



Beitrag zur Kenntniss des Kopfskeletes der Holocephalen.

VON

Dr. A. A. W. HUBRECHT,
Conservator des Reichsmuseums zu Leiden.

Die folgende Untersuchung setzte sich zur Aufgabe die Beziehungen des Schädels der Holocephalen, sowohl unter einander, als auch in Bezug zu den übrigen Selachiern zu bestimmen. Die Beantwortung dieser Frage mag wohl, nach der Erscheinung von *Gegenbaur's*: Kopfskelet der Selachier, vielen nahe gelegen haben, war aber meistens, wegen Mangel an Material, schon von vorn herein unmöglich. Die Freundlichkeit der Herren Prof. *Schlegel*, der mir ein junges Individuum von *Callorhynchus antarcticus*, sowie Geh. Hofr. *Gegenbaur* und Dr. *Palmén*, die mir zwei Exemplare von *Chimaera monstrosa* zu diesem Zwecke überliessen, setzte mich in die Lage diesen auch bei mir entstandenen Wunsch in Erfüllung gehen zu lassen. Dennoch möchte ich das in den folgenden Zeilen niedergelegte nur als einen ersten Versuch zur Lösung einiger der vielen schwierigen Fragepunkte, welche sich bei diesem Vergleich einem entgegenstellen, aufgefasst sehen.

Eine nähere Betrachtung der Vertheilung der zum Seitencanal-system gehörenden Porenlinien in der Kopfhaut möchte ich voran gehen lassen, da sie vielleicht einiges Licht auf die eigenthümlichen Verhältnisse zu werfen vermag, welche im Rostrum dieser Thiere vorliegen, Verhältnisse, die dem *Callorhynchuskopf*, bei äusserlicher,

oberflächlicher Betrachtung, eine von dem der *Chimaera* so weit abweichende Gestaltung geben.

Die Haut des nach vorn und oben stumpf auslaufenden Rostrums von *Chimaera* (Taf. XVII, fig. 5 u. 6) wird von bestimmte Felder abgrenzenden Porenlinien durchzogen, welche in constanten Biegungen verlaufen und zum Theil von nebenliegenden Hautduplicaturen überragt werden. Diese Duplicaturen mit ihren zackig ausgeschnittenen Rändern geben einem Theil des Kopfkanalsystems das verbreiterte Aussehen, wie es auf Taf. XVII, fig. 5 u. 6, λ dargestellt ist. Diese Eigenthümlichkeit fehlt dem *Callorhynchus*, wo bloss feine Linien die Lagerung dieser als Sinnesorgane aufzufassende Apparate verathen. Bei beiden finden sich ausserdem Gruppen von einzelnen grösseren, zu demselben System gehörenden Oeffnungen und ist bei *Callorhynchus* der vordere Theil der Stirne in einem beschränkten Umkreis von microscopischen Löcherchen auf's feinste durchbohrt. Entfernt man die Haut an dieser Stelle so trifft man eine äusserst reiche Verzweigung feinsten Nervenfäserchen, die zum Ramus II N. trigemini gehören. Uebrigens ist die Haut glatt und silberglänzend, nur an bestimmten Stellen (über der Augengegend, zwischen den Rückenflossen) mit paarigen Reihen feiner Stachelchen (Taf. XVII, fig. 7) besetzt ¹⁾. Auch das langgestreckte Rostrum besitzt denselben Ueberzug; nur die Hinterseite des unten vom Rostrum herabhängenden Hautläppchens ist von einem feinen, netzartigen Maschenwerk, zwischen dem sich Poren des Seitencanal-systems hinziehen, bedeckt (Taf. XVII, fig. 9).

Was nun die Anordnung dieser verschiedenen Porenreihen in den beiden Holocephalengattungen betrifft, so lässt sich diese leicht auf denselben Typus zurückführen. Die Linien α , β , γ , δ , ϵ und η (Taf. XVII, fig. 5, 6, 7) sind schon beim ersten Blick als gleichwerthig für beide afzufassen, und ähnliches ergiebt sich für θ , κ ,

1) A. Duméril führt in seiner *Histoire naturelle des Poissons*, Bd I, S. 694, das Vorkommen dieser Stacheln als unterscheidendes Merkmal für die Art: *Callorhynchus Peronii* an, wirft aber zugleich die Frage auf, ob es sich hierbei nicht um einen Charakter handelt, welcher allen Callorhynchen im Jugendstadium zukommt. Das von mir untersuchte junge Individuum von *Callorhynchus antarcticus* liefert eine Bestätigung für diese Vermuthung.

λ und μ , wenn man beachtet, dass θ und κ sich nach einem bei beiden etwas verschieden geschlängelten Verlauf in der Nähe der Schnauzenspitze vereinigen, um dann in der Medianlinie mit der anderseitigen in Verbindung zu treten. Die Linie λ läuft bei *Chimaera* unter dem Auge mit ε zusammen; bei *Callorhynchus* ist sie im Anfang ihres Verlaufs vertical gerichtet und entspringt demnächst von κ , ein sehr unwesentlicher Unterschied. In der Nähe der Medianlinie trennt sie sich bei beiden Gattungen in zwei; der zweite Stamm, der bei beiden auch noch eine Art wellenförmige Knickung erlangt ist mit μ angedeutet; er verläuft bei *Callorhynchus* über die hintere Fläche des rostralen Hautlappens.

Die Uebereinstimmung in dem Verlaufe der Porenlinien von *Chimaera* und *Callorhynchus*, wie sie sich also bei einer genaueren Deutung herausstellt ist nicht unwichtig für die Vergleichung der beiden, zu so verschiedener äusserer Gestaltung gelangten Rostra. Indem nämlich, wie es viele Haifischgattungen schon zeigen (*Scyllium*, *Pristiurus*, u. A.), die grössere oder geringere Entfaltung des Rostrums Hand in Hand geht mit einer mehr oder weniger bedeutenden Ausbildung dieser merkwürdigen Sinnesapparate in der Schnauzenspitze, und somit ein Causalnexus die Entwicklung beider Gebilden zu verknüpfen scheint, so dürfen wir bei einer typischen Uebereinstimmung in den Lagerungsverhältnissen der letztgenannten auch auf die Wahrscheinlichkeit einer tieferen, morphologischen Gleichwerthigkeit der zu ihrer Unterstützung verwendeten Knorpelstücke, zurückschliessen. In der That lässt sich bei einer genaueren Vergleichung der zahlreichen, im Bereiche der Ethmoidalregion gelegenen Knorpel, unter denen wieder Nasen-, Lippen- und Rostral-knorpel unterschieden werden können, eine bis in Einzelheiten durchführbare Homologie nachweisen, wenn auch die Gestaltung, in Anpassung an die verschiedene äussere Form des Rostrums, eine andere geworden ist.

Für *Callorhynchus* sind diese Knorpel von *Johannes Müller*¹⁾ sehr

1) *Joh. Müller*. Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. Abhandl. der Berliner Akad. der Wissenschaften. 1834. S. 217 und folg.

genau beschrieben und abgebildet, für *Chimaera* liegt nur eine ganz unbrauchbare Abbildung und Beschreibung von *Rosenthal* ¹⁾ vor. An einen Vergleich zwischen den beiden hat *Müller* sich nur selten gewagt und auch dann nicht immer richtige Schlüsse gezogen; es scheint dass ihm nur ein unvollständiges Exemplar zu Gebot gestanden hat und er sich grossentheils auf die *Rosenthal*-sche Darstellung verlassen musste. Hier mag also eine genauere Beschreibung dieses Knorpel-Complexes bei *Chimaera* folgen und zugleich der Versuch gemacht werden den Befund mit den That-sachen, wie sie bei *Callorhynchus* vorliegen, in Uebereinstimmung zu bringen.

Wenn wir anfangen mit den von allen Autoren als Labialknorpel gedeuteten Bildungen so lassen sich hier in der Oberlippe drei, in der Unterlippe eine erkennen. Der letztgenannte (Taf. XVII, fig. 2, 3, a) deren weder *Cuvier*, *Müller* noch *Rosenthal* bei *Chimaera* Erwähnung thun, ist erst vor kurzem von *Solger* ²⁾ zum ersten Male als ein paariger, vor dem Unterkiefer gelegener Knorpel beschrieben worden. Ueber die Beziehungen zwischen diesen und dem unpaaren Mundknorpel des *Callorhynchus* (Taf. XVII, fig. 1 a, b) äussert er sich folgendermaassen: „die Möglichkeit wäre vorhanden dass in diesen paarigen Gebilden das Homologon des unpaaren Mundknorpels von *Callorhynchus* gesucht werden müsste.“ Diese von *Solger* angedeutete Möglichkeit wird zur Sicherheit, wenn man bei *Chimaera* nicht nur diese vereinzelt Knorpelstückchen, sondern auch den Bandapparat *b*, mittelst dessen sie befestigt sind, in Betracht zieht. Es streckt sich nämlich zwischen diesen Knorpeln und nach hinten über den Unterkiefer hinweg ein breites Band aus, welches sich mit einem Zipfel gegen den herabsteigenden hinteren Lippenknorpel (*c*) des Oberkiefers legt, und sich mit einem anderen Zipfel nach hinten bis unter die Articulation des Unterkiefers erstreckt. Also nicht in den kleinen Knorpelstückchen *a* allein, sondern ebenso in diesem ganzen Bandapparat, worin

1) *Rosenthal*. Ichthyotomische Tafeln. Berlin 1826. Taf. XXVII.

2) Morphologisches Jahrbuch. Bd I. S. 219.

Verknorpelung allmählig weiter um sich gegriffen hat, muss man das Homologon für den unpaaren Lippenknorpel des Unterkiefers bei *Callorhynchus* suchen. Wie jener Bandapparat so ist auch dieser unpaare Knorpel in der Mitte am schmalsten, verbreitert sich nach hinten und läuft in einen freien Zipfel aus. Auch die oberen Lippenknorpel finden wir bei *Callorhynchus* in mächtigerer Entwicklung als bei *Chimaera*. Ein vorderes (*e*) und ein hinteres (*c*, *d*) lassen sich erkennen, letzteres noch aus zwei unter rechtem Winkel durch Gelenk verbundenen Stückchen (*c* und *d*) bestehend und beide dem Knorpel *f* angeheftet. Das Stück *d* ist mit einem nach vorn und oben gerichteten Fortsatz versehen und bietet einem platten, breiten Muskel, der seinen Ursprung an der Vorderfläche des Praeorbitalfortsatzes nimmt, die Ansatzstelle. Bei *Chimaera* finden sich diese drei Knorpelstücke wieder; die beiden *e* und *d* in viel geringerer Entfaltung; *e* bleibt hier ein schmales Knorpelstreifen, *d* ein kleines viereckiges Stück. Die Beweglichkeit zwischen *d* und *c* ist zugleich eine viel beschränktere.

Was nun das den Labialknorpeln als Stütze dienende Knorpelstück *f* betrifft, so tritt dies auf in der Form eines nach aussen platten, nach innen sich in einen gebogenen Knorpelstiel fortsetzenden Gebildes, welches vermittelt dieses Stieles an der Basis der Nasencapsel dem Schädel angeheftet ist. Es erleidet also eine Biegung nach hinten und innen. Der schlanke Knorpelstiel, wie er *Callorhynchus* zukommt, ist bei *Chimaera* kürzer und breiter, auch ist die Verbindung mit dem nächstfolgenden, in einem Zipfel auslaufenden Stücke *g*, bei beiden eine verschiedene. Diese bei *Chimaera* noch durch ein nur schwächeres Mittelstück kontinuierlich verbundene Abschnitte eines einheitlichen Knorpels, weisen nämlic bei *Callorhynchus* eine Gelenkverbindung auf, welche dem Knorpelstück *g* einere grössere Beweglichkeit verleiht. Zu dieser erhöhten Beweglichkeit des Stückes *g* gesellt sich eine Längenausdehnung und Lageveränderung anderer im Bereiche des Rostrums vorkommenden Knorpel. alles in Anpassung an das bei *Callorhynchus* so eigenthümlich entwickelte Rostrum, resp. an die in diesem geborgenen, dem Seitencanalssystem angehörenden Sinnesorgane.

Diese hier näher zu bezeichnenden Knorpelstücke sind die in den Figuren mit *i* und *h* angedeuteten. Bei *Chimaera* ist *h* ein paariger, kleiner, senkrecht gerichteter Knorpel, der mit seiner Basis an die vordere Mittelfläche der Nasencapsel angeheftet ist. Bei *Callorhynchus* entspringen die homologen Knorpel an derselben Stelle, sind aber nicht mehr vertical, sondern horizontal nach vorne gerichtet und zugleich bedeutend in die Länge ausgewachsen. An ihre hintere Hälfte heften sich, mittelst Band, die Spitzen der Knorpel *g*. Ausser diesen beiden paarigen fungirt noch der unpaare Knorpel *i* als Träger des verlängerten Rostums. Dieser Knorpel findet sich bei *Chimaera* viel höher am Schädel als bei *Callorhynchus*, scheint also bei der tieferen Stellung, welche das Rostrum vorn am Kopfe eingenommen hat, mit nach unten gewandert zu sein. Auch die an der Basis dieses Knorpelstieles sich befindende vordere Austrittsstelle (*ce'*) des R. ophthalmicus N. trigemini ist bei dieser Lageveränderung betheiligt; sie liegt bei *Callorhynchus* mehr nach unten und vorn, immer noch in der Nähe der Anheftung des Knorpelstückes *i*.

Hiermit sind also die stark entwickelten Rostralknorpel von *Callorhynchus* auf die entsprechenden, welche sich bei *Chimaera* vorfinden, aber dort noch nicht in diese Function getreten sind, zurückgeführt. Eine ähnliche Uebereinstimmung herrscht in Bezug auf die Nasenknorpel, von denen der grösste, den der anderen Seite in der Mittellinie berührende, mit *k* bezeichnet ist. Dieses Knorpelstück ist in verschiedener Weise muschelartig aufgerollt und umschliesst die zur innern Nasenhöhle führende Oeffnung; ein ihm zugehöriges Stück, welches sich oft als gesonderter Knorpel zu verhalten scheint, ist in *Joh. Müller's* Abbildung mit *f'* bezeichnet. Der Knorpelstreifen, welchen dieser Forscher daselbst unter *g* anführt und welcher wie er sagt eine Verbindung zwischen dem innern grossen Nasenflügelknorpel, dem Träger der Lippenknorpel und dem seitlichen Schnauzenknorpel darstellt ist in fig. 1, Taf. XVII mit *m* angedeutet. Das Knorpelstück *m* bei *Chimaera* (fig. 2, 3), welches ich als Homologon des letzterwähnten auffassen möchte, ist hier platter und breiter, entspricht aber in seinen Beziehungen

zu den umliegenden Knorpeln den bei *Callorhynchus* vorkommenden Verhältnissen, wie sie *Joh. Müller* definiert. Endlich muss ich noch ein kleines paariges Knorpelstückchen *l* erwähnen, welches ich nirgends vorgeführt finde und welches bei *Chimaera* als ein kurzes Knorpelsäulchen in der Tiefe zwischen den Nasenknorpeln liegend, eine Verbindung darzustellen scheint zwischen dem Nasenknorpel *k* und dem Stiel des Lippenknorpelträgers *f*. Ich fand bei dem von mir untersuchten Exemplar von *Callorhynchus* keinen Knorpel, welcher diesem entsprechen könnte, auch *Joh. Müller* beschreibt nichts derartiges. Würde sich dieser negative Befund bestätigen, so läge hier wohl ein Knorpelstück vor, welches nur *Chimaera* zukommt und mit der Ausbildung der Rostralknorpel bei *Callorhynchus* verschwunden ist.

Was die hohlen, als Nasenkapsel bezeichneten Auftreibungen (N) am Vorderende des Schädels betrifft, so zeigt sich hierin nur in so weit eine Verschiedenheit, als die abgerundete, obere Fläche dieser Theile bei *Chimaera*, bei *Callorhynchus* beiderseits an correspondirender Stelle in eine umgebogene Spitze π ausgezogen ist. Es ist sehr wahrscheinlich dass in dieser Bildung eine neue Anpassung an das Längenwachsthum des Rostrums vorliegt, indem die betreffende Spitze der Anheftungsstelle eines Bandes entspricht, welches beim Tragen des weit vorragenden Rostrums Verwendung finden kann. Der hintere Theil eines solchen Bandes, sowie seine Anheftung am Hakenfortsatz konnte bei meinem Exemplar noch beobachtet werden. Bemerkung verdient vielleicht, dass bei *Chimaera* schon ein dreischenkiger Bandapparat, der aus einem oberen, medianen und zwei seitlichen unteren Strängen besteht, vorkommt. Die beiden letzterwähnten entsprechen somit den bei *Callorhynchus* eben beschriebenen, und sind bei der Lageveränderung des Rostrums auf die Nasencapsel gerückt.

Einen von *Solger* (l. c.) beschriebenen linsenförmigen, hinter und unter dem Gelenke des Unterkiefers in derben Fasersträngen gelagerten Korpel fand ich an der von ihm angedeuteten Stelle wieder. Auch seiner Deutung, dass wir näml. in diesem Knorpelrudimente das Homologon des Spritzlochknorpels anderer Haifische zu sehen

haben, möchte ich mich anschliessen. Mit dem Schwinden der Kieme zwischen Kiefer- und Zungenbein-bogen wäre dieses Stück s als ein rudimentärer Rest der Strahlen des ersteren zu betrachten. *Callorhynchus* wurde von mir untersucht ehe ich durch Kenntnissnahme der Solger'schen Notiz auf das Vorkommen dieses Knorpelrudiments aufmerksam geworden war; da der Kopf des von mir untersuchten Exemplars nicht mehr als 50 mm. maass, so ist es sehr möglich dass ich ein entsprechendes Knorpelrudiment, wenn überhaupt bei dieser Gattung vorhanden, übersehen habe.

Nach dieser Beschreibung und Vergleichung der im Bereiche der Kiefer und Nasenkapsel vorkommenden, discreten Knorpel liegt es uns noch ob, den Versuch zu machen, welche von diesen zahlreichen Stücken durch entsprechende Bildungen auch bei den Selachiern vertreten sind, und in wie weit beiderlei Modificationen vielleicht auf denselben Typus zurückzuführen sind. Was die Nasenflügelknorpel der Selachier betrifft so existiren diese in primitiver Gestaltung bei *Cestracion* (Siehe *Gegenbaur*, l. c. Taf. XVI, fig. 2) und *Scymnus* (diese Abh. Taf. XVII, fig. 8). Diese beiden Gattungen mit relativ stark aufgetriebener Nasencapsel, wie sie auch die *Holocephalen* besitzen, bieten am leichtesten Anhaltspunkte für die Vergleichung. Die Verhältnisse bei *Scymnus* und *Cestracion* stehen einander sehr nahe. Die äusseren Ränder der knorpeligen Nasenkapsel gehen in verschiedener Richtung weitere Differenzierungen ein und lassen durch Fortsatzbildung (α , β , fig 8) zwei mit a und b bezeichnete Eingänge zur Nasenhöhle entstehen. Denkt man sich den Fortsatz α mit der Knorpellamelle γ , welche die Nasengrubenöffnung b von dem freien Raum l scheidet, zur grösseren Selbstständigkeit gelangt und von dem Nasenkapselknorpel losgetrennt, so ist damit die beiderseitige Nasenmuschel k von den Holocephalen gegeben. Der Oeffnung b dieser Selachier entspricht bei den Holocephalen der durch die Nasenmuschel in die Nasengrube führende Gang; ferner ist der hier zur breiteren Entfaltung gelangte Zipfel n dem Fortsatz α homolog. Dem Fortsatz β , welcher bei *Cestracion* viel mehr als bei *Scymnus* nach vorn und oben gerichtet ist, entspricht bei *Chimaera* die ebenfalls noch mit dem

Nasencapselrande in Verbindung gebliebene Knorpellamelle *fg*, welche über die Nasenmuschel hinweg nach oben gerichtet ist. An dieser Lageveränderung hat sich auch das Knorpelstück *m* beteiligt. Nach aller Wahrscheinlichkeit ist letzteres als discretes Knorpelstück mit von der vorderen Nasencapselbegrenzung abgelöst worden, eine Vermuthung, welche durch die auch bei *Scymnus* in dieser Richtung angebahnten Differenzirungen bestätigt wird. Dem seitlichen Eingange zur Nasengrube, welcher sich bei *Chimaera* noch zwischen der Nasenmuschel *kn* und dem Knorpel *fg* findet, entspricht also die zweite mit *a* bezeichnete Oeffnung bei *Cestracion* und *Scymnus*. Das diese beiden verbindende Knorpelsäulehen *l* möchte somit ein Ueberrest des ursprünglich continuirlichen Zusammenhanges sein. Bei *Callorhynchus* ist das Stück *fg*, wie oben geschildert wurde, wieder in zwei Knorpelabschnitte zerfallen und sein hinterer Theil *f* zu dem von *Joh. Müller* als Lippenknorpelträger bezeichneten Stücke geworden. Somit sind die Nasenflügelknorpel der Selachier ebenfalls bei den Holocephalen, wenn auch unter abweichender, selbstständiger Differenzirung, erhalten.

Es sind jetzt noch zu deuten die paarigen Stücke *h* und der unpaare Knorpel *i*. Für sie sind weniger directe Anknüpfungspunkte im Selachiertypus geboten. Wohl lässt sich die Vermuthung aufstellen, dass bei der starken, seitlichen Compression der Gegend zwischen Augenhöhle und Nasencapsel bei den Holocephalen auch die immer hier gelegene, in die Schädelhöhle führende Praefrontallücke verschwunden und aus dem mehr oder weniger mächtigen Rostralfortsatz der Selachier (*i* bei *Scymnus* in fig. 8) der schlanke, lange Knorpelstab *i* hervorgegangen ist; allein bei dem Mangel an Uebergangsformen bedarf diese Vermuthung noch einer näheren Begründung. So auch die Deutung der Knorpel *h*, die ich, wie es für den Fortsatz π bei *Callorhynchus* mit besseren Begründungen möglich war, ebenfalls als Bandverknorpelungen an der Oberfläche der Nasencapsel betrachten möchte. Ein mächtiger cylindrischer Bindegewebsstrang entspringt auch bei *Scymnus* von dieser Knorpelfläche; die Entstehung der Knorpel *h* liesse sich durch eine, im primitiveren Zustande in diesem Bande eingetretene Verknorpelung, erklären.

Die Vergleichung der Lippenknorpel der Holocephalen mit jenen der Selachier ist eine viel leichtere Aufgabe. Die oberen haben sich allerdings dem als Nasenflügelknorpel betrachteten Stücke *fg* angelagert, doch sind wie bei den Selachiern, ein vorderer, einfacher *e* und ein hinterer, gegliederter mit seiner unteren Hälfte zum Unterkiefer gehörender, zu unterscheiden. Dass die obere Hälfte (*dc*) des hinteren bei *Chimaera* eine schwache Andeutung einer Trennung in zwei separate Stücke zeigt, welche bei *Callorhynchus* zu einer wirklichen Gliederung und bedeutenden Entfaltung der beiden Stücke führt, wurde schon oben genügend betont. Das untere Stück des hinteren Lippenknorpels, welches auch bei *Scymnus* noch eine starke Entwicklung nach vorn und in die Breite zeigt, ist bei den Holocephalen verschieden erhalten; wie schon oben beschrieben wurde, haben sich bei *Callorhynchus* die beiderseitigen Hälften in der Medianlinie vereinigt und bilden, wie es *Joh. Müller* ausdrückt, fast einen zweiten Unterkiefer; während bei *Chimaera* das betreffende Skeletstück zum Theil in dem Bandapparat *b*, zum Theil in den paarigen Knörpeln *a* erhalten ist. Wie gesagt steht in dieser Beziehung von allen Selachiern *Scymnus* den Holocephalen am nächsten.

Ueber die Schädelkapsel selbst mögen einige kurzen Notizen zur weiteren Ausführung der genauen Darstellung *Joh. Müller's* genügen. Die Occipitalregion bildet nur ein geringer Abschnitt des Schädels; der *Vagus* tritt, nahe am Gelenkrande mit der Wirbelsäule, im Grunde einer Vertiefung durch eine nach hinten und unten gerichtete Oeffnung nach aussen; hinter dieser grösseren ist sowohl bei *Callorhynchus* als bei *Chimaera* noch eine ganz feine einen Nerv durchlassende Oeffnung bemerkbar. Der zur Labyrinthregion gehörende *Glossopharyngeus* tritt kurz vor dem *Vagus* nach aussen, um sich sodann über den ersten Kiemenbogen zu verbreiten. Die Occipitalcondylen sind vertical in die Länge gezogen; ihre concaven Gelenkflächen richten sich unter einem ziemlich spitzen Winkel gegen die Axe der Wirbelsäule. Eine schwache Crista occipitalis, sowie eine Parietalgrube mit paarigen, zu dem Labyrinth

führenden Oeffnungen kommen bei beiden Holocephalengattungen vor.

Die Labyrinthregion zeichnet sich durch die starke Auftreibung aus, welche z. Th. von den halbcirkelförmigen Canälen äusserlich hervorgerufen wird; bei *Chimaera* setzt sich der dem Canal. *semicirc. anterieus* entsprechende Knorpelvorsprung sogar über die hintere Wand der Augenhöhle fort. Diese Hinterwand, noch der Labyrinthregion angehörig, wird zum Theil als dem Postorbitalfortsatz der Haien entsprechend betrachtet werden können; die eingetretene Verwachsung des Hyomandibulare und Palatoquadratum mit der Schädelkapsel macht aber eine genauere Deutung ohne die Hülfe embryonaler Stadien oder älterer Zwischenformen unmöglich. Deutlicher erhalten ist dagegen die Praeorbitalleiste, welche sich vom Schädeldach über den vorderen Theil der Orbitalhöhle erstreckt (Pr, fig. 1, 2, Taf. XVII) und in ihrer Basis von dem *Ramus ophthalmicus N. trigemini* durchbohrt wird. Dieser Nervenast, welcher auch bei den Selachiern an der oberen Hinterwand der Orbita seinen Verlauf nimmt, zweigt sich bei den Holocephalen schon innerhalb des Schädels von seinem Hauptstamm ab, durchbohrt die hintere Orbitalwand bei *tr* und tritt, wie erwähnt, bei *cp* in einen Canal, welcher bei ziemlich bedeutendem Höhendurchmesser die seitlich comprimirte Ethmoidalregion durchsetzt. Bei *ce'* ist die vordere, dem Nerv zum Durchlass dienende Oeffnung des Canals. Der Canal entspricht wahrscheinlich nicht bloss dem Praeorbitalcanal der Selachier, sondern ist aufzufassen als eine Verschmelzung desselben mit dem Ethmoidalcanal. Der hart über den Nasencapseln austretende Nerv verläuft näml. nicht mehr durch eine letzterem vergleichbare Schädelparthie, sondern begibt sich direct zu den von ihm versorgten Theilen des Rostrums. Die Oeffnung *ce'* dient noch einem zweiten Nervenast als Austrittsstelle, welcher bei *w* eintritt und gleichfalls schräg über die hintere Orbitalwand hinwegzieht. Seine erste Austrittsstelle aus dem Schädel ist bei *Callorhynchus* mit *v* angedeutet, fällt aber bei *Chimaera* mit der Oeffnung *Tr* des Trigeminihauptstammes zusammen. Dieser über dem Opticus gelegene Ast kann nur eine Abzweigung des *R. ophthalm. N. trig.* sein, welche sich schon innerhalb des Schädels von letzterem abtrennt;

er wird von *Stannius*¹⁾ als *Ramus ophthalmicus profundus* bezeichnet. Entsprechendes finden wir bei den Selachiern, wo dieser Ast des *R. ophthalmicus* die vordere Orbitalwand (bei *w* in den zahlreichen von *Gegenbaur* l. c. gegebenen Abbildungen) durchbohrt, um durch den Orbitonasalcanal seinen Verlauf zu nehmen. Letzterer Canal wäre hier also gleichfalls mit dem Praeorbital- und Ethmoidalcanal zu dem geräumigen, schon oben erwähnten Canal zusammengefloßen. Bei den Holocephalen wäre dieser seitlich comprimirte Canal wohl am einfachsten als Ethmoidalcanal zu bezeichnen.

Der Hauptstamm des *Trigeminus* tritt durch die mit *Tr* bezeichnete Oeffnung am Boden der hinteren Orbitalwand nach aussen und zwar in Vereinigung mit dem *Facialis*. Dennoch muss vorausgesetzt werden dass auch hier ursprünglich zwei getrennte Oeffnungen vorhanden waren, wie man es gleichfalls für diejenige Selachier, wo der *Facialis* mit dem *Trigeminus* zusammen austritt (*Mustelus*, *Prionodon*, *Galeus*, *Scyllium*, *Zygaena*) annehmen muss. Hiermit ist jedoch nicht etwa eine nähere Verwandtschaft zwischen diesen Selachiergattungen und den Holocephalen dargethan, vielmehr muss diese Eigenthümlichkeit als bei beiden auf verschiedenem Wege erworben (polyphyletisch entstanden), betrachtet werden. Bei den Chimaeren mag wohl der erfolgte Schwund der hinteren knorpeligen Orbitalwand, gegen welche sich die Labyrinthregion so scharf absetzt, ein Factor gewesen sein, welcher die Verschmelzung der Oeffnungen mit hervorrief.

Die *RR. II et III N. trigemini* verlaufen über den Orbitalboden nach vorne, unter Abgabe eines *R. maxillaris inferior*, welcher bei τ die Schädelwand durchbohrt und seinen Weg unter dem Schädelboden fortsetzt. Bei *Callorhynchus* ist der *Ramus II*, der hauptsächlich die Sinnesorgane der Kopfhaut und des Rostrums versorgt, ein besonders mächtiges Nervenbündel.

Der *Facialis* verläuft nur eine kurze Strecke schräg nach aussen über den Orbitalboden, durchbohrt diesen bei *fa* und ver-

1) *H. Stannius*. Das peripherische Nervensystem der Fische. 1849.

folgt seinen Weg über den Zungenbeinbogen. Ein feiner Ast, der vom *Facialis* abgezweigte *N. palatinus*, durchbohrt noch den Orbitalboden unweit von der grösseren *Facialis*öffnung.

Was die Austrittsöffnungen für die Augenmuskelnerven betrifft, so verweise ich auf die Abbildungen von *Chimaera*, wo der *Abducens* mit *ans*, der *Oculomotorius* mit *oms*, der *Trochlearis* mit *trs* bezeichnet ist; die bezüglichen Nerven treten durch die derbe Interorbitalmembran nach aussen. Die mehr nach vorn in dieser Membran, zugleich am Boden der Orbita gelegene Oeffnung für den *Opticus* ist mit *O* angedeutet.

Der Schädelboden wird an seiner Basis noch von zwei Canälen durchsetzt, welche in den Binnenraum führen. Es sind die *Carotidencanäle*, welche bei den Holocephalen ziemlich weit nach vorne liegen und, in Gegensatz zu den übrigen Selachiern, einen schräg nach hinten und oben gerichteten Verlauf haben. Dieses abweichende Verhalten erklärt sich, wenn wir auch hierbei die eingetretene Verwachsung des Palatoquadratum, sowie die weit nach vorne gerückte Lage des Unterkiefers in's Auge fassen. Damit sind näml. die Kiemenbogen viel weiter nach vorn unter den Schädel gerückt als bei irgend einer Selachiergruppe. Demgemäss sind auch die Carotiden, welche aus der ersten Kiemenvene hervorgehen, bei ihrem Verlaufe durch die Schädelbasis, anstatt schräg nach vorn allmählig schräg nach hinten gerichtet worden und hat ihr Canal eine entsprechende Richtungsveränderung erlitten.

Median hinter diesen Gefässöffnungen findet sich an der Schädelbasis eine kleine, aber ziemlich tiefe Einbuchtung, welche, bei dem hierauf untersuchten Exemplare, einen geschlossenen Sack enthielt über dessen histologische Zusammensetzung bei der ungenügenden Conservation keine Auskunft gewonnen werden konnte. Die Frage muss hier aufgeworfen werden, ob vielleicht ein als Hypophysis zu deutendes Gebilde vorliegt. Für diese zunächst nicht weiter begründbare Vermuthung spricht vorläufig nur die Lagerung. Möchten weitere Untersuchungen an frischen Exemplaren hierfür Bestätigungen herbeiführen können, so wäre bei den Holocephalen ein Fall gegeben, wo die Hypophysis

durch die knorpelige Schädelbasis vom Gehirne getrennt ist.

Es wurde schon oben erwähnt, dass die hintere Orbitalwand nicht mehr knorpelig ist, sondern von einer Doppelmembran (M) verschlossen wird; bei *Chimaera* in grösserer Ausdehnung als bei *Callorhynchus*. Bei letzterem ist die hintere untere Ecke, wo der *Trigeminus* austritt, noch knorpelig; bei ersterem legen sich die beiderseitigen Membranen in der oberen Hälfte gegen einander — auf dieser Strecke ist die Schädelhöhle also gänzlich verdrängt —; in der unteren Hälfte, wo die Membran eine viel derbere Beschaffenheit zeigt, weichen die beiderseitigen seicht abtufend aus einander und bilden einen zeltartigen Raum, vermittelt dessen der vordere und hintere Abschnitt der Schädelhöhle in Communication stehen.

Es bleiben jetzt nur noch die Zungenbein- und Kiemenbogen mit ein Paar Worten zur Erwähnung und Vergleichung übrig. Der Zungenbeinbogen besteht sowohl bei *Chimaera* als bei *Callorhynchus* aus drei seitlichen Stücken, median durch eine Copula verbunden. Die Zungenbeincopula der *Chimaera* ist ein ziemlich mächtiges Knorpelstück mit einem unpaaren nach vorn, und zwei paarigen nach hinten gerichteten Fortsätzen; ersterer entspringt vorn in der Medianlinie, die beiden letzteren am Hinterrande (Taf. XVII, fig. 2, C). Die Copula von *Callorhynchus* ist relativ viel kleiner und entbehrt dieser Fortsätze. Die drei Bogenstücke (*hy*, *hy'*, *hy''*) werden nach oben zu immer kleiner, nur das unterste, grösste trägt Radian. Doch lässt sich aus den Thatsachen schliessen dass die Vertheilung der Radian früher eine mehr gleichmässige war, wenn man näml. ein fünftes Knorpelstück, hinter den beiden ersteren gelegen, mit in Betracht zieht. Von diesem (fig. 2, Taf. XVII) mit *Op* bezeichneten Stücke entspringen bei *Chimaera* zwölf Knorpelradien, welche sich ausschliesslich an dem Unterrande ansetzen. Ein an derselben Stelle bei *Callorhynchus* vorkommendes Stück trägt vier Radian. Dieses grössere Stück kann entweder als ein mächtig entwickelter Radius, oder als ein durch Zusammenfliessen mehrerer Radian an ihrer Basis entstandenes Stück, betrachtet werden. Letztere Deutung kommt mir in dem vorliegenden Fall als die

wahrscheinlichere vor, erstens weil dadurch das Fehlen von Radien an der entgegengesetzten Seite plausibel wird, zweitens weil am unteren Bogenstück *hy* ein ähnlicher Vorgang mit den dort direct vom Bogenstück entspringenden Radien zu beobachten ist (Siehe u. A. die fig. 2, Taf. V, *n'* bei *Joh. Müller*, l. c.). Auch wäre es nicht unmöglich, dass die Breitenzunahme des unteren Stückes *hy*, wie sie sowohl *Chimaera* als *Callorhynchus* aufweisen, zum Theil einer allmählichen Aufnahme solcher verwachsenen Radienbasen in das Bogenstück selbst zuzuschreiben ist. Muss also das Stück *Op* als durch eine Verwachsung mehrerer Radien an ihrer Basis entstanden gedacht werden, so liegt es auf der Hand, diese Radien und die sie verbindende Knorpelplatte als dem oberen Bogenstücke *hy'* ursprünglich angehörend zu betrachten. Die Radien sind also, vermittelt dieser Basalplatte zu einer grösseren Selbstständigkeit gelangt und haben ihre ursprünglichen Anheftungsstellen am oberen Bogenstück verlassen können. Das Stück *Op* sammt den Knorpelradien des Zungenbeinbogens fungirt bei den Holocephalen als Kiemendeckel, indem die Radien unter der Haut bis zu der einzigen äusseren Kiemenöffnung sich erstrecken. *Gegenbaur* hat (l. c. S. 207) zuerst darauf hingewiesen, dass in dieser Weise das kiemenschützende Operculum bei Ganoiden und Teleostiern entstanden zu denken ist: der Befund bei den Holocephalen liefert einen neuen Beleg für diese Auffassung.

Das Kiemenskelet, welches in der Hauptsache bei *Chimaera* und *Callorhynchus* übereinstimmt, ist von *Joh. Müller* (l. c.) ganz genau beschrieben. Nur möchte ich einige Verhältnisse im System der Copulae und Copularia näher hervorheben, weil sich darin Anknüpfungspunkte an den Befund darbieten, wie sie *Gegenbaur* (l. c.) für die Selachier dargestellt hat. Selbstständige Copularien kommen den vier ersten Kiemenbögen zu, der fünfte heftet sich bei *Chimaera* an die grosse, letzte Copulaplatte; bei *Callorhynchus* hingegen an das Copulare des vierten Kiemenbogens, welches sich seinerseits an die letzte Copula anlegt (Taf. XVII, fig. 4). Was die Copulae betrifft, so möchte man, bei einer ersten Betrachtung, deren Zahl bei *Chimaera* höher anschlagen als bei *Callorhynchus*.

Es kommen nämll. bei *Chimaera* in der Medianlinie, zwischen den Copulae der Bogen II/III und der Bogen III/IV zwei unpaare Knorpelstückchen vor, in Bandmasse eingelagert, welche auf den ersten Blick für eine in zwei Hälften zerfallene Copula gehalten werden könnten. Ähnliche Bildungen kommen nach *Gegenbaur's* Angabe (l. c. S. 138, Taf. XVIII, fig. 2) bei *Hexanchus* vor. Er sagt darüber: „Diese... Knorpelstücke sind entweder Abgliederungen der Copularia des dritten Bogens, oder sind aus einer verbreiterten Copula entstanden, welche zwischen dem dritten und vierten Bogen lag.“ Im vorliegenden Falle möchte ich mich der ersten Deutung anschliessen. Die Lagerung der Stücke in dem Bandapparat, welcher die Copularia mit der Copula vereinigt, die Knickung, welche besonders den hinteren Copularienpaaren zukommt und welche allmählig zu einer Abgliederung führen könnte, der Mangel sonstiger Beispiele für das Bestehen unpaarig angelegter, medianer Copulastücke, sind alles Gründe, welche zu Gunsten erstgenannter Auffassung angeführt werden können. Es bleiben also typisch für die Holocephalen vier Kiemenbogencopulae bestehen, wodurch sie sich dem primitiven Zustand, wie dieser unter den Haien noch am meisten bei *Heptanchus* erhalten ist, näher anschliessen.

Ein wichtiger Unterschied von dem Befunde bei *Heptanchus* und ein neuer Uebereinstimmungspunkt zwischen den Chimaeren einerseits und *Cestracion* andererseits, liegt in dem Fortbestehen der Copula des ersten und zweiten Kiemenbogens, welche sich sonst bei keinem Selachier mehr vorfindet, nur bei *Cestracion* in rudimentärem, nicht mehr mit den Kiemenbogen verbundenem Zustand vorhanden ist. Bei den Holocephalen aber besteht diese Copula als ein viereckiges Knorpelstück fort, welchem sich die Copularia des ersten Kiemenbogens eng anlegen, und welches an seinem Hinterrande durch Band mit den Copularien des zweiten Kiemenbogens verbunden ist (Taf. XVII, fig. 4, c'). Die zweite und dritte Copula sind ebenfalls durch Band mit den Copularien der zweiten, dritten und vierten Kiemenbogen verbunden.

Am Schluss dieser Betrachtungen wäre es vielleicht zweckmässig,

zu untersuchen, in wie weit die gefundenen Thatsachen die verwandschaftlichen Beziehungen zwischen Holocephalen und Selachiern zu beleuchten vermögen, und demnächst für die systematische Stellung der ersteren zu verwerthen sind.

Abgesehen von der so charakteristischen Verwachsung vom Palatoquadratum und Hyomandibulare mit dem Schädel, über welchen Vorgang ein Studium der Entwicklungsgeschichte dieser Thiere vielleicht Aufklärung geben kann, giebt es noch verschiedene Gründe, welche an die Hand geben, die Holocephalen unter die älteren Formen der Knorpelfische zu stellen.

Einer dieser Gründe wäre die Beschaffenheit der hier nicht in Betracht gezogenen Wirbelsäule, die, wie bei den ältesten Haifischformen (Notidaniden), noch keine durch Auftreten discreter Wirbelkörper bedingte Gliederung zeigt. Neben *Hexanchus* und *Hep-tanchus* sind auch *Cestracion* und *Scymnus* zu den in dieser Vertebratenklasse schon in frühesten Zeiten entstandenen Differenzirungstypen zu rechnen. Und gerade mit diesen beiden boten die Thatsachen, wie sie oben dargestellt sind, verschiedene Punkte der Uebereinstimmung. Diese durch gemeinschaftliche Vererbung von einem noch älteren Typus bei beiden erhaltenen Einzelheiten sind somit werthvolle Hinweise für die gegenseitigen Verwandtschaftsbeziehungen. Wie schon oben bei der Besprechung der zusammengeflochtenen Austrittsöffnungen für *Trigeminus* und *Facialis* erwähnt wurde, muss man jedoch hier die primitiven, übereinstimmenden Merkmale von den secundär erworbenen zu unterscheiden wissen.

Zu den ersteren möchte ich das Verhalten des zum Unterkiefer gehörigen Labialknorpels, sowie die aufgetriebene Nasencapsel bei *Scymnus* einerseits, bei den Holocephalen andererseits rechnen. Als Verknüpfungsfäden mit *Cestracion* sind in Anschlag zu bringen die hier nicht besprochene Gestaltung des Brustgürtels¹⁾, die Verhältnisse welche in den Nasenflügelknorpeln vorliegen, die Verwachsung der Radien des Zungenbeinbogens an ihrer Basis und ganz beson-

1) Siehe: *Gegenbaur*, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Heft II. S. 88 u. 145.

ders, das Fortbestehen der Copula zwischen den ersten und zweiten Kiemenbogen, welcher bei den Notidaniden schon ganz verschwunden, nur bei *Cestracion* noch in rudimentärem Zustand erhalten ist.

Schliesslich müssen wir also die Holocephalen als eine Abzweigung betrachten, welche sich, wie die Notidaniden, *Cestracion* und *Scymnus*, schon in frühesten Zeiten von dem Stamme der Knorpelfische abgelöst hat. Die zwei noch lebenden Repräsentanten dieses Typus nehmen jetzt eine isolirte Stelle ein, und sind als eine den Selachiern gleichwerthige Gruppe der Elasmobranchier aufzufassen.

HEIDELBERG, Juli 1876.

ERKLÄRUNG DER TAFEL XVII.

Fig. 1. Schädel von *Callorhynchus antarcticus*. (♀)

- a, b.* Unpaarer Lippenknorpel des Unterkiefers.
- c, d.* Hinterer, oberer Lippenknorpel, hier in zwei discrete Stücke *c* und *d* gesondert.
- e.* Vorderer, oberer Lippenknorpel (Nasenflügelknorpel von *Joh. Müller*).
- f.* Träger der Lippen- und Schnauzenknorpel.
- g.* Unterer paariger Schnauzenknorpel (*J. Müller*).
- h.* Oberer » » » .
- i.* Unpaarer medianer Schnauzenknorpel.
- k, m.* Nasenflügelknorpel.
- κ.* Die knorpelige Nasenkapsel, nach oben mit einer zur Muskelinsertion dienenden Spitze versehen.
- α.* Vorsprung des vorderen
- β.* » » hinteren
- γ.* » » äussern
- } Bogenganges.
- Vg.* Austritts-öffnung des N. Vagus.
- Gp.* » » N. Glossopharyngeus.
- Tr.* Gemeinschaftliche Austritts-öffnung des N. Trigemini und des N. Facialis.
- tr.* Austritts-öffnung des R. ophth. superior N. trigemini.
- v.* » » R. ophth. profundus N. trig.
- ep.* Eintritts-öffnung des R. ophth. sup. in den Ethmoidalcanal.
- u.* » des R. ophth. prof. in id.
- ce'.* Gemeinschaftliche, vordere Nervenaustritts-öffnung des Ethmoidalcanals.
- fa.* Durchtritts-öffnung durch den Schädelboden, des N. Facialis.
- τ.* » » » » » , des R. buccalis
- N. trigemini.
- O.* N. Opticus.

Fig. 2. Schädel und Zungenbeinbogen von *Chimaera monstrosa* (♂).

- a.* Paariger Lippenknorpel des Unterkiefers.
b. Bandapparat zur Verbindung desselben mit dem oberen Lippenknorpel und mit dem Unterkiefer.
c, d. Hinterer, oberer Lippenknorpel in dem eine Trennung in zwei discrete Stücken *c* und *d* erst durch eine Knorpelverdünnung angedeutet ist.
e. Vorderer, oberer Lippenknorpel.
f. Träger der Lippen- und Schnauzenknorpel.
g. Unterer paariger
h. Oberer »
i. Unpaarer, medianer } Schnauzenknorpel.
k. }
m. } Nasenflügelknorpel.
N. Nasencapsel.
M. Membranöse Hinterwand der Augenhöhle.
Sf. Knorpeliger Stirnfortsatz mit Häkchenbüschel (nur den Männchen zukommend).
s. Knorpelrudiment gegen den Hinterrand des Unterkiefers gelagert.
z. Vorsprung des vorderen }
β. » » hinteren } Bogenganges.
γ. » » äussern }
Vg. Austritts-öffnung des N. Vagus.
Gp. » » N. Glossopharyngeus.
Tr. Austritts-öffnung (gemeinschaftliche) des N. Trigemini und des N. Facialis.
tr. Austritts-öffnung des R. ophthalmicus superior N. trigemini.
O. » » N. Opticus.
trs. » » N. trochlearis.
abd. » » N. abducens.
oms. » » N. oculomotorius.
ep. Eintritts-öffnung des R. ophth. sup. }
w. » » R. » prof. } in den Ethmoidalcanal.
ce' Gemeinschaftliche, vordere Nervenaustritts-öffnung des Ethmoidalcanals.
fa. Durchtritts-öffnung durch den Schädelboden des N. facialis.
pa. » » » » » N. palatinus.
τ. » » » » » R. buccalis N. trigemini.

- C. Copula des Zungenbeinbogens.
 hy. Radientragendes Gliedstück des Zungenbeinbogens.
 hy'. } Radienlose Gliedstücke des Zungenbeinbogens.
 hy''. }
 Op. Kiemendeckelplatte (*Joh. Müller*) mit zahlreichen davon abzweigenden Knorpelradien.

Fig. 3. Vordere Ansicht des in Fig. 2 abgebildeten Chimaeraschädels.

- a, b, c, d, e, f, g, h, i, k, m, ce' wie in fig. 2.
 l. Knorpelstückchen zwischen den Nasenmuscheln und den Schnauzenknorpeln.
 n. Obere Zipfel des Nasenmuschels.

Fig. 4. Die Copulae und Copularia im Kiemen-skelet von *Callorhynchus antarcticus*.

- hy, I, II, III, IV, V, unteres Gliedstück des Zungenbeinbogens und der fünf Kiemenbogen.
 1, 1', 1'', 1''', 1'''' Copularia.
 c, c', c'', c''', c'''' Copulae, von denen c' die zwischen den ersten und zweiten Kiemenbogen erhaltene, c'''' die letzte zu einer verlängerten Platte ausgezogene Copula vorstellt.

Fig. 5. Seitliche Ansicht des Kopfes von *Chimaera monstrosa* (♀).

- α, β, γ, δ, ε, θ, η, ζ, λ, μ, die zum Hautsinnesapparat gehörenden Porenlinien in der Kopfhaut.

Fig. 6. Vordere Ansicht desselben Kopfes.

Fig. 7. Seitliche Ansicht des Kopfes von *Callorhynchus antarcticus* (♀).

- α—μ, die Porenlinien in der Kopfhaut. Die bei *Chimaera* und *Callorhynchus* einander entsprechenden Linien sind mit den nämlichen Buchstaben in den figg. 5 und 7 bezeichnet.

Fig. 8. Nasenkapsel und Nasenflügelknorpel von *Scymnus lichia*.

- a. Laterale Oeffnung der Nasengrube.
 b. Mediale » » » »
 γ. Nasenflügelknorpel.
 α. Vorderer Fortsatz des Nasenflügelknorpels.
 β. Hinterer » » » »

m. An den hinteren Fortsatz des Nasenflügelknorpels grenzender Knorpelabschnitt.

i. Rostralspitze.

Fig. 9. Die nach oben gekehrte Fläche des von der Rostralspitze von *Callorhynchus* herabhängenden Hautlappchens, mit feinen, netzartig verwebten Hautfalten und geschlängelte Porenlinsen μ .
