



Über den Kiefermechanismus der Knochenfische

<https://hdl.handle.net/1874/321133>

**ÜBER DEN
KIEFERMECHANISMUS
DER KNOCHENFISCHE**

s.
echt

5

Diss Utrecht 1935

ÜBER DEN KIEFERMECHANISMUS DER KNOCHENFISCHE

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN
DOCTOR IN DE WIS- EN NATUURKUNDE AAN
DE RIJKSUNIVERSITEIT TE UTRECHT OP GEZAG
VAN DEN RECTOR MAGNIFICUS DR. C. W. VOLL-
GRAFF, HOOGLEERAAR IN DE FACULTEIT DER
LETTEREN EN WIJSBEGEERTE, VOLGENS BESLUIT
VAN DEN SENAAT DER UNIVERSITEIT TEGEN
DE BEDENKINGEN VAN DE FACULTEIT DER WIS-
EN NATUURKUNDE TE VERDEDIGEN OP MAAN-
DAG 25 NOVEMBER 1935 DES NAMIDDAGS TE
4 UUR

DOOR

WILLEM HILBRAND VAN DOBBEN
GEBOREN TE WEIDUM.

BIBLIOTHEEK DER
RIJKSUNIVERSITEIT
UTRECHT.

ÜBER DEN KIEFERMECHANISMUS DER KNOCHENFISCHE

VON

W. H. VAN DOBBEN.

AUS DEM ZOOLOGISCHEN INSTITUT UTRECHT UND DER ZOOLOGISCHEN
STATION DEN HELDER

EINLEITUNG

In der grossen Mehrzahl der Arbeiten, die die Anatomie der Teleostei behandeln, wird der Stoff ausschliesslich systematisch oder vergleichend-anatomisch verwertet. Die Autoren beschränken sich meistens darauf, die bei jeder neu untersuchten Art wieder abweichenden Formen der Skeletteile und Organe aufs Genaueste zu beschreiben, und mit denen schon bekannter Fische zu vergleichen. Fragt man aber nach der Bedeutung, die solche stark variierenden Strukturen für ihren Träger besitzen, so bekommt man meistens keine Antwort. Sogar über die einfache Wirkung der Skelett- und Muskelteile schweigt die grosse Mehrheit der Beschreiber. Statt die Teile eines Tieres miteinander zu vergleichen und ihre Zusammenarbeit darzustellen, vergleicht man immer wieder die Teile verschiedener Tiere, in der Hoffnung, systematische Beziehungen und vergleichend-anatomische Gesichtspunkte zu entdecken. Ohne die Bedeutung solcher Bestrebungen zu unterschätzen, darf man feststellen, dass sie in eine Sackgasse führen, wenn man nur die Form, nicht aber die Funktion kennt. Genaue Beschreibungen von Muskeln z.B. haben nur Sinn, wenn man ihre Wirkung ebenso genau darstellt. Auch eine vergleichend-anatomische Auswertung dieser Muskeln ist nur interessant, wenn man weiss, welche Aufgabe sie im Organismus erfüllen; dasselbe gilt für Skeletteile.

Leider wurde dies nicht nur von älteren Anatomen, deren Auffassungen diese Einseitigkeit förderten, verkannt; auch moderne Untersucher beschreiben oft lieber Formen, statt deren Bedeutung klarzustellen. Im Allgemeinen kann man sagen, dass die Arbeit der Anatomen immer unter einem Verkennen der Funktionsforschung gelitten hat. Leider finden wir in physiologischen und ökologischen Arbeiten die Kehrseite desselben Übels in dem Sinne, dass wir dort oft zu wenig von der anatomischen Grundlage des Geschehens erfahren.

Es gibt aber Ausnahmen; die Abhandlungen von HOLMQVIST (1910, 1911) über die Kiefermuskulatur der Knochenfische und die Analyse der Atmungsbewegungen, von WILLEM (1926, 1931) sind Beispiele dafür. Diese Forscher zeigen uns Form und Funktion in einleuchtendem Zusammenhang, sie beschreiben sowohl Skeletteile, als auch die Wirkung der Muskeln auf diese Skeletteile: d.h. sie zeigen uns den *Mechanismus*, um schliesslich anzugeben, welche Bedeutung dieser Mechanismus für den Fisch hat.

Die vorliegende Arbeit ist entstanden mit dem Ziel, diese Methode auf die Kiefer der Teleostei anzuwenden, also auf die Elemente, die zum Greifen der Nahrung dienen.

Eine vollständige Behandlung der Nahrungsaufnahme darf der Leser aber nicht erwarten. Es wurde nur versucht, die Wirkung des Kiefermechanismus darzustellen, sowie seine Bedeutung für den Träger. Aber sogar diese bescheidene Aufgabe ist nicht vollständig gelöst. In vielen Fällen fehlte die Gelegenheit zu beobachten, wie das Tier seinen Kiefer benutzt, oder die Kenntnis der Lebensweise stellte sich als unvollständig heraus. In diesen Fällen bleibt die *Bedeutung* des Kiefermechanismus natürlich fraglich; man kann jedoch wenigstens seine Wirkung feststellen, vorausgesetzt, dass man frisches Material untersucht. Die Kiefer bilden eben einen Mechanismus; dieser wirkt, wenn man den Unterkiefer senkt, und es ist ziemlich gleichgültig, ob dies vom lebenden Tier, oder vom Untersuchenden ausgeführt wird. Auch die Wirkung der Muskeln wurde festgestellt, indem ich mit einer Pinzette an ihnen zog; eine ziemlich grobe Methode, womit man aber bei vorsichtiger Anwendung, die Qualität der Bewegung feststellen kann. Fixiertes Material ist natürlich fast wertlos; daher beschränkt sich diese Arbeit auf die Arten, die man in Holland lebendig bekommen kann.¹⁾ Diese gehören zu sehr verschiedenen Gruppen, welche in systematischer Reihenfolge (Syst. KYLE) behandelt werden. Eine Ausnahme bildet *Perca*, mit dem die Reihe eröffnet wird, weil es wünschenswert erschien, zuerst eine gut bekannte, ziemlich differenzierte Art etwas ausführlicher zu beschreiben. Diese grössere Vollständigkeit besteht darin, das ausser dem Kiefermechanismus auch die Bewegungen der übrigen Teile des Visceralskeletts beschrieben worden sind, die gleichzeitig und

¹⁾ Mit Ausnahme von zwei tropischen Formen, *Epibulus* und *Pseudoscarus*.

in Zusammenhang mit den Kiefern funktionieren. Auch die Bedeutung *dieser* Bewegungen für Atmung und Nahrungsaufnahme ist oberflächlich angedeutet, um annähernd anzugeben, welche Stellung der Kiefermechanismus in dieser Gesamtheit einnimmt. *Perca* wurde gewählt, weil ihre Beschreibung, wenigstens im Prinzip, für viele andere Arten zutrifft. Wo ein grosser Unterschied auffiel (z.B. *Lophius*), wird dies ausdrücklich angegeben.

PERCA FLUVIATILIS L. (Abb. 1-12).

Das Öffnen und Schliessen des Mundes.

Das Öffnen des Mundes geschieht bei *Perca*, wie bei allen Knochenfischen, durch Vermittelung des Interoperculum (*Iop* Abb. 1*b*). Das Interoperculum ist vorne durch ein Ligamentum

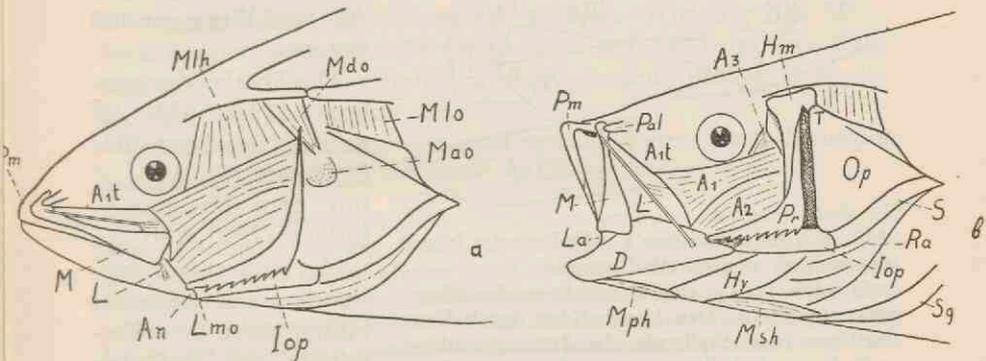


Abb. 1. *Perca fluviatilis* L., (a) mit geschlossenem, (b) mit weit geöffnetem Mund.

- An* = Angulare.
- A₁* = Oberflächliche Schicht des Musculus adductor mandibulae.
- A_{1t}* = Sehne von dieser Schicht zum Maxillare.
- A₂* = Mittlere Schicht des Musculus adductor mandibulae.
- A₃* = Tiefste Schicht des Musculus adductor mandibulae.
- D* = Dentale.
- Hm* = Hyomandibulare.
- Hy* = Hyale.
- Iop* = Interoperculum.
- L* = Ligamentum maxillo-mandibulare posterius.
- La* = Ligamentum maxillo-mandibulare anterius.

- Lmo* = Ligamentum mandibulo-operculare.
- Mao* = Insertionsstelle des Musculus adductor operculi an der Innenseite des Operculum.
- Mdo* = Musculus dilatator operculi.
- Mlo* = Musculus levator operculi.
- Mlh* = Musculus levator hyomandibularis.
- Mph* = Musculus protractor hyoidei.
- Msh* = Musculus sterno-hyoideus.
- M* = Maxillare.
- O* = Operculum.
- Pal* = Palatinum.
- Pm* = Praemaxillare.
- Pr* = Praeoperculum.
- Ra* = Radii branchiostegi.
- S* = Suboperculum.
- Sg* = Schultergürtel.

mandibulo-operculare (*Lmo*, Abb. 1a) mit dem hinter dem Kiefergelenk liegenden Teil des Unterkiefers (Angulus mandibulae = Angularis; *An*, Abb. 1a) verbunden. Wenn das Interoperculum nach hinten bewegt wird und den Angulus mandibulae zurückzieht, senkt sich der vor dem Kiefergelenk liegende Teil des Unterkiefers; der Mund wird also geöffnet (Abb. 1, a-b). Dieser Mechanismus wurde von HOLMQVIST (1910) bei *Gadus* entdeckt. Er zeigte in seiner vorbildlichen, aber noch zu wenig bekannten Arbeit, dass das Interoperculum den Unterkiefer senkt, und nicht der im Mundboden liegende Musculus

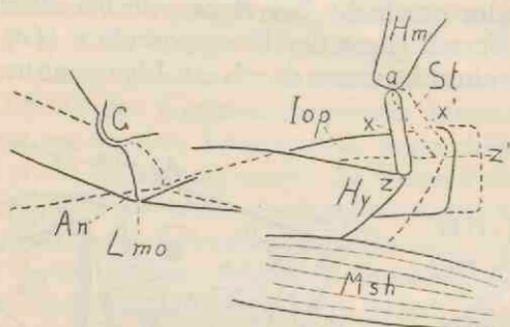


Abb. 2. *Perca fluviatilis* L. Die Lage des Interoperculum, von mediad gesehen, vor (—) und nach (---) der Kontraktion des Musculus sternohyoideus. Das Hyale führt durch Vermittlung des Stylhyale das Interoperculum mit; die caudale Bewegung des Interoperculum senkt den Unterkiefer. G = Kiefergelenk. St = Stylhyale. Die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1.

protractor hyoidei (*Mph*, Abb. 1b). Das Interoperculum wird dabei auf die folgende Art und Weise caudad gezogen:

Das Hyale (Zungenbogen; *Hy* Abb. 1b und 2) ist durch das Stylhyale (*St*, Abb. 2) mit dem Hyomandibulare (*Hm*, Abb. 1b und 2) beweglich verbunden. Zusammen bilden diese drei Skeletteile den auf den Kieferbogen folgenden Visceralbogen (vergl. Abb. 3a). Die Verbindungsstellen, über und

unter dem Stylhyale werden von Gelenken gebildet. Auch gelenkt das Stylhyale etwa in der Mitte mit dem Interoperculum (bei x, Abb. 2). Öffnet der Fisch den Mund, so zieht er mit dem Musculus sterno-hyoideus (*Msh*, Abb. 1b und 2) das Hyale ventrad und caudad. Diese Bewegung verursacht ein Zurückdrehen des Stylhyale (Abb. 2). Dabei führt es das Interoperculum mit, das jetzt einen Zug auf den Unterkiefer ausübt und ihn dadurch senkt. Der Musculus protractor hyoidei (*Mph*, Abb. 1b), der Hyale und Unterkiefer verbindet und zu unrecht fast überall für den Mundöffner gilt, beteiligt sich hierbei nicht; er wird gedehnt, und zieht später beim Schliessen des Mundes das Hyale wieder

zurück, dorsad und rostrad.¹⁾ Ich mache schon jetzt darauf aufmerksam, dass das Hyale (= der Mundboden) beim Öffnen des Mundes gesenkt, der Raum der Mundhöhle also vergrößert wird. Beim Schliessen des Mundes wird das Hyale dagegen gehoben, der Inhalt der Mundhöhle also verkleinert (WILLEM, 1926).

Ausser der Wirkung des Hyale besteht eine zweite Bewegung, die das Interoperculum zurückziehen, den Mund also öffnen kann. Der Kiemendeckel (*Op*, Abb. 1) übt nämlich einen Zug auf das Interoperculum aus, wenn er von den MM. dilatator und levator operculi (*Mdo*, *Mlo*, Abb. 1a) gehoben wird. Der Musc. dilatator operculi abduziert den Kiemendeckel, der Musc. levator operculi hebt ihn, zieht ihn dorsad.²⁾ Dabei dreht sich der Kiemendeckel um sein Gelenk (*T*, Abb. 1b) mit dem Hyomandibulare. Besonders die hebende Wirkung des Musc. levator operculi wird vom Operculum auf das Interoperculum übertragen; dies wird dabei caudad gezogen und senkt so den Unterkiefer (HOLMQVIST, 1910).

Der Mund kann also von zwei verschiedenen Muskelgruppen

¹⁾ Die älteren Anatomen hielten den Musc. protractor hyoidei (Abb. 1b, *M ph*) einstimmig für den Öffner des Mundes. CUVIER nannte ihn *Musc. geniohyoideus*, nach einem Muskel der Tetrapoden, der gleiche Gestalt und Lagebeziehungen aufweist, aber eine ganz andere Funktion hat, weil er dort wirklich den Unterkiefer senkt. Um das Missverständnis zu beseitigen, schlug HOLMQVIST den Namen *protractor hyoidei* vor. Man muss aber beim Durchlesen der neueren Literatur feststellen, dass der alte Fehler trotzdem immer wiederholt wird; es gibt sogar Autoren, die die Arbeit von HOLMQVIST ihrem Literaturverzeichnis nach gelesen haben, und dennoch ohne Begründung den Musc. protractor hyoidei (= geniohyoideus) als Depressor des Unterkiefers bezeichnen.

Wir lesen z.B. bei LUBOSCH (1917, S. 304) . . . „die Depressoren des Unterkiefers. Diese, den Mundboden bildenden Muskeln . . ., die sich vom Zungenbeinapparat (Hyale) zur Symphyse des Unterkiefers erstrecken, bewirken, indem sie den Mundboden abflachen, zugleich auch die Öffnungsbewegung im Kiefergelenk“.

THILO (1920) sagt vom Karpfen: „Geöffnet wird das Maul durch zwei Muskeln, von denen jederseits einer vom untern Ende des Schultergürtels entspringt, und sich an das Kinn setzt (Musculus coraco-mandibularis).“

Ein solcher Muskel besteht aber gar nicht!

Ähnliche falsche Vorstellungen finden wir bei FIEBINGER (1931) und EDGEWORTH (1931).

²⁾ Beim Schliessen des Mundes wird das Operculum vom Musc. adductor operculi (*Mao*, Abb. 1a) adduziert. Dieser verläuft von der Innenseite des Operculum zum Neurocranium.

geöffnet werden; in Wirklichkeit wird der Unterkiefer durch die Zusammenarbeit beider gesenkt. Zwischen der Wirkung des *Musc. sterno-hyoideus* und der *MM. dilatator* und *levator operculi* besteht ein besonderer Zusammenhang, weil sie auf dasselbe System einwirken. Wird nämlich nur das Hyale vom *Musc. sterno-hyoideus* zurückgezogen, so drückt das Interoperculum den Kiemendeckel dorsad und laterad; und wenn nur die Opercularmuskeln den Kiemendeckel heben, ziehen sie mit Hilfe des Interoperculum auch das Hyale nach hinten.

Also: *Musc. sterno-hyoideus* und Opercularmuskeln haben eine gleiche Wirkung auf das System, wenn sie auch an sehr verschiedenen Teilen desselben angreifen. Die Bewegung ist also doppelt gesichert.

Wie genau die Verhältnisse in diesem System aufeinander abgestimmt sein müssen, zeigt sich im folgenden Beispiel: (Abb. 2).

Wird das Hyale zurückgezogen, so dreht das Stylhyale um a , und z bewegt sich nach z' . Der Verbindungspunkt mit dem Interoperculum, x , bewegt sich nach x' . Der Weg $z-z'$ ist länger als $x-x'$, der Letzte ist aber ausschlaggebend dafür, in welchem Maasse das Interoperculum caudad gezogen wird. Die Entfernung $x-x'$, also auch die Bewegung des Interoperculum wird grösser, je weiter x von a entfernt ist.

Die Auswirkung des Zuges, den das Interoperculum auf den Unterkiefer ausübt, hängt aber ab von der Entfernung zwischen dem Verbindungspunkt *L mo* (Abb. 2) und dem Kiefergelenk (*G*). Ist diese Entfernung klein, so genügt schon eine geringe caudale Bewegung des Interoperculum, um den Unterkiefer weit zu senken. In diesem Falle muss also auch $x-x'$ klein sein, und darum die Entfernung $a-x$ gering. Liegt *L mo* jedoch weit vom Kiefergelenk entfernt (z.B. *Gadus*, S. 38) so muss, um den Unterkiefer erheblich senken zu können, das Interoperculum weit nach hinten gezogen werden, der Abstand $x-x'$ muss gross sein, und infolgedessen die Entfernung $a-x$ ebenfalls, x kann sogar an der gleichen Stelle liegen wie z . In diesem Fall ist das Interoperculum direkt mit dem Hyale verbunden und folgt dessen Bewegungen im gleichen Maasse, während z.B. im Fall von Abb. 2 eine Verschiebung des Hyale um die Strecke n , das Interoperculum nur um etwa $\frac{1}{2}n$ verschiebt. Die Weise, worauf das Stylhyale mit dem Interoperculum verbunden ist, muss also genau auf die Entfernung des Verbindungspunktes *L mo* vom Kiefergelenk abgestimmt sein. Diese Entfernung ist bei *Gadus* dementsprechend grösser als bei *Perca*.

Der *Musculus sterno-hyoideus* (Abb. 1b und 2, *Msh*) verbindet das Hyale mit dem Schultergürtel (*Sg*). Er bewegt das Hyale beim Mundöffnen caudad und wird dabei *dadurch* erheblich unterstützt, dass die hypaxonische Körpermuskulatur den Schultergürtel beim Öffnen des Mundes caudad zieht, wie man das bei jedem lebendigen Fisch leicht beobachten kann. Gleich-

zeitig dreht die *epaxonalische* Körpermuskulatur das Neurocranium etwas nach oben und hebt dadurch den Oberkiefer. Der *Musc. protractor hyoidei* (Abb. 1b, *Mph*) ist, wie schon gesagt, am Mundöffnen nicht aktiv beteiligt. Wird aber das Hyale so weit ventrad und caudad gezogen, dass dieser Muskel ganz gedehnt ist, so überträgt er einen direkten Zug vom Hyale auf die Spitze des Unterkiefers. Dieses Moment spielt also nur eine Rolle bei maximalem Öffnen des Mundes. Zieht man bei einem frisch getöteten Fisch das Hyale caudad, so kann man sich leicht davon überzeugen, dass dieser Zug auf die oben beschriebene Weise ein Senken des Unterkiefers (bewirkt dies wie *HOLMQVIST* auch experimentell nach); aber ausserdem sehen wir, dass diese Bewegung noch verschiedene andere Folgen hat: Maxillare und Praemaxillare werden plötzlich nach vorne gestülpt, (Abb. 1 a-b) und der ganze Komplex (Hyomandibulare, Quadratum, Palatinum), der die Mundhöhle seitlich begrenzt, dreht sich latero-dorsad, wobei die zwei Kiefergelenke sich voneinander entfernen. Wir fassen zunächst die letzte Erscheinung ins Auge.

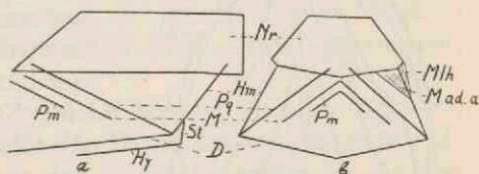


Abb. 3. *Perca fluviatilis* L. Schematische Darstellung des Kieferskeletts, (a) von der Seite, (b) von vorn gesehen. *Pq* = Palatoquadratum. *M ad. a* = Musculus adductor arcus palatini. *Nr* = Neurocranium. Die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1 und 2.

Der genannte Komplex – wir werden ihn mit „Buccal-Komplex“ bezeichnen – ist vorn durch das Palatinum, hinten durch das Hyomandibulare mit dem Neurocranium gelenkig verbunden. Die Gelenke lassen zu, dass der ganze Komplex latero-dorsad gedreht wird. Es handelt sich um den sogenannten *hyostylen* Zustand; das Kiefergelenk ist mit Hilfe des Hyomandibulare am Neurocranium aufgehängt (vergl. Abb. 3, auch 12). Bei dieser lateralen Bewegung des Buccal-Komplexes wird der ganze Kiemendeckel mitgeführt. Alle selbständigen lateralen Bewegungen des Operculum sind superponiert. Die latero-dorsale Bewegung des Buccal-Komplexes wird, ebenso wie das Senken des Unterkiefers, von zwei verschiedenen Muskeln beherrscht. Erstens der *Musc. levator hyomandibularis et arcus palatini* (Abb. 1a und 3, *Mlh*), der den Komplex beim Mund-

öffnen direkt seitwärts aufhebt. (Der *Musc. adductor arcus palatini* (Abb. 3, *Mad. a*), sein Antagonist, dreht den Buccal-Komplex beim Schliessen des Mundes wieder zurück). Zweitens abduziert, wie oben bemerkt wurde, das Hyale beim Mundöffnen unter Einwirkung des *Musc. sterno-hyoideus* den Buccal-Komplex, und zwar folgendermassen:

Abb. 4 stellt den Mundboden in ventraler Ansicht dar. Bei *K* sind die Unterkieferhälften gelenkig verbunden. Die Hyalia sind vorne beweglich mit dem Glossohyale (*Gl*) verbunden. Der *Musc. sterno-hyoideus* zieht die Copulae und das Glossohyale beim Mundöffnen caudad. Halten wir uns zunächst an das linke

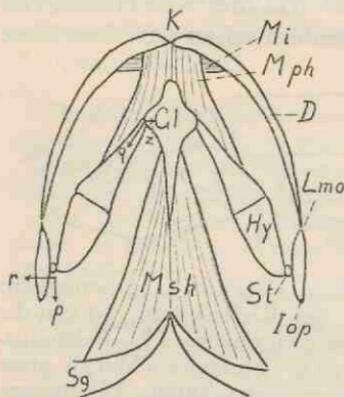


Abb. 4. *Perca fluviatilis* L. Ventrale Ansicht des Mundbodens, halbschematisch. *Mi* = Musculus intermandibularis. *Gl* = Glossohyale. Die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1. Erklärung im Text.

Hyale, so ergibt sich, das der hierauf ausgeübte Druck zerlegt wird in zwei Faktoren: eine Kraft q , in der Längsrichtung des Hyale, und eine Kraft z , die einen Druck auf das Glossohyale ausübt, der durch den entsprechenden Druck des rechten Hyale aufgehoben wird. Es ergibt sich also eine Kraft, die, ausgeübt von den beiden Hyalia in ihrer Längsrichtung, caudad auf Stylhyale und Interoperculum einwirkt. Das Interoperculum kann in zwei Richtungen nachgeben; es kann nach hinten gleiten (p) wobei sich bekanntlich der Unterkiefer senkt, aber es kann auch mit dem Buccal-Komplex

laterad ausweichen (r). Normalerweise finden beide Bewegungen statt, wenn nicht eine von ihnen verhindert wird. Das Zurückziehen des Hyale durch den *Musc. sterno-hyoideus* hat also, abgesehen vom Senken der Unterkiefer, auch die Abduktion des Buccal-Komplexes zu Folge. Zieht, umgekehrt, der *Musc. protractor hyoidei* das Hyale beim Schliessen des Mundes wieder nach vorn, so werden hierdurch auch Interoperculum und Buccal-Komplex wieder an den Körper herangezogen. Hyale und Buccal-Komplex werden also durch den *Musc. protractor hyoidei* und den *Musc. adductor arcus palatini* in den Ruhestand zurückgeführt. Die wichtigste

Rolle beim Schliessen des Mundes spielt aber der *Musc. adductor mandibulae*, der den Unterkiefer hebt. Dieser Muskel besteht bei *Perca* (Abb. 1b) aus drei Schichten; die oberflächliche Partie A_1 ¹⁾ inseriert am Unterkiefer und am Maxillare (ihre Wirkung auf das Maxillare wird später erörtert), die tieferen Schichten A_2 , A_3 verlaufen vom Praeoperculum, Hyomandibulare, Metapterygoid und Quadratum direkt zum Unterkiefer. Alle drei Partien heben den Unterkiefer. Dabei wird aber mit Hilfe des Ligamentum mandibulo-operculare (Abb. 1a, *Lmo*) auch das Interoperculum orad geführt. Letzteres führt wieder Stylhyale und Hyale nach vorne, auch senkt und adduziert es das Operculum. Die Bedeutung dieser Bewegungen für Atmung und Nahrungsaufnahme werde ich später besprechen.

Fassen wir jetzt die Wirkungen der besprochenen Muskeln auf die Kiefer und den Buccal-Komplex einmal zusammen, so ergibt sich:

1. Wirkung der Muskeln beim Öffnen des Mundes (Abb. 1).

Musculus sterno-hyoideus: Zieht das Hyale caudad, senkt Mundboden und Unterkiefer, hebt den Buccal-Komplex, sowie den Kiemendeckel dorso-laterad.

Musculus levator operculi: Hebt den Kiemendeckel dorsad, zieht Interoperculum und Hyale caudad, senkt den Unterkiefer.

Musculus dilatator operculi: Hebt den Kiemendeckel laterad.

Musculus levator hyomandibularis et arcus palatini: Hebt den Buccal-Komplex dorso-laterad.

Es zeigt sich, dass das Senken des Unterkiefers, das Heben des Kiemendeckels, das Abspreizen von Buccal-Komplex und Kiemendeckel, und das Zurückziehen des Hyale doppelt gesichert sind, die Wirkungen verschiedener Muskeln sind stark miteinander verknüpft.

2. Wirkung der Muskeln beim Schliessen des Mundes.

Musculus adductor mandibulae. Hebt den Unterkiefer, zieht dabei Interoperculum und Hyale orad, senkt den Kiemendeckel.

Musculus protractor hyoidei. Hebt das Hyale (also den Mundboden), zieht es auch orad, und bewegt dabei den Buccal-Komplex und den Kiemendeckel medio-ventrad.

Musculus adductor operculi. Zieht den Kiemendeckel mediad.

Musculus adductor hyomandibularis et arcus palatini. (Abb. 3, *Mad. a*). Zieht den Buccal-Komplex mediad.

¹⁾ Die hier benutzte Nomenklatur wurde von VETTER (1878) eingeführt.

Musculus intermandibularis (Abb. 4, *Mi*). Bewegt die Unterkieferhälften, und also auch den Buccal-Komplex, mediad.

Das Heranziehen von Buccal-Komplex und Kiemendeckel an den Körper ist beim Schliessen des Mundes doppelt gesichert, nicht aber das Heben von Unterkiefer und Hyale.

Der Maxillar-Mechanismus.

Nicht nur die Elemente von Kiefer- und Zungenbogen führen beim Öffnen des Mundes Bewegungen aus, auch die praeoralen Kiefertelle beteiligen sich daran. Die Lage von Maxillare und Praemaxillare ist in Abb. 1 und 5 dargestellt. Die zwei Praemaxillaria sind median fest miteinander verbunden, ihre

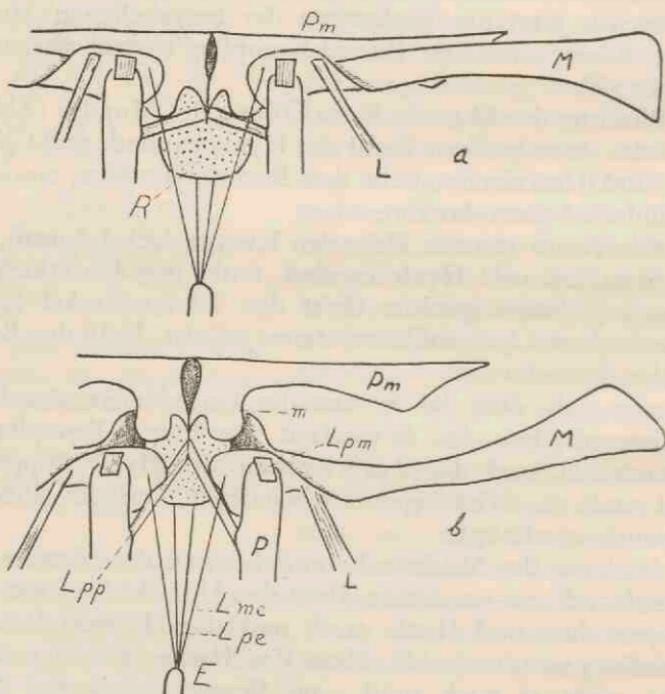


Abb. 5. *Perca fluviatilis* L. Dorsale Ansicht des Maxillarapparates, (a) in Ruhelage, (b) mit ausgestülptem Praemaxillare. *R* = Rostrale. *E* = Mesethmoid (Neurocranium). *m* = medianer Fortsatz des Praemaxillare. *Lpm* = Ligamentum palato-maxillare. *Lme* = Ligamentum maxillo-ethmoidale. *Lpe* = Ligamentum maxillo-mandibulare posterius. Die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1.

medianen Fortsätze (Abb. 5b, *m*) sind zusammen in das knorpelige Rostrale (Abb. 5a, *R*) eingebettet und ruhen auf dem vorderen, knorpeligen Teil des Neurocranium (Mesethmoid). Das Rostrale und die medianen Fortsätze der Praemaxillaria trennen die beiden Maxillaria und werden von ihnen links und rechts gabelförmig umfasst (Abb. 5 und 6). Beim Öffnen des Mundes tritt in diesem Maxillar-Apparat ein sehr verwickelter Mechanismus in Wirksamkeit. Das Resultat ist, dass sich das Maxillare dreht und das Praemaxillare nach vorne gestülpt wird (Abb. 1 a-b). Das Drehen des Maxillare kommt folgendermassen zustande:

Ein Sehnenbündel *L* (Abb. 1) verläuft von der Aussenseite des Unterkiefers (vom Articulare) hinauf zum Maxillare und inseriert hier oben auf dessen etwa horizontal liegendem, medianem Teil (Abb. 6, *x*). Beim Senken des Unterkiefers wird also diese Insertionsstelle *x* caudad und ventrad gezogen (in Abb. 6 bewegt sich *x* also unter die Ebene der Abb.). Dabei dreht sich der mediane, horizontale Teil des Maxillare um seine Längsachse, und der laterale Teil des Maxillare bewegt sich nach vorn (in Abb. 6: über der Ebene der Abb.). Der obere Gabelzahn des Maxillare dreht

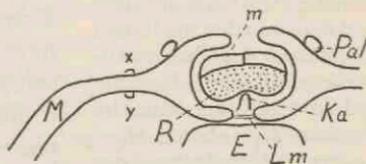


Abb. 6. *Perca fluviatilis* L. Schematischer Querschnitt durch den Maxillarapparat. *Ka* = Kamm des Mesethmoid. *Lm* = Ligamentum maxillare. *x* = Insertionsstelle des Lig. maxillo-mandibulare posterius. *y* = Insertionsstelle der Sehne *A₁* (Abb. 1). Die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1.

sich nach hinten, der untere nach vorne (sie drücken dabei das Praemaxillare rostrad, wie wir später sehen werden). Man kann sich von diesem Vorgang leicht überzeugen, wenn man bei einem frisch getöteten Fisch (statt *Perca* kann auch *Cottus* benutzt werden) alle Verbindungen zwischen Unterkiefer und Maxillare fortnimmt, ohne jedoch das Bündel *L* zu verletzen. Dann sieht man, wie sich das Maxillare beim Senken des Unterkiefers, d.h. wenn *L* gespannt wird, dreht, und das Praemaxillare sich orad bewegt. Durchschneidet man *L*, so bleibt die Bewegung des Maxillarapparates beim Senken des Unterkiefers aus.

Das Sehnenbündel *L* wurde von BROOKS (1885) *Ligamentum maxillo-mandibulare posterius* genannt. Seine Beschreibung bezieht sich aber auf *Gadus*. Das Ligamentum maxillo-mandibulare

anterius (Abb. 1b, La) verbindet das laterale Ende des Maxillare mit dem Processus coronoideus des Unterkiefers. Auch dieses Band spielt eine Rolle bei den Kieferbewegungen. Es unterstützt die Wirkung des Lig. max.-mand. posterius beim Öffnen des Mundes dadurch, dass es den lateralen Teil des Maxillare rostrad zieht (weil sich dann der Processus coron. orad bewegt); beim Schliessen des Mundes zieht es diesen Teil des Maxillare wieder in die Mundecke zurück.

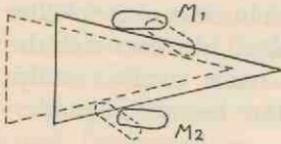


Abb. 7. *Perca fluviatilis* L. Schematische Darstellung des ausstülpenden Druckes, den die Maxillaria ausüben auf den, von den medianen Fortsätzen der Praemaxillaria und dem Rostrale gebildeten Kegel. Seitliche Ansicht. M_1 =oberer, M_2 =unterer Gabelzahn des Maxillare (—) vor dem Drehen, (- - -) nach dem Drehen des Maxillare.

Oben wurde schon gesagt, dass bei der drehenden Bewegung des Maxillare eine Ausstülpung des Praemaxillare auftritt. Die medianen Fortsätze der Praemaxillaria bilden, zusammen mit dem Rostrale, einen glatten Kegel, der seitlich von den Gabeln der Maxillaria umfasst wird. Dieser Kegel kann nur rostrad gleiten, weil das Rostrale unten eine Längsgrube trägt, die auf einen medianen Kamm des Mesethmoid (also, des Neurocranium) passt (Abb. 6). Wenn sich die Maxillaria beim Senken des Unterkiefers um ihre Längsachsen drehen und die Gabelzähne unten und oben einen Druck auf den Kegel ausüben, wird dieser nach vorne gepresst: die Praemaxillaria werden dann ausgestülpt (Abb. 5, a-b, Abb. 7). Wir können diese Wirkung z.B. vergleichen mit der Bewegung eines Eiszapfen, den man zwischen zwei Fingern drückt und der sich dann in der Richtung seiner Längsachse bewegt. Das Schema von Abb. 7 entspricht der Wirklichkeit natürlich nur in sehr groben Zügen. Tatsächlich sieht ein solcher Längsschnitt aus wie Abb. 8.

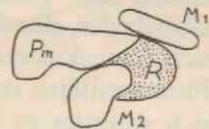


Abb. 8. Wirkliche Form der in Abb. 7 schematisch dargestellten Teile.

Die Drehung des Maxillare beim Öffnen des Mundes ist nicht das einzig wirksame Moment beim Vorstülpfen des Praemaxillare. Auch die sehr geringe Senkung des ganzen Maxillarapparates, der beim Senken des Unterkiefers von den beiden Lig. max.-mand. ventrad gezogen wird, verursacht ein Ausstülpfen der Praemaxillaria. Abb. 9 zeigt, dass eine solche Senkung nur mög-

lich ist, wenn das Rostrale (also auch die Praemaxillaria) über den schräg ablaufenden, medianen Kamm des Mesethmoid nach vorn gleitet. Dieser Gesichtspunkt spielt bei *Perca* nur eine untergeordnete Rolle, anderswo (z.B. *Heterosomata*) ist er sehr wichtig. Diese Senkung muss von den Bändern, die den Maxillarapparat mit dem Palatinum und dem Neurocranium verbinden, gestattet werden. Soweit diese Ligamente am Praemaxillare ansetzen (Abb. 5), sind sie sehr dehnbar (sie lassen sogar die starke, rostrade Bewegung beim Austülpfen zu); soweit sie am Maxillare ansetzen, sind sie nur sehr wenig dehnbar, gestatten aber eine geringe Senkung des Maxillarapparates.

Es gibt noch ein drittes Moment, das beim Ausstülpfen des Praemaxillare während des Öffnen des Mundes wirksam ist, nämlich das Abspreizen des Buccal-Komplexes. Die Ursache davon ist, dass bei dieser Bewegung auch die lateralen Enden der Maxillaria seitlich gehoben werden. Weil die unteren Gabelzähne der Maxillaria durch ein undehnbares Band (Abb. 6, *Lm*; wir können es *Ligamentum maxillare* nennen) miteinander verbunden sind, nähern sich die oberen Gabelzähne bei dieser Hebung; der Raum zwischen den Gabeln wird verringert und der „Kegel“ der Praemaxillaria wird nach vorn gepresst. Diese Wirkung ist bei *Perca* weniger wichtig, sie spielt jedoch bei *Zeus faber* (S. 58) die Hauptrolle.

Es sei hervorgehoben, dass die besprochenen drei Momente, die, wenn man sie experimentell isoliert, jedes für sich ein Vorstülpfen des Praemaxillare verursachen können, in Wirklichkeit gleichzeitig auftreten und diesen Effekt gemeinsam hervorrufen.

Jetzt kommen wir zur Frage, wie das Maxillare beim Schliessen des Mundes wieder zurückgedreht und die Vorstülpfung des Praemaxillare wieder aufgehoben wird. An der Unterseite des medianen, horizontalen Teiles des Maxillare (Abb. 6, γ) inseriert eine Sehne A_1t , die mit dem oberflächlichen Teil A_1 des *Musc. adductor mandibulae* (Abb. 1) in Verbindung steht. Diese Sehne dreht beim Schliessen des Mundes den horizontalen

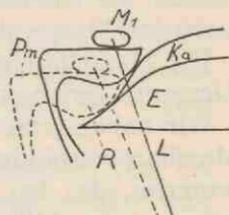


Abb. 9. *Perca fluviatilis* L. Schema eines Median-schnitts durch Praemaxillare, Rostrale und Mesethmoid (E). K_a = Kamm des Mesethmoid. M_1 = oberer Gabelzahn des Maxillare. (—) vor, (---) nach der caudalen Bewegung des Maxillarapparates. Weitere Erklärung im Text.

Teil des Maxillare im entgegengesetzten Sinn als das Ligamentum maxillo-mandibulare posterius (*L*); das Maxillare dreht sich hierbei also wieder zurück. Weiter unten werden wir sehen, dass dabei auch die Ausstülpung des Praemaxillare aufgehoben wird. Die Sehne A_1t (Abb. 1b) inseriert auch am Unterkiefer; sie hat eine doppelte Wirkung: das Zurückdrehen des Maxillare, und das Heben des Unterkiefers. Die Kraft, die von der Muskelpartie A_1 auf sie ausgeübt wird, zerfällt daher in zwei Komponenten: das Resultat ist, dass, während der Drehung des Maxillare nach hinten, der Unterkiefer gehoben wird.

Die Muskelfasern des A_1 sind nicht nach einem der bewegten Elemente gerichtet, sondern verlaufen ungefähr horizontal.

Wir haben jetzt zwei Sehnen erwähnt, die Unterkiefer und Maxillare verbinden, 1: das Ligamentum maxillo-mandibulare posterius, das bei beiden Skeletteilen an der Aussenseite inseriert, beim Öffnen des Mundes das Maxillare nach vorne dreht und das Praemaxillare ausstülpt. 2: Die Sehne A_1t des Musc. adductor mandibulae, die an den Innenseiten inseriert und beim Schliessen des Mundes das Maxillare zurückdreht (und, wie wir sehen werden, die Ausstülpung des Praemaxillare aufhebt).

Diese zwei Bänder werden in der mir bekannten Literatur immer miteinander verwechselt, wahrscheinlich weil man ihre antagonistische Wirkung nicht kannte. Das ist um so begreiflicher, weil sie bei den meisten Fischarten nicht getrennt vorkommen, bei *Gadus* z.B. (S. 37) werden wir eine Sehne vorfinden, die ungefähr die Eigenschaften beider in sich vereinigt.

Sogar bei *Perca* laufen einige kleinen Sehnenfasern von A_1 zu *L* (Abb. 1); *L* wird daher beim Schliessen des Mundes auch von A_1 nach hinten gezogen; dabei übt es, wie beim Öffnen des Mundes, einen Zug auf das Maxillare aus, der aber in diesem Moment weit übertroffen wird durch die Wirkung von A_1t .

VETTER (1878) erwähnt in seiner bekannten Beschreibung der Kiefermuskulatur von *Perca* das Ligamentum maxillo-mandibulare posterius gar nicht. Es gehört wahrscheinlich auch nicht zur Muskulatur, „es erscheint vielmehr wie eine Verdichtung der in der zwischen den Kiefern ausgespannten Bindehaut laufenden Faserstriche“ (HOLMQVIST, 1910), aber man dürfte trotzdem eine Bemerkung über ein so direkt mit dem Musculus adductor mandibulae zusammenhängendes Element erwarten. Er hat die Lage von A_1 jedoch in Abb. 13 (Taf. XIV) abgebildet. Über die Befestigung von A_1 am Maxillare sagt VETTER: „ein nach vorn verlaufender, starker

Sehnenstrang, welcher sich nahe dem Vorderende des Maxillare an dessen Innenseite befestigt, dicht unter und hinter seinem Drehpunkt um das Palatinum."

Die Zeichnung stimmt hiermit aber nicht überein. Dort ist die Sehne A_{1t} an der Aussenseite, oben an dem Maxillare befestigt, eben an der Stelle, wo in Wirklichkeit das Lig. maxillo-mandibulare sitzt. Ich glaube, das hier eine Verwechslung vorliegt. Die Wirkung der Sehne A_{1t} wird von VETTER folgendermassen angedeutet: „Die Function . . . kann nur darin bestehen, gleichzeitig mit der Hebung des Unterkiefers das Maxillare und mit diesem das Praemaxillare an ihren vorderen Enden nach hinten und etwas nach unten zu ziehen."

Diese Angabe ist aber auch nicht vollkommen richtig, oder, besser gesagt, sie gibt Anlass zu unrichtigen Vorstellungen. Das Maxillare wird nicht an seinem vorderen Ende nach hinten und etwas nach unten gedreht, sondern dieses „vordere Ende" wird um die Längsachse gedreht. Auf die Übertragung dieser Bewegung auf das Praemaxillare geht VETTER nicht ein.

Bei dem Zurückdrehen bewegt sich der laterale Teil des Maxillare, das beim Öffnen des Mundes rostrad geführt war, wieder caudad (Abb. 1 *b-a*). Laterad ist das Maxillare, wie schon erwähnt, durch das Ligamentum maxillo-mandibulare anterius (*La*) mit dem Processus coronoideus des Unterkiefers verbunden, der ihn beim Schliessen des Mundes in die Mundecke zurückführt.

Beim Zurückdrehen des Maxillare durch die Sehne A_{1t} tritt auch das Praemaxillare in die Ruhestellung zurück. Verschiedene Momente spielen dabei eine Rolle. Erstens ist das Praemaxillare durch zwei dehnbare Bänder mit den Palatina (Abb. 5*a*, *Lpp*: Ligamentum palato-praemaxillare) und zweitens mit dem Neurocranium (*Lpe*: Ligamentum praemaxillo-ethmoidale¹⁾) verbunden. Diese Bänder werden beim Ausstülpen des Praemaxillare gedehnt, und können es zurückziehen, wenn die Einwirkung der ausstülpenden Kraft aufhört.

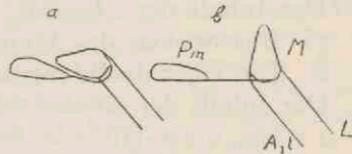


Abb. 10. *Perca fluviatilis* L. Transversalschnitt durch Maxillare und Praemaxillare, um die Lage der zwischen ihnen liegenden Haut zu zeigen, (a) in Ruhelage, (b) während des Vorstülpens des Praemaxillare.

Den wichtigsten Anteil hat aber die Haut zwischen Maxillare und Praemaxillare. Diese Haut erlaubt die Ausstülpung des Praemaxillare, sie wird dabei zwischen Maxillare und Prae-

¹⁾ Diese Nomenklatur entnehme ich BROOKS (1885).

maxillare gespannt. Machen wir in diesem Augenblick einen Transversalschnitt durch beide, dort, wo L und A_1t am Maxillare inserieren, so bekommen wir das Bild von Abb. 10. Dreht sich nun das Maxillare, angezogen von A_1t , um seine Längsachse zurück, dann wird das Praemaxillare zurückgezogen, einfach weil die dazwischenliegende Haut sich um das Maxillare wickelt.

Allgemeines über die Funktion des Kiefer- und Zungenbogens bei den Teleostei.

Wir können nunmehr die Bewegungen von Kiefer, Zungenbogen und Opercula in ihren Zusammenhängen einigermaßen überblicken und werden nunmehr die Gelegenheit angreifen, die biologische Bedeutung der beschriebenen Verhältnisse zu skizzieren.

Die Atmung.

Wir beschränken uns darauf, eine allgemeine Übersicht der Atmungsbewegungen zu geben.

Bei kräftigem *Einatmen* werden alle Bewegungen ausgeführt, die auf S. 9 unter *Öffnen des Mundes* genannt sind. Diese Bewegungen führen dazu, dass der Inhalt von Mund- und Kiemenhöhle stark vergrößert wird.

Der Inhalt der *Mundhöhle* wird dabei vergrößert durch:

1. Das Senken des Mundbodens (Hyale).
2. Die laterade Bewegung des Buccal-Komplexes.

Der Inhalt der *Kiemenhöhle* wird vergrößert durch:

1. Die dorso-laterade Bewegung der Kiemendeckel.
2. Das Entfalten des Branchiostegalapparates. (Dies geschieht automatisch bei der caudalen Bewegung des Hyale, das die Radii branchiostegi (*Ra*, Abb. 1*b*) trägt.) Gleichzeitig wird auch der Mund geöffnet, und lässt das infolge der Raumerweiterung angesogene Wasser eintreten; der entfaltete Branchiostegalapparat schliesst die Kiemenspalte.

Bei kräftigem *Ausatmen* werden alle unter „*Schliessen des Mundes*“ genannten Bewegungen ausgeführt. Sie haben zur Folge, dass der Inhalt von Mund- und Kiemenhöhle stark verkleinert wird.

Der Inhalt der *Mundhöhle* wird dabei verkleinert durch:

1. Das Heben des Mundbodens (Hyale).
2. Die mediade Bewegung des Buccal-Komplexes.

Der Inhalt der *Kiemenhöhle* wird verkleinert durch:

1. Die ventro-mediade Bewegung der Kiemendeckel.
2. Das Zusammenfallen des Branchiostegalapparates (durch den *Musculus hyo-hyoideus*, der zwischen den Radii verläuft).

Gleichzeitig schliesst sich der Mund, das Wasser strömt durch die Kiemerspalte aus; dabei drückt es die Kiemendeckel laterad, daher werden diese nicht ganz gleichzeitig, aber etwas später mediad bewegt.

Diese letzte Tatsache hat zu einem langen Streit geführt, ob nämlich die Atmungsbewegungen synchron sind oder nicht. Später ergab sich jedoch, dass der Zusammenhang der Teile die Bewegungen zu einer Synchronie zwingt, wobei aber die vom Wasserdruck hervorgerufene Verspätung der Kiemendeckel alternierende Bewegungen vortäuscht (WILLEM, 1927).

Die oben beschriebene *vollständige* Atmungsbewegung wird aber nur in sauerstoffarmem Milieu, oder nach kräftiger körperlicher Bewegung ausgeführt. Bei ruhigem Atmen können einige Bewegungen unterbleiben. Der Unterkiefer liegt dann unbeweglich, (also auch das Interoperculum), der Mund ist ein wenig geöffnet. Der *Musculus sterno-hyoideus* senkt das Hyale (also den Mundboden), der Buccal-Komplex wird gehoben (verg. Abb. 4, nur die Kraft r ruft eine seitliche Bewegung hervor, die caudale Bewegung in Richtung der Kraft p wird verhindert). Der mit dem Interoperculum verbundene Kiemendeckel kann nicht dorsad, wohl aber durch den *Musc. dilatator operculi* laterad bewegt werden. Beim Ausatmen hebt der *Musc. protractor hyoidei* das Hyale, Buccal-Komplex und Kiemendeckel werden mediad gezogen, der Mund jedoch nicht geschlossen. Das Wasser strömt dennoch durch die Kiemenspalten ab, denn die Buccalmembran (Abb. 11) verschliesst den Weg nach vorn.

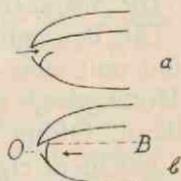


Abb. 11. Medianerschnitt durch einen Fischkopf; Wirkung der Buccalmembran (B), (a) beim Einatmen, (b) beim Ausatmen. O = Mundöffnung.

Wir wollen uns mit dieser rohen Skizze begnügen. Einzelheiten findet man in den Detailstudien von WILLEM, der die Möglichkeit und den Wert einer genauen vergleichenden Analyse der Atmungsbewegungen bei Fischen verschiedener Lebensweise nachgewiesen hat. Es zeigt sich dabei, dass die Bewegungen, aus denen der Atmungsvorgang besteht, bei Fischen verschiedener Lebensweise sehr verschiedene Bedeutung haben, worauf allerdings auch schon BAGLIONI (1908) hingewiesen hatte. Bei Bodenformen ist der Branchiostegalapparat sehr, die Bewegungen der Kiemendeckel weniger wichtig. Dem-

entsprechend ist das Operculum klein, der Branchiostegalapparat dagegen oft gewaltig entwickelt. Bei freischwimmenden Formen tritt der Branchiostegalapparat dagegen an Bedeutung und Ausbildung dem Kiemendeckel gegenüber zurück, dort sind die Opercula meist viel grösser als bei Bodenfischen. Diese Unterschiede entsprechen zwei sehr verschiedenen Atmungstypen, die beide in dem Milieu ihrer Besitzer ihre spezielle Bedeutung haben. Daraus ergibt sich ohne weiteres, dass ein morphologischer Vergleich der beteiligten Elemente nur Sinn bekommen kann, wenn man gleichzeitig die Funktion heranzieht, d.h. wenn man in den verschiedenen Formen die Anpassung erblickt. Es ist eben das Verdienst von WILLEM, die Grundlage für eine derartige vergleichende Biologie der Atmungsorgane geschaffen zu haben.

Die Nahrungsaufnahme.

Die Bewegungen beim Greifen und Verschlingen der Beute sind mit den Atmungsbewegungen sehr gut zu vergleichen (HOLMQVIST, 1910), und dieselben Elemente beteiligen sich daran. Öffnet ein Fisch den Mund, zur Nahrungsaufnahme, so geschieht eigentlich dasselbe wie beim Einatmen, nur ist die Bewegung kräftiger und unregelmässig. Die Bewegungen beim Einatmen: Öffnen der Kiefer, Inhaltsvergrößerung der Mundhöhle, schaffen auch die Möglichkeit der Nahrungsaufnahme.

1. Der vergrösserte Querschnitt der Mundhöhle kann grössere Beute durchlassen.
 2. Der eingesaugte Wasserstrom kann kleinere Beute mitreissen.
 3. Die geöffneten Kiefer können eine Beute umklammern.
- Auf die Bedeutung dieser drei Momente werden wir etwas näher eingehen.

Vergrößerung des Querschnittes der Mundhöhle. Bei den Raubfischen ist ein Kauen oder Zerkleinern der Nahrung ziemlich selten; die meisten sind „Schlinger“, die Beute wird ungeteilt verschluckt. Daher ist es von Bedeutung, dass die Elemente, die Mundhöhle und Pharynx begrenzen, auseinander weichen können und beim Verschlingen grösserer Beute kein Hindernis darstellen. Bei einem Hecht unseres Aquariums, der einen nicht einmal viel kleineren Artgenossen zu verschlingen suchte, erhielt ich den Eindruck, als seien nicht Mundhöhle und Pharynx, sondern der Verdauungskanal der beschränkende Faktor dieses

Prozesses! Das Kopfskelett, und auch die Kiemenbogen bieten bei extrem geöffnetem Munde gewaltige Durchgangsmöglichkeiten.

Die Hyostylie ermöglicht es, dass die Kiefergelenke dabei auseinander weichen. In Abb. 12 ist der Kopf eines Fisches in Vorderansicht schematisch dargestellt, mit geschlossenem und mit geöffnetem Munde. Die Bewegungen der Kiemenbogen sind mit denen des Kieferbogens zu vergleichen, sie werden in gleicher Weise „geöffnet“. Bei einem extremen Abduzieren der Hyomandibularia (also auch der Kiemendeckel) kann die Kiemenspalte nicht, wie bei der Einatmung, verschlossen bleiben. Steckt eine Beute längere Zeit in der Mundhöhle eines Hechtes, so ist der Kiemendeckel weit geöffnet; hierdurch wird das Tier vielleicht vor dem Erstickten geschützt.

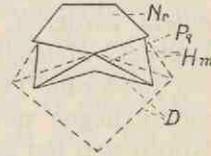


Abb. 12. Schema einer vorderen Ansicht des Kieferskeletts eines Fisches (—) vor, (- - -) nach dem Öffnen des Mundes. Erklärung im Text. Nr = Neurocranium; die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1.

Die Nahrungsaufnahme durch eingesaugtes Wasser. Die Erweiterung der Mundhöhle erzeugt beim Öffnen des Mundes einen nach innen gerichteten Wasserstrom, der kleinere Nahrungsobjekte mitführen kann. Dies benutzen viele Fische. Ein Goldfisch, der eine Wasserfloh fangen will, schwimmt bis an das Tierchen heran, öffnet den Mund, und saugt es blitzschnell und unfehlbar ein.

Diese Jagdmethode ist sehr allgemein, sie wird auch verwendet um kleine Objekte vom Boden zu nehmen. Bei Fischen, die ganz auf diese Methode eingestellt sind, könnten wir von einem Saugmund sprechen (*Cyprinus carpio* und Verwandte). Wichtig ist dabei, dass der erzeugte Wasserstrom innerhalb gewisser Grenzen umso stärker ist, je enger die Mundöffnung wird. Bei allen Fischen spielt diese Saugkraft eine mehr oder wenig wichtige Rolle, einige sind ausschliesslich auf sie spezialisiert (z.B. *Lophius*, S. 41).

Die Kiefer und die Nahrungsaufnahme. Die Kiefer haben bei den verschiedenen Ernährungsmethoden eine sehr verschiedene Funktion. Bei einem Saugmund, wie bei *Cyprinus* (S. 27) bilden sie nur die knöcherne Stütze des Saugrüssels; bei *Clupea* (S. 22) dienen sie der Entfaltung einer Reuse. In den meisten Fällen aber umklammern die Kiefer die Beute und sind entsprechend bezahnt. Dabei stehen ursprünglich zwei Elemente einander gegenüber: das Palatoquadratum hat der Oberkieferfunktion,

die Cartilago Meckeli bildet den Unterkiefer. Mit „ursprünglich“ ist hier gemeint: bei den Haifischen, und „primitiven“, Teleostiern. Wir sehen aber, dass bei den „modernerer“ Fischgruppen die Oberkieferfunktion nach vorn, auf das Maxillare, oder sogar das Praemaxillare übertragen ist. Diese Elemente werden von zwei sogenannten praecoralen Bogen abgeleitet, welche mehr oder weniger frei vom übrigen Skelett vor dem Kieferbogen liegen. Gewöhnlich wird das Praemaxillare von einem vorderen, das Maxillare von einem hinteren „Lippenknorpel“ abgeleitet. Dieses Übertragen der Oberkieferfunktion auf praecorale Teile ist ein sehr wichtiges Moment. Diese Elemente liegen nämlich nicht, wie das Palatoquadratum, dem Kopfskelett fest an; sie sind also nicht mehr oder weniger fixiert, sondern frei beweglich. Dadurch wird die Möglichkeit eines beweglichen, vorstülpbaren Oberkiefers geschaffen. Die Übernahme der Oberkieferfunktion durch die praecoralen Bogen ist also die Voraussetzung für die mannigfaltigen Mundbewegungen, die wir bei sehr vielen Fischgruppen finden und die ihnen eine weitgehende Anpassung an die verschiedensten Lebensbedingungen gestatten. Wenn man die Kieferverhältnisse der Teleostier mit Berücksichtigung des gebräuchlichen Systems überblickt, so ergibt sich, dass bei den „primitiveren“ Formen das Palatoquadratum als Oberkiefer wirkt, während bei den „fortschrittlichsten“ Formen das Praemaxillare diese Funktion übernimmt. In den dazwischen liegenden Gruppen findet man alle Übergänge zwischen beiden Stadien, wobei oft das Maxillare als Oberkiefer funktioniert und sich manchmal sogar mehrere Visceralbogen die Oberkieferfunktion teilen. Man bekommt den Eindruck, dass diese Funktion im Verlauf der historischen Entwicklung vom Palatoquadratum allmählich auf das Maxillare übergang, und sich dann von dort aus weiter nach vorne auf das Praemaxillare verschob.

Einige Beispiele, etwa in systematischer Reihenfolge, mögen dies erläutern:

Esox lucius (S. 26). Dem Unterkiefer steht das Palatinum gegenüber, über seiner Spitze das zwischen den Palatina eingeschobene Vomer. Das Maxillare ist ausgeschaltet, das Praemaxillare sehr klein.

Osmerus eperlanus (S. 25). Dem Unterkiefer steht das Palatinum gegenüber; über seiner Spitze das kleine Praemaxillare. Das Maxillare ist ausgeschaltet.

Salmo salar (S. 24). Dem Unterkiefer steht das Maxillare gegenüber, über seiner Spitze aber das Praemaxillare, das Palatinum ist ausgeschaltet.

Conger vulgaris (S. 26). Dem Unterkiefer steht das Maxillare gegenüber,

über seiner Spitze das kleine, mit dem Neurocranium verwachsene Praemaxillare.

Cyprinidae (S. 27), *Teleostei physoclysti* (hierzu auch *Perca*). Dem Unterkiefer steht das gut entwickelte Praemaxillare gegenüber; Maxillare und Palatinum sind ausgeschaltet.

Im Allgemeinen gelten die erstgenannten Gruppen, alle *Teleostei physostomi*, den *Teleostei physoclysti* gegenüber als die primitiveren Formen. Die Kiefernverhältnisse stimmen also gut mit unserer Vorstellung überein. Bei den Crossopterygiern (untersucht wurde *Polypterus bichir*), von denen man die Teleostei ableitet, bilden jedoch Maxillare und Praemaxillare zusammen den Oberkiefer, das Palatinum ist ausgeschaltet. In dieser Hinsicht wäre die Gruppe also weniger primitiv als *Esox*. Bei den vermeintlichen Vorfahren der Teleostei ist also keine Stütze für unsere Vorstellung zu finden. Es ist übrigens auch unmöglich an rezentem Material zu beweisen, dass diese der Wirklichkeit entspricht, sie gibt aber vielleicht ein brauchbares Bild. Jedenfalls sind die Kiefer bei den niederen Fischgruppen starr, bei den höheren Formen dagegen oft sehr beweglich, und dem entspricht der erwähnte Unterschied in der Oberkieferausbildung, denn das Palatoquadratum ist starr, das Praemaxillare beweglich.

Bei der Betrachtung der obenerwähnten Reihe entsteht der Eindruck, dass in der historischen Entwicklung der Teleostierkiefer die Festigkeit der Beweglichkeit geopfert wurde. Dieser Eindruck wird dadurch verstärkt, dass bei höheren Formen, deren Lebensweise sehr druckfeste Kiefer benötigt, rückgängige Prozesse (*Anarrhichas*, S. 39) auftreten, oder die Festigkeit durch sonderbare Kunstgriffe (*Pseudoscarus*, S. 63) wiederhergestellt wird.

Die Fische sind jedoch im Allgemeinen Schlinger, die Nahrung wird selten gekaut oder abgebissen, daher ist keine besondere Festigkeit der Kiefer nötig; sie dienen vor allem dem Greifen. Es liegt eine gewisse Logik in der Tatsache, dass diese Greiffunktion den vordersten und beweglichsten Kopfelementen (den Praemaxillaria) übertragen wurde.

Die Bewegungen der Kiefer beim Schlingen. – Über das Schlingen ist im Allgemeinen sehr wenig bekannt. Bei *Cottus* wurde jedoch die Zusammenarbeit der Kiefer – und Zungenelemente während dieses Vorganges von VANDENBERGHE (1928) analysiert. Diese Beschreibung trifft ebenfalls für *Perca*,¹⁾ und vielleicht auch für viele verwandte Raubfische zu. Die Beute wird zwischen Prae-

¹⁾ Den bei *Perca* beschriebenen Maxillarmechanismus finden wir in fast genau derselben Form bei vielen *Teleostei physoclysti*, die ebenso räuberpisch leben und wenig spezialisiert sind, z. B. *Cottus*, *Zoarus*, *Trachinus*.

maxillare und Unterkiefer gefasst und nachher unzerkleinert geschluckt. Bei diesem Schlingen spielen die Bewegungen von Praemaxillare und Hyale die Hauptrolle. Es wurde schon erwähnt, dass beim Öffnen des Mundes das Hyale, beim Schliessen des Mundes das Praemaxillare zurückgezogen wird. Diese abwechselnden Bewegungen werden bei der Nahrungsaufnahme folgendermassen ausgenutzt:

Wenn die Beute gegriffen wird, ist der Mund geöffnet, also das Praemaxillare ausgestülpt. Beim Schliessen des Mundes wird das Praemaxillare, und mit ihm die Beute, caudad gezogen. Jetzt greifen die Hypopharyngealzähne des Glossohyale die Beute, und der Mund öffnet sich wieder. Dabei lässt das Praemaxillare los, das Hyale (und das Glossohyale) bewegt sich aber (zurückgezogen durch den *Musc. sterno-hyoideus*) caudad und führt dabei die Beute weiter nach innen. Jetzt hat das Praemaxillare wieder Gelegenheit, um beim erneuten Schliessen des Mundes seine Zähne weiter nach vorne in die Beute zu schlagen, während die Hypopharyngealzähne wieder loslassen, weil sie mit dem Hyale wieder nach vorn gezogen werden, um ihre Tätigkeit zu wiederholen. Die ganze Wirkung beruht darauf, dass die Zähne, weil sie schräg caudad gerichtet sind, die Beute nur mitführen, wenn sie caudad gezogen werden. So schiebt bei jedem Öffnen und Schliessen des Mundes die Beute etwas nach hinten, abwechselnd gefasst von den caudad gerichteten Zähnen des Hyoid und denen des Praemaxillare. Diese Wirkung wird unterstützt durch die zwei bezahnten Epipharyngealplatten, die am Munddach liegen, und die selbständig durch Re- und Protraktoren bewegt werden. Diese Platten findet man bei den Raubfischen sehr oft, sie dienen wohl überall der Nahrungsaufnahme. Auch die beschriebene Wechselwirkung von Praemaxillare und Hyale entspricht bei vielen Arten wohl hauptsächlich den Angaben von VANDENBERGHE. Das ist aber niemals genügend untersucht. Wir werden uns im Folgenden mit der Technik der Nahrungsaufnahme nicht beschäftigen und beschränken uns auf den eigentlichen Kiefermechanismus.

CLUPEA HARENGUS L. (Abb. 13).

Der Mund des Herings bildet in geöffnetem Zustande eine Reuse. Die Kiefer, vor allem Maxillare und Dentale, die sehr hoch und platt sind, stützen diese Reuse. Ihre Bezahnung ist sehr schwach. Das Entfalten dieser Reuse ist in Abb. 13 dargestellt. Das *Lig. maxillo-mandibulare anterius* (*La*) und *posterius* (*L*) arbeiten beim Senken des Unterkiefers zusammen und bewegen das Maxillare orad. Der *Processus coronoideus* liegt sehr weit nach vorne, daher wird das mit ihm durch das *La* verbundene Maxillare ebenfalls weit orad gezogen. Dabei dreht sich das sehr geräumige *Lig. maxillo-mandibulare anterius* um etwa 180°; seine Insertionsstelle am *Processus coronoideus* (*y*) liegt bei geschlossenem Mund über seiner Verbindung mit dem Maxillare (*x*), bei geöffnetem Mund dagegen darunter (Vergl. Abb. 13 *a-b*). Das *Lig. max.-mand. posterius* hat die-

selbe Funktion wie bei *Perca*; es verläuft vom Unterkiefer zum medianen Teil des Maxillare und dreht diesen Teil beim Öffnen des Mundes um die Längsachse, wobei es den lateralen Teil des Maxillare gemeinsam mit dem Lig. max.-mand. anterius orad bewegt. L. hebt sich hier sehr wenig von der Umgebung ab, eigentlich hat ein ganzer Streifen Bindegewebe seine Funktion.

Das Praemaxillare ist nur sehr klein, es wird beim Öffnen des Mundes gehoben und vervollständigt den Trichterrand an der Oberseite. Die zwei Admaxillaria folgen in ihren Bewegungen dem Maxillare. Das Admax. I ist unten mit dem Maxillare, oben mit dem Lig. max.-mand. posterius verbunden. Wenn, beim Öffnen des Mundes, diese letzte Verbindung nach unten gezogen wird, schiebt das Admaxillare I das Maxillare nach vorne und unterstützt damit dessen orade Bewegung (Vergl. JORDAN, 1918, dort wird aber dieses Moment für das ein-

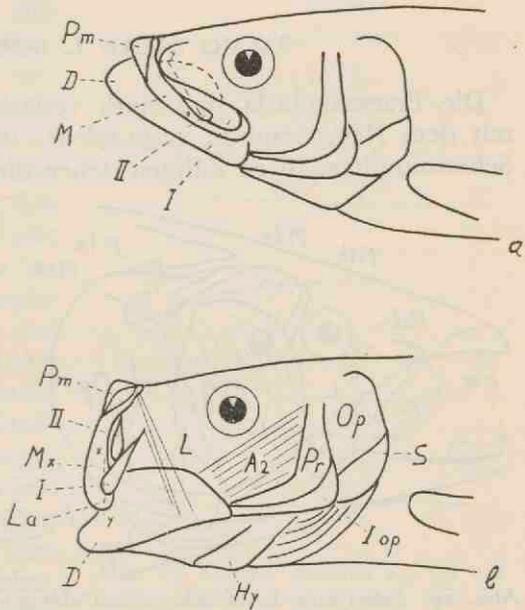


Abb. 13. *Clupea harengus* L. (a) mit geschlossenem, (b) mit geöffnetem Mund. I = Admaxillare I. II = Admaxillare II. x, y = Insertionsstellen des Ligamentum maxillo-mandibulare anterius an Maxillare und Dentale. Die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1.

zig wirksame gehalten). Das Admax. II liegt wieder beweglich zwischen Admax. I und Maxillare. Die Bewegung der Admaxillaria beim Öffnen des Mundes ergibt sich aus Abb. 13 a-b mit ausreichender Deutlichkeit.

Beim Schliessen des Mundes hebt der Musc. adductor mandibulae (Abb. 13 b, A_2) den Unterkiefer; er hat keine direkten Beziehungen zum Maxillare. Das Maxillare wird nur vom Lig. m.-m. anterius zurückgeführt und faltet dabei auch die Ad-

maxillaria wieder zusammen. Der hohe Processus coronoideus schiebt sich bei geschlossenem Munde zwischen Maxillare und Palatinum.

Die Nahrung des Heringes besteht hauptsächlich aus Planktonorganismen (KYLE und EHRENBAUM, 1929). Die vom geöffneten Mund gebildete Reuse erscheint zum Planktonfang sehr geeignet (JORDAN, 1918).

SALMO SALAR L. (Abb. 14).

Die Praemaxillaria sind stark verlängert und unbeweglich mit dem Neurocranium verbunden – sie bilden eine scharfe Schauzenspitze. Ihren Zähnen stehen die der Unterkieferspitze gegenüber, während die hinteren

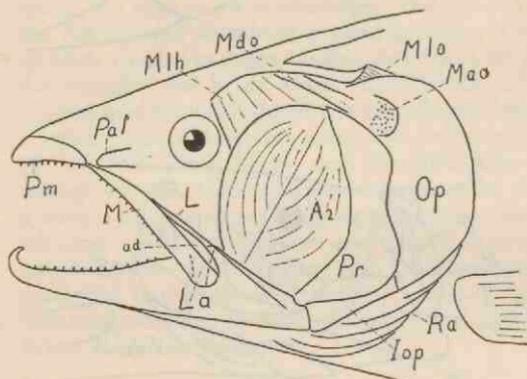


Abb. 14. *Salmo salar* L. ♂ ad. ad = Admaxillare; die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1.

Zähne des Unterkiefers in die Zähne auf dem Vorderrand des Maxillare greifen. Das Maxillare ist mit dem Palatinum und Praemaxillare beweglich verbunden. Beim Öffnen des Mundes dreht das Lig. max. mand. posterius das Maxillare, wie bei

Perca, aber viel schwächer, rostrad und etwas um seine Längsachse. Dabei wird der bezahnte Vorderrand etwas nach aussen gerichtet. Eine besondere Sehne des Musculus adductor mandibulae, die beim Schliessen des Mundes das Maxillare zurückführt, besteht hier nicht; dies geschieht durch das Ligam. maxillo-mandibulare anterius (*La*), das nur dem Schliessen des Mundes dient (in Gegensatz zu *Clupea*). Es inseriert am Vorderrand des Maxillare und dreht diesen beim Heben des Unterkiefers wieder nach innen, hebt das Maxillare und drückt es fest in die Mundecke. Das Admaxillare (*ad*) ist in seiner ganzen Länge fest mit dem Maxillare verbunden und folgt den Bewegungen desselben (vergl. *Clupea*). Der Lachs ist ein Raubfisch. Die Kiefer bilden, wie beim Hecht, eine Greif-

zange; nur beteiligen sich andere Oberkieferelemente daran (vergl. S. 20).

OSMERUS EPERLANUS L. (Abb. 15).

Das stark bezahnte Palatinum hat Oberkieferfunktion und steht dem Unterkiefer gegenüber, während die kleinen Zähne des Maxillare seitlich der Mandibula ins Leere greifen. Der Unterkieferspitze entsprechen die Zähne des Praemaxillare. Die starken Zähne des Vomer greifen in die Zähne des Glossohyale; den hintern Zähnen des Hyale entspricht der mediane bezahnte Rand der Entopterygoidea. Maxillare und Praemaxillare bewegen sich beim Öffnen des Mundes nur schwach. Die Maxillaria reichen mediad kaum bis zum Neurocranium und sind beweglich mit den Palatina verbunden; sie werden, genau wie bei *Salmo*, beim Öffnen des Mundes vom Lig. maxillo-mandibulare posterius gedreht, nur arbeitet dies hier mit dem Lig. max.-mand. anterior zusammen. Dabei ist das Praemaxillare (bei *g*, Abb. 15) ebenfalls einem Druck ausgesetzt; es dreht sich bei *z* gegen das Nasale und der bezahnte Vorderrand hebt sich etwas. Das Admaxillare spielt dieselbe Rolle wie bei *Clupea* (S. 23). Das Maxillare wird beim Schliessen des Mundes vom Lig. max.-mand. anterior wieder gehoben. Der Musc. adductor mandibulae hat keine direkten Beziehungen zum Maxillare und inseriert nur am Unterkiefer. *Osmerus* ist ein noch ausgesprochenerer Raubfisch als *Salmo*. Der Mund ist dementsprechend grösser und stärker bezahnt, zeigt im Übrigen aber denselben Typus.

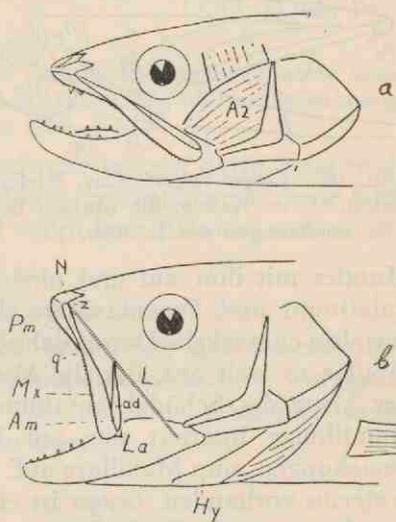


Abb. 15. *Osmerus eperlanus* L., (a) mit halb geschlossenem, (b) mit weit geöffnetem Mund. N = Nasale. ad = Admaxillare. Die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1.

CONGER VULGARIS CUV. (Abb. 16).

Hier erfüllt das Maxillare die Funktion des Oberkiefers. Es ist dementsprechend bezahnt und steht dem Unterkiefer gegenüber. Die Praemaxillaria sind klein und vollständig miteinander und mit dem Neurocranium verwachsen. Sie schieben sich als eine mit Zähnen besetzte Platte zwischen die Maxillaria ein

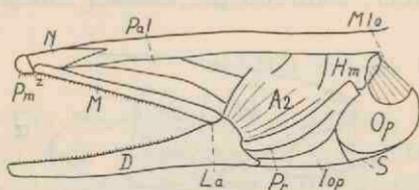


Abb. 16. *Conger vulgaris* Cuv. Kieferskelett. *N* = Nasale; die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1.

(tragen hier also den Namen „Zwischenkiefer“ mit Recht) und stehen der Unterkieferspitze gegenüber. Das Maxillare ist durch ein Lig. max.-mand. anterius (Abb. 16, *La*) ziemlich fest mit dem Unterkiefer verbunden; es bewegt sich beim Öffnen und Schliessen des

Mundes mit ihm auf und nieder, wobei es sich (bei *z*) gegen Palatinum und Praemaxillare dreht. Die Kiefermuskulatur ist gewaltig entwickelt. Dorsal dehnt sich der *Musc. adductor mandibulae* so weit aus, das die Muskeln von links und rechts auf der Mitte des Schädels zusammenstossen. Der *Musc. adductor mandibulae* inseriert nur am Unterkiefer, er weist keinerlei Beziehungen zum Maxillare auf. Auch ist kein Lig. max.-mand. posterius vorhanden. *Conger* ist ein Raubfisch. Das Kieferskelett ist sehr starr; die Kiefer bilden eine feste Greifzange.

ESOX LUCIUS L. (Abb. 17).

Bei *Esox* greifen die Zähne von Palatinum und Unterkiefer ineinander. Gegenüber der Unterkieferspitze steht das zwischen den Palatina liegende, stark bezahnte Vomer. Maxillare und Praemaxillare spielen beim Greifen der Beute fast überhaupt keine Rolle. Die sehr kleinen, schwach bezahnten Praemaxillaria liegen getrennt der die Schnauzenspitze bildenden *Regio ethmoidalis* an und sind zwischen dieser und den Palatina fest eingefügt (Abb. 17*b*). Die unbezahnten Maxillaria begrenzen die Mundhöhle. Senkt sich der Unterkiefer, so wird das Maxillare vom *Processus coronoideus*, mit dem es durch ein *Ligamentum maxillo-mandibulare anterius* (*La*) verbunden ist, mitgezogen; sein Drehpunkt liegt am Palatinum. Beim Schliessen des Mundes wird der Unterkiefer vom *Musc. adductor mandibulae* (*A₂*) gehoben. Dieser ist geschichtet, es fehlt hier aber eine oberfläch-

liche Partic, die eine Sehne zum Maxillare hinaufsendet. Das Maxillare folgt nur passiv dem Unterkiefer. Der Hecht ist ein

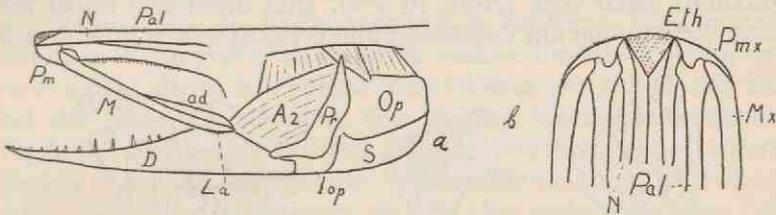


Abb. 17. *Esox lucius* L., (a) seitliche Ansicht des Kopfes; (b) obere Ansicht des Rostrum. *N* = Nasale, *ad* = Admaxillare. Die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1.

typischer Raubfisch; seine Jagdweise besteht darin, dass er sich aus dem Hinterhalt blitzschnell auf die Beute wirft. Seine Kiefer bilden eine Zange; der Mund stülpt kein Element aus, sondern umgreift die Beute einfach.

CYPRINUS CARPIO L. (Abb. 18–20).

Gegenüber dem Unterkiefer finden wir das Praemaxillare, beide sind zahnlos. Die Praemaxillaria können vorgestülpt werden, dies geschieht hier aber auf eine prinzipiell andere Weise als bei *Perca* beschrieben wurde.

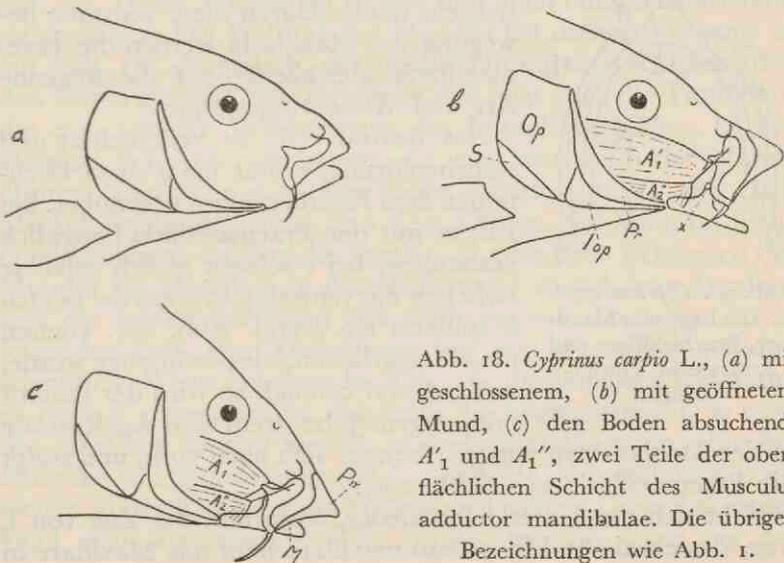


Abb. 18. *Cyprinus carpio* L., (a) mit geschlossenem, (b) mit geöffnetem Mund, (c) den Boden absuchend. *A₁'* und *A₁''*, zwei Teile der oberflächlichen Schicht des Musculus adductor mandibulae. Die übrigen Bezeichnungen wie Abb. 1.

Wird der Unterkiefer gesenkt, so schiebt ein Knorpelkissen x (Abb. 19), das am Hinterrande des Maxillare entlanggleitet, das Maxillare nach vorn (Abb. 19 *a-b*). Dies dreht sich dabei um seine Befestigung am Palatinum und erreicht so den in Abb. 19*b*

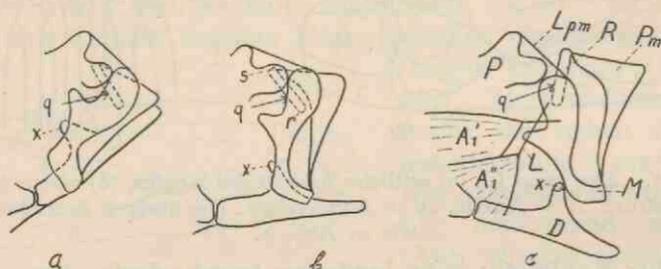


Abb. 19. *Cyprinus carpio* L. Die Bewegungen der Kiefferteile beim Öffnen des Mundes. Erklärung im Text. *Lpm* = Ligamentum palato-maxillare, *R* = Rostrale; die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1 und 18.

dargestellten Stand. Das gegen das Maxillare anliegende Praemaxillare dreht sich mit. Senkt sich nun der Unterkiefer weiter, so zieht er mit Hilfe eines Bandes (*L*) das ganze Maxillare ventrad (Abb. 19*c*). Dabei gleitet es am Palatinum entlang, und das Ligamentum palato-maxillare (*Lpm*) dehnt sich ein wenig. Durch diese ventrade Bewegung der Maxillaria werden die Praemaxillaria gleichzeitig auf die folgende Art und Weise vorgestülpt:

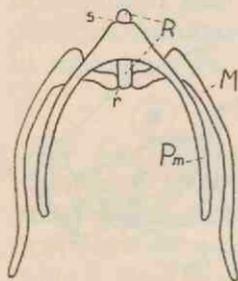


Abb. 20. *Cyprinus carpio* L. Die Lage von Maxillare, Praemaxillare und Rostrale in Vorderansicht.

Das Rostrale (*R*) ist verknöchert und stäbchenförmig, es hat bei *q* einen Drehpunkt dem Neurocranium gegenüber. Bei *s* ist es mit den Praemaxillaria beweglich verbunden, bei *r* schiebt es sich gelenkig zwischen die ventralen Processi der beiden Maxillaria ein (vergl. Abb. 20). Gleiten die Maxillaria nun, wie beschrieben wurde, ventrad und caudad, so wird der Punkt *r* mitgezogen. Jetzt dreht sich das Rostrale

in der Medianebene um *q*, *s* bewegt sich nach vorn, und stülpt die Praemaxillaria aus (Abb. 19*c*).

Hebt sich der Unterkiefer wieder, dann fällt der Zug von *L* weg, das elastische Lig. palato-maxillare hebt das Maxillare in

die Ruhestellung und das Rostrale dreht sich wieder zurück, führt dabei das Praemaxillare mit. Bei frischen Tieren kann man diesen Vorgang leicht beobachten, wenn man Haut und Gewebe wegnimmt, ohne die Kiefermechanik zu zerstören. Man braucht nur den Unterkiefer maximal zu senken um die Vorstülpung zu erhalten. Beim lebendigen Tier können wir jedoch oft, z.B. bei der Nahrungsaufnahme vom Boden, beobachten, dass der Fisch bei nur halbgeöffnetem Munde plötzlich, ohne weiteres Senken des Unterkiefers, die Praemaxillaria vorstülpt (wie in Abb. 18c). Hierbei bewegen sie sich aber nicht nach vorn (wie in Abb. 19c und 18b), sondern schräg nach unten. Diese Beobachtung ist zunächst verwunderlich, denn in den bisherigen Fällen reagierte das Praemaxillare nur auf Unterkiefersenkung, selbständige Bewegung war dort unmöglich, es fehlten dazu ja auch die Muskeln. Eine Erklärung für den Vorgang finden wir in der Anatomie des *Musculus adductor mandibulae*. Das *Ligamentum maxillo-mandibulare posterius* übertrug, u.a. bei *Perca*, die Unterkieferbewegung nur passiv auf das Maxillare. Bei *Cyprinus* aber ist es mit einem Teil des *Musc. adductor mandibulae* verbunden, und zwar mit der Muskelportion A''_1 (Abb. 18c), die auf *Quadratum* und Unterkiefer (Aussenseite des Artikulare) inseriert. Wenn dieser Muskel am Bande *L* zieht, so bewegt dies das Maxillare ventrad und das Praemaxillare stülpt sich vor. Dieses Vorstülpen ist hier also auch ohne Kiefersinken zu erreichen. Die Haltung des Mundes bei diesem Vorgang ist auf Abb. 18c, dargestellt, es zeigt die Haltung eines Karpfens, der den Boden absucht. Beachtenswert sind jetzt auch die Tastfäden, die eine seitliche Verlängerung der Maxillaria bilden. In der Haltung der Abb. 18c hängen sie ganz unterhalb der Mundöffnung und können so den Boden abtasten (vergl. 18b). Die Muskelportion A''_1 dient also dem Öffnen des Mundes, nicht dem Schliessen. Anders die Portion A'_1 , die beim Schliessen des Mundes das Maxillare in dem Ruhestand zurückzieht. Insofern sind die beiden Portionen also Antagonisten. Trotzdem ist im folgenden Falle eine Zusammenarbeit von A'_1 und A''_1 wahrscheinlich: Wenn bei dem in Abb. 18c dargestellten Zustande, in dem A''_1 gespannt ist, sich auch A'_1 zusammenzieht, so wird das Maxillare caudad bewegt, es dreht sich dabei um seine Befestigung am Palatinum, und so wird die Mundöffnung noch weiter in der Richtung des Bodens ausgestülpt. Diese Bewegung kann man am lebenden Tier beobachten; ob sie in der be-

schriebenen Weise geschieht, wage ich nicht mit Sicherheit zu sagen, es ist aber sehr wahrscheinlich.

Beim Schliessen des Mundes muss A''_1 erschlafft sein, um das Praemaxillare zurücktreten zu lassen; A'_1 zieht das Maxillare in die Ruhelage zurück. Die tieferen Teile des Musculus adductor mandibulae heben dabei den Unterkiefer. VETTER (1873) hat die erwähnten Muskelpartionen A'_1 und A''_1 genannt, weil er sie als Teile der bei anderen Fischen einheitlichen oberflächlichen Partie A_1 des Musculus adductor mandibulae auffasste. Diese steht überall, wo sie auftritt, in Beziehung zum Maxillare.

Dass die scharfe Trennung des A_1 in zwei Portionen bei *Cyprinus* mit dem obenbeschriebenen Antagonismus zusammenhängt, war VETTER jedoch unbekannt. Nach einer ausgezeichneten Beschreibung der Anatomie der Kiefermuskeln von *Cyprinus*, hat VETTER jedoch auch versucht, die Wirkung dieser Muskeln darzustellen. Er sagt u.a.:

„Die Function der Schicht A_1 kann nur darin bestehen, gleichzeitig mit der Hebung des Unterkiefers das Maxillare, und mit diesem das Praemaxillare an ihren vorderen Enden nach hinten, und etwas nach unten zu ziehen d.h., jene Rückwärtsbewegungen, die der ganze Kiefergaumenapparat beim Schliessen des Mundes passiv ausführt, activ zu unterstützen. . . . Bei *Cyprinus* bezweckt die Differenzierung dieser Portion in zwei, sich kreuzende Muskeln offenbar, die Bewegungen des Maxillare (und des Praemaxillare) nach unten (A''_1) und nach hinten (A'_1) um so vollkommener und energischer zu vollziehen, wodurch sich zugleich das auf den ersten Blick fast wunderlich erscheinende Übergreifen des Ursprungs des Musc. adductor mandibulae auf die Mandibel selbst, *leicht erklärt*“ (hervorgehoben von mir).

Wir sehen hier, dass sogar ein so gründlicher Anatom wie VETTER sich begnügt mit einer oberflächlichen und ungenauen Darstellung der Wirkung der beschriebenen Muskeln, und es unterlässt, den Kiefermechanismus auf seine Bewegungsmöglichkeiten zu prüfen. Auch kann man das Übergreifen des Ursprungs des Musc. adductor mandibulae auf die Mandibel selbst, nicht auf diese Weise erklären. Von dieser Erscheinung kann man nur die Bedeutung angeben, wenn man die Rolle des Ligamentum maxillo-mandibulare hervorhebt, und darauf hinweist, dass die beschriebene Lage einer Partie des Musc. adductor mandibulae es möglich macht, das Praemaxillare *selbständig* auszustülpen, und dass der „Rüssel“ des Karpfens gerade deswegen so plastisch ist.

Eine gute Beschreibung vom Ausstülpen der Praemaxillaria beim Karpfen gibt FIEBINGER (1931). Ich habe aber den Eindruck, dass sie für Nichtsachverständige nur schwer verständlich ist, sodass es nicht überflüssig erscheint, eine Darstellung mit Abbildungen zu geben. Die Arbeit von FIEBINGER ist übrigens hauptsächlich histologisch. — Der Verfasser hat die Rolle der Muskelpartien A'_1 und A''_1 m.E. auch nicht ganz richtig beurteilt: er ist der Ansicht, dass A''_1 bei jedem Ausstülpen tätig ist, und A'_1 dagegen nur beim Schliessen des Mundes. Auf die anderen Möglichkeiten, infolge deren verschiedene Arten der Ausstülpung möglich sind, wurde nicht geachtet.

Auch bei THILO (1920) finden wir eine Behandlung der Kiefermechanik

des Karpfens. Diese Beschreibung ist aber sehr oberflächlich. Der Verfasser sagt: „Der Unterkiefer, Vorkiefer und Oberkiefer sind fächerförmig angeordnet. (In der Ruhe) . . . ist der Fächer zusammengefaltet. Klappt man den Unterkiefer nach unten, so wird er entfaltet.“ Die Abbildungen sind gleichfalls undeutlich. Die Rolle des Rostrale wird nicht beschrieben, wohl spricht der Verfasser von „einem knorpelhaften Band“, das sich nach oben krümmen soll, wenn das Maul geschlossen wird. Ist damit vielleicht das Rostrale gemeint? Es klingt etwas sonderbar, wenn der Verfasser erklärt: „Ich hoffe, der Leser wird aus meinen Darlegungen ersehen, dass die mechanischen Verhältnisse des Karpfenmauls leichter zu durchschauen sind, als es auf den ersten Blick erscheint. Allerdings darf man sich nicht von vornherein in Einzelheiten verlieren“(!)

Vom Schliessen des Mundes sagt THILO: „Geschlossen wird das Maul durch . . . den Musculus adductor mandibulae. Von diesem setzt sich jederseits eine Zacke an das obere Ende des Oberkiefers, eine zweite Zacke an die hintere Hälfte des Unterkiefers. Als Schliesser dient noch ein zweiter kleiner Muskel (Musculus levator palatini). Er entspringt unter der Augenhöhle, und setzt sich an einen besonderen Muskelfortsatz in der Mitte des Oberkiefers.“ Mit dem letzten Muskel ist offenbar die Muskelpartie A_1 im Sinne von VETTER gemeint; es ist aber unverständlich warum der Verfasser, der, seinem Literaturverzeichnis nach, die Arbeit von VETTER kennt, hier mit einer ganz neuen, unrichtigen Nomenklatur Verwirrung stiftet.

Richtig betont THILO jedoch die Bedeutung der Kiefermechanik für die Ernährungsweise von *Cyprinus*. Die Art ernährt sich von Wasserpflanzen, aber auch von Insekten, Plankton, Schemen, Würmern und anderen niedern Tieren (KYLE und EHRENBAUM, 1929). Diese werden oft durch Wühlen im Boden gefunden. Entsprechend dieser Aufgabe bildet der Mund eine enge, bewegliche Röhre.

BELONE ACUS RISSO (Abb. 21–22).

Das Praemaxillare ist nach vorne schnabelförmig verlängert. Es ist stark bezahnt und liegt dem noch etwas stärker verlängerten Unterkiefer gegenüber. Das kleine Maxillare ist unbeweglich mit dem Praemaxillare verwachsen, der von ihnen gebildete Komplex bei z beweglich mit dem Palatinum verbunden.

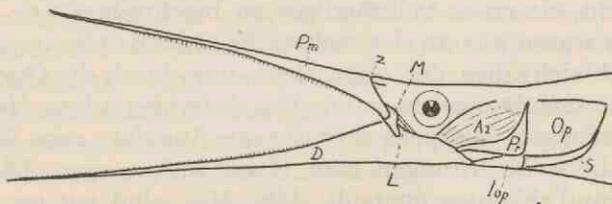


Abb. 21. *Belone acus* Risso. Bezeichnungen wie in Abb. 1.

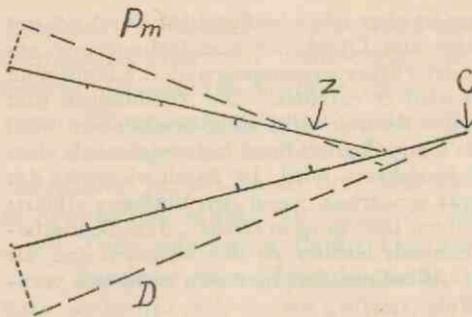


Abb. 22. *Belone acus* Risso. Schematische Darstellung der Lage der Kieforteile, (—) bei halb, (- - -) bei weit geöffnetem Mund. G = Kiefergelenk. Bezeichnungen wie Abb. 21.

Ein Ligam. maxillo-mandibulare posterius (L) verbindet das Maxillare mit dem Unterkiefer. Wenn dieser sich senkt, wird das Maxillare nach unten gezogen und das Prmx. gehoben. Diese Bewegung ist in Abb. 22 schematisch dargestellt. Beim Schliessen des Mundes wird der Unterkiefer (und das Max.) wieder gehoben, wobei der „Oberschnabel“ sich senkt. Der Musc. adductor mandibulae sendet keine Sehne zum Max., er inseriert nur am Unterkiefer.

Belone ist ein Raubfisch, seine Nahrung besteht hauptsächlich aus kleinen, pelagischen Fischen.

ORTHAGORISCUS MOLA L. (Abb. 23).

Untersucht wurde nur ein frisches Exemplar von 127 cm Länge. Das Kieferskelett ist sehr starr. Das unbezahnte Praemaxillare steht dem Unterkiefer gegenüber und ist mit dem Maxillare verwachsen; der von ihnen gebildete Komplex kann sich um z (Abb. 23) drehen und folgt den Bewegungen des Unterkiefers wegen eines Ligamentum maxillo-mandibulare anterius (La). Wenn der Unterkiefer sich senkt, wird die Spitze des Oberkiefers gehoben, und umgekehrt.

Da die Kopfmuskulatur des untersuchten *Orthogoriscus* sehr erheblich von den übrigen Fischen abweicht, erscheint es mir erwünscht, sie etwas vollständiger zu beschreiben. Die Kiefermuskeln waren nur an der rechten Seite des Kopfes ausgebildet. Es ergab sich, dass der Unterkiefer nur durch die Opercularmuskeln gesenkt werden kann. Das Interoperculum (Iop) verläuft als langer, knorpeliger Stab vom Angulare zum Kiemendeckel, ohne Beziehungen zum Hyale aufzuweisen. Die MM. levator und dilatator operculi (Mlo , Mdo) sind gut entwickelt. Wenn sie das Operculum heben, übt das Interoperculum einen

Zug auf den Unterkiefer aus, der ihn senkt. Das Hyale kann dabei gar keine Rolle spielen, weil jede Verbindung mit dem Unterkiefer fehlt; auch die *MM. protractor hyoidei* und *sternohyoideus* fehlen. Das Hyale kann also nicht einmal selbständig bewegt werden. Eigentümlicherweise sind seine *Radii (Ra)* durch sehnenartige Bildungen mit dem Schultergürtel verbunden. Wird der Schultergürtel von der Körpermuskulatur etwas caudad gezogen, so muss das Hyale also folgen. Ob dies wirklich eine Rolle spielt, ist

am toten Tier natürlich nicht zu entscheiden. Das Schliessen der Kiefer beruht zweifellos auf der Wirkung des *Musculus adductor mandibulae*. Dieser weist eine oberflächliche

Schicht A_1 auf, welche am Maxillare inseriert. Eine tiefere Schicht verläuft vom Oberteil des Praeoperculum und vom Hyomandibulare

zum Unterkiefer (A_3). Ausser diesen zwei Muskelschichten findet sich zwischen ihnen noch eine Sehne, die am Unterkiefer inseriert und deren Muskel offensichtlich degeneriert ist. Die Vermutung liegt nahe, dass diese Schicht übereinstimmt mit der mittleren Schicht A_2 des *Musc. adductor mandibulae* im Sinne von VETTER. Weitere Kopfmuskulatur ist an der rechten Seite nicht zu finden, auch ein *Musculus levator* oder *adductor hyomandibularis* fehlt.

An der linken Seite des Kopfes sind alle Muskeln vollkommen degeneriert. Nur die Sehnen der drei Teile des *Musculus adductor mandibulae* sind erhalten geblieben. Eine weiche, graue Masse ersetzt die Muskeln. Die gute Ausbildung der Sehnen lässt allerdings vermuten, dass die Degeneration der Muskeln erst erfolgte, nachdem das Tier erwachsen war. Auch die *Radii branchiostegi* haben keine Muskulatur; die Atmungsbewegungen beschränken sich also vermutlich auf ein Heben des rechten Operculum, vielleicht spielt auch ein Senken des Hyale mit Hilfe des Schultergürtels (siehe oben) eine Rolle.

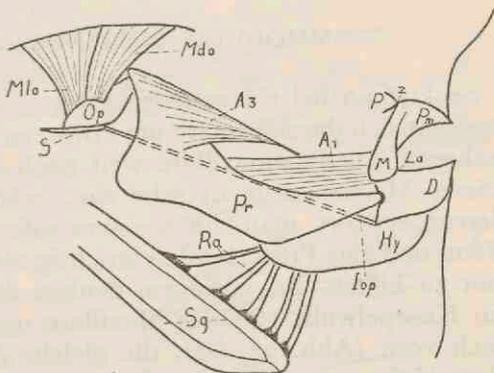


Abb. 23. *Orthogoriscus mola* L. Kieferskelett und Muskulatur. Bezeichnungen wie in Abb. 1.

Leider stand nur ein Exemplar der Art zur Verfügung; es wäre interessant zu wissen, ob sich bei jedem erwachsenen *Orthogoriscus* eine so weitgehende Muskeldegeneration findet. Das untersuchte Stück machte übrigens einen ganz normalen Eindruck.

Die Nahrung der Art besteht anscheinend aus Cephalopoden, Crustaceen und dergleichen (E. W. MOHR, 1929), die Lebensweise ist übrigens sehr wenig bekannt.

AMMODYTES TOBIANUS L. (Abb. 24).

Senkt man bei einem frisch getöteten Tier den Unterkiefer, so dreht sich das Maxillare um etwa 120° rostrad (Abb. 24 a-c), während das Praemaxillare weit nach vorn ausgestülpt wird. Dieser Mechanismus ist sehr zart, während des Experimentierens zerstört man ihn meistens sofort. Nur wenn man die Haut und das Praeorbitale vorsichtig ablöst, gelingt es, ihn intakt zu halten. Bei geringem Senken des Unterkiefers schiebt ein Knorpelwulst (*T*) das Maxillare und Praemaxillare etwas nach vorn (Abb. 24 a-b), die gleiche Bewegung bewirkt der Unterkiefer mit Hilfe des Ligamentum maxillo-mandibulare anterius (*La*). Bei weiterem Senken des Unterkiefers geht das Maxillare jedoch an der Unterkieferspitze vorbei und stülpt das Praemaxillare maximal aus (Abb. 24 b-c). Die Kraft, die dies bewirkt, kann also unmöglich am lateralen Teil des Maxillare angreifen; es zeigt sich, dass auch hier wieder ein Ligamentum maxillo-mandibulare posterius die Ursache der Wirkung ist. Das Ligament inseriert hier jedoch im Gegensatz zu *Perca* an einem Fortsatz *q* des Maxillare, der über dem Drehpunkt (*p*) zwischen Maxillare und Palatinum hinausragt. Beim Mundöffnen zieht das Lig. max.-mand. posterius diesen Fortsatz caudad; der laterale Teil des Maxillare, jenseits des Drehpunktes, bewegt sich dabei nach vorne (Abb. 24 b-c). Dabei wird das Praemaxillare gezwungen, nach vorne zu treten, nicht weil, wie bei *Perca* (S. 12) oder *Zeus* (S. 60) ein Druck auf seinen medianen Fortsatz ausgeübt wird, sondern weil das laterale Ende des Maxillare es vorwärts schiebt.

Aber nicht nur das Ligamentum max.-mand. posterius kann einen Zug auf dem Processus *q* des Maxillare ausüben. Auch ein kleiner Muskel (Abb. 24c, *Mm*) entspringt hier. Dieser verläuft zum Unterkiefer und inseriert gleich neben dem Musculus

adductor mandibulae. Dieser Muskel muss im Stande sein, Maxillare und Praemaxillare unabhängig vom Senken des Unterkiefers auszustülpen. Es ist zu erwarten, dass es durch Beobachten lebender Exemplare von *Ammodytes* gelingen wird, eine solche Ausstülpung ohne Senken des Unterkiefers festzustellen. Ich hatte keine Gelegenheit dies zu kontrollieren; in der Gefangenschaft sterben die Tiere sofort. Den beschriebenen Muskel könnte man *Musculus maxillo-mandibularis* nennen. Ich fand ihn nur erwähnt bei SOUCHÉ (1932), wo er „Portion maxillaire superficielle de l'adducteur de la mandibule“ heisst.

Er identifiziert ihn also mit der Muskelpartie A_1 von VETTER. Nach den Angaben von SOUCHÉ inseriert er am Quadratum, und nicht am Unterkiefer; das stimmt jedoch m.E. nicht. – Nur bei *Cyprinus* besteht ein Muskel mit einer ähnlichen Lage und Wirkung (Abb. 18, S. 27). Dieser inseriert aber am Quadratum und am Unterkiefer, er wird von VETTER als Derivat des *Musculus adductor mandibulae* aufgefasst. Vielleicht trifft dies (wie SOUCHÉ annimmt) auch für den *Musculus maxillo-mandibularis* zu.

Bei *Ammodytes* erfolgt das Schliessen der Kiefer beim Heben des Unterkiefers durch den *Musc. adductor mandibulae*. Er faltet dabei Maxillare und Praemaxillare zusammen, vielleicht spielen auch dehnbare Membranen eine geringe Rolle. – Eine m.E. völlig unrichtige Beschreibung des Kiefermechanismus von *Ammodytes* gibt THILO (1920). Dieser Autor vergleicht der Unterkiefer mit der Schubkurbel einer Dampfmaschine und das Praemaxillare mit der Schubstange. Aus der Darstellung geht jedoch hervor, dass der Verfasser die Wirkung dieser Teile gar nicht verstanden hat. Er sagt z.B.: „Der Vorkiefer . . . ist

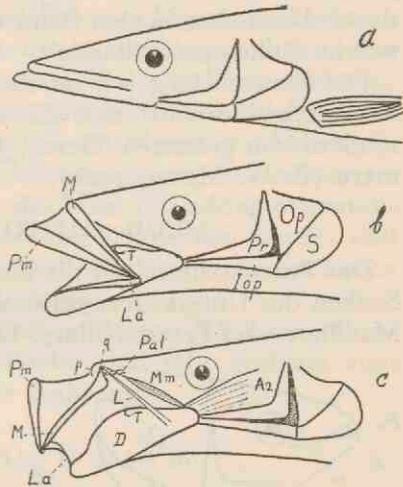


Abb. 24. *Ammodytes tobianus* L., (a) mit geschlossenem, (b) mit halb geöffnetem, (c) mit weit geöffnetem Mund. *Mm* = *Musculus maxillo-mandibularis*. Die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1. Erklärung im Text.

am Unterkiefer befestigt, und jedesmal, wenn das Maul sich öffnet, wird er nach vorne gezogen." Dabei würde das Praemaxillare von der Spitze des Unterkiefers mitgeführt, und die drehende Bewegung des Unterkiefers in eine schiebende Bewegung des Praemaxillare umgesetzt. Die Sache ist aber, wie wir gesehen haben, weniger einfach!

Der geöffnete Mund von *Ammodytes* bildet eine gewaltige Reuse. Welche Bedeutung dies für das Tier hat, ist unklar. THILO gibt an, der Reusenmund spiele beim blitzschnellen Eingraben des Tobiasfisches in den Sand eine Rolle, sagt aber nicht, um welche Rolle es sich handelt.

Für Planktonfang scheint die Einrichtung nicht ungeeignet, anscheinend ernährt sich die Art jedoch nicht von Plankton, sondern von grösseren Tieren, Jungfischen, Krebsen und Würmern (E. W. MOHR, 1929).

MUGIL CAPITO CUV. (Abb. 25).

Das Praemaxillare übt die Funktion des Oberkiefers aus. Das Senken des Unterkiefers verursacht auch hier Bewegungen von Maxillare und Praemaxillare. Ein Ligamentum maxillo-mandibulare posterius ist nicht vorhanden. Ein Lig. max.-mand. anterior (*La*) verbindet jedoch die lateralen Teile von Maxillare und Praemaxillare mit dem Processus coronoideus. Beim Senken des Unterkiefers werden Maxillare und Praemaxillare also vom Processus coronoideus nach vorn gedreht (Abb. 25 a-b). Das Ligament ist nicht dehnbar – ist ein gewisser Öffnungsgrad erreicht, so werden, bei weiterem Senken des Unterkiefers, Maxillare und Praemaxillare senkrecht ventrad gezogen. Dabei stülpt sich das Praemaxillare in genau derselben Weise aus, die in Abb. 9 bei *Perca* dargestellt ist: das Praemaxillare gleitet ventrad und rostrad über einem Kamm des Mesethmoid.

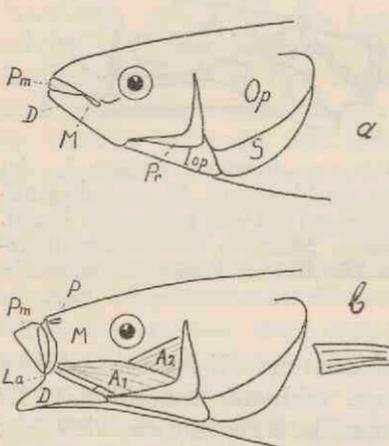


Abb. 25. *Mugil capito* Cuv., (a) mit geschlossenem, (b) mit geöffnetem Mund. Bezeichnungen wie in Abb. 1.

Bei *Perca* war

dieses Moment Nebensache, bei *Mugil* ist es dagegen die einzige Ursache der Ausstülpung. Das Senken von Maxillare und Praemaxillare wird zugelassen von dehnbaren Ligamenten zwischen Maxillare und Palatinum, sowie zwischen Praemaxillare und Ethmoid. Das erste Ligament zieht Maxillare und Praemaxillare beim Schliessen des Mundes dorsad, das zweite führt dabei das Praemaxillare caudad und hebt so die Ausstülpung wieder auf.

Schliesst sich der Mund, dann werden Maxillare und Praemaxillare beim Heben des Unterkiefers vom Ligam. max.-mand. anterius mitgeführt, aber auch direkt angezogen durch eine Sehne, die von dem oberflächlichen Teil A_1 des Musc. adductor mandibulae ausgeht; diese inseriert hier nicht, wie bei *Perca*, am medianen, sondern am lateralen Teil des Maxillare (Abb. 25b).

So wird eine sehr kräftige Schliessbewegung der Kiefer ermöglicht. Die tieferen Schichten des Musculus adductor mandibulae verlaufen zum Unterkiefer. Die Zähne von Unter- und Zwischenkiefer sind klein und scharf, die kurzen Kiefer haben einige Ähnlichkeit mit einer Kneifzange.

Mugil ernährt sich von hartschaligen Tieren (Mollusca, Crustacea). Die kurzen, kräftigen Kiefer sind sehr geeignet zum Abbeissen und Zerbeißen harter Nahrung.

GADUS MORRHUA L. (Abb. 26).

Dem Unterkiefer steht das stark bezahnte Praemaxillare gegenüber. Die medianen Teile von Maxillare und Praemaxillare liegen nicht auf dem Mesethmoid, wie es sonst meistens der Fall ist, sondern sind weit rostrad verschoben. Das stark rostrad verlängerte Nasale (N) trägt das Praemaxillare, das Palatinum das Maxillare.¹⁾ Das Maxillare ist bei p (Abb. 26b) beweglich mit dem Palatinum verbunden, das Praemaxillare bei x mit dem Nasale. Ein Ligamentum maxillo-mandibulare posterius (L) verläuft vom Unterkiefer hinauf und inseriert bei t hinten auf dem Maxillare. Die Vorgänge beim Öffnen und Schliessen des Mundes wurden in den wesentlichen Zügen schon von HOLMQVIST (1911) beschrieben. Senkt sich der Unterkiefer, so zieht

¹⁾ Die Praemaxillaria sind durch gekreuzte, nicht dehnbare Ligamente mit den Palatina verbunden, die Maxillaria mit dem Mesethmoid; siehe die Abb. bei BROOKS (1885) und HOLMQVIST (1911).

das Ligament das Maxillare nach vorn, bis L gestreckt ist, und p , t und L in einer Linie liegen (Abb. 26b). Dabei dreht sich das Maxillare etwas um seine Längsachse und übt bei q einen Druck in oraler Richtung auf das Praemaxillare aus, das sich gleichfalls um sein Gelenk x nach vorn dreht. Bewegt sich das Maxillare beim Schliessen des Mundes wieder nach hinten, so wird auch

das Praemaxillare (bei q) wieder caudad gezogen. Diese Bewegung kommt ebenfalls unter Einwirkung des Ligamentum maxillo-mandibulare posterius zustande. Die oberflächliche Partie A_1 des Musculus adductor mandibulae inseriert an diesem Ligament, ihre

Sehnenfasern laufen durch dieses hinauf zum Maxillare. A_1 verläuft etwa horizontal – es zieht beim Schliessen des Mundes also das Ligament in der Mitte caudad. Das Resultat ist, dass gleichzeitig der Unterkiefer nach oben und das Maxillare caudad gezogen wird, A_1 zieht also durch eine Zweiteilung

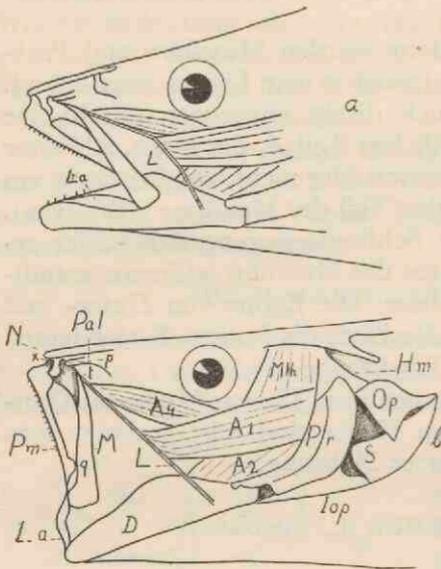


Abb. 26. *Gadus morrhua* L., (a) mit halb geöffnetem, (b) mit weit geöffnetem Mund. A_4 = Musculus pterygo-maxillaris; die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1.

seiner Kraft zwei Skeletteile nach sehr verschiedenen Richtungen. Hierin weicht *Gadus* in eigentümlicher Weise von *Perca* ab. Dort wäre eine vollkommene Vereinigung der Sehne des A_1 mit dem Ligamentum maxillo-mandibulare unmöglich, weil das Ligament das Maxillare um die Längsachse oral, A_1 es dagegen caudad dreht. Bei *Gadus* fehlt dieser Antagonismus, das Ligament zieht beim Öffnen des Mundes das Maxillare mit Hilfe des Unterkiefers rostrad, beim Schliessen des Mundes mit Hilfe des A_1 caudad.

Beim Schliessen des Mundes kann noch ein zweiter Muskel das Maxillare zurückziehen: der *Musculus pterygo-maxillaris* (A_4).

Dieser verläuft vom Hyomandibulare fast horizontal unter der Augenhöhle zum medianen Teil des Maxillare, wo er unten, an der *Innenseite* inseriert (Abb. 26). Der Name (JOURDAIN, 1878) ist also, wie schon HOLMQVIST (1911) bemerkte, unrichtig. Letzterer schlägt vor, den Muskel, der VETTER'schen Nomenklatur entsprechend, A_4 zu nennen, weil er zwischen A_2 und A_3 , den zwei tieferen Schichten des Musculus adductor mandibulae liegt und wohl von diesen abgeleitet werden muss. Die Wirkung dieser Muskelpartie besteht offenbar in einem Zurückdrehen des Maxillare um die Längsachse *beim Schliessen* des Mundes. Diese Aufgabe kann A_1 nicht lösen, denn dieser Muskelteil inseriert (mit Hilfe von L) an der *Aussenseite* des Maxillare, und L verursacht eben das Drehen *beim Öffnen* des Mundes.

Das Ligamentum maxillo-mandibulare anterius (La) ist bei *Gadus* gleichfalls stark entwickelt. Es verbindet als dicker, elastischer Knorpelstab Maxillare und Unterkiefer, überträgt aber die Bewegungen des Unterkiefers beim Öffnen des Mundes nicht auf das Maxillare, wie JORDAN (1918) angibt, sondern wird von beiden passiv bewegt, bei geöffnetem Mund bleibt es schlaff und bewirkt eine seitliche Verbreiterung des Mundes.

Gadus ist ein Raubfisch, der sowohl pelagische Fische wie Grundformen jagt, aber auch Crustacea usw. aufnimmt, also wenig spezialisiert ist.

ANARRHICHAS LUPUS L. (Abb. 27-28).

Das Cranium des Seewolfs weicht in der Form ziemlich stark von den bisher besprochenen Fischen ab. Der Kopf ist schmal, kurz und hoch gebaut. Dies hängt mit der Ernährung zusammen, die Art ist auf Conchiphagie eingestellt. Die hartschalige Nahrung wird zwischen breiten platten Mahlzähnen zerkaut, die auf Dentale, Palatinum und Vomer sitzen. Das Kauen ist bei den Fischen nicht sehr häufig, die schwebenden Oberkiefererteile sind dafür auch ungeeignet. Bei *Anarrhichas* sind Maxillare

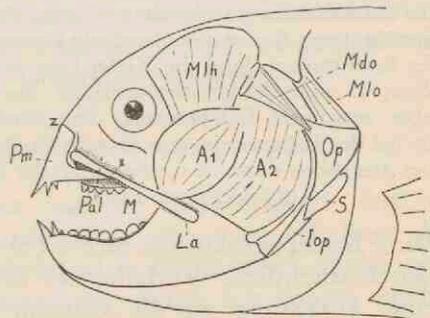


Abb. 27. *Anarrhichas lupus* L. Seitliche Ansicht der Kiefer und der Kiefermuskulatur. Bezeichnungen wie in Abb. 1.

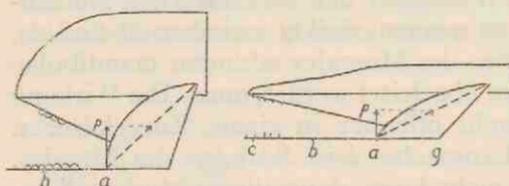


Abb. 28. Schematische Darstellung der Kiefer und des Musc. adductor mandibulae von *Anarrhichas* (links) und *Esox*. Die Längsachse des Muskels ist durch eine unterbrochene Linie wiedergegeben. Es zeigt sich, dass die vertikale Komponente (p) der vom Muskel ausgeübten, hebenden Kraft bei *Anarrhichas* grösser ist, weil der Muskel stärker vertikal steht. Diese vertikale Lage des Muskels ist möglich, weil der Kopf sehr hoch gebaut ist. Die horizontalere Lage des Muskels bei *Esox* ist bedingt durch den schlanken Bau des Tieres, das, in Gegensatz zu *Anarrhichas*, auf Schnelligkeit eingestellt ist.

Weiterhin zeigt sich, dass die Kraft, die ein bestimmter Teil des Kiefers ausübt, desto kleiner ist, je grösser sein Abstand vom Ansatz des Musc. adductor mandibulae wird. Wenn die Kraft bei $a = p$ ist, so ist die Kraft bei $b = \frac{1}{2} p$ und bei $c = \frac{1}{3} p$. Es bedeutet also für *Anarrhichas* einen Vorteil, dass seine Molaren, die harte Nahrung zerbrechen müssen, sich auf den hinteren Teilen der obendrein kurzen Kiefer beschränken. Sind die Kiefer lang, wie bei *Esox*, so wird die Greifweite erhöht, die Kraft aber verringert. Entsprechend dem Kieferbau ist bei der Lebensweise von *Esox* die Greifweite, bei *Anarrhichas* dagegen die Beisskraft der Kiefer der wichtigste Punkt.

Diese Kiefer verhältnisse bieten bei der Lebensweise von *Anarrhichas* beträchtliche Vorteile, der „rückläufige“ Prozess bedeutet eine Anpassung an die Conchiphagie. Diese Vorteile sind: 1. Das Palatinum und Vomer sind druckfester als Maxillare und Praemaxillare. Zum Greifen der Nahrung sind die vorderen Elemente geeigneter, dagegen ist zum Kauen harter Nahrung

und Praemaxillare dementsprechend ausgeschaltet; das Vomer bildet, zusammen mit den Palatina eine, mit Kauzähnen besetzte Fläche. Das Dentale ist stark nach innen gebogen, damit seine Mahlzähne mit denen auf dieser Fläche korrespondieren. Auf S. 20 wurde besprochen, dass man die Zusammenarbeit Dentale – Palatinum als primitiv bezeichnen kann, und dass eine Evolution der Kiefer denkbar ist, welche von diesem Zustande dahin führt, dass das Praemaxillare die Oberkieferfunktion übernimmt. Auch *Anarrhichas* wäre also in dieser Hinsicht primitiv. Das ist aber ziemlich unwahrscheinlich, denn bei den nächsten Verwandten, den *Blenniidae*, steht der Unterkiefer vollkommen dem Praemaxillare gegenüber. Das „ursprüngliche“ Verhältnis von Dentale und Palatinum ist bei *Anarrhichas* wahrscheinlich später erworben, nach unserer Vorstellung also infolge eines rückläufigen Prozesses.

das, dem Neurocranium fest angefügtes Palatinum brauchbarer. 2. Das Palatinum ist vom Kiefergelenk nicht so weit entfernt als das Praemaxillare, der *Musc. adductor mandibulae* kann daher hierauf einen grösseren Druck ausüben (Vergl. Abb. 28).

Ausserdem ist der ganze Bau des Cranium an das Zerbeißen harter Nahrung angepasst. In Abb. 28 ist zum Vergleich *Esox* herangezogen. Dabei zeigt sich, dass die Kiefer von *Anarrhichas* relativ kurz sind, dass der *Musc. adductor mandibulae* mehr vertikal steht; ausserdem ermöglicht die hohe, schmale Form des Cranium eine gewaltige Entwicklung dieses Muskels.

Das Praemaxillare trägt lange, scharfe Kegelezähne und steht der Unterkieferspitze, die ebenso bewaffnet ist, gegenüber. Diese vorderen Zähne werden wahrscheinlich zum Ausgraben oder Losreißen der hartschaligen Nahrung benützt. Auch dazu ist eine grosse Festigkeit nötig, und dementsprechend sitzt das Praemaxillare mit einer breiten Gelenkfläche am Neurocranium fest (Abb. 27, z). Es kann nur wenig bewegt werden: die Zähne drehen sich beim Öffnen des Mundes etwas nach vorn, beim Schliessen des Mundes wieder zurück. Diese Bewegung wird auch hier vom Maxillare verursacht. Kommt der *Processus coronoideus* beim Senken des Unterkiefers nach vorn, so dreht sich das Maxillare, das damit beweglich verbunden ist (*La*), ebenfalls nach vorn (Drehpunkt am Palatinum). Es schiebt nunmehr bei *x* das Praemaxillare rostrad, dies dreht beim Punkte *z* und richtet die Zähne nach vorne. Der *Musculus adductor mandibulae* schliesst den Mund; wie schon erwähnt ist er beim Seewolf massig entwickelt; durch eine stark ausgeprägte Tropibasis wird für ihn am Schädel Platz geschaffen. Die tieferen Teile des Muskels inserieren am Unterkiefer, die oberflächliche Schicht *A₁* endet rostrad in einer sehnigen Masse, die sich teilweise an das Maxillare, teilweise an den Unterkiefer anheftet.

LOPHIUS PISCATORIUS L. (Abb. 29-34).

Bei dieser Art stossen wir auf die Schwierigkeit, dass es nur ausnahmsweise gelingt, das Tier lebend zu erhalten; die Nahrungsaufnahme ist anscheinend in Gefangenschaft nur einmal beobachtet worden (CHADWICK, 1929). Ich konnte wenigstens etwas von der Atmungsbewegung und Ruhhaltung eines erwachsenen *Lophius* sehen, der nach 2 Tagen leider einging. Nach den Angaben von CHADWICK liegt *Lophius* bei der

Jagd still am Boden, und „angelt“ mit den Kopfstacheln, d.h. er bewegt sie hin und her. Kommt ein nahrungssuchender Fisch näher, so öffnet sich das gewaltige Maul von *Lophius*, und saugt Wasser, und dabei manchmal auch die Beute ein. Das Tier soll

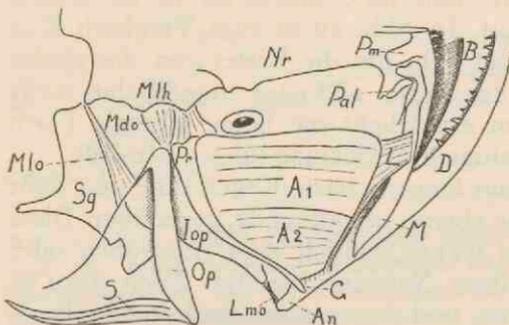


Abb. 29. *Lophius piscatorius* L. Dorsale Ansicht der rechten Kopfhälfte, Ruhelage der Kiefer. Nr = Neurocranium. B = Buccalmembran. Die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1.

Ruhhaltung (Abb. 29) beobachtet. Der Kopf ist dann breit und platt (Abb. 30a); der „Buccal-Komplex“ (Hyomandibulare und Arcus palatini) liegt seitlich, maximal gehoben, und die Kiefergelenke liegen möglichst weit von einander entfernt, was wir bisher nur beim extrem geöffneten Fischmaul feststellten (Vergl. Abb. 12). Wenn der Mund geöffnet wird, senkt sich der Buccal-Komplex, und die Kiefergelenke werden einander genähert (Abb. 30 a-b); gerade diese Bewegung sahen wir bei anderen Fischen beim Schliessen des Mundes!

Jetzt ist schon deutlich, dass Muskeln, die z.B. bei *Perca* den Mund öffnen, bei *Lophius* zum Schliessen dienen müssen, und umgekehrt. Bei diesem Senken, Adduzieren des Buccal-Komplexes wird der Mundinhalt bei *Lophius* gewaltig vergrößert. Bei *Perca* wurde dies gerade beim Heben des Buccal-Komplexes erreicht. Wie das beides möglich ist, zeigt Abb. 30.

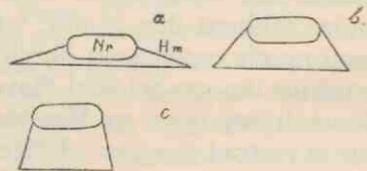


Abb. 30. *Lophius piscatorius* L. Schematischer Transversalschnitt durch die Mundhöhle; Erklärung im Text. Nr = Neurocranium, Hm = Hyomandibulare.

Da sehen wir einen schematischen Transversalschnitt der Mundhöhle, der das Hyomandibulare trifft. Bewegt sich das *Hm* aus der Lage (a) in die Lage (c), so kommt ein Moment, wo der Inhalt der Mundhöhle am grössten ist, nämlich, wenn die Lage (b) erreicht wird. Also: In Lage (a) ergibt sich aus dem Senken der Hyomandibularia eine Vergrösserung der Mundhöhle (stimmt überein mit *Lophius*), bei Lage (c) ergibt Heben der Hyomandibularia Vergrösserung der Mundhöhle (stimmt überein mit *Perca*). Der

Unterschied im Mundinhalt ist zwischen (a) und (b) viel grösser als zwischen (c) und (b). Darum wird der Wasserstrom, der beim Öffnen des Mundes auftritt, bei *Lophius* relativ stärker sein als bei *Perca*, dementsprechend ist auch die Saugkraft des Mundes bei *Lophius* viel wichtiger! – Aus dem Senken des Buccal-Komplexes beim Öffnen des Mundes ersehen wir, dass der *Musc. adductor hyomandibularis et arcus palatini* bei *Lophius* hieran beteiligt sein muss, während der *Musc. levator hyomandibularis* (der sehr klein ist, Abb. 29) beim Schliessen des Mundes in Wirksamkeit tritt.

Während des Senkens des Buccal-Komplexes beim *Mundöffnen* wird das Neurocranium (mit den Oberkiefern) gehoben (Abb. 30 a-b, 31 a-b). Dieses Heben der Oberkiefer ersetzt bei *Lophius* das Senken des Unterkiefers. Dieser kann nicht gesenkt werden, denn er liegt fortwährend am Boden.

An diesem Heben des Neurocranium beteiligt sich die Körpermuskulatur. Bei *Perca* erwähnten wir, dass der *Musculus sterno-*

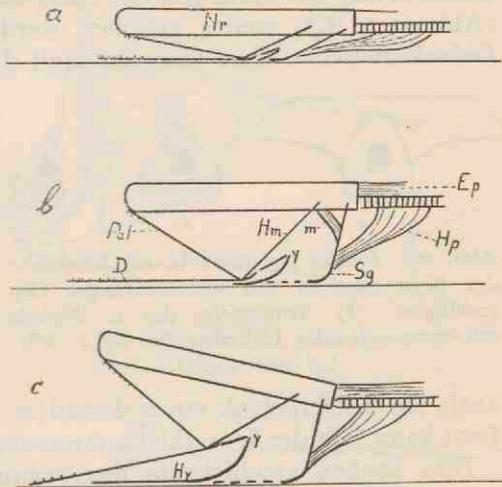


Abb. 31. *Lophius piscatorius* L. Schematische Darstellung der Öffnungsbewegung des Mundes. Erklärung im Text. *Nr* = Neurocranium. *Ep* = epaxonalische Körpermuskulatur. *Hp* = hypaxonalische Körpermuskulatur. *m* = ein Muskel, der den Schultergürtel oral ziehen kann. Die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1.

hyoideus den Unterkiefer (mittels Hyale und Interoperculum) senkt, und dabei unterstützt wird von der hypaxonischen Körpermuskulatur, die den Schultergürtel caudad zieht. Auch bei *Lophius* wird der Gürtel hierbei von einem Derivat der hypaxonischen Körpermuskulatur caudad gezogen (Abb. 31b, *Hp*). Das Resultat ist, das sich der Gürtel aufrichtet, er hebt dabei das Neurocranium (Abb. 31 a-b). Nunmehr ruht dieses auf dem Schultergürtel, der mit Hilfe der Extremitäten fest auf dem Boden steht, und kann von der epaxonischen Körpermuskulatur (Abb. 31b, *Ep*) weiter gehoben werden (Abb. 31 b-c). Ein Gelenk zwischen dem Cranium und dem ersten freien Wirbel

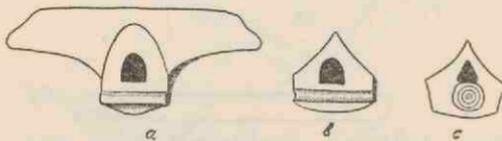


Abb. 32. *Lophius piscatorius* L. (a) Rückseite des Neurocranium mit walzenförmiger Gelenkfläche. (b) Vorderseite des 1. Wirbels mit entsprechender Gelenkgrube. (c) 2. Wirbel von caudal.

(Abb. 32) ermöglicht eine Drehung des Neurocranium der Wirbelsäule gegenüber. Dieses Aufwärtsdrehen des Cranium muss der Komplex von Hyomandibulare und Arcus palatini mitmachen, also dreht sich

auch das Kiefergelenk etwas dorsad, es kommt vom Boden frei. Jetzt kann sich der Unterkiefer etwas senken (Abb. 31c).

Dies Senken geschieht in der bekannten Weise durch das Interoperculum, das vom Hyale (bei *y*) mitgeführt wird. Das Angulare des Unterkiefers, an dem auch hier das Interoperculum verbunden ist, dehnt sich weit hinter das Kiefergelenk aus; es hemmt das Öffnen des Mundes, denn bei einem gewissen Öffnungsgrad stösst das Angulare gegen das Quadratum (Abb. 31c). Weiteres Heben des Cranium hat jetzt auch ein Heben der Unterkieferspitze zur Folge, denn der Mund kann ja einfach nicht weiter geöffnet werden. Die Greifweite des Unterkiefers wird durch diesen ganzen Prozess stark vergrössert, seine Spitze wird weit nach vorn geschoben; wir werden sehen, dass ein Ausstülpfen des Oberkiefers auch diesen nach vorn führen kann.

Das in Abb. 31b gezeichnete Zwischenstadium besteht natürlich nur theoretisch, die beschriebenen Bewegungen geschehen alle gleichzeitig. Über diese Bewegungen muss ich noch Folgendes bemerken:

Wenn der Schultergürtel in seine vertikale Stellung gezogen wird, so zieht er schon durch den *Musc. sterno-hyoideus* das

Hyale ebenfalls mit nach hinten. Der Zug, den das Hyale mit Hilfe des Interoperculum auf den Unterkiefer ausübt, setzt also gleichzeitig mit dieser Bewegung ein. Auch muss ich noch auf die gewaltige Inhaltsvergrößerung der Pharynxhöhle aufmerksam machen, welche sich beim Heben des Neurocranium ergibt. Auch die Kiemenhöhle beteiligt sich an der Inhaltsvergrößerung unter Entfaltung der gewaltigen Branchiostegalmembran. Diese Membran ist geschlossen; nur durch eine kleine Öffnung hinter der Extremität (Abb. 33) strömt das Wasser aus der Kiemenhöhle. Die Kiemen liegen ganz im Mundboden, die aufsteigenden Bogenteile tragen keine Kiemen. Einen Hinweis dafür, dass auch die Kiemenhöhle bei der Nahrungsaufnahme viel Wasser ansaugt, sehe ich in der Tatsache, dass sich bei zwei der untersuchten Exemplaren in der Kiemenhöhle je ein Plattfisch befand.

Besprechen wir jetzt die Bewegungen von Maxillare und Praemaxillare. Bei *Lophius* erfolgt beim Öffnen des Mundes automatisch ein Drehen des Maxillare und ein Vorstülpen des Praemaxillare.

Auch hier sind Unterkiefer und Maxillare verbunden durch ein Ligamentum maxillo-mandibulare posterius, das diese Bewegungen hervorruft, und, wie bei *Perca*, am Oberrand des Maxillare angeheftet ist (Abb. 34). Dass sich im vorliegenden Fall nicht der Unterkiefer vom Oberkiefer entfernt, sondern umgekehrt, macht gar keinen Unterschied. Das Maxillare dreht sich gegen das Palatinum um seine Längsachse. Dabei beschreibt

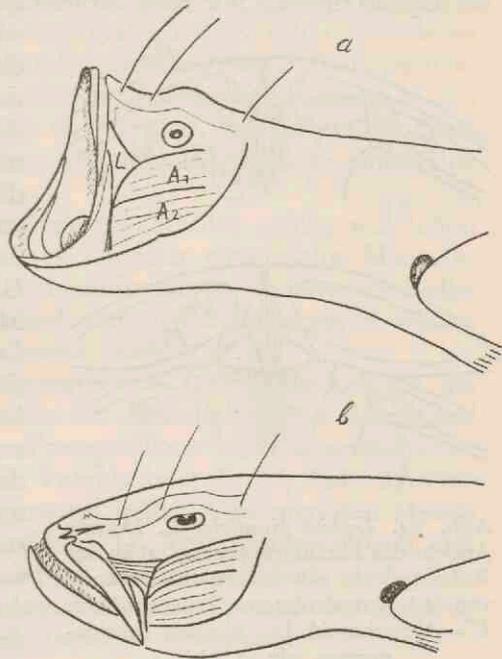


Abb. 33. *Lophius piscatorius* L., (a) mit weit geöffnetem Mund. (b) die Lage der Kiefer bei kräftigem Schliessen des Mundes.

der mediane Kopf des Maxillare einen Halbkreis nach vorne, wobei er das Praemaxillare rostrad stösst (Abb. 34 a-b). Bei erwachsenen Tieren befindet sich im Kopf des Maxillare eine Grube, worin in der Ruhe der mediane Fortsatz des Praemaxillare ruht; diese Grube ist dagegen bei jungen Exemplaren nicht vorhanden.

Beim einfachen Öffnen des Mundes wird das Praemaxillare bei *Lophius* niemals maximal vorgestülpt; dies erreicht man nur,

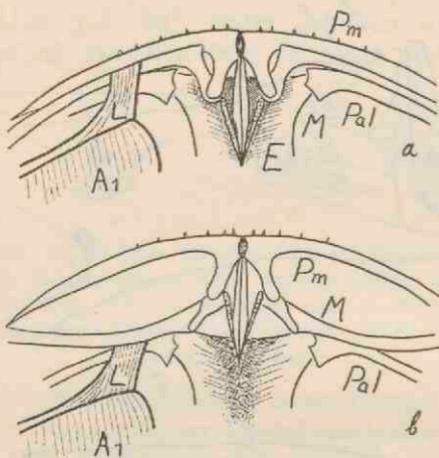


Abb. 34. *Lophius piscatorius* L. Dorsale Ansicht des Maxillarapparats, (a) in der Ruhelage, (b) mit (durch die Wirkung von A_1) ausgestülptem Praemaxillare. E = Mesethmoid. Die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1.

wenn man den Zug, den der oberflächliche Teil A_1 des Musc. adductor mandibulae auf L ausübt, nachahmt. Bei *Perca* zog dieser Teil A_1 das vorgestülpte Praemaxillare caudad und war daher, in Gegensatz zu L , unten am Maxillare angeheftet. Bei *Lophius* ist jedoch die oberflächliche Partie A_1 vollkommen mit L verwachsen; ihre Wirkung hebt die durch L verursachte Drehung nicht auf, sondern verstärkt sie. Daraus könnte man den Schluss ziehen, dass A_1 im Gegensatz zu den anderen Teilen des Musc. adductor mandibulae,

beim Öffnen des Mundes wirksam ist, denn wir sahen das Vorstülpen bisher nur beim Öffnen des Mundes. Das ist jedoch unwahrscheinlich, ich machte eine Beobachtung woraus hervorgeht, das bei *Lophius* das maximale Vorstülpen des Praemaxillare mit Hilfe der Muskelpartie A_1 eben beim Mundverschluss stattfindet.

Abb. 29 zeigt die Ruhehaltung eines *Lophius*. Der Mund ist dann nie geschlossen, weil der Unterkiefer das Praemaxillare nach vorn überragt. Reizt man jetzt das Tier, etwas mit den Zähnen zu ergreifen, so stülpt es das Praemaxillare nach vorn, bringt so die Zähne des Ober- und Unterkiefers übereinander und greift zu (Abb. 33b). Es ist also wahrscheinlich, dass der

ganze *Musc. adductor mandibulae*, auch A_1 , zum Schliessen des Mundes verwendet wird; dabei zieht A_1 aber das Praemaxillare nicht zurück, sondern verstärkt die beim einfachen Öffnen des Mundes erfolgte, geringe Ausstülpung (Abb. 33a), wodurch erreicht wird, dass die Zähne des Ober- und Unterkiefers, die in der Ruhe weit voneinander entfernt liegen, zusammenschlagen; dies ist für das Greifen der Beute natürlich unerlässlich.

Diese Ausstülpung wird erst aufgehoben, wenn der ganze *Musc. adductor mandibulae* erschlafft. Es gibt keine besonderen Muskeln oder dehnbaren Bänder, die das Praemaxillare zurückziehen, aber bei geschlossenem Mund treten Spannungen in den umgebenden Geweben auf, die es dem Maxillare und Praemaxillare unmöglich machen, die ausgestülpte Lage ohne Hilfe von A_1 beizubehalten.

Ausser dem *Musc. adductor mandibulae* spielt, wie schon erwähnt, auch der allerdings schwach entwickelte *Musculus levator hyomandibularis* beim Schliessen des Mundes eine Rolle. Weiterhin besteht ein Muskel, der den Schultergürtel wieder in die Ruhehaltung zurückzieht (Abb. 31b, m).

Über die Atmungsbewegungen von *Lophius* machte ich die folgenden Beobachtungen. In der Ruhehaltung ist der Mund immer geöffnet, weil das Praemaxillare nicht ausgestülpt ist (Abb. 29). Daher spielt die *Valvula buccalis* (B, Abb. 29) eine wichtige Rolle, denn sie muss bei jedem Ausatmen den Mundspalt verschliessen (Vergl. Abb. 11). Atmungsbewegungen der Kiefer oder des Hyale habe ich nicht beobachtet, auch nicht wenn das Tier sich anstrengte. Immer war nur der gewaltig entwickelte Branchiostegalapparat in Bewegung.

CALLIONYMUS LYRA L. (Abb. 35).

Dem Unterkiefer steht das Praemaxillare gegenüber. Maxillare und Praemaxillare sind laterad (bei *La*, Abb. 35) innig mit dem *Processus coronoideus* des Unterkiefers verbunden. Wenn der Unterkiefer gesenkt wird, so dreht sich der *Proc. coron.* nach vorn, dabei wird das Maxillare einfach mitgeführt, und gleitet dann an der Innenseite des Praeorbitale (*Orb.*) entlang. Auch das Praemaxillare wird nach vorn geschoben, hierbei werden die zusammengefügten medianen Fortsätze, die bis zwischen den Augen auf dem Neurocranium liegen, zu einer rostralen Bewegung gezwungen. Dieser mediane Stiel der Praemaxillaria

ist etwas kreisförmig nach unten gebogen, und die Hülle, aus der er hervortritt, zwingt ihn, einen Kreisbogen rostrad und ventrad zu beschreiben. Das Resultat ist, dass die Mundöffnung dem

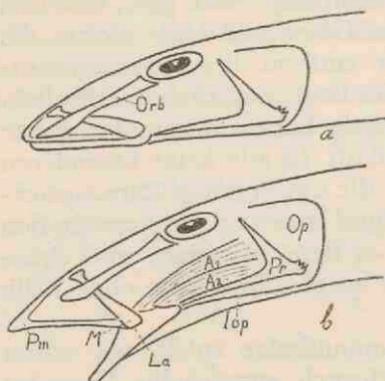


Abb. 35. *Callionymus lyra* L., (a) mit geschlossenem, (b) mit geöffnetem Mund. Orb. = Orbitale. Die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1.

Boden zugewendet wird. Das Maxillare dreht sich nicht um die Längsachse, es umfasst den medianen Stiel der Praemaxillaria mit einer Gabel; diese zwei Gabeln der Maxillaria spielen beim Ausstülpen der Praemaxillaria keine Rolle, sondern bilden nur einen Ring, durch den der mediane Stiel der Praemaxillaria nach vorn gleiten kann. Beim Schliessen des Mundes wird der Processus coronoideus des Unterkiefers gehoben, das Maxillare dreht sich zurück, und der mediane Stiel des Oberkiefers wird wieder in seine Hülle zurückgeführt. Die oberflächliche Schicht A_1 des Musculus adductor mandibulae, der das Schliessen bewirkt, inseriert rostrad am Unterkiefer und am Maxillare. Die tieferen Schichten verlaufen nur zum Unterkiefer. Die Nahrung von *Callionymus* besteht aus kleineren Bodentieren (Mollusken, Crustaceen), die beim systematischen Absuchen des Bodens aufgefunden werden (STEVEN, 1930). Der Mund zeigt eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Saugrohr des Karpfens und anderen, im Schlamm wühlenden Fischen.

RHOMBUS MAXIMUS L. (Abb. 36-37).

Rhombus gehört zu den Plattfischen, deren Mund fast vollkommen symmetrisch ist. Eine genaue Beschreibung des Kopfes findet man bei TRAQUAIR (1865). Dort werden einige geringe Abweichungen von der Kiefersymmetrie festgestellt; das linke Praemaxillare ist etwas länger, stärker gebogen und trägt etwas mehr Zähne als das rechte; dagegen ist das Dentale gerade an der rechten Seite schwerer, ebenso der mediane Kopf des Maxillare. Die Kieferbewegungen werden jedoch von TRAQUAIR nicht besprochen.

Vergleicht man die Abb. 36 *b* und *c* miteinander, so zeigt sich die Übereinstimmung zwischen links und rechts auch beim Öffnen des Mundes.

Nur die *Musc. adductores mandibulae* sind stark verschieden ausgebildet, auf der Blindseite findet sich ja auch viel mehr

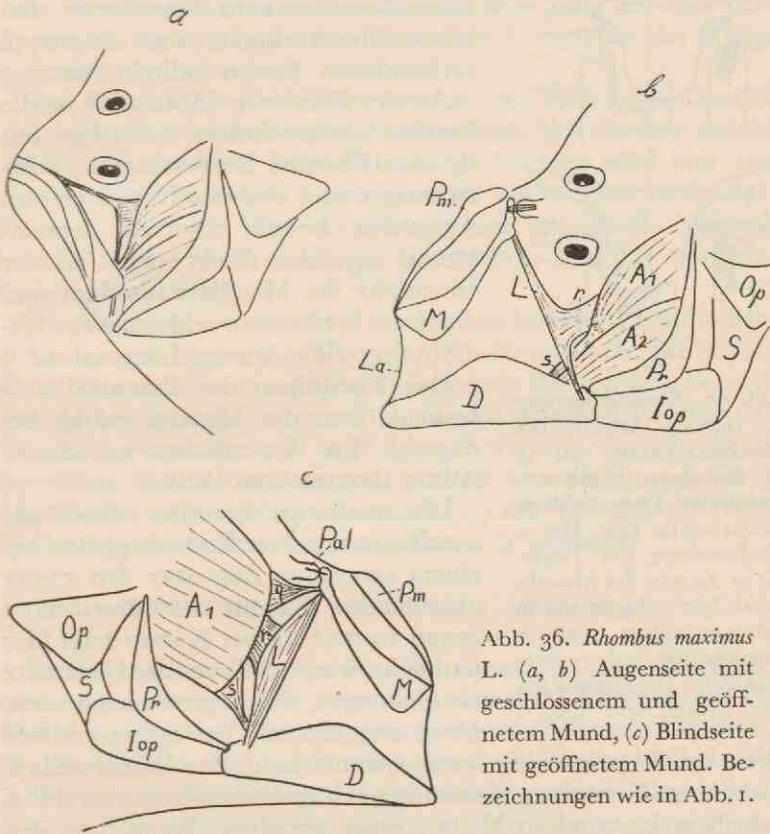


Abb. 36. *Rhombus maximus* L. (*a*, *b*) Augenseite mit geschlossenem und geöffnetem Mund, (*c*) Blindseite mit geöffnetem Mund. Bezeichnungen wie in Abb. 1.

Platz als auf der Augenseite. – Zuerst möchte ich diese letztgenannte Seite behandeln. (Abb. 36 *a-b*).

Beim Senken des Unterkiefers zieht hier wieder ein Ligamentum maxillo-mandibulare posterius (*L*) das Maxillare rostrad, dreht es dabei etwas um die Längsachse und stülpt das Praemaxillare aus. Es inseriert an einem Tuberculum, das hinten auf dem medianen Teil des Maxillare sitzt; seine Wirkung erinnert an die, welche wir bei *Gadus* (S. 37) fanden. Wie dort, wird

hier das Ligament auch beim Schliessen des Mundes zum Zurückziehen von Maxillare und Unterkiefer benutzt. Die oberen Sehnenfasern der oberflächlichen Muskelschicht A_1 heften sich an dieses Ligament (Abb. 36 *b, r*). Die unteren Fasern (*s*) sind nicht mit *L* verbunden, sondern verlaufen unter ihm zum Unterkiefer und heben diesen direkt, was die mit *L* verbundenen Fasern indirekt tun.

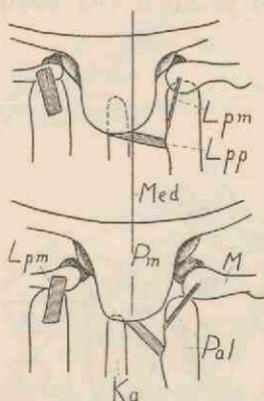


Abb. 37. *Rhombus maximus* L. Dorsale Ansicht des Maxillarapparats, (a) in der Ruhelage, (b) mit ausgestülptem Praemaxillare. Erklärung im Text. *Med* = Medianebene des Tieres. *Ka* = Kamm des Mesethmoid. *Lpm* = Ligamentum palato-maxillare. *Lpp* = Ligamentum palato-praemaxillare. Die übrigen Bezeichnungen wie Abb. 1.

An der Blindseite (Abb. 36 *c*) ist die Sachlage etwas anders. Auch hier hat A_1 mit Hilfe von Sehnenfasern (*r*) Beziehungen zu *L* und zum Unterkiefer (*s*). Ausserdem besteht noch ein Sehnenbündel (*q*), das direkt oben an der Innenseite des Maxillare inseriert, und dies beim Schliessen des Mundes zurückdreht (vor allem um die Längsachse!).

Das Vorstülpen der Praemaxillaria beim Öffnen des Mundes erfolgt bei *Rhombus* im Wesentlichen auf die in Abb. 9 dargestellte Weise.

Die medianen Fortsätze der Praemaxillaria mit dem Rostrale gleiten bei einem ventraden Zug über den schräg ablaufenden Kamm des Mesethmoid genau rostrad. Dieser Kamm zeigt hier nämlich, wie bei *Perca* (in Gegensatz zu *Pleuronectes*, S. 54) genau nach vorn. Diese ausstülpende Bewegung verläuft

aber bei *Rhombus* nicht ganz symmetrisch. Das Praemaxillare rückt beim Vorstülpen ein wenig nach rechts, es dreht sich dabei jedoch nicht, sondern bleibt rostrad gerichtet. Wenn man den Apparat freiprepariert und von oben betrachtet (Abb. 37), ergibt sich, dass die geringe seitliche Bewegung auf den Verhältnissen der Ligamente beruht, die die Bewegungen der Maxillaria und Praemaxillaria beschränken. Wenn sich die mit dem Rostrale fest verbundenen Medianfortsätze der Praemaxillaria beim Ausstülpen nach vorn schieben, müssen sie zwangsläufig nach rechts abweichen, da das hier einseitig entwickelte, undehnbare Ligamentum palato-praemaxillare (*Lpp*, Abb. 37) einen seitlichen Zug auf sie ausübt.

Hierbei bleibt das linke Maxillare ungefähr auf seinem Platz, das rechte kann etwas seitlich ausweichen, weil das Ligamentum palato-maxillare (*Lpm*, Abb. 37) hier länger, dünner und dehnbarer ist als links. Die übrigen Ligamente sind schwach entwickelt.

Es ist auffallend, dass diese geringe Bewegung des Maxillar-Apparates nach rechts, eine vollständige Symmetrie der Kiefer herstellt.

Das Praemaxillare befindet sich in der Ruhelage nämlich nicht ganz in der Medianebene (*Med*, Abb. 37), sondern weicht etwas nach links ab. Beim Öffnen des Mundes wird hier also eine Asymmetrie durch asymmetrische Verhältnisse berichtigt! Daraus ergibt sich, dass bei *Rhombus* eine sehr starke Neigung besteht um die Kiefersymmetrie zu erhalten. Dies hat seine biologische Bedeutung.

Die Nahrung von *Rhombus* besteht ausschliesslich aus Fischen, er ist der schlimmste Räuber unter den *Heterosomata*. Ein Raubfisch, der sich auf eine schnellschwimmende Beute stürzt, braucht eine Mundöffnung, die genau nach vorn gerichtet ist. Für den Friedfisch *Pleuronectes* z.B. ist es dagegen wertvoll, dass die Mundbewegung stark asymmetrisch ist und die Mundöffnung dadurch dem Boden zugewendet wird; zum Greifen freischwimmender Fische eignet sich dieser Zustand natürlich weniger.

PLEURONECTES PLATESSA L. (Abb. 38-40).

In Gegensatz zu *Rhombus* sind bei dieser Art auch die Kiefer stark asymmetrisch. Das zeigt sich aber erst richtig, wenn der Mund geöffnet ist, denn in geschlossenem Zustande liegen die Mundteile links und rechts etwa gleich (Abb. 40a), wenn auch in Form und Bezahnung Unterschiede bestehen. Aber sobald sich der Unterkiefer senkt, geht der Maxillarapparat nach der Blindseite herüber und die Mundöffnung wird stark seitlich nach links gerichtet (Abb. 40b). Hieran beteiligt sich nicht nur der Oberkiefer, sondern auch die Unterkieferspitze biegt nach links ab. Das scheint auf den ersten Blick sehr sonderbar, da wir bisher immer gefunden haben, dass der Unterkiefer sich nur auf und nieder bewegt; die Kiefergelenke lassen nur diese Bewegung zu. Das wird dadurch bedingt, dass die Achse, um die sich der Unterkiefer dreht und die durch die beiden Kiefergelenke verläuft, normalerweise mit der Medianebene des

Körpers einen rechten Winkel bildet. Dies ist jedoch bei *Pleuronectes* keineswegs der Fall. Das linke Kiefergelenk lag bei einem Ex. von 25 cm Länge 22 mm von der Kieferspitze entfernt, das rechte Kiefergelenk dagegen nur 19 mm. Die Kieferachse steht also schräg (Abb. 40, $g-g'$), aber sie verläuft nicht nur schräg nach *hinten*, sondern auch nach *unten*, denn das linke Kiefergelenk liegt etwa 3 mm weiter dorsad als das rechte. Daher muss die Unterkieferspitze beim Senken aus der Medianebene abweichen und nach links herübergehen. So erklärt sich die asymmetrische Bewegung des Unterkiefers. Wie ist nun aber die Sachlage am Oberkiefer? Beim Senken des Unterkiefers wird auch hier durch

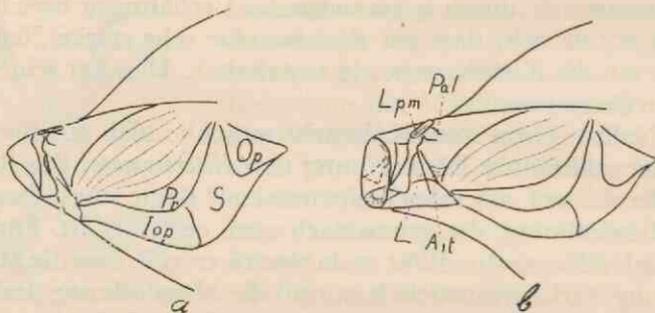


Abb. 38. *Pleuronectes platessa* L. Blindseite, (a) bei geschlossenem, (b) bei geöffnetem Munde. *Lpm* = Ligamentum palato-maxillare. Die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1.

ein Ligamentum maxillo-mandibulare posterius (*L*, Abb. 38–40) ein Zug auf die Maxillaria ausgeübt. Betrachten wir erst die linke, die Blindseite (Abb. 38).

L inseriert an einem Tuberculum hinten auf dem Maxillare. Senkt sich der Unterkiefer, so wird das Maxillare stark rostrad gedreht und ventrad gezogen. Hieraus ergeben sich folgende Resultate (Abb. 40 *a-b*):

1. Das Praemaxillare wird schräg nach links ausgestülpt, weil das Rostrale mit den medianen Fortsätzen des Praemaxillare, niedergedrückt vom Maxillare, über den schräg nach links verlaufenden Kamm des Mesethmoid nach vorn und links gleitet (in der gleichen Weise, die in Abb. 9 für *Perca* dargestellt ist, da aber ohne Abweichung nach links).

2. Das linke Ligamentum maxillo-mandibulare posterius (*L*, Abb. 40) zieht den ganzen Maxillarapparat nach links.

Dieser letzte Vorgang lässt vermuten, dass an der rechten Seite kein Lig. maxillo-mandibulare posterius vorhanden ist, weil dies ja ein Abgleiten nach links verhindert. Trotzdem besteht auch rechts ein solches Ligament (L' , Abb. 40); beim Messen zeigt sich aber, dass es infolge seiner geringeren Entfernung vom Kiefergelenk beim Senken des Unterkiefers lange nicht so stark gespannt wird wie das der linken Seite.

Seine Wirkung ist daher gering, es zieht nur den Kopf des Maxillare am Palatinum entlang nach unten, verhindert aber nicht, dass das Maxillare gleichzeitig nach links abgleitet. Auch das rechte, sehr

lange Lig. maxillo-mandibulare anterius (La , Abb. 39b) verhindert dieses Abgleiten nicht. Abgesehen von der Asymmetrie der zwei Ligamenta maxillo-mandibularia posteriora ist das Abgleiten der

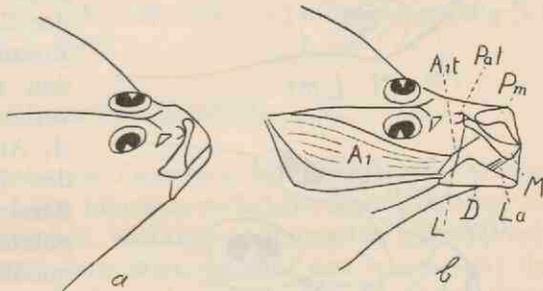


Abb. 39. *Pleuronectes platessa* L. Augenseite, (a) bei geschlossenem, (b) bei geöffnetem Mund. Bezeichnungen wie in Abb. 1.

Praemaxillaria nach links bedingt durch die Richtung, in der ein Ausstülpfen der Praemaxillaria überhaupt nur möglich ist; wie schon erwähnt, ist der Kamm des Mesethmoid, auf dem das Rostrale mit den an ihm befestigten medianen Fortsätzen der Praemaxillaria entlang gleitet, nach links gebogen (Ka , Abb. 40, vergl. *Rhombus*, Abb. 37). Das Ergebnis ist also, dass der geöffnete Mund einer *Pleuronectes*, deren Blindseite nach unten gewendet ist, automatisch auf den Boden gestülpt wird. Dies ist für das Genus, das sich vorwiegend von niederen Bodentieren ernährt, sehr wichtig. Bei *Solea* (S. 58) werde ich die Jagdweise ausführlicher besprechen.

Beim Schliessen des Mundes werden die Maxillaria links und rechts zurückgezogen durch eine Sehne des oberflächlichen Teiles des Musculus adductor mandibulae (A_1), dessen tiefere Teile den Unterkiefer heben.

COLE und JOHNSTONE (1901) bestreiten das Bestehen einer Verbindung zwischen dem Musculus adductor mandibulae und

Maxillare an der Augenseite von *Pleuronectes*; sie geben an, nur an der Blindseite reiche eine Sehne des A_1 zum Maxillare hinauf. Ich glaube aber deutlich zu sehen, dass ein Sehnenbündel von A_1 rechts, zwar dicht am Unterkiefer entlang läuft, sich dort

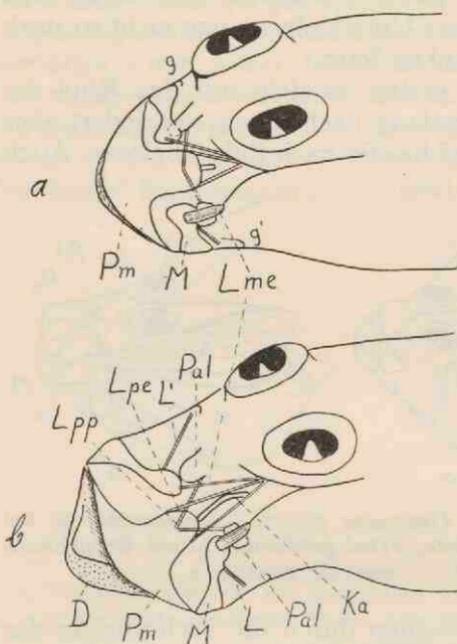


Abb. 40. *Pleuronectes platessa* L. Dorsale Ansicht des Maxillarapparates, (a) bei geschlossenem, (b) bei geöffnetem Munde. L, L' = Ligamentum maxillo-mandibulare posterius, links und rechts. Lpe = Ligamentum praemaxillo-ethmoidale. Lpp = Ligamentum palato-praemaxillare. Lme = Ligamentum maxillo-ethmoidale. Ka = Kamm des Mesethmoid. $g-g'$ = Kiefergelenke. Die übrigen Bezeichnungen wie Abb. 1.

ursacht. L wird folgendermassen beschrieben: „A stout tendon arising in connection with the M. add. mandibulae, and the action of with tends to draw the jaws towards the eyeless side. This . . . tendon (is) not conspicuous on the ocular side”.

COLE und JOHNSTONE verwechseln das Ligamentum offenbar mit der Sehne von A_1 ! Wie die „action“ des Ligamentum zu-

aber nicht anheftet, sondern am Maxillare inseriert (A_1t , Abb. 39b). Beim Schliessen des Mundes wird der Unterkiefer gehoben; er schiebt dabei auch die Oberkiefer in der Ruhelage zurück, in Zusammenarbeit also mit den zu den Maxillaria verlaufenden Sehnen des A_1 . Auch die beim Öffnen des Mundes gedehnten Bänder, Ligamentum palato-maxillare, Lig. maxillo-ethmoidale und Lig. palato-praemaxillare (Lpm, Lme, Lpp , Abb. 40) ziehen Maxillare und Praemaxillare in die Ruhelage zurück.

COLE und JOHNSTONE geben auch eine Beschreibung der Wirkung des Kiefermechanismus von *Pleuronectes*. Sie sagen (richtig), die asymmetrische Bewegung beim Mundöffnen werde vom linken Lig. maxillo-mandibulare posterius ver-

stande kommt, wird nicht näher gesagt, doch bekommt man den Eindruck, dass die Verfasser der Meinung sind, sie werde durch die Partie A_1 des Musc. adductor mandibulae verursacht. Dies ist bestimmt unrichtig. A_1 zieht die Kiefer zurück und hat gerade bei *Pleuronectes* keinerlei Beziehungen zum Ligamentum maxillo-mandibulare posterius. Das Verhältnis zwischen L und dem Unterkiefer, sowie den Antagonismus zwischen dem Ligament und dem zum Maxillare ziehenden Sehnenbündel von A_1 , haben COLE und JOHNSTONE nicht erkannt. Daher ist ihre Beschreibung des Mechanismus unvollständig geblieben.

Eine Beschreibung seiner Wirkung finden wir auch bei JORDAN (1918); diese ist richtig, aber sehr kurz und nicht vollständig (wie dort auch angegeben wird).

SOLEA VULGARIS QUENSEL (Abb. 41-44).

Ogleich auch *Solea* wie *Pleuronectes* und *Rhombus* zur Gruppe der *Heterosomata* gehört, bestehen zwischen dieser Gattung und den übrigen Plattfischen wichtige anatomische Unterschiede. Auch die Kiefer und ihre Wirkung sind nur schwer mit den Verhältnissen zu vergleichen, die wir bei *Rhombus* oder *Pleuronectes* finden. Bei *Solea* besteht eine stärker ausgeprägte Asymmetrie, die ausserdem in ganz anderer Weise zum Ausdruck kommt, als bei den anderen Gattungen.

Wir können den Mund von *Solea* am besten durch die Feststellung kennzeichnen, dass die rechte und die linke Hälfte zwei Funktionen unter sich geteilt haben. Die Mundhälfte der Augenseite dient der Atmung, während die Blindseite im Dienst der Nahrungsaufnahme steht. Diese Differenzierung geht sogar so weit, dass die zwei Hälften in ihren Bewegungen voneinander ziemlich unabhängig sind. Wenn man eine ruhig atmende *Solea* beobachtet, so stellt man sofort fest, dass sie, bei vollkommen geschlossener „blinder“ Mundecke, den Mund mit Hilfe der Unterkieferhälfte der Augenseite seitlich öffnen und so Atemwasser einlassen kann. Wir wollen zunächst sehen, wie dies möglich ist. In erster Linie stellen wir fest, dass die Verbindung zwischen den beiden Unterkieferhälften ligamentös ist und alle möglichen Bewegungen zulässt. Auch das Kiefergelenk ist sehr locker, die Unterkieferhälften können sich sogar ziemlich weit um ihre Längsachse drehen. Bei der ruhigen Atembewegung dreht sich die rechte Unterkieferhälfte tatsächlich um eine Achse,

die Kiefergelenk und Kieferspitze (Abb. 41) verbindet. Ihr Saum (*s*) bewegt sich nach oben (d.h. über die Ebene der Zeichnung hinaus) – und lässt eine Öffnung frei (Abb. 41*b*). Diese

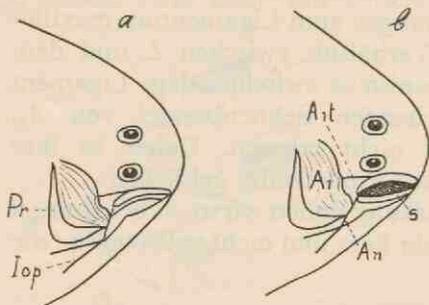


Abb. 41. *Solea vulgaris* Quensl. Augenseite, (a) bei geschlossenem Munde, (b) beim Einsaugen von Atemwasser. Bezeichnung wie Abb. 1.

Drehung wird durch einen, vom Interoperculum auf das Angulare (*An*) ausgeübten Zug verursacht. Dabei wird das Angulare nach hinten und nach unten (d.h. unter die Ebene der Zeichnung) gezogen, denn das Interoperculum liegt erheblich tiefer (weiter mediad) als der Unterkiefer. Beim Schliessen wird die rechte Unterkieferhälfte durch den Mus-

culus adductor mandibulae in die Ruhelage zurückgedreht. Das Maxillare und das mit ihm fast unbeweglich verbundene Praemaxillare (Abb. 42) folgen den Bewegungen des Unterkiefers.

Die Schicht *A*₁ des Musc. adductor mandibulae entsendet zwar eine Sehne zum Maxillare doch ist der Effekt gering. – Betrachten wir jetzt die linke, blinde Seite des Mundes. – Bewegen wir hier das Interoperculum caudad, so wird die linke Mundecke rüsselartig nach der Seite ausgestülpt, wird also, wenn das Tier auf der Blindseite liegt, senkrecht in den Boden gebohrt. An Hand der Abb. 44 lässt sich erläutern, wie diese Bewegung zustande

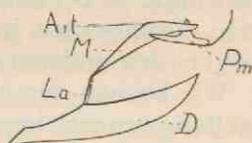


Abb. 42. *Solea vulgaris* Quensl. Lage der Kiefer an der Augenseite. Bezeichnungen wie Abb. 1.

kommt. Das Praemaxillare ist links sehr stark entwickelt, es wird nicht vom Maxillare „gesteuert“, sondern unmittelbar vom Unterkiefer. Laterad (bei *x*, Abb. 44) ist es sehr fest mit dem stark entwickelten Processus coronoideus des Unterkiefers verbunden. An der Schnauzenspitze (*y*) kann das Praemaxillare nicht vorgestülpt werden, seine Verbindungen dort lassen nur Drehungen zu. Zieht nun das Interoperculum bei *z* in caudaler Richtung, so muss sich *x* eigentlich einfach nach vorn verschieben. Das ist aber unmöglich, weil es vom Praemaxillare verhindert wird.

Der Verbindungspunkt zwischen Praemaxillare und Unterkiefer, x , liegt bei *Solea* hinter der Verbindungslinie zwischen der Schnauzenspitze und dem Kiefergelenk ($y-G$) und kann daher unmöglich zwischen diesen beiden nach vorn treten. Das würde ein Öffnen des Mundes überhaupt unmöglich machen, wenn nicht der Punkt x nach oben (d.h. über die Ebene der Zeichnung) ausweiche. Dieses Ausweichen ist möglich, weil sich die Unterkieferhälfte der Blindseite genau so wie rechts um eine Längsachse drehen kann, dabei wird x laterad bewegt, während z vom Interoperculum, das auch hier tiefer liegt, mediad und caudad gezogen wird. Ist der Punkt x seitlich ausgestülpt, so kann er sich auch nach vorn bewegen, und der ganze Unterkiefer wird normal gesenkt (Abb. 44b).



Abb. 43. *Solea vulgaris* Quensel. Blindseite, bei geschlossenem Munde. Li = Ober- und Unterlippen.

Solea kann also den Mund nur öffnen, wenn die blinde Mundecke zuvor ausgestülpt wurde. Dieser Teil des Mundes hat auch den Hauptanteil an der Nahrungsaufnahme, der ganze Unterkiefer ist bis auf einen Fortsatz (q , Abb. 44) der „blinden“ Hälfte unbezahnt. Dieser Fortsatz bildet die Spitze des Rüssels, der beim Öffnen des Mundes ausgestülpt wird, er stellt in physiologischem Sinne die Unterkieferspitze dar.

Das linke Praemaxillare, das ihm gegenübersteht, ist gleichfalls stark bezahnt, während das rechte sehr klein und zahnlos ist (Abb. 42).

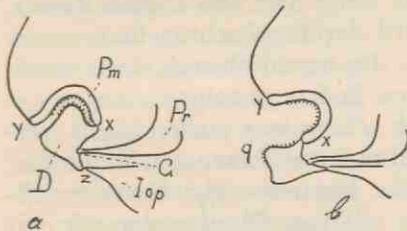


Abb. 44. *Solea vulgaris* Quensel. Die Lage der [Kiefer an der Blindseite, (a) bei geschlossenem, (b) bei geöffnetem Munde. Bezeichnungen wie Abb. 1.

Das Maxillare der Blindseite ist sehr schwach, zu ihm zieht kein Ligamentum maxillo-mandibulare posterius und keine Sehne des *Musc. adductor mandibulae*. Es folgt nur den Bewegungen des Praemaxillare und stützt die Bindehaut, die beim

Vorstülpen des Rüssels gespannt wird.

Um die Bedeutung des eigenartigen Mundmechanismus bei *Solea* einigermassen zu begreifen, müssen wir die Lebensweise des Tieres in unsere Betrachtung einbeziehen. In der Arbeit von

STEVEN (1930) finden wir die folgenden Einzelheiten. Die Nahrung besteht aus Bodentieren (Polychaeten, Mollusken, z.B.), und wird hauptsächlich nachts gesucht. Die Augen werden zum Absuchen des Bodens nichts benutzt, sie sind auch wenig beweglich. Während der Nahrungssuche drückt das Tier die Blindseite des Kopfes, die Tastorgane trägt, auf den Boden. Dabei würde die „blinde“ Mundecke, wenn sie sich an den Atmungsbewegungen beteiligte, nur Schlamm einsaugen – die erwähnte Differenzierung der Kiefer hat hier also eine spezielle Bedeutung!

Die „blinde“ Mundecke ist jedoch auf die Aufnahme von Nahrung aus dem Schlamm eingestellt, und wird dabei rüsselartig in den Boden gestülpt.

Vergleichen wir jetzt *Solea* mit *Pleuronectes*, der dieselbe Nahrung jagt, so könnte man bei oberflächlicher Beurteilung vielleicht zu der Auffassung neigen, *Solea* stelle eine höhere Anpassungsform dar, da bei *Pleuronectes* eine so weitgehende Differenzierung fehlt. Aus den verschiedenen Jagdarten ergibt sich jedoch, dass beide Formen nicht einfach verglichen werden können. Wie auch STEVEN sagt, erhebt *Pleuronectes* den vorderen Körperteil bei der Jagd vom Boden und richtet die Schnauzenspitze dann wieder etwas nach unten. Mit den Augen wird der Boden abgesehen (*Pleuronectes* ist auch kein Nachttier, wie *Solea*). Die Augen sind sehr beweglich und erheben sich wie drehbare Panzertürme über den Körper des Fisches. Der Mund ruht also bei der Nahrungssuche nicht auf dem Boden, eine Beschränkung der Atmung auf die Augenseite hätte hier also keinen Zweck. Bei der Nahrungsaufnahme wird der Kopf schräg nach unten gedreht und der Mund durch die beschriebenen, asymmetrischen Bewegungen ganz auf den Boden gestülpt.

Beide, sowohl *Solea* als auch *Pleuronectes* stellen nicht verschiedene Stufen einer mehr und mehr vollkommeneren Reihe dar, sondern sind jede an ihre eigene Jagdweise gleichmässig vollkommen angepasst; das gleiche gilt von *Rhombus*, der, wie wir schon sahen, als Raubfisch keinen asymmetrischen Mund gebrauchen kann.

ZEUS FABER L. (Abb. 45--47).

Diese Art ist wohl das klassische Beispiel eines Fisches mit vorstülpbarem Mund. Es ist mir jedoch nicht gelungen, im Schrifttum eine gute Beschreibung der Kiefermechanik zu finden. Die Kiefer von *Zeus* werden verhältnismässig nicht weiter nach vorn

gestülpt als bei vielen anderen Fischen; da jedoch der Kopf etwa ein Drittel des Körpers einnimmt, und die Mundöffnung sehr gross ist, fällt die Erscheinung hier besonders auf. Das Maxillare

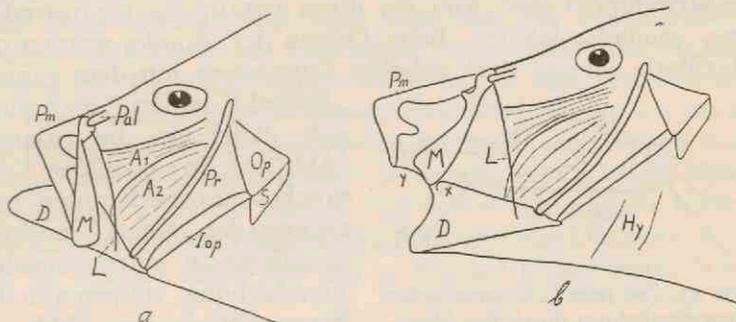


Abb. 45. *Zeus faber* L. (a) mit fast geschlossenem, (b) mit geöffnetem Mund. Bezeichnungen wie Abb. 1.

wird beim Mundöffnen von einem Knorpelwulst des Processus coronoideus (*x*, Abb. 45*b*) rostrad verschoben, und vom Ligamentum maxillo-mandibulare posterius (*L*) in der bekannten Weise rostrad gedreht. Gleichzeitig wird auch das Praemaxillare ausgestülpt. Dass es bei diesem Vorgang nicht einfach vom lateralen Teil des Maxillare nach vorn getragen wird (wie bei *Callionymus*, S. 47), erschen wir schon aus der Tatsache, dass das Praemaxillare bei geöffnetem Mund laterad nicht auf dem Maxillare ruht, sondern weiter nach vorn ragt (Abb. 45*b* bei *y*).

Die Ausstülpung des Praemaxillare erfolgt durch den Druck der Maxillaria auf

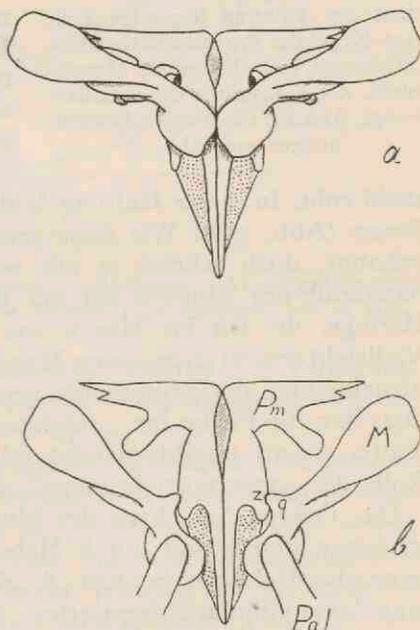


Abb. 46. *Zeus faber* L. Dorsale Ansicht des Maxillarapparates, (a) in der Ruhelage, (b) mit ausgestülptem Praemaxillare. Bezeichnungen wie Abb. 1.

die zusammen kegelförmigen medianen Fortsätze der Praemaxillaria. Dieser Kegel ist teilweise von Knorpel umhüllt (Abb. 46) und trägt an der Unterseite eine Längsrinne, die auf einen Kamm des Mesethmoid passt (Abb. 47); dieser gestattet nur ein rostrades, bzw. caudades Gleiten. Beim Öffnen des Mundes werden die

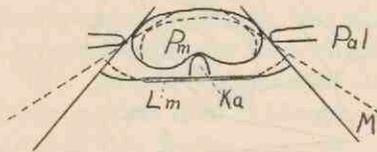


Abb. 47. *Zeus faber* L. Schematischer Transversalschnitt durch den Maxillarapparat, vor (—) und nach (---) dem Ausstülpen der Praemaxillaria. Wenn die Maxillaria (*M*) gehoben werden, drücken ihre mediad der Palatina liegenden Teile den Kegel der Praemaxillaria (Abb. 46) rostrad. *Ka* = Kamm des Mesethmoid. *Lm* = Ligamentum maxillare (vergl. Abb. 6). Die übrigen Bezeichnungen wie Abb. 1.

Maxillaria laterad stark gehoben (zusammen mit dem ganzen „Buccal-Komplex“) Sie drehen sich dabei um die Palatina (Abb. 47), ihre medialen Teile drücken also nach unten und zwingen den „Kegel“ der Praemaxillaria zu einer rostraden Verschiebung, stülpen also die Praemaxillaria aus. (Abb. 46 *a-b*, Abb. 45*b*). Dabei läuft der Fortsatz *q* (Abb. 46) des Maxillare, der eine kleine Rinne aufweist, am Flügel *z* des Praemaxillare entlang, und trägt das Praemaxillare ganz, wenn dies so weit nach vorn gedrückt ist, dass es nicht mehr auf dem Kamm des Meseth-

moid ruht. In dieser Haltung bilden die Kiefer eine gewaltige Reuse (Abb. 45*b*). Wie diese genau benutzt wird, ist mir nicht bekannt, doch scheint es mir wahrscheinlich, dass die grosse Saugkraft des Mundes bei der Jagd auf die ziemlich grossen Heringe, die ich im Magen von *Zeus* fand, eine Rolle spielt. Vielleicht ersetzt diese einen Mangel an Schnelligkeit, die Volumenzunahme der Mundhöhle beim Öffnen ist sehr erheblich. Dass ihm die Fische ins „aufgesperrte Maul“ schwimmen wie THILO (1920) angibt, scheint mir sehr fraglich, wie auch die Rolle der „Sperrvorrichtungen“, die dieser Autor beschreibt. Die tieferen Schichten des Musculus adductor mandibulae schliessen den Mund durch Heben des Unterkiefers, während seine oberflächliche Schicht *A*₁ durch ihre, am Ligamentum maxillomandibulare inserierten Sehnenfasern das Maxillare zurückzieht. Hierbei wird auch das Praemaxillare zurückbewegt, es wird hauptsächlich vom Unterkiefer in seine Hülle zurückgedrückt.

EPIBULUS INSIDIATOR CUV. VAL. (Abb. 48—49).

Bei diesem Fisch hat die Ausstülpbarkeit der Kiefer eine sehr hohe Stufe erreicht; hier wird nicht nur das Praemaxillare, sondern auch der ganze Unterkiefer beim Öffnen des Mundes ausgestülpt. DELSMAN (1925) verdanken wir eine Beschreibung der Kiefer von *Epibulus*; in seiner Arbeit wird gezeigt, wie durch die Beweglichkeit des Quadratum das Kiefergelenk nach vorn geführt werden kann. Wie diese Bewegung jedoch beim Öffnen des Mundes zustande kommt und welche Wirkung die Kiefermuskulatur auf diesen Mechanismus ausübt, sagt DELSMAN nicht. Dr. J. VERWEY stellte mir ein in Alkohol konserviertes Stück

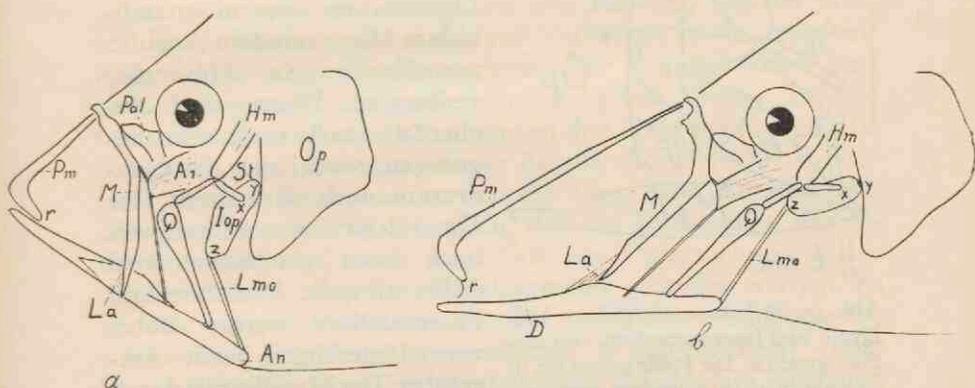


Abb. 48. *Epibulus insidiator* Cuv. Val. (a) mit geschlossenem, (b) mit geöffnetem Munde. Q = Quadratum. St = Stylhyale. Die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1.

aus seinem bei Batavia gesammelten Material zur Verfügung. In der Bucht von Batavia lebt die Art, wenig allgemein, zwischen Korallenriffen.

Die Schwierigkeit, dass ein solches Alkoholpräparat ganz erstarrt ist, wurde dadurch überwunden, dass der Fisch monatelang in Wasser, und danach in Glycerin aufgeweicht wurde. Schliesslich wurde das Exemplar auf diese Weise wieder so beweglich, dass ein Einblick in die Wirkung des Mechanismus möglich war. Es ergab sich, dass auch in diesem Falle eine caudale Bewegung des Hyale das Vorstülpen der Kiefer hervorruft. Das Hyomandibulare ist sehr kurz und der hintere Teil des Hyale (Abb. 49) liegt höher als der Vorderteil. Das Stylhyale (*St*) ist beweglich zwischen Hyale und Hyomandibulare einge-

fügt. Aus der Lage von Stylhyale und Hyale geht hervor, dass ihr Verbindungspunkt x sich nach oben bewegen muss, wenn der *Musc. sterno-hyoideus* kontrahiert und den Vorderteil des Hyale caudad zieht. Bei x ist auch das Interoperculum mit dem Stylhyale verbunden, es wird also mit nach oben gezogen. Bei y ist es am Operculum befestigt, dieser Punkt kann also nicht mit gehoben werden; daraus ergibt sich, dass Punkt z des Interoperculum stark gehoben wird und das Knochenstück eine horizontale Lage bekommt, während das Operculum etwas nach

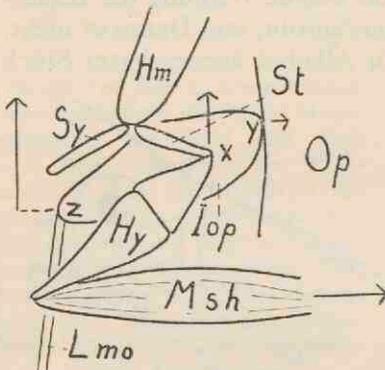


Abb. 49. *Epibulus insidiator* Cuv. Val. Hyale und Interoperculum, von median gesehen. Die Pfeile geben an, in welcher Richtung und in welchem Maasse einige Punkte des Apparates beim Öffnen des Mundes verschoben werden. Weitere Erklärung im Text. *St* = Stylhyale. *Sy* = Symplecticum. Die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1.

hinten gedrückt wird (Abb. 48 *a-b*). Der Punkt z des Interoperculum ist jedoch durch ein Ligamentum operculo-mandibulare (*Lmo*) mit dem Angulus mandibulae (*An*, Abb. 48*a*) verbunden. Dieser wird also ebenfalls stark nach oben angezogen, wobei sich das Quadrat nach vorn dreht, der Unterkiefer sich senkt und weit nach vorn geschoben wird (Abb. 48 *a-b*). Maxillare und Praemaxillare werden dabei vom Unterkiefer passiv mitgeführt. Das Maxillare ist durch einen Lig. maxillo-mandibulare (*La*) mit dem Unterkiefer verbunden, es dreht sich beim Öffnen des Mundes gegen das Palatinum nach vorn. Das Praemaxillare ist bei r mit dem

Unterkiefer verbunden; beim Ausstülpfen desselben wird das ganze Praemaxillare mitgeführt, während sein sehr langer medianer Fortsatz, der in der Ruhelage auf dem Neurocranium liegt, hervortritt. Dieser mediane Fortsatz wird von zwei Gabeln der Maxillaria umfasst. Der Mund wird geschlossen durch Kontraktion des *Musculus adductor mandibulae* (Abb. 48*a*, *A*₁), der eine kurze Sehne zum Maxillare und eine längere zum Unterkiefer entsendet. Der von diesen Sehnen ausgeübte Zug faltet den Apparat wieder in die Ruhestellung zusammen, auch das Praemaxillare wird zurück-

geführt durch einen Druck, den der Unterkiefer bei r darauf ausübt.

Dr. VERWEY teilte mir mit, dass sich *Epibulus* im Aquarium des „Laboratorium voor onderzoek der zee“ in Batavia von *Mysis* ernährt, die durch blitzschnelles Ausstülpen des Mundes gefangen werden. Für das Greifen kleinerer Beute ist dieser Mund anscheinend ein ideales Instrument. Er reicht beim Vorstülpen sehr weit nach vorn und kann sicher auch eine erhebliche Saugung entwickeln.

PSEUDOSCARUS FORSTENI BLEEKER. (Abb. 50).

Das untersuchte Ex. stammt aus dem östlichen Teil der Java-see. Dr. J. VERWEY, der es mir zur Verfügung stellte, teilte mir folgendes über die Ernährungsweise der Pseudoscariden mit: „Bei niedrigem Wasserstand sieht man grosse Trupps auf den fast trockenliegenden Korallenbänken ihre Nahrung suchen. Die Schwänze ragen aus dem Wasser heraus, die Tiere stehen vertikal auf dem Kopf und kratzen die Algen vom Korallenkalk. Das geschieht derartig gründlich, dass im Kalk ganze Rippelmarken entstehen; auch zeigt sich bei Untersuchung dieser Fische, dass im Magen oft Kalkfragmente gefunden werden. Es ist nicht ausgeschlossen, dass grössere Arten sich tatsächlich von wachsenden Korallenteilen ernähren“. – Entsprechend dieser harten Arbeit ist der Kiefermechanismus auf eine, im Vergleich zu anderen Fischen stark vergrösserte Beisskraft eingestellt. Abb. 50b zeigt Form und Lage der beteiligten Elemente. Der Unterkiefer zerfällt bei den Pseudoscariden bekanntlich in zwei Teile, das Articulare (*Art*) und das Dentale (*D*) die bei x mit einander gelenken. Das Dentale bildet auch (bei y) ein Gelenk mit dem Maxillare. Das Maxillare ist oben beweglich, aber sehr fest mit dem Palatinum verbunden; es bildet einen Napf, in den das Palatinum genau hineinpasst. Das Praemaxillare liegt dem Maxillare fest an und folgt seinen Bewegungen. Der Mund wird folgendermassen geöffnet:

Das Interoperculum zieht mit Hilfe des Ligamentum mandibulo-operculare den Punkt *An* zurück. Das Articulare dreht sich dann im Kiefergelenk (*G*), d.h., x bewegt sich nach vorn. Auch y wird nach vorn geführt, das Maxillare dreht und hebt die Oberkieferspitze (das Praemaxillare). Zugleich senkt sich die Spitze des Dentale (Abb. 50 a-b).

Jetzt ist der Schnabel geöffnet. Das Schliessen wird vom Musculus adductor mandibulae verursacht. Der Hauptteil dieses Muskels, die grosse oberflächliche Partie, die vielleicht mit den Schichten A_1 und A_2 von VETTER zu vergleichen ist, heftet sich bei y ans Dentale, teilweise aber auch ans Maxillare. Eine kleine, tiefe Schicht (vielleicht vergleichbar mit A_3 von VETTER) verläuft mehr vertikal zum Artikulare (Abb. 50b). Ein zwischen dem Auge und dem Maxillare liegender kleiner Muskelteil (A_4) verläuft nur zum Maxillare.

Um die Kraft zu beurteilen, womit der Hauptteil des Musc.

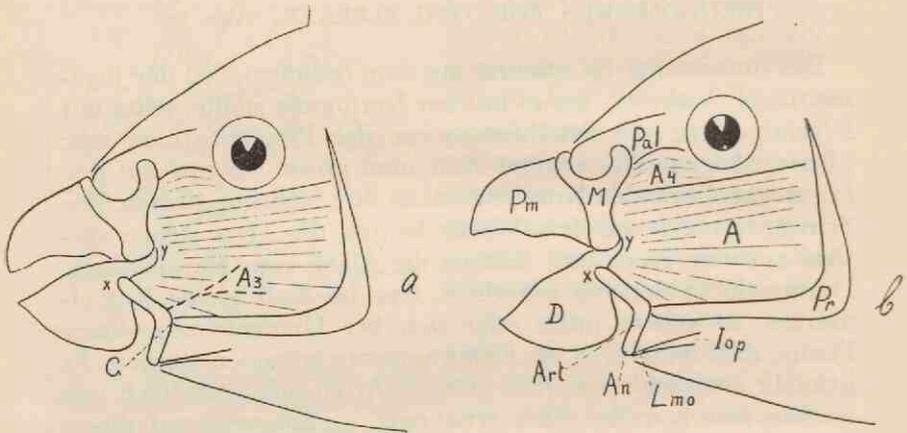


Abb. 50. *Pseudoscarus Forsteni* Bleeker. (a) bei halb, (b) bei weit geöffnetem Munde. Bezeichnungen wie Abb. 1.

adductor mandibulae die Kiefer schliesst, ziehen wir erst die bei „normalen“ Fischen gefundenen Verhältnisse zum Vergleich heran. Bei *Esox* (Abb. 28) z.B. ist die Kraft, die die Unterkieferspitze beim Schliessen ausübt, etwa 3-mal kleiner als die ursprüngliche Kraft, mit der der Musculus adductor mandibulae auf den Unterkiefer bei a einwirkt, denn der Hebelarm $g-c$ ist etwa 3-mal länger als der Hebelarm $g-a$. Die Unterkieferspitze legt beim Schliessen des Mundes einen Weg zurück, der 3-mal länger ist als den Weg der Insertionsstelle des Musculus adductor mandibulae. Mit anderen Worten: an zwei Punkten eines Hebelarmes sind die Produkte von Kraft und zurückgelegtem Weg gleich.

Wenn wir bei *Pseudoscarus* untersuchen, in welchem Verhältnis die Kraft, mit der der Muskel den Punkt y caudad zieht, und die

Kraft, mit der die Kieferspitzen aufeinander knEIFEN, zueinander stehen, so brauchen wir (nach dem Prinzip von d'ALEMBERT) nur die zurückgelegten Wege miteinander zu vergleichen. Es zeigt sich dabei, dass der Weg von y (Insertionsstelle vom Muskel) beim Schliessen des Mundes ungefähr übereinstimmt mit dem Weg, der inzwischen von der gehobenen Unterkieferspitze zurückgelegt ist, sowie mit der Strecke, um welche sich die Spitze des Praemaxillare senkt. Also sind auch die Kräfte, womit sich die Schnabelspitzen einander nähern, zusammen ebenso gross, wie die Kraft, womit der Muskel den Punkt y caudad zieht. *Pseudoscarus* schliesst also seine Kiefer verhältnismässig 3-mal kräftiger als *Esox*. Die Kiefer bilden eine Zange, die mit der gleichen Kraft geschlossen wird, die auftreten würde, wenn der *Musculus adductor mandibulae* die Schnabelspitzen unmittelbar verbände.

Ein solches Ergebniss ist bei der normalen Kieferform unerreichbar; sogar *Anarrhichas* (S. 40), der auch auf grosse Beisskraft spezialisiert ist, bleibt verhältnismässig weit hinter *Pseudoscarus* zurück.

Nur das doppelte Kiefergelenk von *Pseudoscarus* ist sozusagen der technische Kunstgriff, der eine vollkommene Ausnutzung der Kraft des *Musculus adductor mandibulae* ermöglicht.

ZUSAMMENFASSUNG UND ALLGEMEINE BETRACHTUNGEN.

Überblicken wir nun das untersuchte Material und fragen uns, welchen Wert die gefundenen Tatsachen vom allgemein zoologischen Gesichtspunkt besitzen, so ergibt sich erstens, dass eine Darstellung des Kiefermechanismus, wie sie hier versucht wurde, unentbehrlich ist, wenn wir unsere ziemlich oberflächlichen Kenntnisse der Lebensweise der Fische vertiefen wollen. Erst wenn dieser Mechanismus gut bekannt ist, kann man an die Beobachtung der Nahrungsaufnahme herangehen und erforschen, wie der Fisch diesen Mechanismus in verschiedenen Lagen anwendet. Die vorliegende Arbeit greift nicht weiter auf dies oekologische Gebiet über, ich habe mich darauf beschränkt, die Benutzung der beschriebenen Kieferverhältnisse im Allgemeinen zu berühren. Von einem rein biologischen Gesichtspunkt aus erscheinen die Ergebnisse also nur als Vorarbeit zur eigentlichen Untersuchung.

Kiefermechanismus und Klassifikation.

Vergleichend-anatomisch und systematisch jedoch ist unser Material sofort verwertbar. Was ergibt sich dabei? Wir sahen schon (S. 20) dass innerhalb der *Teleostei physostomi* die Komponenten des Oberkiefers wahrscheinlich eine Entwicklung durchgemacht haben, bei der das Palatinum allmählich die Oberkieferfunktion verliert und diese auf das Praemaxillare übertragen wird, d.h. also der Zustand erreicht wird, den wir bei den *Teleostei physoclysti* finden.

Diese Vorstellung stimmt überein mit vielen anderen Tatsachen, die die *Teleostei physoclysti* gegenüber den *T. physostomi* als eine höhere Entwicklungsstufe erscheinen lassen. In dieser Hinsicht unterstützen also die Kieferverhältnisse die übliche Klassifikation. — Innerhalb der *Teleostei physoclysti* ist jedoch eine weitere Entwicklungslinie keineswegs deutlich. Die Kiefer sind hier stark variabel; sie sind bei einander sicher systematisch nahe stehenden Formen völlig verschieden, während weniger verwandten Formen einander in dieser Hinsicht auffallend ähneln, wie z.B. *Cottus*, *Trachinus* und *Zoarces*, bei denen Kiefer und Kiefermechanismen fast vollkommen mit dem von *Perca* identisch sind (sie wurden daher nicht beschrieben). Wollte man eine Klassifikation aufstellen, die auf Form und Wirkung der Kiefer beruht, so müsste man diese vier Gattungen bestimmt zueinander stellen. In der gebräuchlichen Klassifikation sind sie aber getrennt und gehören zu Gruppen, die sich in allerhand anderen Merkmale unterscheiden. Sie stehen darin neben Arten, deren Kiefer ganz verschieden sind, so steht (S. 72):

Zoarces neben *Anarrhichas* und *Lophius* (*Blenniiformes*); *Trachinus* neben *Callionymus* (*Trachiniformes*); *Cottus* neben *Cyclopterus* (*Scleroparei*), während *Perca* zu den *Perciformes* gehört. — Nun bilden zwar die Gruppen wie die *Blenniiformes* und die *Scleroparei* keineswegs natürliche Einheiten und die übliche Klassifikation ist auch ziemlich willkürlich, aber die Tatsache bleibt bestehen, dass man *Zoarces*, *Trachinus*, *Cottus* und *Perca* eher zu verschiedenen Gattungen stellt, als dass man sie beieinander lässt. Dass sie übrigens etwa die gleichen Kieferverhältnisse aufweisen, entspricht der Tatsache, dass sie auch etwa gleiche Jagdmethoden anwenden und räuberisch leben. Es ist also nicht sehr verwunderlich, dass ihre Kiefermechanismen einander stärker ähneln als denen von näheren Verwandten mit ganz anderer Ernährungsweise.

Anarrhichas, *Callionymus* und *Cyclopterus* sind ja „Friedfische“ und *Lophius* hat eine andere Jagdmethode.

Solche Betrachtungen führen zum Schluss, dass der „Perca-ähnliche“ Kiefermechanismus nicht ein Zustand ist, der bei den *Teleostei physoclysti* immer auf einer bestimmten Entwicklungsstufe auftritt, sondern eine Anpassung, die sich dort findet, wo eine bestimmte Lebensweise besteht.

Es ist also eine Unmöglichkeit, diese oder andere Kiefermechanismen innerhalb dieser Gruppe systematisch zu verwenden. Die Klassifikation der Arten ist überhaupt eine schwierige Sache bei einer grossen Gruppe wie die *Teleostei physoclysti*, deren Körperbau in den Grundzügen so einheitlich, aber übrigens gewaltig vielseitig verschiedenen Lebensbedingungen angepasst ist.

Neurocranium und Klassifikation.

Bei der Untersuchung der besprochenen Fische wurde auch die Gelegenheit benutzt, das Neurocranium frei zu präparieren, und in seine Teile zu zerlegen. Dabei ergab sich in vergleichend-anatomischer Hinsicht dasselbe wie bei den Kiefern. Das Cranium variiert in Form ausserordentlich, dagegen sind die Grundzüge seines Baues und die beteiligten Elemente immer die gleichen.

Schon beim Vergleich der Kiefermechanismen ergab sich, dass zwischen den *Teleostei physostomi* und *T. physoclysti* im Allgemeinen einige Unterschiede auftreten. Dies gilt auch für das Neurocranium. Vor allem finden wir einen Unterschied in der Ausbildung des Knorpelschädels, der einer oft angenommenen Entwicklung innerhalb der Fische entspricht. Danach verschwände zunächst das knorpelige Primordialcranium allmählich, die Bedeutung der Knochen nimmt dagegen zu.¹⁾

Bei den *Teleostei physostomi* ist das knorpelige Primordialcranium meist noch gut entwickelt, wenn auch Knochen darauf aufliegen und es teilweise ersetzt haben. Bei den *T. physoclysti* ist der Knorpel dagegen schwach ausgebildet, so fehlt meist das knorpelige Dach der Schädelhöhle. Doch bestehen auch Ausnahmen dieser Regel; *Clupea* (*T. physostomi*) ist sehr knorpelarm, während *Cyclopterus* (*T. physoclysti*) einen vollständigen Knorpelschädel besitzt, der nur mit dünnen Knochenplättchen belegt ist. Aus solchen Fällen zog schon GEGENBAUR (1878) den

¹⁾ Diese Auffassung wird bekanntlich von O. JAEKEL (1926) bestritten.

Schluss, dass das Maass von Knorpel nicht ohne weiteres systematisch verwertbar sei. Auch GAUPP (1906) gibt an, dass zwar bei niederen Formen im Allgemeinen knorpelige Schädelteile in grösserem Umfang bestehen bleiben als bei höheren, hiervon jedoch mancherlei Ausnahmen bestehen, und dass Knorpel scheinbar immer dort entstehen kann, wo es die Entwicklung oder Lebensweise erfordern.

Damit gelangen wir hinsichtlich der Ausbildung des Knorpels, wie überhaupt hinsichtlich aller Variationen, die am Cranium der Teleostier auftreten, zu demselben Punkt, wie oben hinsichtlich des Kiefermechanismus. Wir kommen zwangsläufig auf den Gedanken, dass wir die meisten dieser Variationen besser nur als gleichwertige Anpassungen an verschiedene Lebensweisen auffassen müssen; wir müssen wenigstens nicht zu schnell in ihnen Kettenglieder einer sich innerhalb der Teleostei vollziehenden, weitgehenden Evolution sehen!

Die Aufgabe des Neurocranium: Umhüllen des Gehirns und der Sinnesorgane, Stützung und Anheftung der Kiefermuskulatur, sind innerhalb der vielseitigen Gruppe der Teleostier immer wieder anders geartet. Es liegt auf der Hand, dass die verschiedenen Formen des Cranium hiermit zusammenhängen. Diese Korrelation ist z.B. bei *Anarrhichas* besonders deutlich, liesse sich schliesslich aber auch bei allen anderen Formen nachweisen. In dieser Hinsicht habe ich mein Material nur sehr oberflächlich untersucht; eine eingehende Behandlung erforderte eine Arbeit für sich.

Das Entstehen der Kiefermechanismen.

KYLE und EHRENBAUM (1929) versuchen einen Teil der Entwicklung des Kiefermechanismus auf rein mechanische Momente zurückzuführen.

Die Asymmetrie der Kiefer der *Heterosomata* wollen diese Forscher durch einen Druck erklären, der im Jugendstadium auf den Schädel ausgeübt wird. Sie sagen: „In fast allen Fällen (bei den Teleostei) können wir bei den postlarvalen Stadien bemerken, welche Schwierigkeiten der Fisch beim Öffnen und Schliessen des Mundes einfach deshalb zu überwinden hat, weil die Muskeln, die zum Öffnen des Mundes dienen, und am Schultergürtel ansetzen . . . dazu neigen den langen, schwachen Meckelschen Knorpel (Unterkiefer) nach hinten zu ziehen . . . das Mandibulare ist nach oben gebogen . . . Der zum Öffnen des

Mundes dienende Muskel setzt in der Mitte des Mandibulartheiles an, also an der Symphyse der *Dentalia* (cursiver Satz von mir), wenn diese verknöchern, und das Zurückziehen dieses Mitteltheils führt zu einem Schliessen, statt zu einem Öffnen des Mundes."

Gelingt das Öffnen, so geschieht es folgendermassen: „Wenn der Hyoidbogen zurückgezogen ist, wirkt ein Zug vom Interoperculum auf das Angulare, und dieses wiederum auf das Mandibulare. Dieser Vorgang leitet das Öffnen des Mundes ein, und wenn dann der Unterkiefer eine gewisse Strecke heruntergedreht ist, ist der *eigentliche* (curs. von mir) Öffnungsapparat imstande, den Prozess fortzusetzen." Die Schwierigkeiten beim Öffnen des Mundes führen zu einer „Stauchung der Schädelachse", weil die Kiefer, statt sich zu öffnen, fest gegen den Schädel angedrückt werden. „Eine derartige Zusammendrückung des Schädels," fahren KYLE und EHRENBAUM fort, „hat auch zu jener Verbildung geführt, die wir bei den Plattfischen finden, denn bei diesen arbeiten die Kiefer nicht um eine longitudinale Achse, sondern ein wenig nach einer Seite hin, also unsymmetrisch, und damit wird auch der Schädel unsymmetrisch" (curs. von mir).

Erstens sind diese Schwierigkeiten der Jungfische beim Öffnen des Mundes sehr fraglich. Bekanntlich ist die Verbindung Interoperculum-Angulare der „eigentliche Öffnungsapparat" und nicht der *Musc. protractor hyoidei*, der an der Symphyse des Unterkiefers angreift. (S. 5).

Was weiter die Asymmetrie der Schädel der *Heterosomata* angeht, so haben die Kiefer in dem Prozess, der hierzu führte, wahrscheinlich keine führende Rolle gespielt, wie KYLE und EHRENBAUM es annehmen.

Die Kieferasymmetrie ist nicht die Ursache der Schädelasymmetrie. Das geht am deutlichsten hervor aus den Zuständen bei *Rhombus* (S. 49) und auch *Hippoglossus*. Diese Arten haben asymmetrische Schädel, erhalten ihre Kiefersymmetrie aber sorgfältig. Dies Beispiel beweist erstens, dass der Schädel ohne Hilfe der Kiefer asymmetrisch werden kann, und zweitens, dass die Asymmetrie des Schädels gar nicht unbedingt die Asymmetrie der Kiefer zur Folge haben muss. In anderen Fällen, wie bei *Pleuronectes*, ist der Schädel also asymmetrisch, nicht weil die Kiefer asymmetrisch sind, sondern, weil die ganze Asymmetrie zu einer bestimmten Funktion passt. Es herrscht also kein mechanischer, sondern ein biologischer Zusammenhang!

Pleuronectes nimmt Nahrung aus dem Sand auf und stülpt dabei seinen asymmetrischen Mund dem Boden zu. *Rhombus* und *Hippoglossus* sind Räuber, sie stürzen sich auf die Beute und brauchen einen vorwärts gerichteten Mund. Es wäre daher auch falsch zu sagen, *Rhombus* sei primitiver als *Pleuronectes*, denn er habe „noch“ keine asymmetrischen Kiefer. Beide Formen sind an ihre Lebensweise gleichmässig vollkommen angepasst, und alle Versuche, derartig fein in unzähligen, ineinandergreifenden Kleinigkeiten zur Ausbildung kommenden Anpassungen durch einen einfachen „Druck“ zu erklären, stellen sich m.E. als völlig unhaltbar heraus. Was die eigentliche treibende Kraft ist in dem Prozess, der zu solchen Anpassungen führt, – diese Frage ist gerade die Kernfrage des ganzen Evolutionsproblems!

Da uns die Naturwissenschaft noch kein befriedigendes Bild der Evolution bieten kann, ist es auch unmöglich, schon heute das Werden der Kiefermechanismen der Teleostei zu erklären und wir müssen uns vorläufig mit Beschreibungen von Form, Wirkung und Funktion zufrieden geben.

VERZEICHNIS DER BENUTZTEN LITERATUR.

- BAGLIONI, S., 1908. Der Atmungsmechanismus der Fische. Zeitschrift für Allgem. Physiologie, Bd. VII.
- BROOKS, H. J. S., 1885. The osteology and arthrology of the Haddock. Scientific Proc. of the Royal Dublin Society IV.
- CHADWICK, H. C., 1929. Feeding Habits of the Angler Fish. Nature, Vol. 124.
- COLE, F. J. and JOHNSTONE, 1901. Pleuronectes. Liverpool Marine Committee.
- DELSMAN, H. C., 1925. Fishes with protrusile mouth. Treubia, Vol. VI.
- EDGEWORTH, F. H., 1931. On the muscles used in opening and shutting the Mouth. Proc. Zool. Soc. Part 3.
- FIEBINGER, J., 1931. Über den Bau und die Mechanik des Karpfenrüssels. Zeitschrift für Mikroskopisch-Anatomische Forschung. Bnd. 27, Teil II. Festschrift für J. SCHAFFER.
- GAUPP, 1906. Die Entwicklung des Kopfskelettes. Hertwigs Handbuch der Entwicklungslehre der Vertebraten.
- GEGENBAUR, C., 1898. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig.
- HOLMQVIST, O., 1910. Der Musculus Protractor Hyoidei und der Senkungsmechanismus des Unterkiefers bei den Knochenfischen. Acta Universitatis Lundensis, nova series. Abt. 2, Bnd. 6. 1911. Studien in der von den NN. trigeminus und facialis innervierten Muskulatur der Knochenfische. Acta Universitatis Lundensis, nova series. Abt. 2, Bnd. 7.
- JAEKEL, O., 1926. Das Mundskelett der Wirbeltiere. Gegenb. Morpholog. Jahrb. Bnd. 55.
- JORDAN, H. J., 1918. Het leven der dieren in het zoete water. Utrecht.
- JOURDAIN, S. 1878. Des muscles de l'appareil maxillo mandibulaire de quelques poissons osseux. Revue d. Sci. Natur. T. VII.
- KYLE, H. M. und EHRENBAUM, E., 1929. In: GRIMPE-WAGLER: Die Tierwelt der Nord- und Ostsee. Leipzig.
- LUBOSCH, W., 1917. Vergleichende Anatomie der Kaumuskeln der Wirbeltiere. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bnd. 54, n.F.
- MOHR, E. W., 1929. In: GRIMPE-WAGLER: Die Tierwelt der Nord- und Ostsee. Leipzig.
- SOUCHÉ, G., 1932. Morphologie comparative des muscles éleveurs de la mandibule chez les poissons. Mémoires de la Société des Sciences Physiques et Naturelles de Bordeaux. Tome III.
- STEVEN, G. A., 1930. Bottom Fauna and the Food of Fishes. Journ. of the Marine Biol. Assoc. of the United Kingdom. Vol. XVI.
- THILO, O., 1920. Das Maulspitzen der Fische. Biol. Zentralblatt, Bnd. 40.
- TRAQUAIR, R. H., 1865. On the asymmetric of the Pleuronectidae, as elucidated by an Examination of the Skeleton in the Turbot, Halibot and Plaice. Transactions of the Linnæan Society of London. Vol. XXV.
- VANDENBERGHE, L., 1928. Recherches sur la déglutination chez les poissons teleostiens. Bull. de la classe des Sciences.
- VETTER, B., 1878. Untersuchungen zur vergl. Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft. Bnd. 12.
- WILLEM, V. et DE BERSAQUES-WILLEM, L., 1927. Les types de mouvement respiratoires chez les Teleostiens. Bruxelles.
- WILLEM, V., 1931. Les manoeuvres respiratoires chez les poissons et les amphibiens. Bruxelles.

KLASSIFIKATION DER UNTERSUCHTEN FISCHE
 (nach KYLE)

			S.
A. TELEOSTEI PHYSOSTOMI			
Clupeiformes,	Fam. {	Clupeidae,	<i>Clupea harengus</i> L. 22
		Salmonidae,	<i>Salmo salar</i> L. 24
			<i>Osmerus eperlanus</i> L. 25
Apodes,	Fam. Anguillidae,	<i>Conger vulgaris</i> Cuv. 26	
Esociformes,	Fam. Esocidae,	<i>Esox lucius</i> L. 26	
Ostariophysii,	Fam. Cyprinidae,	<i>Cyprinus carpio</i> L. 27	
B. TELEOSTEI PHYSOCLYSTI			
Scombresociformes,	Fam. Belonidae,	<i>Belone acis</i> Risso. 31	
Plectognathi,	Fam. Orthogoriscidae,	<i>Orthogoriscus mola</i> L. 32	
Ammodytiformes,	Fam. Ammodytidae,	<i>Ammodytes tobianus</i> L. 34	
Atheriniformes,	Fam. Mugilidae,	<i>Mugil capito</i> Cuvier. 36	
Gadiformes,	Fam. {	Gadidae,	<i>Gadus morrhua</i> L. 38
		Zoarcidae,	<i>Zoarcas viviparus</i> L. 21
Blenniformes,	Fam. {	Anarrhichidae,	<i>Anarrhichas lupus</i> L. 39
		Lophiidae,	<i>Lophius piscatorius</i> L. 41
Trachiniformes,	Fam. {	Trachinidae,	<i>Trachinus vipera</i> Cuv. Val. 21
		Callionymidae,	<i>Callionymus lyra</i> L. 47
Heterosomata,	Fam. {	Hippoglossidae,	<i>Hippoglossus vulgaris</i> Flem. 70
		Pleuronectidae,	<i>Pleuronectes platessa</i> L. 51
		Rhombidae,	<i>Rhombus maximus</i> L. 48
		Solidae,	<i>Solea vulgaris</i> Quensel. 55
Scleroparei,	Fam. {	Cottidae,	<i>Cottus scorpius</i> L. 21
		Cyclopteridae,	<i>Cyclopterus lumpus</i> L. 66
Labriformes,	Fam. {	Labridae,	<i>Epibulus insidiator</i> Cuv. 61
		Scaridae,	<i>Pseudoscarus forsteni</i> Bleeker 63
Carangiformes,	Fam. Zeidae,	<i>Zeus faber</i> L. 58	
Perciformes,	Fam. Percidae,	<i>Perca fluviatilis</i> L. 3	

STELLINGEN.

I.

De musculus protractor hyoidei (genio-hyoideus) der beenvissen, die van de onderkaak naar het tongbeen verloopt, opent de bek niet, maar is in tegenstelling daarmee, werkzaam bij het sluiten.

(O. Holmqvist: Der Musculus Protractor Hyoidei.....; Acta Universitatis Lundensis, nova series, Abt. 2, Bnd. 6, 1911.)

II.

Het kraakbeengehalte van de schedel is een voor de systematiek der beenvissen onbruikbaar kenmerk.

III.

Een homologisering van de schedelbeenderen van de beenvissen met die der viervoetige dieren is doorvoerbaar.

(Contra: Abel: „Die Stämme der Wirbeltiere“.)

IV.

Tussen de z.g. primaire beenderen (autostosen) en dekbeenderen (allostosen) in den zin van Gaupp, bestaat geen enkel principieel verschil.

V.

In de klassificatie der Crustacea dient men de fossiele groep der Trilobita in te delen bij de Branchiopoda (Phyllopoda).

(O. Storch: Ueber Bau und Funktion der Trilobitengliedmaszen. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 125, 1925.)

VI.

Bij de vetresorbctie van de zoogdieren speelt ook desaturatie van vetzuren een rol.

(H. Tangl und N. Berend: Die Fettresorbktion durch die Desaturation der Fettsäure. Biochemische Zeitschrift, 220, en B.Z. 232. N. Berend: Ueber ein fettdehydrierendes Ferment. B.Z. 260.)

VII.

Het al of niet synchroon zijn van grenslagen in hoogvenen is met behulp van de stratigrafie nooit met zekerheid vast te stellen; dit kan alleen door pollendiagrammen uitgemaakt worden.

(H. Grosz: Zur Frage des Weberschen Grenzhorizontes.....; Beihefte zum Bot. Centralblatt. Bnd. LI, Abt II.)

VIII.

De structuur van de z.g. grenslaag in onze hoogvenen, onder de „grenshorizon van Weber”, bewijst niet, dat het klimaat in de periode van vorming (vaak subboreale periode genoemd) warmer en (of) droger was dan daarvoor.

(H. Grosz: Das Problem der nacheiszeitlichen Klima- und Florenentwicklung in Nord- und Mitteleuropa. Beihefte zum Bot. Centralblatt Bnd. XLVII Abt. 2.)

IX.

Behalve voor enkele watervogels bestaan vogeltrekwegen („Zugstrassen” in den zin van Palmén) in het geheel niet.

X.

De mogelijkheid van een z.g. generatio spontanea, het zich uit „levenloze” stof spontaan ontwikkelen van organismen, is nimmer principieel weerlegd.

D
U
19