ursprünge der vier Mm. obliqui oculorum symmetrisch zusammentreten. Hierbei wandern die Ursprünge der Mm. obliqui sup. von der Seite her über die Nn. olfactorii hinweg, so daß jeder N. olfactorius, nachdem er erst dorsal von beiden Ursprüngen lag, jetzt zwischen dem M. sup. und inf. seinen Weg zum For. olfactorium nimmt. Die Verschmelzungsvorgänge am Knorpel finden unter bedeutender Zellenvermehrung statt — teils durch Anlagerung und successive Umwandlung von Vorknorpel-elementen, teils durch Zellteilung innerhalb des Knorpels; das Wachstum wird dabei, indem es links sich stärker dorsal-, rechts stärker ventralwärts entfaltet, mehr und mehr ungleichseitig, so daß die obere Ecke des blindseitigen (linken) Ethmoidflügels bald sich beträchtlich höher erhebt als die des rechten und die morphologische Medianebene der Crista und des Arcus ethmoideus, wenn dieser sich schließt, bereits um 15—20° nach rechts geneigt ist. Betreffs der dergestalt vor sich gehenden Torsion des Ethmoidknorpels stimmten die Befunde der Untersuchung völlig überein mit Williams Darstellung für *Pseudopleuronectes* und vermochten seinen Rekonstruktionen nichts wesentlich Neues hinzuzufügen; betont sei indessen nochmals, daß diese Torsion zustande kommt durch lebhaftes Wachstumsverschiebungen im Knorpel, die auf dem Schnitt in zahlreichen Zellteilungsfiguren ihren Ausdruck finden.

In der Orbitalregion verlaufen regressive und progressive Umbildungen in unmittelbarer, gegenseitiger Nachbarschaft und beeinflussen einander in komplexer Weise. Bereits von Williams genau verfolgt ist die weitgehende Rückbildung der blindseitigen Taenia supraorbitalis. Noch ehe die Hebung des linken Augapfels beginnt, ist der dünne Knorpelstreif bis zum Ethmoidflügel hin völlig geschwunden und

damit Platz für das Auge geschaffen worden. Eine ähnliche Reduktion betrifft während der Hebung des Auges einen großen Teil der interocularen Abschnitte beider Frontalia: beide Knochenplatten — in verstärktem Maß die linke, die von vornherein kürzer ist, sich nicht so weit rostralwärts erstreckt wie ihr Homotyp — unterliegen längs ihren linken Rändern einer ausgedehnten Resorption, die von ihnen nur schmale, leistenförmige Reste übrig läßt. Sie werden, bildlich gesprochen, von dem »wandernden« Auge nach der Außenseite hin eingedrückt. Einen klaren Einblick in diesen Vorgang ermöglicht die Verfolgung des Hautsinnesorgansystems. Wie Traquair (1865) gezeigt hat, besitzen *Rhombus* und *Hypoglossus* die beiden typischen Supraorbitalkanäle symmetrischer Teleostier; sie ziehen, von den Interocularfortsätzen der Ossa frontalia umschlossen, zwischen den Augen nach vorn und endigen in den Ossa nasalia. Bei *Pleuronectes* ist im erwachsenen Zustand nur der rechte Supraorbitalkanal vollständig ausgebildet; vom linken ist der postorbitale Abschnitt und ein distales Rudiment im linken Os nasale vorhanden, die interoculare Strecke fehlt (Traquair 1865, Cole und Johnstone 1901). In der Ontogenese, auf wesentlich noch symmetrischem Stadium, wird aber auch bei *Pleuronectes* diese interoculare Strecke des blindseitigen Supraorbitalkanals angelegt; sie wird gänzlich rückgebildet während der Hebung des Auges; der völlige Schwund des epithelialen Rohres gibt eine augenfällige Bestätigung von dem Umfang des resorptiven Prozesses, der einen großen Teil des knöchernen Stirndaches vernichtet.

Die knöcherne Interocularleiste wächst rostralwärts aus und erreicht mit ihrem vorderen, nunmehr ausschließlich vom rechten Os frontale gebildeten Ende den rechten Ethmoidflügel. Indem das Parasphenoid gleichfalls auswächst, wird die ganze Orbitalregion in die Länge gedehnt: der Ethmoidknorpel entfernt sich von der Hirnkapsel. Dabei erleidet auch die rechte Taenia supraorbitalis eine Rückbildung, die jedoch minder weit geht als die der linken: ein kurzer rostraler Stumpf bleibt als Hamulus ethmoideus (Williams) erhalten.

Wenn die linke Taenia supraorbitalis zu schwinden eben erst beginnt, bildet sich unter dem linken Auge eine bemerkenswerte Strukturveränderung des cutanen Gewebes aus. Die Fasern und Zellen des lockeren subepidermoidalen Bindegewebes ordnen sich zu einem schmalen, aber derben Strang, der unter der ventralen Circumferenz des Bulbus entlang zieht, und sich rostral an der vorstehenden oberen Ecke des Ethmoidflügels, caudal an der dorsolateralen Kante des postorbitalen Abschnitts des Os frontale befestigt. Diese fascienartige Bildung entsteht nur auf der Blindseite; auf der Augenseite ist sie nicht andeutungsweise nachweisbar. Sie mag als Subocularstrang bezeichnet werden.

Die Hebung des Auges kommt dadurch zustande, daß infolge des eben betonten Längenwachstums von Parasphenoid und Interocularleiste die beiden Ansatzpunkte des Subocularstranges nach vorn und hinten auseinander rücken, dieser letztere selbst somit gespannt wird. Da dorsal vom Auge bereits vorher Knorpel und Knochen in weitem Umfange geschwunden sind, anderseits die Entfernung des Bulbus von der Medianen der Schädelbasis durch die Augenmuskeln und den Sehnerven fixiert ist, so weicht der Bulbus dem dorsal gerichteten Druck des Subocularstranges dorsomedialwärts aus. Verstärkt wird diese Bewegung dadurch, daß durch die am Ethmoidknorpel stattfindende »Torsion« (s. oben) der vordere Ansatzpunkt des Subocularstranges selbst sich dorsomedialwärts verschiebt, und daß mit der Beanspruchung die Masse der Fasern des Stranges zunimmt, sein Querschnitt sich dorsalwärts verbreitert. Daß der Bulbus während seiner Hebung eine Radrehung erleidet, ist darauf zurückzuführen, daß der caudale Ansatzpunkt des Subocularstranges höher liegt als der rostrale; infolgedessen gleitet der Bulbus während der Hebung wie auf einer schiefen Ebene rostralwärts und spannt dabei den *M. rectus superior*. Die anatomische Untersuchung larvaler Plattfischköpfe bietet in keinem einzigen Befund einen Anhalt dafür, daß die das Auge hebenden Kräfte in Zugwirkungen der Augenmuskeln zu suchen seien; die Annahme successiver Kontrakturen der oberen und unteren *Mm. obliqui* und *recti* ist durch schwerwiegende Gründe auszuschließen: hier sei nur herausgehoben, daß die für diese Annahme verwerteten Besonderheiten ihrer Insertionen am Bulbus sich bereits bei völlig symmetrischen, eben der Dotterhaut entschlüpften Larven finden, also nicht als Folgezustände des Muskelzugs während der Augenwanderung aufgefaßt werden können. Von Anfang an sind es ausschließlich »Stützkräfte« im Sinne Thilos (1901), die das Auge heben.

Während der Augenwanderung erscheinen die übrigen Ersatzverknöcherungen des Craniums — *Ethmoidea lateralia*, *Occipitale basale*, einen spino-occipitalen Nerven einschließend die *Occipitalia lateralia*, *Sphenotica*, *Prootica*, *Alisphenoidea* — im Visceralskelet *Palatina* und *Metapterygoidea*. Die Rückenflosse, deren fünf erste Interspinalknorpel sich bei älteren symmetrischen Larven über dem Cranium differenziert haben, wächst weiter vorwärts, so daß die definitive Anzahl von 7 Strahlenträgern auf dem Cranium hinter dem blindseitigen Auge Platz findet.

Wenn das Auge auf der Höhe der Stirn angelangt ist, entsendet das linke Ethmoideum laterale eine dünne Knochenleiste längs dem ventralen Rande des Subocularstranges caudalwärts. Diese verbreitert

sich rasch nach oben hin; zugleich wächst vom postorbitalen Abschnitt des linken Frontale ihr ein kurzer extraangularer Fortsatz entgegen: beide vereinigen sich zur subocularen (pseudomesialen) Knochenbrücke, die den Subocularstrang knöchern substituiert, und auf der nun die Spitze der Rückenflosse weiter nach vorn wächst. Daß diese funktionell sehr bedeutungsvolle Knochenverbindung des Plattfischschädels sekundärer Art ist, hat Traquairs vergleichende Untersuchung (1865) zuerst ins Licht gestellt. Die Ontogenese liefert dafür die vollständige Bestätigung; im besonderen ist hervorzuheben, daß bei *Pleuronectes* der Extraangularfortsatz des Frontale später entsteht als der Subocularfortsatz des Ethmoideum laterale und erst allmählich den endgültigen Anteil an der subocularen Knochenbrücke gewinnt: während beim erwachsenen *Pleuronectes* beide Fortsätze annähernd gleiche Längenerstreckung haben, wird bei *Pl. fesus*-Jungfischen unmittelbar nach der Augenwanderung die Brücke fast ganz von dem übermächtigen Ethmoideum laterale gebildet. *Pleuronectes* durchläuft damit ein Verhalten, das bei *Hippoglossus* und in noch ausgesprochenerem Maße bei *Rhombus* das bleibende ist. Die Spitze des Extraangularfortsatzes des Frontale legt bei *Pleuronectes* sich der medialen Fläche des Ethmoideum laterale an.

Von den Vorgängen bei *Arnoglossus* seien hier nur diejenigen zusammengestellt, die gegenüber *Pleuronectes* wesentliche Abweichungen bieten. Diese Abweichungen erweisen sich bei vollständigem Vergleich der Gesamtentwicklung als keineswegs so weitgehend, wie etwa der fremdartige äußere Habitus der *Arnoglossus*-Larven erwarten lassen dürfte. Zum Teil können sie als primitivere Befunde beurteilt werden, die mit *Rhombus* übereinstimmen. Hierher gehören die schlankere und höhere Gestalt des Knorpelschädels im ganzen, der zartere Durchmesser seiner einzelnen Teile, die längere Persistenz beider Taeniae supraorbitales: sie ziehen bereits bei einer 7 mm langen Larve als beiderseits gleich starke, geschlossene Knorpelbänder zum Ethmoidskelet; bei einer 13 mm langen Larve, deren rechtes Auge sich eben zu heben beginnt, ist die rechte Taenia dorsomedialwärts verbogen, zeigt aber noch keine Anzeichen der Reduktion. Hierher gehört ferner die minder ausgesprochene Torsion des Ethmoidknorpels. Wie weit sich im übrigen die Bewahrung ursprünglicher Züge erstreckt, wird allerdings erst dann zu übersehen sein, wenn die Ontogenese des Kopfes von *Rhombus* vollständiger bekannt geworden ist, und es muß offen bleiben, in welchem Sinn einerseits der frühzeitige Schluß der Fissurae olfactoriae (bei derselben Larve von 7 mm Länge) und die Fensterung des Knorpels im Gebiet der Pterotica und Exotica noch vor der Augenwanderung, anderseits das verspätete Erscheinen der Ethmoidea lateralia und superius,

Alisphenoidea, Prootica, Occipitalia lateralia und superius, Angularia und Symplectica erst nach der Augenwanderung zu deuten sind. Für die augenfälligsten Befunde des *Arnoglossus*-Larvenkopfs läßt sich jedoch mit Bestimmtheit sagen, daß sie in korrelativer Abhängigkeit stehen von der zweifellos cänogenetischen Acceleration des rostralen Wachstums der Rückenflosse. Bereits bei Sammlungen noch nicht heterocerker Larven sind die Ossa frontalia sowohl über als hinter den Augen als symmetrische breite Platten entwickelt, die median über dem Vorderhorn zusammenstoßen. Sie werden an ihren caudalen Enden überragt von dem noch kräftiger ausgebildeten Occipitale superius, das sich als eine ventral konkave, rostral sich verschmälernde Leiste vom Vorderrande des Pectum synoticum bis über den Mittelhirnbuckel hinaus vorwärts erstreckt und dem Strahlenträgerknorpel des »Dorsalentakels« zur Unterlage dient. Diese überaus frühzeitige Verknöcherung des Schädeldaches in breiter Fläche dürfte kaum anders zu verstehen sein, denn als Korrelation zu der mächtigen Hebelwirkung des »Dorsalentakels«. Daß dieser selbst nichts anderes ist als ein stark verlängerter Strahl der Rückenflosse, erhellt nicht allein daraus, daß sein Skelet aus den typischen Stücken — Strahlenträger = + Kugelknorpel + 2 parastatischen Strahlenhälften — sich zusammensetzt: an ihm greifen auch die drei typischen Muskelpaare jedes Rückenflossenstrahles — Mm. elevatores, depressores, abductores — an. Das Besondere der Bildung liegt lediglich in ihrem exzessiven Ausmaß und der sehr auffallenden Heterochronie und Heterotopie ihres ontogenetischen Auftretens, die eine sehr beträchtliche Entfernung vom phylogenetischen Ausgangspunkt voraussetzen lassen.

Während der Augenwanderung werden bei *Arnoglossus* große Teile der interocularen Abschnitte beider Frontalia resorbiert: vom linken (augenseitigen) Frontale verschwindet die ganze Fläche der Platte dorsal vom Supraorbitalkanal und rostral von der supraorbitalen Commissur, vom rechten Frontale die rostrale Hälfte der Platte: Die caudale Hälfte des interocularen Abschnitts des Frontale bleibt auf der rechten Seite erhalten und umschließt noch beim erwachsenen *Arnoglossus* einen Rest der interocularen Strecke des blindseitigen Supraorbitalkanal. Die suboculare Knochenbrücke bildet sich dadurch, daß das blindseitige Ethmoideum laterale sich mit diesem blindseitigen Frontalstumpf vereinigt, und zwar dessen medialer Fläche sich anlegt. Frontale und Ethmoideum laterale treten also in umgekehrte gegenseitige Lagerung wie bei *Pleuronectes*. Das Verhalten der Rückenflosse während des Augendurchtritts konnte leider nicht direkt beobachtet werden, da auf der Höhe der Metamor-

phose stehende *Arnoglossus*-Larven nicht zu meiner Verfügung waren; der Vergleich 18 mm langer Larven, bei denen das Auge etwa um $\frac{1}{4}$ seines Durchmessers gehoben war, mit einem eben metamorphosierten Jungfisch ließ aber erkennen, daß die Strahlenträger der Flossenbasis von den Resorptionsvorgängen nicht mit betroffen werden: vor dem Durchtritt beschränkt sich ihre Anheftung am Cranium auf das Occipitale superius; von der Stirnpartie bleiben sie durch eine mächtige Bindegewebslage getrennt, und erst nach dem Durchtritt gewinnen sie dort am Frontale und Ethmoideum laterale unmittelbare Befestigung.

Alle die letztgenannten Befunde bezeichnen die cänogenetische Entwicklungsbahn, die die Platophryinen in ihrer Larvenorganisation genommen haben. Es bestehen keine direkten Anschlüsse an primitivere Verhältnisse, wie für *Pleuronectes* solche festzustellen waren. Um so mehr ist zu betonen, daß in der Ausbildung des Subocularstranges und in der Streckung der Orbitalregion während der Metamorphose, in den beiden für die Hebung des blindseitigen Auges wesentlichsten Vorgängen also, zwischen *Pleuronectes* und *Arnoglossus* Übereinstimmung herrscht; hierin dürfen offenbar Wachstumsprozesse gesehen werden, die allen Pleuronectiformen, wenn nicht allen Plattfischen zukommen.

Die Vorgänge nach der Augenwanderung seien bei beiden untersuchten Gattungen gemeinsam betrachtet. Mit der Hebung des blindseitigen Auges und dem Schluß der subocularen Knochenbrücke, der dessen neu geschaffene Lage zur dauernden macht, sind die Verlagerungen in der Orbitalregion nicht beendet: es folgt eine rostrale Verschiebung des »augenseitigen« Auges. Dadurch kommen erst beide Augen genau untereinander, dann das augenseitige leicht rostroventral vom blindseitigen zu liegen. Ursache davon sind Wachstumsbewegungen des knöchernen Interocularbalkens und des Ethmoideoskelettes, die des letzteren Transversalachse rostralwärts tordieren. Zugleich verlegen die vier Mm. obliqui bulborum ihre Ursprünge aus der morphologischen Medianebene an die Basis des blindseitigen Ethmoideum laterale; dabei treten die beiden augenseitigen Muskeln unter dem Arcus ethmoideus hindurch. Von bionomischem Interesse dürfte es sein, daß die glatten Muskelzellen im M. retractor lentis und im Recessus orbitalis (s. Holt 1894) sich während der Augenwanderung differenzieren, die Apparate der Accommodation und Protrusion des Auges also gerade funktionsfähig werden, wenn das Fischchen das Bodenleben beginnt.

Nach der Augenwanderung erscheinen im Gebiet des Craniums die minder umfangreichen Deckknochen — Orbitalia, Nasalia, Extrascapularia, Squamosa, Intercalaria —; im Visceralskelet die Ersatzverknöcherungen der Coronoidea, Epiphyalia, Pharyngobranchialia I, Epi-, Cerato-, Hypo- und Symbranchialia, sowie der Kiemenstäbchen

und als späteste Deckknochenstücke der Kiemenbögen die Parabranchialia. Neben der Bildung zahlreicher Leisten und Vorsprünge, die sowohl von Deckknochen als Ersatzknochen aus ins umgebende Bindegewebe ausstrahlen und teils scharfkantige Cristae musculares, teils umfängliche Hohlstrukturen erzeugen, beginnt die enchondrale Verknocherung.

Von allgemeiner Bedeutung scheinen die Befunde, daß eine Reihe echter Deckknochen — Vomer, Ethmoideum superius, Prämaxillaria, Maxillaria, Articularia, Dentalia, Dermopharyngea II, III, V — während ihrer Ontogenese unmittelbare Berührung mit dem Primordialskelet gewinnen. In keinem dieser Fälle konnte eine Verschmelzung anfänglich getrennter »Komponenten« gefunden werden; vielmehr lagern die rostralen Enden der Dentalia und die Dermopharyngea II, III, V gleich beim Erscheinen den zugehörigen Visceralbogenstücken perichondral auf; die andern eben genannten Deckknochen entstehen getrennt vom Knorpel, stoßen auf ihn, während sie sich in die Fläche ausbreiten, und umscheiden ihn eine Strecke weit: die von Gegenbaur und Sagemehl für die Phylognese der Teleostier geforderte »Besitzergreifung« des Knorpels durch den Knochen ist ontogenetisch beobachtbar.

Eine Verschmelzung perichondralen und dermalen Knochens findet bei *Pleuronectes limanda*, *flesus* und bei *Arnoglossus* ausschließlich statt zwischen Pteroticum und Squamosum — und zwar durch trabekuläre Ossifikation des zwischenliegenden Bindegewebes. So entsteht wie bei andern Teleostiern ein Pterotico-Squamosum (Amphisquamosum), das mit seinem rostralen Abschnitt über das Sphenoticum hinweggreift und das Frontale berührt. Der Infraorbitalkanal (Pars otica) tritt vom Squamosum unmittelbar in das Frontale über. Bei *Pleuronectes platessa* dagegen verschmilzt das Squamosum an zwei Stellen mit unterliegenden perichondralen Knochen, caudal mit dem Pteroticum, etwas später rostral mit dem Sphenoticum: dadurch erklärt sich der auch von Cole und Johnstone beschriebene Befund, daß der Infraorbitalkanal bei dieser Art das Sphenoticum zu durchsetzen scheint: es handelt sich bei *Pl. platessa* nicht um ein perichondrales Sphenoticum, sondern um ein komplexes Sphenotico-Squamosum. Für diese auffällige Differenz bei so nahe verwandten Arten können möglicherweise gewisse parallele Verschiedenheiten im Ursprung des M. levator arcus palatini verantwortlich gemacht werden.

Als typische Zahnknochen — Verschmelzungsprodukte von Zahnbasen — entstehen bei *Pleuronectes* und *Arnoglossus* nur noch die Pharyngea; die Prämaxillar- und Dentalzähne treten ontogenetisch später auf als die zugehörigen Knochen; gänzlich die Beziehung zu

Zähnen verloren haben der Vomer, die Maxillaria, Palatina und Parabranchialia.

Die gesamten Ossifikationsvorgänge am Kopfskelet der untersuchten Pleuronectiden bieten eine hohe Übereinstimmung mit den vom klassischen Objekt der Teleostierontogenese, den Salmoniden, bekannten Tatsachen, sowohl in der horizontalen und vertikalen Topographie der einzelnen Knochenstücke, wie in der Chronologie ihres Auftretens. Da der phylogenetische Zusammenhang zwischen beiden Gruppen kaum ein direkter und jedenfalls ein sehr entfernter ist, so wird in den einzelnen Zügen dieser ontogenetischen Übereinstimmung das allgemein für Teleostier Typische angenommen werden können. Dazu stimmen gut die Erfahrungen an *Gasterosteus* und die minder vollständigen an *Esox* und *Cyprinus*. Wo die Pleuronectiden Abweichungen zeigen, da sind diese verständlich als phylogenetische Fortschritte in einer und derselben Richtung, der Herstellung engerer Beziehungen der Ossifikationen zum Knorpelskelet. Derartige Abweichungen hätten bei so hoch spezialisierten Physoclisten⁹ fast von vornherein erwartet werden dürfen; sie sind in keinem Fall geeignet, die Homologie der fraglichen Knochenstücke zu erschüttern; in vielen Fällen sind ursprünglichere Plattfische — wie *Rhombus* u. a. — noch auf niederen Stufen jener phylogenetischen Vorgänge anzutreffen. Die einzige charakteristische Neubildung des Pleuronectidencraniums ist die suboculare (pseudomesiale) Knochenbrücke. Ihre Entstehung kann man als verursacht ansehen durch die starke mechanische Beanspruchung des Subocularstranges. Aber wie dieser selbst nicht ein absolut Neues, sondern eine lokale Differenzierung der typischen Cutis ist, so ist zu beachten, daß auch seine Verknöcherung von den vorhandenen Knochenterritorien ausgeht. Es ist nichts damit gewonnen und auch nicht richtig, die suboculare Knochenbrücke als eine »Cutisverknöcherung« zu bezeichnen. Sie entsteht vielmehr dadurch, daß unter geänderten mechanischen Bedingungen ein perichondraler (!) und ein Deckknochen sich »außerhalb ihres Mutterbodens« (Gaupp 1905) im cutanen Gewebe ausbreiten.

Ähnliches wie von den Ossifikationen gilt vom System der Hautsinneskanäle: auch hier geht die Ontogenese mit geringen Abweichungen den für Teleostier typischen Gang. Zuerst senken sich (vor der Augenwanderung) die interocularen Strecken der Supraorbitalkanäle ein, dann bilden sich (während der Augenwanderung) die supraorbitale

⁹ Bei dieser Gelegenheit sei bemerkt, daß die Schwimmblase metamorphosierender *Arnoglossus*-Larven weder mit dem Oesophagus und noch viel weniger mit dem Enddarm in offener Kommunikation steht. Der Zweifel, den Beaufort (1909) betreffs der rectalen Mündung der Schwimmblase von *Rhombus* (Thilo 1907) ausgesprochen hat, erhält durch diesen negativen Befund eine weitere Stütze.

Commissur, die augenseitige nasale Strecke, später (nach der Augenwanderung) die Hyomandibularkanäle, die Lateralkanäle des Rumpfes, die nasale Strecke der Blindseite, schließlich die Infraorbital- und Supratemporalkanäle. Die transitorische Existenz der interocularen Strecke des blindseitigen Supraorbitalkanals ist ein klares Zeugnis zugunsten der von Traquair gezogenen Homologien; sichergestellt werden diese letztern übrigens auch dadurch, daß sowohl bei *Pleuronectes* als auch bei *Arnoglossus* das distale Rudiment des Kanals im blindseitigen Os nasale vom R. ophthalmicus (lateralis) superficialis N. VII der Blindseite innerviert gefunden wurde.

Es wird der Übersicht dienen, die Ergebnisse der Untersuchung gegenüber den in der Literatur über die Augenwanderung meist umstrittenen Fragen zusammenzufassen. Die Augenwanderung ist, gleichviel ob das Auge vor oder unter der Rückenflosse auf die Gegenseite hinüber tritt, das Resultat einer »Rotation« der gesamten Orbitalregion; die Auffassungen Steenstrups und Schiödtes sind den Tatsachen nicht entsprechend: in jedem Fall wird der Stirnbezirk von der Kante her eingebuchtet. Dabei wird bei *Pleuronectes* und *Arnoglossus* sowohl Knorpel als auch Knochen resorbiert; für andre Plattfischformen haben Agassiz und Williams ausschließlich die Resorption von Knorpel zugelassen, Steenstrup und Pfeffer lediglich die Resorption von Knochen erwähnt.

Die Hebung des Auges während der Metamorphose erfolgt nicht, wie Cunningham (1890) und Thilo (1901) sich vorstellen, durch eine Aktion der Bulbusmuskeln, sondern durch das Zusammenwirken erbter Wachstumsverschiebungen, in erster Linie des Kopfskelettes, die im Lauf der Phylogenese stufenweise erworben worden sein müssen.

Literatur.

- Beaufort, L. F. de, Die Schwimmblase der Malacopterygii. Morpholog. Jahrb. Bd. 39. 1909.
- Cole, F. J. and Johnstone, J., *Pleuronectes*. Liverpool M.B.C. Memoirs on Typical British Marine Plants and Animals No. 8. London 1901.
- Fabre-Domergue et Biéatrix, Le développement de la Lole. Paris 1905.
- Gaupp, E., Die Entwicklung des Kopfskelets. O. Hertwigs Handbuch der Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Bd. III, 2. 1905.
- Giard, A., Le développement des *Pleuronectes*. Revue des Sciences Naturelles. Tome VI. Sept. 1877.
- Kyle, H. M., Flat-Fishes (Heterosomata). Rep. Dan. oceanograph. expeditions 1908—1910. Vol. II. Kopenhagen 1913.
- Marshall, W., Über die Asymmetrie im Körperbau der Tiere, besonders der Schollen und ihrer Verwandten. Humboldt. Bd. V. Heft 7. 1886.
- Perrier, E., Traité de Zoologie. Fasc. VI. Poissons. p. 2647—2648. Paris 1903.
- Thilo, O., Die Vorfahren der Schollen. Bull. Acad. Imp. St. Pétersbourg 1901.
- Williams, St., Changes accompanying the migration of the eye etc. in *Pseudopleuronectes americanus*. Bull. Mus. Compar. Zoology Harvard College. Cambridge, Mass. U.S.A. Vol. 40. No. 1. 1902.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1913/14

Band/Volume: [43](#)

Autor(en)/Author(s): Mayhoff Hugo

Artikel/Article: [Zur Ontogenese des Kopfes der Plattfische. 389-404](#)