

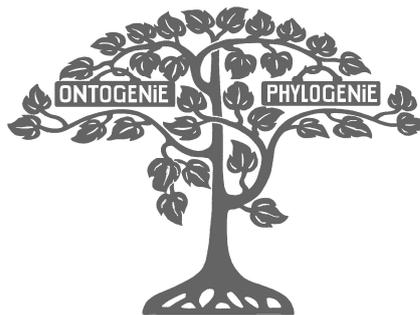
Friedrich-Schiller-Universität Jena

Biologisch-Pharmazeutische Fakultät

Institut für Spezielle Zoologie und Evolutionsbiologie mit Phyletischem Museum

Vergleichende Morphologie der
Kiefermuskulatur der Beloniformes
(Teleostei, Atherinomorpha)

Diplomarbeit



vorgelegt im Studiengang Diplom-Biologie

von

Ingmar Werneburg

Jena, den 05. März 2007

Abbildung auf der Titelseite: Baum „Ontogenie / Phylogenie“, wahrscheinlich nach einem Entwurf von Ernst Haeckel, im Giebelfeld des Phyletischen Museums in Jena

„... daß Kunst und Wissenschaft darin vereinigt werden ...“

Ernst Saedel

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung	7
1.1. Fragestellung	8
1.2. Systematik der Beloniformes	9
1.3. Lebensweise und Verbreitung der Beloniformes	14
1.4. Funktion des Kieferapparates	16
2. Materialien, Methoden & Techniken	18
2.1. Auswahl der Taxa (<i>Taxonomic Sampling</i>)	18
2.2. Tiermaterial	18
2.3. Haltung der Versuchstiere	19
2.4. Anatomische Präparationen und Zeichnungen	19
2.5. Schnittserien und Azan-Färbung	21
2.6. Aufhellpräparate	23
2.7. 3D-Rekonstruktion	24
2.8. Kodierung der Merkmale	25
2.9. <i>Character Mapping</i>	25
2.10. Terminologie	26
3. Morphologie der Kiefermuskulatur mit Aspekten der äußeren Morphologie, Osteologie und des Nervenverlaufs	31
3.1. <i>Perca fluviatilis</i> (Perciformes, Percidae)	31
3.2. <i>Rhinomugil corsula</i> (Mugiliformes, Mugilidae)	37
3.3. <i>Atherina boyeri</i> (Atheriniformes, Atherinidae)	47
3.4. <i>Aplocheilus lineatus</i> (Cyprinodontiformes, Aplocheileidae)	57
3.5. <i>Oryzias latipes</i> (Beloniformes, Adrianichthyidae)	66
3.6. <i>Parexocoetus brachypterus</i> (Beloniformes, Exocoetidae)	79
3.7. <i>Dermogenys pussilus</i> (Beloniformes, Hemiramphidae)	89
3.8. <i>Belone belone</i> (Beloniformes, Belonidae)	97
3.9. <i>Scomberesox saurus</i> (Beloniformes, Scomberesocidae)	104

INHALT

4. Merkmalsanalyse	114
4.1. Vergleich und Kodierung der morphologischen Merkmale	114
4.2. <i>Character Mapping</i>	136
5. Diskussion	142
6. Zusammenfassung und Ausblick	151
7. Danksagung	152
8. Literaturverzeichnis	153
9. Anhang	160
9.1. Artenliste und Herkunft des Tiermaterials	160
9.2. Umrisse der untersuchten Fische	161
9.3. Metrische Daten der untersuchten Fische	162
9.4. Liste der Merkmalszustände	163
9.5. Abkürzungen	164
10. Erklärung	165
11. Verzeichnis der Abbildungen und Tabellen	166
12. Beilage	168

1. Einleitung

Im ‚Museo Nacional de Antropología‘ von Mexiko-City ist eines der berühmtesten Kunstwerke der Menschheit ausgestellt: Der „Piedra del Sol“, der Stein der Sonne (Abb. 1). Der scheibenförmige Monolith wurde von dem mesoamerikanischen Volk der Azteken geschaffen. Der Kalenderstein berichtet von vier Weltzeitaltern.

Der aztekischen Mythologie zufolge ging die Welt vier mal durch schreckliche Katastrophen unter. Dabei verwandelten sich die Menschen der vergangenen Weltzeitalter in Affen oder Vögel. Als die vierte Welt durch einen sintflutartigen Regenguß zerstört wurde, verwandelten sich die Menschen in Fische...

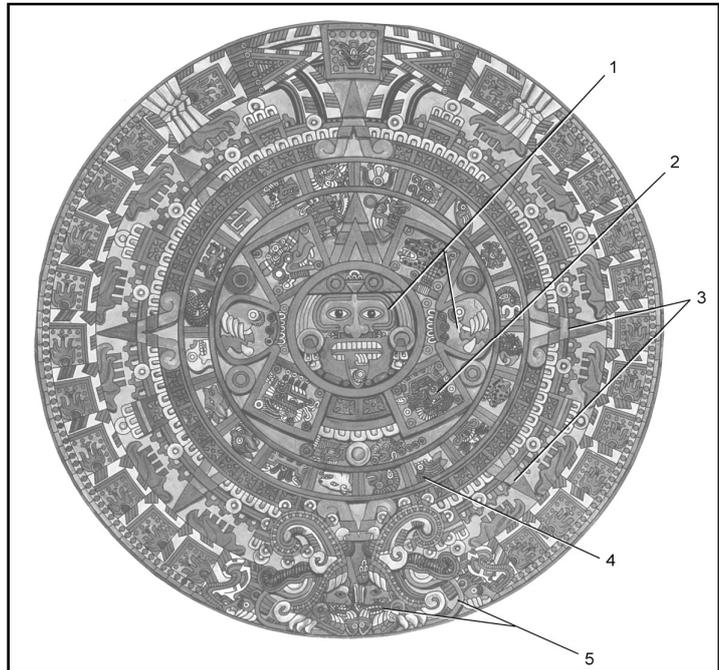


Abb. 1: Der Sonnenstein der Azteken - geschaffen: 1479; Durchmesser: 3,57 m; Gewicht: 24,5 t - 1 = Sonnengott Tonatiuh mit Klauen, der Sonnengott des fünften Weltzeitalters, 2 = Symbol des Zeitalters des Wassers, 3 = Sonnenstrahlen, 4 = Kalenderband mit 20 Wochentagen, 5 = Schlangenkopf, aus dem ein Gott schaut - Rekonstruktion von Paredes (1997)

Die Teleostei, die „Echten Knochenfische“, sind das arten- und individuenreichste Taxon der Craniota. Frühe Beschreibungen einzelner Arten (z.B. Allis, 1897, 1903) halfen, die Anatomie des Fisch-Kopfes zu verstehen. Fragen zur Homologie einzelner Kopfmuskeln fanden nur bei wenigen Arten Berücksichtigung (Dietz, 1914, 1921; Takahasi, 1925; Edgeworth, 1935; Kesteven, 1943. Vetter, 1878; Wu & Shen, 2004; Winterbottom, 1974).

Zahlreiche Arbeiten beschäftigen sich mit der Funktionsmorphologie des Kieferapparates der Teleostei (z.B.: Akster & Osse, 1978, Hertwig, 2005; Osse, 1969; Wainwright & Friel, 2000). Es konnten dabei phylogenetisch informative Merkmale der Kiefermorphologie festgestellt werden, die im Zusammenhang mit dem Freßverhalten stehen (Saugschnappen, Beißen, Raspeln). Am Öffnen des Fischkiefers sind mehrere Muskeln und Muskelgruppen beteiligt, wie der M. sternohyoideus, der M. levator arcus palatini oder die epaxonische Rumpf-

muskulatur. Für das Schließen der Kiefer ist der M. adductor mandibulae verantwortlich. Seine Kontraktion führt zum Anheben des Unterkiefers und zum Senken des Oberkiefers. Wie Hertwig (2005) zeigte, besteht ein enger Zusammenhang zwischen der Ernährungsstrategie und der Funktionsmorphologie der Kiefermuskulatur.

Bislang gibt es vergleichsweise wenige Untersuchungen, bei denen Muskelmerkmale in phylogenetische Analysen einbezogen wurden (Friel & Wainwright, 1998, 1999; Gill & Mooi, 1993; Gosline, 1981, 1986, 1989; Howes, 1976, 1978, 1985, 1988, 1989; Stiassny, 1981, 1982, Winterbottom, 1974; Wu & Shen, 2004). Die vorliegenden Arbeiten resultieren aber in nachvollziehbaren Verwandtschaftshypothesen. Eine erste umfassende Untersuchung zur vergleichenden Kiefer-Myologie wurde für die Phylogenie der Cyprinodontiformes (Atherinomorpha) vorgelegt (Hertwig, 2005).

Die Beloniformes, die „Hornhechtartigen Fische“, sind eine weltweit verbreitete Gruppe der Acanthopterygii. Nach derzeitigem Kenntnisstand werden sie mit den Cyprinodontiformes und den Atheriniformes zu den monophyletischen Atherinomorpha zusammengefaßt. Dem Aussehen nach sind die Beloniformes eine höchst heterogene Gruppe, die man auf den ersten Blick nicht als näher verwandt vermutet. Einige Arten sind als beliebte Aquarienfische (*Dermogenys* spp.) und Speisefische (*Belone belone*) bekannt oder spielen eine entscheidende Rolle als „Modellorganismen“ der Entwicklungsbiologie und Genetik (*Oryzias* spp.). Die Verwandtschaftsverhältnisse der Beloniformes wurden bereits mehrfach untersucht und werden kontrovers diskutiert. Die äußere Morphologie, molekulargenetische Marker und wenige osteologische Untersuchungen lieferten die Merkmalskomplexe bisheriger Analysen.

1.1. Fragestellung

Die Kiefermuskulatur von fünf Arten der Beloniformes und von vier Außergruppenvertretern wird mit Merkmalen der äußeren Morphologie, der Osteologie, der Myologie und des Nervenverlaufes anatomisch beschrieben. 37 Merkmale der Muskulatur, der Ligamente und der Nerven werden dann anhand von drei kontrovers diskutierten Verwandtschaftshypothesen auf ihren Informationsgehalt getestet (Rosen, 1964; Rosen & Parenti, 1981; Lovejoy *et al.* 2004). Daraus wird das Grundmuster der Kiefermuskulatur in den Atherinomorpha und den Beloniformes rekonstruiert.

1.2. Systematik der Beloniformes

Die Atherinomorpha sind innerhalb der Teleostei und der Acanthopterygii durch zahlreiche abgeleitete Merkmale charakterisiert (Helfman, 1999). Ältere Arbeiten zur Klassifikation der **Acanthopterygii** betrachteten die Atherinomorpha mit etwa 1200 Arten als monophyletische Schwestergruppe der Percomorpha (Greenwood *et al.*, 1966; Rosen & Parenti, 1981, Rosen & Patterson, 1969; Rosen, 1973; Patterson & Rosen, 1977). Alternative Hypothesen zur Phylogenie der Atherinomorpha werden diskutiert. So könnten beispielsweise auch die Smegmamorpha, Mugilomorpha oder die Paracanthopterygii das nächst verwandte Taxon darstellen (u.a. Johnson & Patterson, 1993; Parenti, 1993; Parenti & Grier, 2004; Rosen & Parenti, 1981; Stiassny, 1990; Wu & Shen, 2004).

Die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Gruppen der **Atherinomorpha** ist umstritten (vgl. dazu Abb. 5). Auch die Monophylie einiger Gruppen wird angezweifelt. Rosen (1964) gliedert die Atherinomorpha in die Atherinoidei, die Cyprinodontoidei und die Exocoetoidei (Abb. 2).

Gegenwärtig (vgl. Abb. 3) werden in den Atherinomorpha die Cyprinodonta (Beloniformes + Cyprinodontiformes) als Schwestertaxon den Atheriniformes gegenübergestellt (Dyer & Chernoff, 1996; Hertwig, 2005; Rosen & Parenti, 1981; White *et al.*, 1984).

Rosen (1964) stellt in Tradition Bergs (1958) die Adrianichthyoidea (incl. *Oryzias*) in die Cyprinodontoidei (Abb. 2 und 5). Den Cyprinodontoidei stehen hierbei die Exocoetoidei unaufgelöst gegenüber. Damit erkennt Rosen (1964) ein Monophylum der Beloniformes (Adrianichthyoidea + Exocoetoidei) nicht an.

Rosen & Parenti (1981) hingegen postulieren die basale Stellung der Adrianichthyoidea innerhalb der **Beloniformes** (Abb. 3 und 5) als Adrianichthyoidei (incl. *Oryzias*). Ihnen gegenüber stehen danach die Exocoetoidei, die sich nach Regan (1911) in die Exocoetoidea (Hemiramphidae + Exocoetidae) sowie in die Scomberesocoidea (Belonidae + Scomberesocidae) untergliedern (siehe auch: Collette *et al.*, 1984; Parin & Astakhov, 1982; Rosen, 1964).

Lovejoy (2000) untersucht die Verwandtschaft der Beloniformes anhand molekularer und äußerer morphologischer Daten erneut (Abb. 4 und 5). Basal stehen weiterhin die Adrianichthyidae (incl. *Oryzias*). Die Exocoetidae werden als monophyletische Gruppe aufgefaßt. Wie Tibbetts (1992) löst Lovejoy die „Hemiramphidae“ als paraphyletisch auf. Lovejoy pos-

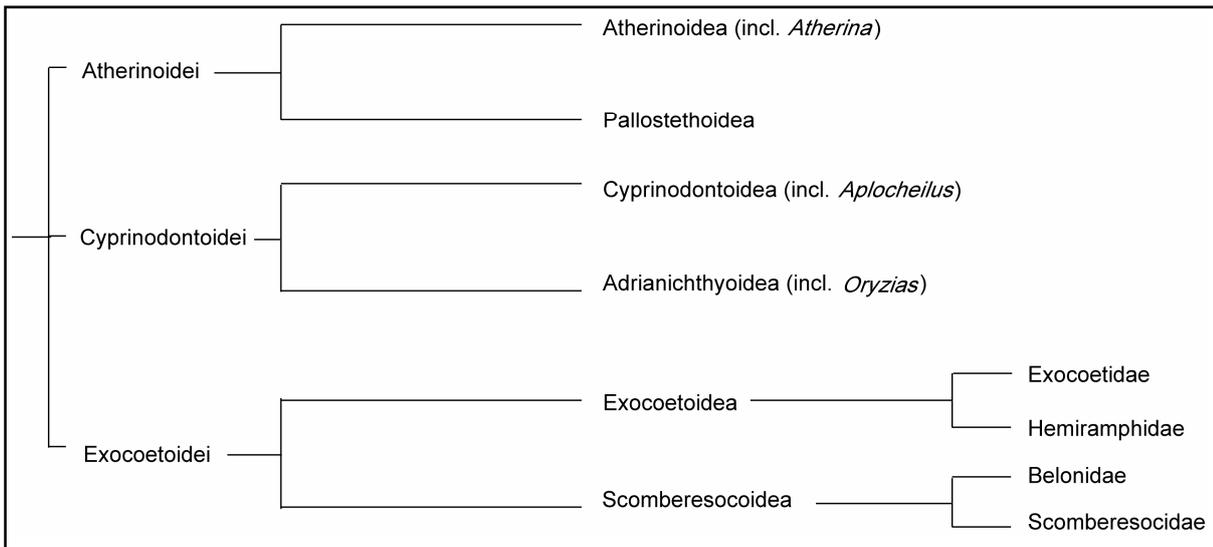


Abb. 2: Systematik der Atherinomorpha sensu Rosen (1964), vereinfacht.

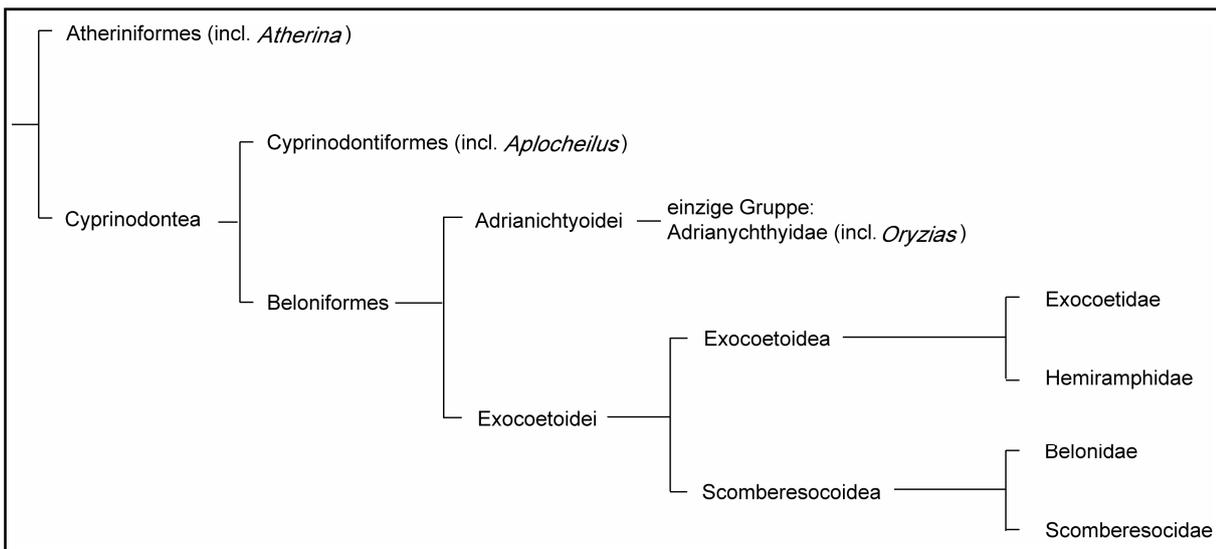


Abb. 3: Systematik der Atherinomorpha sensu Rosen & Parenti (1981)

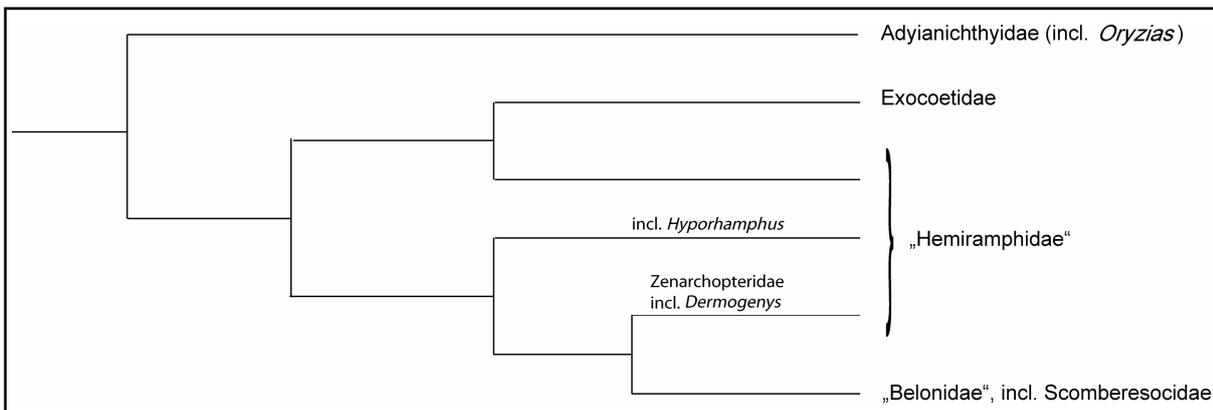


Abb. 4: Systematik der Beloniformes sensu Lovejoy et al. (2004), Aufgetragen sind die Positionen von *Hyporhamphus* und *Dermogenys*.

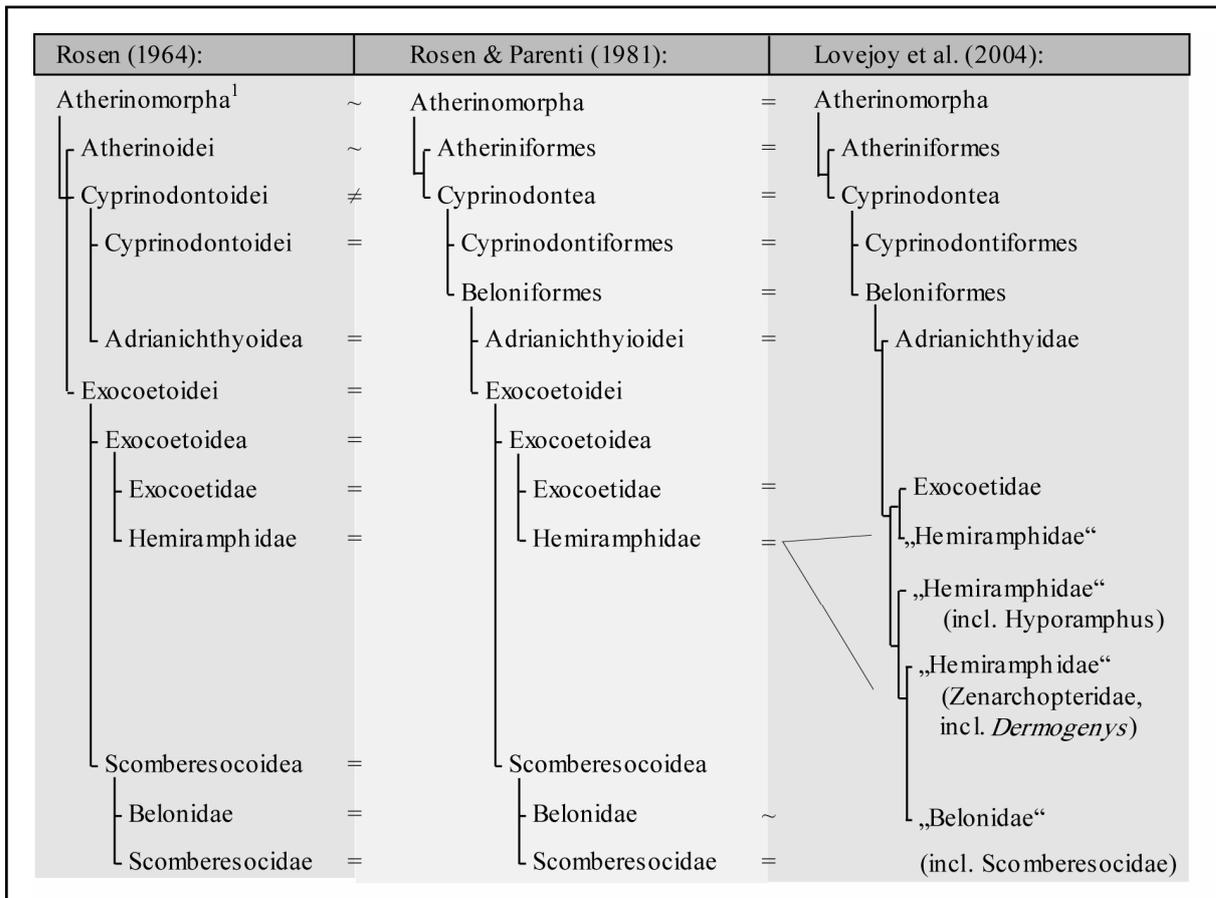


Abb. 5: Gegenüberstellung der Verwandtschaftshypothesen (vgl. Abb. 2 bis 4); = gleicher Artenumfang, ~ etwa gleicher Artenumfang; ≠ andere Zusammensetzung; 1: bei Rosen (1964) Atheriniformes genannt (hier vereinfacht: Atherinomorpha)

tuliert zusätzlich die „Belonidae“ als paraphyletisch. Dabei befinden sich die monophyletischen Scomberesocidae innerhalb der „Belonidae“. In einer späteren Arbeit (2004) rekonstruieren Lovejoy *et al.* die häufig diskutierte Evolution der Kieferlängenentwicklung bei den Beloniformes anhand der kladistischen Analyse von Lovejoy aus dem Jahr 2000. Aschliman *et al.* (2005) untersuchen die Beziehung der Halbschnäblergruppe Zenarchopteridae (incl. *Dermogenys*) zu den Scomberesocoidea (Scomberesocidae + Belonidae) näher und bestätigen deren Schwestergruppenverhältnis (vgl. Abb. 4). Die übrigen „Hemiramphidae“ wurden bei Aschliman *et al.* nicht weiter aufgelöst.

Die **Adrianichthyidae** stehen entweder innerhalb der Cyprinodontoidei (Rosen, 1964) oder basal innerhalb der Beloniformes (z.B. Rosen & Parenti, 1981; Collette *et al.*, 1984). Die erste beschriebene Art, *Oryzias lapipes*, wurde zunächst in die Gattung *Poecilia* (Cyprinodontiformes), später in die Gattung *Aplocheilus* (Cyprinodontiformes) eingeordnet

(Temminck & Schlegel, 1846: vgl. Yamamoto, 1975). Jordan & Snyder (1906) stellten aufgrund osteologischer Untersuchungen eine neue Gattung auf: *Oryzias*. Rosen (1964), der eine Neuordnung der Atherinomorpha vornahm, stellte *Oryzias* in eine eigene Familie der Oryziatidae (Oryziidae). Zusammen mit den Adrianichthyidae und den Horaichthyidae bildeten sie die Gruppe der Adrianichthoidea, die Rosen innerhalb der Cyprinodontoidei stellte (Abb. 2). Rosen & Parenti (1981) stellten *Oryzias* in die Adrianichthyidae der Beloniformes (Abb. 3 und 5) (siehe auch Nelson, 1994). Vor allem durch molekulare Daten wird die phylogenetische Stellung von *Oryzias* in den Beloniformes unterstützt (Naruse *et al.*, 1993; Naruse, 1996). Si-Zhong (2001) postuliert im Sinne Rosens (1964) wieder die Nähe aller Adrianichthyoidei zu den Cyprinodontiformes anhand osteologischer Daten des Hyobranchialapparats.

Die **Exocoetidae** sind eine vor allem morphometrisch und ontogenetisch gut untersuchte Gruppe (z.B. Kovalevskaya, 1975; Collette *et al.*, 1984; Belyanina, 1994; Dasilao *et al.*, 1998a; Dasilao & Yamaoka, 1998; Parin, 2002; Davenport, 2003). Es sind fossile Arten rezenter Gattungen aus dem Eozän bekannt (Carroll, 1988; Müller, 1985). Die Fähigkeit des Gleitfluges kann nicht als Apomorphie der Exocoetidae gelten, da auch einige Hemiramphidae, wie *Euleptorhamphus* und *Oxyporhamphus*, in der Lage sind, über der Wasseroberfläche zu gleiten (Collette, 2004b; Myers, 1950). Weitere Ähnlichkeiten zu den Exocoetidae veranlaßten Dasilao *et al.* (1997) *Oxyporhamphus* an die Basis der Exocoetidae zu stellen (vgl. Parin, 1961). Dieser Hypothese widersprachen Lovejoy *et al.* (2004) mit molekularen Daten und stellten *Oxyporhamphus* wieder in die in ihrem Sinne „basalen Hemiramphidae“. Collette *et al.* (1984) sehen in ihrer ontogenetisch-morphometrischen Arbeit die Fodiatorinae (*Fodiator*) als Schwestergruppe aller weiteren Exocoetidae, an deren Basis wiederum die Paraexocoetinae (*Paraexocoetus*) stehen. Lovejoy *et al.* (2004) stellen mit ihrer molekularbiologischen Arbeit eine Schwestergruppe aus *Parexocoetus* und *Fodiator* an die Basis der Exocoetidae. Nach Lovejoy *et al.* (2004) steht *Cypselurus* an der Basis der Cypselurinae, während *Cheilopogon* nach *Hirundichthys* und *Prognichthys* hier am weitesten abgeleitet ist. Nach Dasilao *et al.* (1998a) steht *Fodiator* basaler als *Parexocoetus*, der den Cypselurinae gegenübersteht.

Die **Hemiramphidae** gelten entweder als Schwestergruppe der Exocoetidae (z.B. Collette *et al.*, 1984; Collette, 2004b; Rosen, 1964; Rosen & Parenti, 1981) oder werden in neueren Arbeiten als paraphyletisch aufgelöst (Lovejoy, 2000; Lovejoy *et al.*, 2004, Aschliman *et al.*, 2005). Es sind fossile Arten rezenter Gattungen aus dem Eozän bekannt (Carroll, 1988; Mül-

ler, 1985). Innerhalb der „Hemiramphidae“ sind die Gattungen *Oxyporhamphus*, *Euleptorhamphus*, *Rhynchorhamphus*, *Hemirhamphus*, *Hyporhamphus*, *Arhamphus* und *Chriodorus* in mehreren Arbeiten in einer Polytomie nicht vollständig aufgelöst (Aschliman *et al.*, 2005) und konnten nicht robust unterstützt werden (Lovejoy *et al.*, 2004). Aschliman *et al.* (2005) betrachten *Oxyporhamphus* als Schwestergruppe aller Beloniformes, exklusive Adri-
anichthyidae und Exocoetidae.

Lovejoy (2000), Lovejoy *et al.* (2004) und Tibbetts & Carselsine (2004) sehen in den sogenannten Zenarchopteridae, lebendgebärende Halbschnäbler, die im Indo-West-Pazifik leben und im Süßwasser vorkommen, die monophyletische Schwestergruppe der „Belonidae“ (incl. Scomberesocidae) (Abb. 4 und 5). Sie umfassen die Gattungen *Zenarchopterus*, *Nomorhamphus*, *Dermogenys* und *Hemiramphodon*. An der Basis steht *Zenarchopterus*, der der Schwestergruppe aus (*Dermogenys* + *Nomorhamphus*) und *Hemiramphodon* gegenübersteht (Anderson & Collette, 1991; Lovejoy 2000; Lovejoy *et al.* 2004; Meisner, 2001). Allein Aschliman *et al.* (2005) gehen von einer Schwestergruppe aus *Dermogenys* und *Hemiramphodon* aus.

Die Hornhechte (**Belonidae bzw. „Belonidae“**) sind eine relativ kleine Gruppe der Beloniformes. Die artenreichsten Gattungen sind *Tylosurus* und *Strongylura*. Heterochronien in der Kieferentwicklung (Svertson, 1927; Gould, 1977; Boughton *et al.*, 1991; Lovejoy *et al.*, 2004; Lovtrup, 1978) und biogeographische Aspekte (Collette, 2003; Lovejoy & De Araujo, 2000; Lovejoy & Collette 2001; Banford *et al.*, 2004) werden in der Phylogenie der Belonidae diskutiert. Da viele der monotypischen Gattungen durch zahlreiche abgeleitete Merkmale gekennzeichnet sind, treten Probleme in der Rekonstruktion ihrer Phylogenie auf (siehe Collette *et al.*, 1984). Lovejoy (2000) geht davon aus, daß die „Belonidae“ paraphyletisch sind, da nach seiner Analyse die Scomberesocidae in ihnen aufgehen (Abb. 4 und 5).

Die monophyletischen **Scomberesocidae** gelten in fast allen Arbeiten als Schwestergruppe der Belonidae (Aschliman *et al.*, 2005; Collette, 2004a; Collette *et al.*, 1984; Rosen, 1964; Rosen & Parenti, 1981). Durch die Arbeit von Lovejoy (2000) wurde diese Verwandtschaftshypothese aufgelöst und die Scomberesocidae als Schwestergruppe von *Belone* innerhalb der Belonidae gestellt. Collette (2004a) steht dem skeptisch gegenüber und fordert morphologische Untermauerungen für diese Hypothese. Die ursprünglich vier Gattungen (Hubbs & Wisner, 1980) werden gegenwärtig zu zwei Gattungen zusammengefaßt, da *Nanichthys* und *Elassichthys* als Zwergformen von *Scomberesox* und *Cololabis* angesehen werden (Collette *et al.*, 1984).

In der vorliegenden Arbeit sollen die drei alternativen Hypothesen (Abb. 2 bis 4) zur Verwandtschaft der Atherinomorpha und der Beloniformes miteinander verglichen werden. Dabei wird je eine Art aus den Teilgruppen nach der Definition von Rosen & Parenti (1981) untersucht. Die Position der Adrianichthyidae innerhalb der Atherinomorpha wird postuliert. Aus den „Hemiramphidae“ *sensu* Lovejoy *et al.* (2004) wird *Dermogenys pussilus* (Zenarchopteridae) gewählt, der den „Belonidae“ gegenübersteht (Abb. 4 und 5). Mit dem vorliegenden Artensample kann so die Schwestergruppe der (Belonidae / Scomberesocidae) untersucht werden. Die Artenauswahl ist aber nicht umfangreich genug, um die Monophylie der Hemiramphidae oder der Belonidae zu hinterfragen (Lovejoy, 2000; Lovejoy *et al.*, 2004).

1.3. Lebensweise und Verbreitung der Beloniformes

Die heterogene Gruppe der Beloniformes (*sensu* Rosen & Parenti, 1981) besteht aus etwa 190 Arten. Die wenige Zentimeter großen **Adrianichthyidae** (von gr. ἰχθυός; Fisch; dt. Schaufelkärpflinge, Reisfische; engl. *ricefishes*) leben im Süß- und Brackwasser des indischen Subkontinents, in Südost-Asien und auf Inseln des Indo-Australischen Archipels. *Oryzias* lebt in den überfluteten Reisfeldern Südost-Asiens. Elf Arten, deren Kiefer etwa gleich lang sind, werden vier Gattungen zugeordnet.

Die **Exocoetidae** (von lat. *exōcoetus*; gr. Εξώκοιτος; dt. Fliegende Fische; engl. *flying fishes*) sind in allen Ozeanen der Erde heimisch und können über 20 cm lang werden (z.B. Brunn, 1933, 1935; Dasilao *et al.*, 1998b; Davenport, 1994, 2003; Hubbs, 1918; Radcliffe, 1922; Watson, 1999). Als Hochseeformen haben sie die Fähigkeit, mit Hilfe riesiger Brustflossen über dem Wasser zu gleiten und so ihren Feinden zu entfliehen (bis 5 m hoch und über 200 m weit). Bei manchen Arten sind auch die Bauchflossen stark vergrößert (z.B. *Hirundichthys affinis*). Bevor die Fische zum Flug ansetzen, schwimmen sie mit steigender Geschwindigkeit unter der Wasseroberfläche und stellen ihre Flugflossen erst beim Übertritt in die Atmosphäre auf. Als Antrieb über dem Wasser dient die Schwanzflosse deren unterer Lobus länger ist als der obere. Er wird, noch in Berührung mit dem Wasser, in hoher Frequenz geschlagen. Die Exocoetidae, deren Kiefer kurz und etwa gleich lang sind, erreichen eine Körperlänge von bis zu 45 cm (Parin, 1996). Gewöhnlich sind sie ausgewachsen etwa 30 cm lang. Bei vielen Arten tragen die juvenilen Tiere lappenartige Barteln am Unterkiefer. Acht Gattungen werden in 52 Arten unterteilt.

Die womöglich paraphyletischen „**Hemiramphidae**“ (von lat. *hemi* bzw. gr. ἡμισυς, halb; lat. *ramphus*, Schnabel; dt. Halbschnäbler, engl. *halfbeaks*) können bis zu 45 cm lang werden und kommen in allen Ozeanen vor. Die sicher monophyletischen Zenachopteridae leben im Süß- und im Brackwasser in der indopazischen Region. Alle Halbschnäblerfische jagen an der Wasseroberfläche und zeichnen sich im Adultzustand durch teilweise stark verlängerte Unterkiefer aus. Collette (2004b) sieht die Hemiramphidae als monophyletische Gruppe an und teilt 85 Arten in zwölf Gattungen ein.

Die womöglich paraphyletischen „**Belonidae**“ (von lat. *belonē*; gr. Βελόνη, Hornhecht, Pfeilfisch; dt. Hornhechte, engl. *needlefishes*) fallen durch ihre lang gestreckte Körperform auf. Im Adultzustand sind der Ober- und der Unterkiefer stark verlängert (Lovejoy, *et al.*, 2004, Boughton *et al.*, 1991). Sie tragen nadelförmige Zähne (daher: engl. *Needlefish*). Die Belonidae leben epipelagisch in Gewässern tropischer und gemäßigter Breiten. Limnische Arten erreichen eine Körpergröße von einigen Zentimetern, während marine Hornhechte bis zu 2 Metern lang werden können. Alle Arten leben vor allem piscivor und fangen ihre Beute seitwärts mit ihren schnabelartigen Kiefern. Die Hornhechte leben im Süß-, Brack- und Salzwasser. Collette (2003) sieht die Belonidae als monophyletisch an und ordnet 34 Arten zehn Gattungen zu. Die bekannteste Gattung *Belone* ist in der Nordsee, im westatlantischen und mediterranen Raum verbreitet.

Die marinen **Scomberesocidae** (von lat. *scomber* bzw. gr. σκόμβρος, Makrele; lat. *esox* / *isox*, Hecht; dt. Makrelenhechte, Trughechte; engl. *sauries*) leben epipelagisch im Salzwasser der tropischen und gemäßigten Breiten. Sie sind in Form, Lebensweise und Entwicklung den Belonidae sehr ähnlich, so zeichnen sie sich auch durch verlängerte Kiefer im Adultzustand aus. Die Scomberesocidae, die maximal einen halben Meter lang werden können, werden in vier Arten und zwei Gattungen unterschieden (Collette, 2004a).

Die Teilgruppen der Beloniformes zeichnen sich durch sehr unterschiedliche Ernährungsstrategien aus (z.B. Fischjäger, Oberflächenjäger, Planktonfresser). Es ist zu erwarten, daß die Gestalt ihrer Kiefermuskulatur hohe morphologische Unterschiede aufweist.

1.4. Funktion des Kieferapparates

Beim Öffnen und Schließen des Kiefers sind bei den kinetischen Schädeln der Knochenfische zahlreiche Muskeln, Knochen, Ligamenti (Bänder) und bindegewebige Strukturen beteiligt.

Das Öffnen des Kiefers

Senken des Unterkiefers: Beim Senken des Unterkiefers werden *in vivo* mehrere Bewegungen gleichzeitig ausgeführt. Der M. sternohyoideus verläuft zwischen dem Schultergürtel und dem Hyoid. Bei Kontraktion zieht das Hyoid caudoventrad. Dabei übt das Hyoid über kräftiges Bindegewebe einen indirekten Zug auf den Unterkiefer aus. Die Bewegung des Hyoid wird lateral auch auf das Suspensorium (die Kieferaufhängung) übertragen und der Maulraum erweitert sich. Diese Erweiterung unterstützt auch der M. levator arcus palatini. Über das Interoperculare, der am weitesten ventral liegende Knochen des Suspensorium, und über das Lig. mandibulo-interoperculare wird der Unterkiefer an seiner posteroventralen Kante caudad gezogen. Auch durch den M. protractor hyoidei, der sich zwischen Ceratohyale und Dentale befindet, wird der Unterkiefer caudoventrad gezogen.

Durch den M. levator operculi, der am Neurocranium entspringt, wird der Kiemendeckel (Operculum) in einer Rotationsbewegung um das Hyomandibulargelenk bewegt. Das Operculare und das Suboperculare werden dadurch vom Praeoperculare, dem posterioren Knochen des Suspensorium, entfernt. Durch ein Ligament wird die dabei entstehende Zugkraft auf das Interoperculare übertragen.

Neben diesen Bewegungen hat auch die Rumpfmuskulatur Einfluß auf den Viscerocranialapparat. Die epaxonische Rumpfmuskulatur hebt das Neurocranium. Die hypaxonische Muskulatur retrahiert den Schultergürtel als funktionellen Bestandteil des Schädels (Karrer, 1967).

Anheben des Oberkiefers: Der Oberkiefer ist an seinem posterioren (proximalen) Ende über elastische Bänder mit dem posterioren Ende des Unterkiefers verbunden. Beim Senken des Unterkiefers wird der posteriore Teil des Oberkiefers mit gesenkt, während die anteriore (distale) Spitze des Oberkiefers angehoben wird.

Das Schließen des Kiefers

Senken des Oberkiefers: Die externe Sektion des M. adductor mandibulae (A1) setzt am Maxillare an. Durch die Kontraktion des A1 wird das Maxillare caudad gezogen. Über Ligamente verbunden stülpt sich dabei das Praemaxillare nach anterior und bewirkt das Senken des protrusiblen Oberkiefers (Gosline, 1981; Motta, 1984; Scapolo *et al.*, 1989).

Anheben des Unterkiefers: Die tiefen Schichten des M. adductor mandibulae sind im Grundmuster in den meisten Teilgruppen der Teleostei in zwei getrennte Muskeln differenziert, den A2 und den A3 (Gosline, 1986). Diese können miteinander (zum A2/3) verschmelzen und mehrere Muskelköpfe und Portionen ausbilden. Die tiefe Schicht des M. adductor mandibulae setzt am Dentale, Anguloarticulare oder am Cartilago Meckeli an. Sie hebt den Unterkiefer an (Karrer, 1967). Die Portionen des A2/3 und andere Muskeln an der Medialseite des Unterkiefers (A ω und M. intermandibularis) sind vermutlich für Stellbewegungen der einzelnen Knochenelemente gegeneinander verantwortlich.

2. Materialien, Methoden & Techniken

2.1. Auswahl der Taxa

Für die vergleichende anatomische Untersuchung wurden Arten ausgewählt, die das Muster von einzelnen Stammlinien widerspiegeln sollen. Aus den fünf Beloniformes-Gruppen (nach Collette *et al.*, 1984) wurde daher je eine Art gewählt, die nach bisherigem Kenntnisstand in den einzelnen Gruppen durch zahlreiche plesiomorphe Merkmale gekennzeichnet sind (siehe Kapitel 1.2.). Die Wahl wurde auch daran orientiert, ob bereits osteologische und myologische Untersuchungen des Kopfes über diese oder nahverwandte Arten existieren. So wurden aus den Adrianichthyidae *Oryzias latipes* gewählt (Osteologie: Kulkarni, 1948; Rosen, 1964), aus den Hemiramphidae *Dermogenys pussilus* (Osteologie: Clemen *et al.*, 1997; Greven, 1997; Meisner, 2001; Shakhovskoi, 2002; Vandewalle *et al.*, 2002), aus den Exocoetidae *Parexocoetus brachypterus* (Osteologie: Khachaturov, 1983), aus den Belonidae *Belone belone* und aus den Scomberesocidae *Scomberesox saurus* (Osteologie: Chapman, 1943).

Aus den Cyprinodontoformes wurde *Aplocheilus lineatus* (Aplocheileidae) (Osteologie: Kulkarni, 1948) als Außengruppenvertreter gewählt. Aus den Atheriniformes diente *Atherina boyeri* (Atherinidae) als Vertreter der Außengruppen.

Als Außengruppenvertreter der Atherinomorpha wurden *Perca fluviatilis* und *Rhinomugil corsula* definiert (in Anlehnung an Stiassny, 1990). Der europäische Flußbarsch *Perca fluviatilis* (Percomorpha, Percidae) ist osteologisch und myologisch sehr gut dokumentiert (Osse, 1969). *Rhinomugil corsula* (Mugilomorpha, Mugilidae) ist bislang kaum untersucht worden (Osteologie und Myologie: Thomson, 1954).

2.2. Tiermaterial

Im Anhang A (Kapitel 8.1.) sind die Autoren, Sammlungsnummern und Fundortangaben des verwendeten Materials zusammengefaßt. Neben den von Museen zur Verfügung gestellten Tieren, stammen die meisten Arten aus dem Aquarien- und Fischhandel oder aus Privatfängen. Im Kapitel 8.2. sind Umrißzeichnungen der präparierten Exemplare abgebildet. Die Tiere wurden in Anlehnung an das Schema von Dasilao (2002) vermessen. Die anteriore Rückenflosse, wie sie bei *Rhinomugil*, *Perca* und *Atherina* zu finden ist, wurde in die Messung mit aufgenommen (Meßstrecken: Kapitel 8.3.). Von jeder Art wurde je ein Individuum gezeichnet und mehrere Individuen zum Vergleich präpariert.

2.3. Haltung der Versuchstiere

Aplocheilus lineatus, *Dermogenys pussilus* und *Oryzias latipes* wurden in Aquarien gehalten. Verwendet wurden 50 Liter fassende bepflanzte Aquarien, in die bis zu drei Viertel unbehandeltes Leitungswasser mit hohem Härtegrad gefüllt wurde. Ein Filter und ein Heizstab wurden in das Wasser gegeben. Teilwasserwechsel erfolgten in Abständen von ein bis zwei Wochen. Die Fische wurden ein- bis zweimal am Tag abwechselnd mit Fischpelletts, lebenden und toten Zuckmückenlarven, mit jungen Grillen, sowie mit handelsüblichem Trockenfutter auf der Basis von *Spirulina* und *Artemia* gefüttert.

2.4. Anatomische Präparationen und Zeichnungen

Das Museumsmaterial (siehe Anhang 9.1.) befand sich stets in 70 % Ethanol und konnte gleich bearbeitet werden. Die Präparation des Museumsmaterials erwies sich mit der zunehmenden Dauer der Konservierung als kompliziert. So war es schwer, die einzelnen Schichten des M. adductor mandibulae voneinander zu trennen oder den Nervenverlauf weit in den Unterkiefer zu verfolgen.

Das lebende Material aus dem Aquarienhandel wurde zunächst mit einer Chlorobutanol-Lösung abgetötet. Zur Fixierung wurden die Fische anschließend mit einem formalinge-tränkten (10 %) Tuch rundum bedeckt. Je nach Größe konnten die Tiere nach vier bis sieben Tagen schrittweise in 50 %, dann 70 % Ethanol überführt werden, um Schrumpfungen durch schnelle Dehydratation zu vermeiden. Das kühl aufbewahrte Material aus dem Speisefischhandel wurde nach dem Kauf sofort in 10 % Formalin fixiert und später in Vorbereitung der Präparation schrittweise in 70 % Ethanol überführt.

Für die Handpräparation wurde ein einfaches Färbeverfahren angewandt. Eine schwache Boraxlösung (Borax : Wasser / 1 : 5) wurde hierfür mit einer Spatelspitze Alizerinrot versehen. Die fixierten Tiere wurden über die Nacht unter ständiger Bewegung in der Lösung belassen. Dabei färbten sich kalzifizierte Skelettstrukturen irreversibel rot, während Muskeln, Nerven und Bindegewebe weiß blieben und einen deutlichen Kontrast zu den Knochen bildeten. Die Dauer der Färbung und die Konzentration des Alizerinrots bestimmte die Intensität der Färbung. Bei starker Überfärbung nahmen die Muskelfaszien eine schwachrote Farbe an. Nach der Entfernung der Faszie vom Muskel konnte der Farbkontrast wieder erkannt werden.

Vor der anatomischen Präparation wurden morphometrische Daten der Fische erhoben (Dasilao, 2002). Bei Tieren unter 150 mm Gesamtlänge diente ein digitaler Meßschieber als Meßinstrument. Gemessen wurde auf 10 Mikrometer genau. Bei Fischen mit einer Gesamtlänge von über 150 mm wurde auf einen halben Zentimeter genau mit einem Lineal gemessen (Anhang 9.3.).

Die morphologischen Zeichnungen wurden mit einem ZEISS Stereomikroskop Stemi SV 11, an dem ein Zeichenspiegel angebracht war, angefertigt. Zunächst entstanden Umrißzeichnungen der Tiere (Anhang 9.2.). Sehr große Tiere wurden in ihrer ganzen Länge mit der Digitalkamera PRAKTICA DCZ 4.4 in hoher Auflösung digitalisiert.

Alle Bilddateien und die digitalisierten Zeichnungen der vorliegenden Arbeit wurden mit dem Vektorgraphik-Programm bearbeitet.

Für die anatomische Präparation diente das von Hertwig (2005) an den Cyprinodontiformes entwickelte Präparationsschema als Orientierung. Einzelne Präparationsschritte wurden mit Zeichnungen dokumentiert.

Die Fische wurden zunächst mit zwei Nadeln auf einer Präparationsschale befestigt. Wenn die Tiere zu groß waren, wurde der Körper ein Stück caudal der Pectoral-Flossen mit einem Skalpell abgetrennt. Danach wurde der Fischkopf unilateral entschuppt und gehäutet. Das Auge mußte vorsichtig entfernt werden, damit die Verzweigungen des Truncus maxillaris infraorbitalis trigemini in der Augenhöhle nicht zerstört wurden. Besondere Rücksicht konnte nun auf die Ursprünge und die Verläufe des *M. levator arcus palatini*, des *M. dilatator operculi*, des *M. levator operculi* und des *M. adductor mandibulae*, sowie die Lage des Lacrimale gelegt werden. Um die bindegewebigen Strukturen zu identifizieren, die mit dem Lacrimale in Verbindung stehen, wurde der Knochen leicht angehoben und später entfernt. Bei Fischen mit stark protrusiblen Kiefern, wurde das geöffnete Maul mit den entsprechenden Bändern und Membranen gezeichnet. Nun konnten der Verlauf und der Ansatz des *M. adductor mandibulae* näher untersucht werden. Die Teile dieses Muskels, die am Praeoperculare und Hyomandibulare ihren Ursprung haben, wurden vorsichtig gelöst und nach anterior geklappt. Nun konnten die internen Abschnitte des *M. adductor mandibulae*, der Ansatz des *M. levator arcus palatini* und der Verlauf des Ramus mandibularis trigemini näher untersucht werden.

Um die Gestalt der medialen Kiefermuskulatur zu beschreiben, mußte das gesamte Suspen-

sorium gemeinsam mit den Kiefern vom Neurocranium abgetrennt werden. Dazu wurden der M. levator operculi, der M. dilatator operculi und der M. levator arcus palatini quer ihres Faserverlaufes durchschnitten. Die Symphysen der Dentalia und der Praemaxillaria mußten voneinander getrennt werden. Es folgte ein diagonaler Schnitt durch die Ethmoidalregion und das den vorderen Abschnitt vom Frontale, um dieses vom Oberkiefer zu trennen. Ein Schnitt durch den M. adductor arcus palatini und, falls vorhanden, das Lig. suspensorium-parasphenoidale löste das Suspensorium vom Parasphenoid. Im nächsten Schnitt wurde der Faserverlaufes vom M. protractor hyoidei quer getrennt. Die Gestalt des Muskelansatzes am Ceratohyale konnte nun festgestellt werden. Der Hyobranchialapparat mußte nun medial vom Interoperculare gelöst werden. Zuletzt konnten die Kiefer gemeinsam mit dem Suspensorium am Hyomandibulo-Neurocranialgelenk vom Schädel ausgereckt werden.

Für Nachuntersuchungen wurden das Lacrimale und das Suspensorium in 70 % Ethanol aufbewahrt.

2.5. Schnittserien und Azan-Färbung

Da für die Untersuchung allein der Bereich des Kopfes von Interesse war, wurde der Rumpf caudal der Brustflossen mit einem Skalpell abgetrennt.

Die zuvor in Formalin oder in 50 % Ethanol eingelegten Fischköpfe wurden zur Entwässerung zunächst zwei mal zwei Stunden in destilliertem Wasser gespült. Dann wurden die Köpfe in 5 % Salpetersäure und nach einmaligem Wechseln der Lösung über die Nacht etwas länger als 48 Stunden entkalkt. Bei größeren Tieren mußten je nach Größe weit mehr als zwei Tage für die Entkalkung angesetzt werden, damit die Säurelösung die teilweise sehr stark kalzifizierten Schädelknochen vollständig durchdrang. Um zu prüfen, ob die Knochen weich genug waren, wurde mit einer feinen Nadel in die Wirbelsäule gestochen und deren Widerstand geprüft. Über die nächsten 24 Stunden lagen die Köpfe in 5 % Natriumsulfatlösung. Die Köpfe wurden nun mehrmals in Aqua dest. gespült. Die Tiere wurden nach 12 Stunden in 50 % Ethanollösung für drei Stunden überführt, dann für vier Stunden in 70 % Alkohol. Über die folgenden 60 bis 70 Stunden lagen die Fische dann in einer 90 % Lösung. Unter je einmaligem Wechseln wurden die Objekte in 96 % Alkohol für zwei Stunden, dann in 99 % für drei Stunden geschüttelt. Die Köpfe wurden für drei Stunden mit einmaligem Wechseln in Rotihistol gelegt. Über 12 Stunden mußten die Köpfe nun zur leichteren Durchdringung in einer Mischung aus Rotihistol und Paraffin-Wachs, in den nächsten 12 Stunden

dann in reinem Paraffin bei etwa 60 °C lagern.

Die Köpfe wurden in Paraffin ausgeblockt und auf ein Holzstück aufgeschmolzen. Zum Anfertigen der histologischen Schnitte wurde der eingebettete Kopf mit dem Microtom HM 360 der Firma Microm bei einer Schnittdicke von 10 - 12 µm geschnitten und in einem 40 °C warmen Wasserbad auf 76 mm x 52 mm x 1 mm große Objektträger aufgezogen, die zuvor zur besseren Haftung mit Eiweißglycerin benetzt wurden. Die Objektträger trockneten auf einer 40 °C warmen Streckplatte und wurden mit einem Diamantstift beschriftet.

Die Schnitte wurden mit der Azan-Färbung nach Heidenhain (z.B. Romeis, 1989) angefärbt. Dazu mußten sie zunächst zum Entparaffinieren dreimal zehn Minuten in Rotihistol lagern. Dann folgte eine absteigender Ethanolreihe von 100 % auf 96 %, 70 % und 40 % (je 5 min). Dann wurden die Objekte in eine Azokarminlösung gegeben (5 min). Danach wurden die Objektträger dreimal kurz in Aqua dest. gespült. Es folgten: die Differenzierung in Anilin-Alkohol (1 min); das Auswaschen des Anilins in Essigsäure-Alkohol (1 min); das Beizen in 5 % wäßriger Phosphorwolframsäure (15 min); ein dreimaliges kurzes Spülen des Objektträger in Aqua dest.; die Färbung in Anilinblau-Orange-G-Essigsäure (15 min); ein dreimaliges kurzes Spülen des Objektträger in Aqua dest.; das Diffenzieren in 96 % Ethanol (2 min); die Entwässerung in 100 % Ethanol (3 min), und zweimal fünf Minuten in Propanol. Nun konnten die Objekte mit Euparal eingedeckelt werden. Die fertigen Objektträger wurden zuletzt über Nacht bei 40 °C in einem Wärmeschrank getrocknet.

Im Ergebnis der Azan-Färbung erscheinen kollagenes und retikuläres Gewebe, sowie saure Mukosubstanz blau. Das Muskelgewebe ist je nach Fixierung rötlich bis orange gefärbt. Nerven sind nur schwer zu erkennen.

Die Schnittserien wurden mit der Kamera ColorView III digitalisiert und mit der Software analySIS Pro 3.2[®] an einem SIS-Intel-Pentium-Rechner (2,66GHz, 512 MB RAM, Windows XP Home SP2) verarbeitet. Die Bilder wurden im JPEG-Format mit der höchstmöglichen Auflösung (Pixel: 2576 x 1932) abgespeichert.

2.6. Aufhellpräparate

Während die Färbung der Tiere für die Handpräparation mit der Alizerinrot-Boraxlösung allein die Knochen anfärbt, dient das Aufhellungsverfahren (Taylor & van Dyke, 1985) der Darstellung von Knochen- und Knorpelgewebe. Muskeln und Nerven werden dabei verdaut. Nachdem der Bauchraum der fixierten Fische eröffnet und bei großen Tieren die Eingeweide ausgeräumt wurden, fand die Entwässerung statt. Im Abstand von zwei Stunden wurden die Tiere von zunächst 50 % in 70 %, dann in 95 %, zuletzt in 99 % Ethanol überführt. Je nach Größe der Tiere folgte nun auf dem Rüttler 24 bis 48 Stunden lang die Blau-Färbung knorpeliger Strukturen in einer Alzianblau-Lösung, bestehend aus 40 ml Eisessig, 60 ml Ethanol (99 %) und 30 ml Alzianblau (10 mg / 100 ml). Während der nächsten Nacht fand das Auswaschen in 0,5 % Kaliumhydroxid statt. Der Eisessig wurde durch diesen Schritt neutralisiert, und das Auflösen der kalzifizierten Strukturen verhindert. Der pH-Wert verschob sich in den alkalischen Bereich. Zur Verdauung der Muskulatur wurden die Tiere in eine Lösung aus 30 ml konzentrierter Borax-Lösung, 70 ml Wasser und einer Messerspitze Trypsin überführt. Durch einen Rüttler bei 37 °C beschleunigt, löst sich das Muskelgewebe der Tiere je nach deren Größe in bis zu einer Woche auf. Eine Ausnahme bildete *Belone belone*, der mehrere Wochen anverdaut werden mußte. Im Normalfall hatte das Trypsin die Schuppen-Verbindung zum Körper in zwei Tagen anverdaut. Diese konnten nun abgetragen werden, um ein besseres Eindringen des Enzyms in das Tier zu gewährleisten. Nach fünf Tagen wurde die Trypsin-Lösung erneuert. Nach der Verdauung folgte das Anfärben der Knochen. Dazu lagen die Tiere für 1-2 Tage in einer 0,5 % Kaliumhydroxid-Lösung, zu der eine Spatelspitze Alizerinrot gegeben wurde. Nach dem Protokoll von Song & Parenti (1995) wurde an dieser Stelle - ohne Erfolg - versucht, die Nerven der Fische mit Sudan Black B schwarz anzufärben. Für die Überführung in Glycerin wurden die Tiere dann in einer aufsteigenden Reihe zunächst im 3 : 1 Verhältnis in eine 0,5 % KOH : Glycerin-Lösung gelegt. Es folgten im täglichen Wechsel die Konzentrationen 1 : 1 und 1 : 3. Zuletzt wurde das Tier zur Aufbewahrung in reines Glycerin gelegt und gegen Pilzbefall mit einem Thymolkristall versehen.

2.7. 3D-Rekonstruktion

Von *Oryzias latipes* wurde eine dreidimensionale Rekonstruktion angefertigt. Die Alignierung der digitalisierten Schnittserie erfolgte mit dem Programm Autoaligner 2.0[®] (BITPLANE, 2002). Aus technischen Gründen war es notwendig, die farbigen JPEG-Bilddateien in etwa 1 MB große graustufige TIFF-Formate umzuwandeln. Die so alignierte Schnittserie konnte dann mit dem 3D-Programm Imaris 4.2[®] (BITPLANE, 2004) weiter bearbeitet werden. Durch die Umwandlung der Bildformate waren die Auflösung und die Kontraste der Schnitte reduziert.

Die Leistung des Rechners (Duell Workstation PWS 370 Intel[®] Pentium[®] 4 CPU, 3.00 GHz, 2.99 GHz, 3 GB RAM; Windows XP Pro, Version 2002 SP2) und die Imaris-Version erlaubten es nur, 250 Schnitte zu verarbeiten. So wurde jeder zweite Schnitt von *Oryzias latipes* vom ersten Schnitt (Spitze des Dentale) bis zum Operculare verwendet. Am Computer wurden die morphologischen Strukturen in den Schnitten identifiziert und zu einzelnen Elementen zusammengefaßt.

Jedes einzelne dreidimensionale Punkte-Element bezeichnet ein morphologisches Element (Abb. 6) und wurde als IMX-Datei abgespeichert. Über jedes Punkte-Element wurde eine Oberfläche projiziert (Abb. 7) und dann als IV-Dateien (inventor) gespeichert. Je nach untersuchter Kopffregion konnten nun verschiedene IV-Dateien zusammengefügt und die morphologischen Strukturen wie in einem dreidimensionalen Puzzle zusammengesetzt werden (Abb.

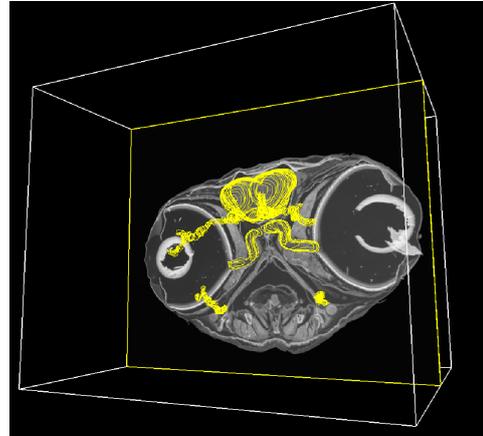


Abb. 6: *Oryzias latipes* - Vektorpunkte bilden im Raum die Struktur des Nervensystems nach, zum Größenvergleich wurde der Schnitt Nr. 286 in die Punktwolke eingefügt. Abgespeichert als IMX-Datei.

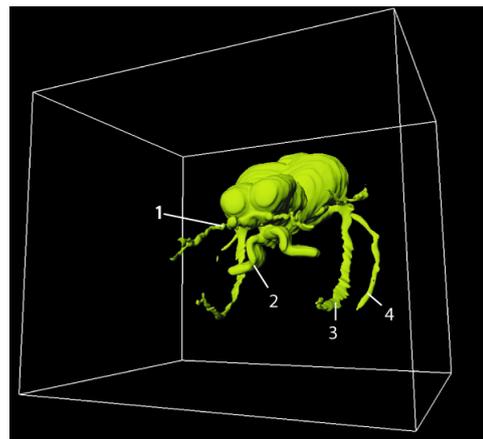


Abb. 7: *Oryzias latipes* - Über die Vektorpunkte des Nervensystems im Raum wurde eine Oberfläche gelegt. Abgespeichert als IV-Datei. 1: Bulbus olfactorius, 2: Tractus opticus, 3: Truncus maxillaris infraorbitalis trigemini, 4: Nervus hyomandibularis facialis

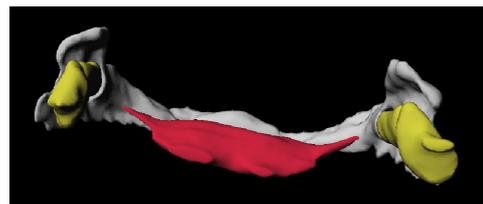


Abb. 8: *Oryzias latipes* - Zusammengefügte IV-Dateien. Blick von caudal: Das Dentale (grau), der Cartilago Meckeli (gelb) und der M. intermandibularis (rot) sind dargestellt.

8). Da es bisher keine Konvention für die Farbgestaltung dreidimensionaler Organelemente bei Vertebraten gibt, wurden bei *Oryzias latipes* die Knochen gelbgrau, die Muskeln rot, das Nervensystem gelb (Abb. 7), die Ligamenti weißgrau und die Knorpel mattgelb angefärbt. Der vorliegenden Arbeit ist eine CD-Rom beigelegt (vgl. Kapitel 12.), auf der sich fünf Videos der Rekonstruktion mit 15 Bildern / Sekunde (Erläuterung siehe Kapitel 3.5.; Tabelle 2) und eine interaktive Animation (Quicktime-VR) befinden .

2.8. Kodierung der Merkmale

Die Merkmalsmatrix wurde im Programm winclada 10.00.08 (Nixon, 2002) erstellt. Die verschiedenen Merkmalszustände wurden ungewichtet, ungeordnet und ohne Interpretation der Lesrichtung mit 0 oder 1 (etc.) kodiert (Kapitel 4.1.; Anhang 9.4.). Es wurden für die Kodierung nur Merkmale adulter Tiere ausgewählt.

2.9. Character Mapping

Es werden drei alternative Hypothesen zu den Verwandtschaftsbeziehungen der Beloniformes diskutiert (Rosen, 1964; Rosen & Parenti, 1981; Lovejoy *et al.*, 2004 - vgl. Kapitel 1. 4.: Abb. 2 bis 4). Um zu testen, durch welche der hier untersuchten Merkmale sie jeweils unterstützt werden, wurde das Verfahren des *Character Mapping* angewandt. Mit dem Programm winclada 10.00.08 (Nixon, 2002) wurden dabei die in der Matrix (Anhang 9.4.) kodierten Merkmale (*Characters*) und Merkmalszustände (*Character States*) auf die drei Verwandtschaftshypothesen (zur Vereinfachung: die drei Topologien) projiziert. Mit dem *move-branch* Modus konnten die Äste entsprechend der Topologien von angeordnet werden. Die Merkmalsverteilung für jedes *Mapping* folgt dem Prinzip der Parsimonie.

2.10. Terminologie

Ein Muskel ist durch einen eigenen Ursprung, Muskelbauch und Ansatz definiert. Die vorliegende Arbeit folgt der Nomenklatur Winterbottoms (1974). Demnach befindet sich der Ursprung eines Muskels auf einem festen Knochen (*punctum fixum*). Der Ansatz eines Muskels hingegen befindet sich auf einem beweglichen Knochen (*punctum mobile*) (Abb. 9A).

Bei einigen Muskeln sind das *punctum fixum* und das *punctum mobile* nicht klar zu unterscheiden. In solchen Fällen wird eine spezifische Definition vorgenommen (vgl. Kapitel 3.5. *Oryzias latipes*: Ursprung und Ansatz des M. levator arcus palatini). Sind zwei bewegliche Elemente verbunden, wie beispielsweise beim M. protractor hyoidei, hat der Muskel posterior, am Ceratohyale, seinen Ursprung und anterior, am Dentale, seinen Ansatz (Abb. 9B).

Muskelsektionen (Abb. 9C) sind separate Muskeln eines mit hoher Wahrscheinlichkeit homologen Komplexes mit jeweils eigenem Ursprung, Muskelbauch und Ansatz. Sie unterscheiden sich vor allem in ihrem Ansatz und ihrer Funktion. Der Begriff Sektion wird auf Teile des M. adductor mandibulae angewandt, die aus einem ursprünglichen Muskel in separate Muskeln (Sektionen) differenziert wurden (Vetter, 1878; Winterbottom, 1974). So gibt es bei den Atherinomorpha eine externe Sektion (A1), die ihren Ursprung lateral am Suspensorium hat, rostrad zieht und am Oberkiefer ansetzt. Sie hat die Funktion, den Oberkiefer zu bewegen (vgl. Kapitel 1.4.).

Medial der externen Sektion des M. adductor mandibulae (A1) liegt bei den Atherinomorpha eine interne Sektion. Sie ist mit hoher Wahrscheinlichkeit das Verschmelzungsprodukt zweier Muskeln (A2 und A3) und wird daher A2/3 genannt (Allis, 1903; Gosline, 1989). Die interne Sektion (A2/3) hat ihren Ursprung ebenfalls lateral am Suspensorium. Sie setzt jedoch am Unterkiefer an, den sie auch bewegt.

Eine Muskelportion (Abb. 9F) hat einen eigenen Ursprung, Muskelbauch und Ansatz. Sie ist jedoch mit hoher Wahrscheinlichkeit sekundär von einem anderen Muskel abgegliedert. Nach ihm wird sie auch benannt. Je nach „Abgliederungsgrad“ kann der Ursprung oder der Ansatz einer Portion noch der offerierende Muskel selbst sein. In diesem Fall sind der Muskel und die Muskelportion durch eine Aponeurose verbunden.

Muskelköpfe (Abb. 9D und 9E) bezeichnen separate Gruppen von Muskelfasern, die voneinander getrennte *Ursprünge* besitzen. Sie vereinigen sich zu einem gemeinsamen Muskelbauch. Dem entsprechend kann sich ein Muskel auch in mehrere Köpfe auftrennen, die dann

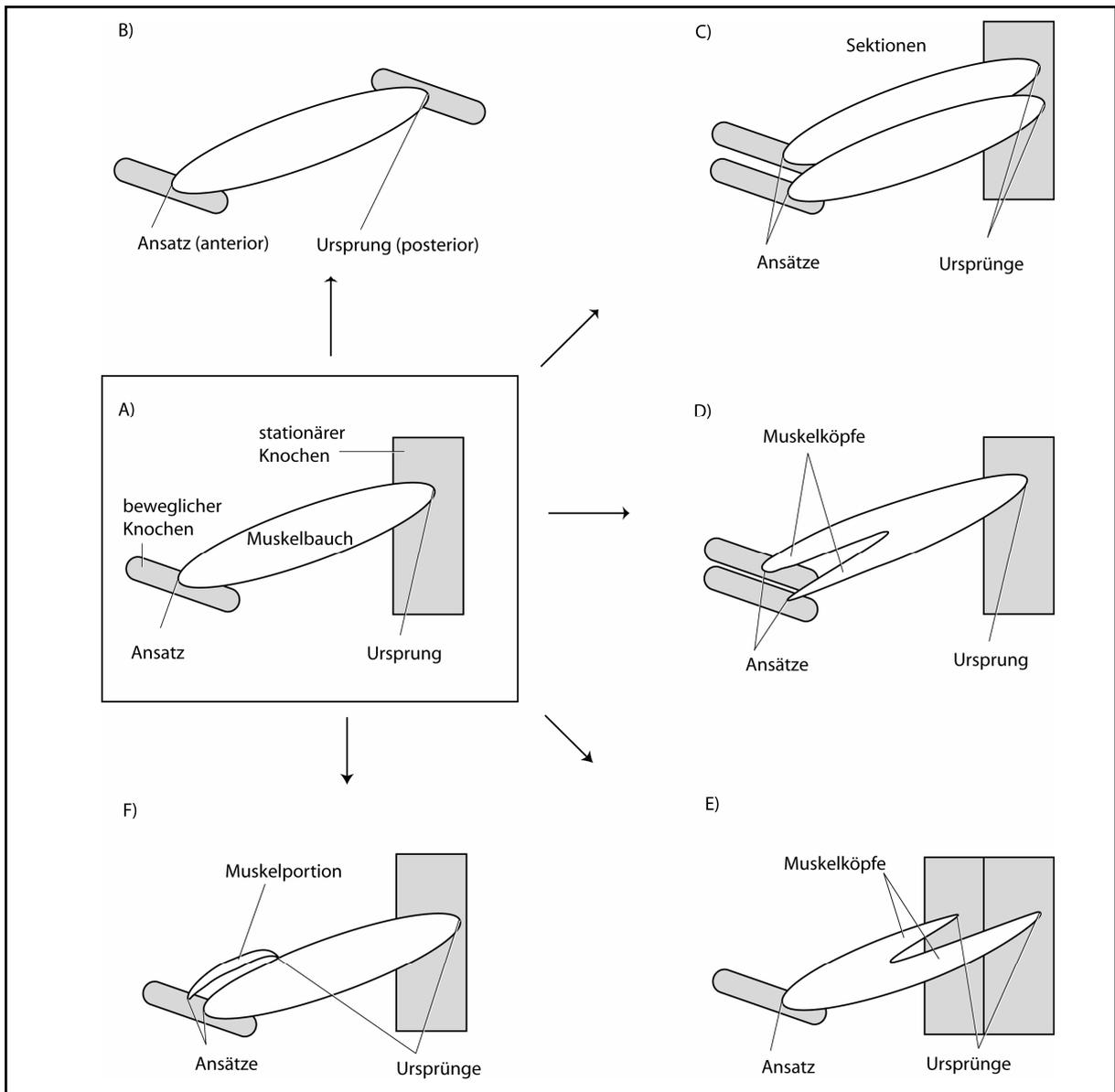


Abb. 9: Schema zur Terminologie der Muskelverläufe - A) einfachster Zustand mit einem Ursprung des Muskels an einem stationären Knochen, einem Muskelbauch und einem Ansatz an einem beweglichen Knochen - B) Muskel setzt an zwei beweglichen Knochen an - C) Muskelsektionen mit unterschiedlichen Ursprüngen, Muskelbäuchen und Ansätzen stammen phylogenetisch und ontogenetisch wohl aus einem ursprünglichen Muskel (1A) - D) Muskel mit einem Ursprung und zwei Muskelköpfen, die je einen eigenen Ansatz aufweisen, E) Muskel mit zwei Ursprüngen, die durch zwei Muskelköpfe realisiert werden: diese vereinigen sich zu einem Muskelbauch, der einen Ansatz besitzt - F) eine Muskelportion, die sich von einem Muskel abgliedert hat: sie hat hier einen eigenen Ansatz, der Ursprung ist mit dem offerierenden Muskel verbunden

unterschiedliche *Ansätze* aufweisen.

Winterbottom (1974) unterscheidet die Köpfe der internen Sektion des *M. adductor mandibulae* in einen dorsal liegenden $A2\alpha$ und einen ventral liegenden $A2\beta$. Bei den untersuchten Atherinomorpha weisen die bis zu drei Köpfe des $A2/3$ eine andere Lagebeziehung auf. Da die Homologie zu den Muskelköpfen *sensu* Winterbottom nicht eindeutig ist, werden diese

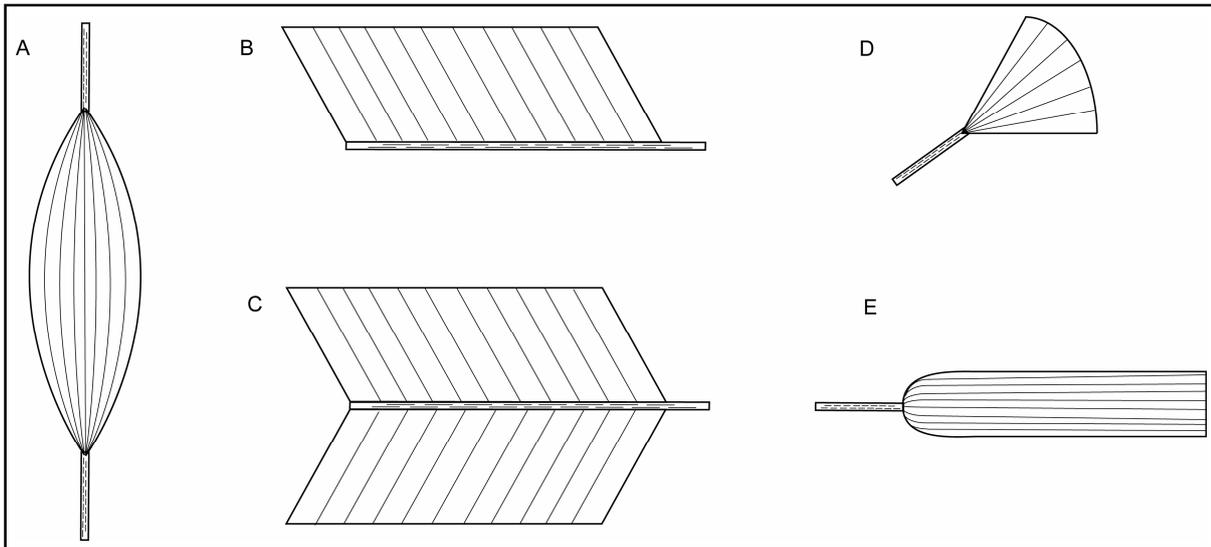


Abb. 10: Muskeltypen - A) spindelförmiger Muskel, B) einfach gefiederter Muskel, C) doppelt gefiederter Muskel, D) fächerförmiger Muskel, E) parallelfaseriger Muskel - Erläuterungen siehe Text

hier abweichend nach ihrer relativen Position zueinander benannt. Es werden der laterale (A2/3, lateral), der mediale (A2/3, medial) und der intermediäre Kopf (A2/3, intermediär) unterschieden. Der intermediäre Kopf lagert sich zwischen den anderen beiden Köpfen an.

Folgende Muskeltypen werden unterschieden:

- A) Der spindelförmige Muskel (Abb. 10A): Der Muskelbauch geht an Ursprung und Ansatz in eine Sehne über.
- B) Einfach gefiederter Muskel (Abb. 10B): Die Fasern inserieren einseitig an einer Ursprungs- oder Ansatzsehne.
- C) Doppelt gefiederter Muskel (Abb. 10C): Die Fasern inserieren an beiden Seiten der Ursprungs- oder Ansatzsehne.
- D) Fächerförmiger Muskel (Abb. 10D): Der Muskel zeigt in seinem Verlauf eine deutliche Änderung seiner flächigen Ausdehnung. Die Fasern können sich vereinigen, um gemeinsam in eine Ursprungs- oder Ansatzsehne überzugehen.
- E) Parallelfaseriger Muskel (Abb. 10E): Der Muskel zeigt in seinem Verlauf keine deutliche Änderung seiner Mächtigkeit. Die Fasern können sich vereinigen, um gemeinsam in eine Ursprungs- oder Ansatzsehne überzugehen.

Für die primäre Homologiehypothese wurden die Muskeln, Sektionen und Köpfe in erster Linie auf das Kriterium der Lage (Ursprung, Ansatz, Relation zu anderen Strukturen sowie der Innervation überprüft (Remane, 1950). Insbesondere bei kleinen Arten und bei lang fi-

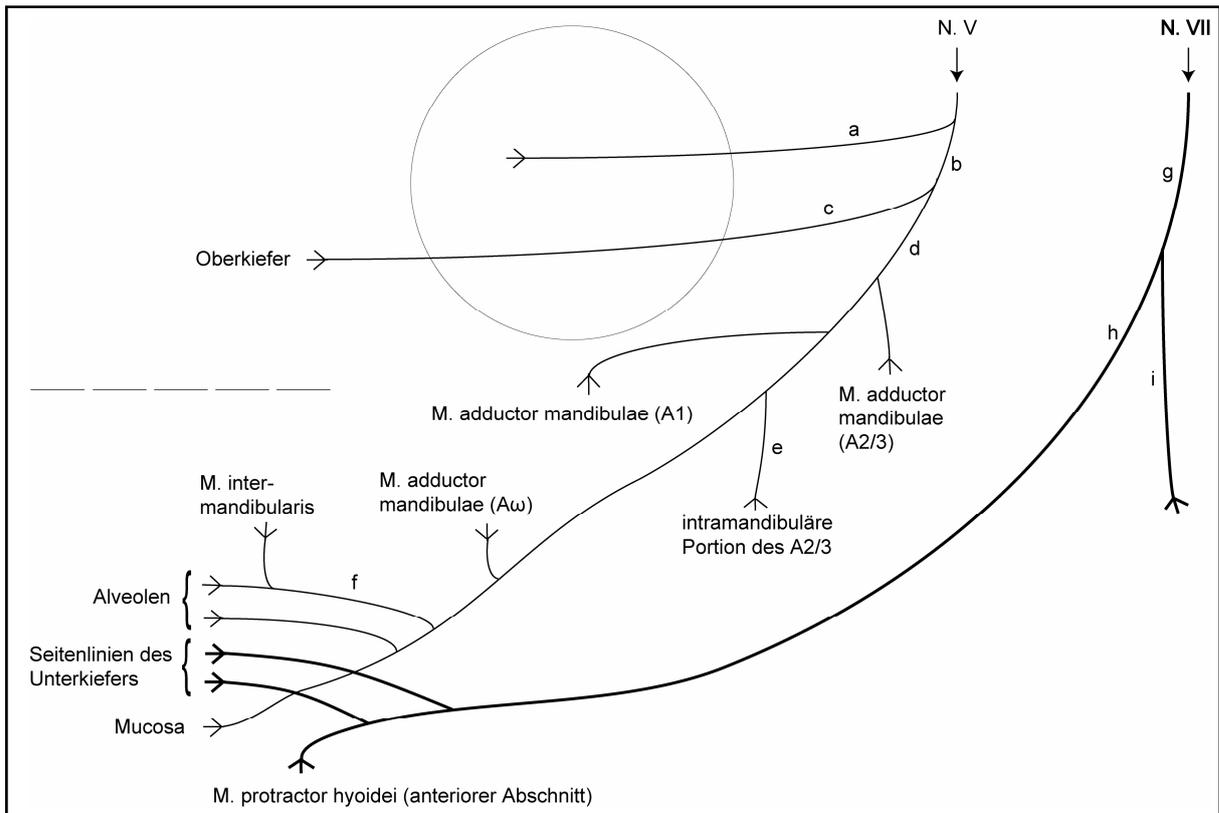


Abb. 11: Schema zum Verlauf wichtiger Äste des N. trigeminus (N. V) und des N. facialis (N. VII), sowie wichtiger Innervationsgebiete nach Holje *et al.* (1986) - Artsspezifische Abweichungen sind möglich. Kreis: Auge; Gestrichelte Linie: Maulspalte; a: Truncus maxillaris supraorbitalis trigemini; b: Truncus maxillaris infraorbitalis trigemini; c: Ramus maxillaris trigemini; d: Ramus mandibularis trigemini; e: Ramus mandibularis trigemini; f: Ramus alveolaris trigemini; g: N. hyomandibularis facialis; h: Ramus mandibularis facialis; i: Ramus hyoideus facialis

xiertem Museumsmaterial war es allerdings nicht möglich, den Nervenverlauf präparatorisch detailliert darzustellen. Auch in den Schnittserien mit Azan-Färbung konnten periphere Nerven kaum identifiziert werden.

Die Bezeichnung der osteologischen Elemente richtet sich nach Weitzman (1962) mit den Veränderungen nach Nelson (1973) und Vari (1989). Danach werden für die posterioren Elemente des Unterkiefers die Bezeichnungen Anguloarticulare (statt Angulare) und Retroarticulare (statt Articulare) verwendet. Der dorsad aufragende Teil des Anguloarticulare wird in Anlehnung an Karrer (1967) Proc. primordialis anguloarticularis genannt. Der caudad weisende dorsale Fortsatz des Dentale wird Proc. coronoideus dentalis genannt. Der laterad weisende Abschnitt des Hyomandibulare wird hier als Proc. lateralis hyomandibularis definiert. Das Quadratum ist ein flächiger Knochen. Er kann einen ventralen, caudad weisende Fortsatz besitzen, der Proc. caudalis quadrati genannt wird.

Das Praeoperculare besteht aus einem horizontalen und einem vertikalen Ast. Im Winkel

zwischen den Ästen befindet sich die *Fläche* des Praeoperculare, die leicht nach medial ausgerichtet sein kann.

Der Knochen am anterodorsalen Ende des Suspensorium wird nach Weitzman (1962) als Palatinum bezeichnet. Das Knochenelement, das posterior des Palatinum, posterodorsal des Ectopterygoid und anterior des Metapterygoid liegt, wird hier als Mesopterygoid (statt Endopterygoid oder Entopterygoid) bezeichnet. In Anlehnung an Tigano & Parenti (1988) wird die Ethmoidalregion in zwei Hauptregionen untergliedert. Das Mesethmoid wird trotz verschiedener Verknöcherungszentren vereinfacht als knorpelige Einheit dargestellt. Bei der 3D-Rekonstruktion von *Oryzias latipes* wurde zusätzlich das Lateralethmoid in die knorpelige Ethmoidalregion integriert, da die Differenzierung bei den Schnitten nicht eindeutig festgestellt werden konnte. Hingegen wurde bei den morphologischen Beschreibungen das Lateralethmoid stets als eigener Knochen aufgefaßt.

Die Beschreibung des Nervensystems folgt der Arbeit von Holje *et al.* (1986) (Abb. 11). Sekundär verzweigende Nerven erhalten eine deskriptive Nomenklatur.

Als Ligamenti werden feste bindegewebige Strukturen zwischen Knochenelementen definiert, die gegeneinander beweglich sind. Das kräftige Bindegewebe zwischen dem unbeweglichen Nasale oder dem Lacrimale zu anderen Knochen wird daher nicht als Ligament bezeichnet.

Die „Primordialmembran“ ist ursprünglich zwischen der Sehne des A1 zum Maxillare, dem Oberkiefer und dem Unterkiefer gespannt (Gosline, 1986). Der ventrale, ligamentöse Teil der Membran, das Primordiallygament, wird hier in Anlehnung an Gosline (1986) mit dem Lig. maxillo-anguloarticulare homologisiert. Die bindegewebige, teils ligamentöse Struktur, die sich aus dem Bereich zwischen Primordiallygament und der Sehne des A1 ableitet, wird hier deskriptiv als ‚Bindegewebe zwischen Anguloarticulare und dem Lacrimale‘ definiert.

3. Morphologie der Kiefermuskulatur mit Aspekten der äußeren

Morphologie, Osteologie und des Nervenverlaufs

3.1. *Perca fluviatilis* (Perciformes, Percidae)

Eine ausführliche Beschreibung des Kopfskelettes, der Kopfmuskulatur und der Bänder von *Perca fluviatilis* findet sich in der Arbeit von Osse (1969). Hier werden die Strukturen mit ihren Merkmalen stichpunktartig aufgrund eigener Beobachtungen zusammengefaßt und ergänzt (Tabelle 1). Für die späteren morphologischen Beschreibungen dieser Arbeit werden die morphologischen Elemente in der gleichen Reihenfolge wie in Tabelle 1 aufgeführt und ggf. ergänzt.

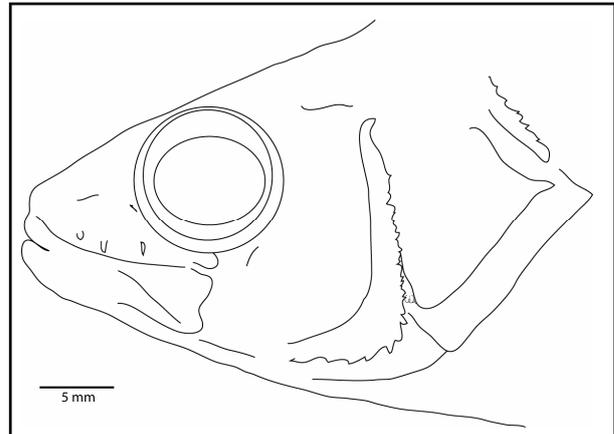


Abb. 12: *Perca fluviatilis* - Lateralansicht des Kopfes. Metrische Daten siehe Anhang 9.3. Auflösung: 0,6 x 10.

Tabelle 1: *Perca fluviatilis* - Morphologische Elemente und deren Merkmale: A) Äußere Morphologie, B) Osteologie, C) Ligamente, D) Bindegewebestrukturen, E) Myologie und F) Nerven

A) Äußere Morphologie (vgl. Abb. 12 und Anhang 9.2: Abb. 95).	Merkmale
Körperform	Oval, hochrückig, caudad verjüngend
Flossenauffälligkeiten	Besitz zweier Rückenflossen, Caudalflosse zweilobig
Augen	Lateral stehend, kleine Augen im Verhältnis zur Pectoralhöhe (Anhang 9.3.: Höhe oberhalb plus unterhalb von Meßpunkt 14)
Mundöffnung, Verlauf der Mundspalte	Endständig, leicht caudad abfallend
B) Osteologie (v.a. Abb. 13 und 14)	
Frontale	anterior knapp bis vor das Auge, posterior nicht weit hinter das Auge
Nasale	Liegt anteroventral des Frontale
Lacrimale	Ventrolateral des Nasale, flächiger Knochen mit starker anteroposteriorer Ausdehnung
Praemaxillare und Maxillare	Beide Knochen ventromedial vom Lacrimale, das flächige Maxillare befindet sich posterior an der Lateralseite des schmalen Praemaxillare

Fortführung auf der nächsten Seite

Fortführung der Tabelle 1 (siehe vorangehende Seite):

Lateralethmoid	Anterior des Auges, von lateral nur als schmaler Knochen zu erkennen
Dermosphenoticum	Vorhanden, posterodorsal des Auges
Autosphenoticum	Dorsomedial vom Dermosphenoticum, mit seinem posterioren Abschnitt zu erkennen
Sphenoticum	Ventral vom Frontale, posterior des Auges, von lateral nicht erkennbar
Pteroticum	Deutlich als schmaler Knochen mit anteroposteriörer Ausdehnung posteroventral vom Frontale erkennbar
Operculareform	Caudad zugespitzt, ein Viertel der Pectoralhöhe hoch
Weitere Auffälligkeiten	Fünf Circumorbitalia verschiedener Größe ventral und posterior des Auges, befinden sich zwischen der posterioren Kante des Lacrimale und der ventralen Kante des Dermosphenoticum
C) Ligamente (v.a. Abb. 13 und 14)	
Merkmale	
Lig. praemaxillo-maxillare - (bei Osse: Band XV)	Flächiges Band zwischen: <ul style="list-style-type: none"> • Medialeseite des posterioren Bereiches vom Praemaxillare • ventraler Rand der posterioren Maxillare-Hälfte
Lig. praemaxillo-frontale	Flächiges Band zwischen: <ul style="list-style-type: none"> • anterodorsaler Rand des dorsalen Praemaxillare-Astes • anteriorer Rand des Frontale
Lig. palato-praemaxillare (siehe auch Abb. 16) - (bei Osse: Band VI)	Dünnes Band, zwischen: <ul style="list-style-type: none"> • anterodorsale Lateralseite des Palatinum • posteriorer Bereich an der Lateralseite des dorsalen Praemaxillare-Astes
Lig. maxillo-dentale - (nach Osse: Band VIII)	Flächiges Band, zwischen: <ul style="list-style-type: none"> • dorsolateraler Rand des Dentale, wobei dessen anteriore Spitze nicht mit eingebunden ist • Medialeseite der posterioren Maxillare-Hälfte
Lig. maxillo-anguloarticulare - (bei Osse: Band VII)	Dünnes, langes Band, zwischen: <ul style="list-style-type: none"> • posteriorer Bereich an der Lateralseite des Anguloarticulare • anterior sowie lateral im anterodorsalen Bereich des Maxillare <p>Ist von Höhe des posterioren Maxillare-Bereich bis zum Ansatz am Maxillare mit der Sehne des M. adductor mandibulae (A1) bindegewebig verbunden</p>
Lig. mandibulo-interoperculare - (siehe Abb. 15 und 16) - (bei Osse: Band XXVI)	Kurzes, kräftiges Band, zwischen: <ul style="list-style-type: none"> • caudad weisenden Spitze des Anguloarticulare • rostrad weisenden Spitze des Interoperculare
Lig. mesopterygoido-lateralethmoid	Dünnes, langes Band, zwischen: <ul style="list-style-type: none"> • anterodorsaler Bereich des Mesopterygoid • posterior im Medialbereich an der Lateralseite des Lateralethmoid
Lig. parasphenoido-suspensorium - (Abb. 13 bis 16) - (bei Osse: Bänder XVII und XVIII)	Keine Differenzierung in zwei Bänder erkennbar, flächig, zwischen: <ul style="list-style-type: none"> • ventrolateraler Rand des Parasphenoid • dorsaler Rand des Suspensorium

Fortführung auf der übernächsten Seite

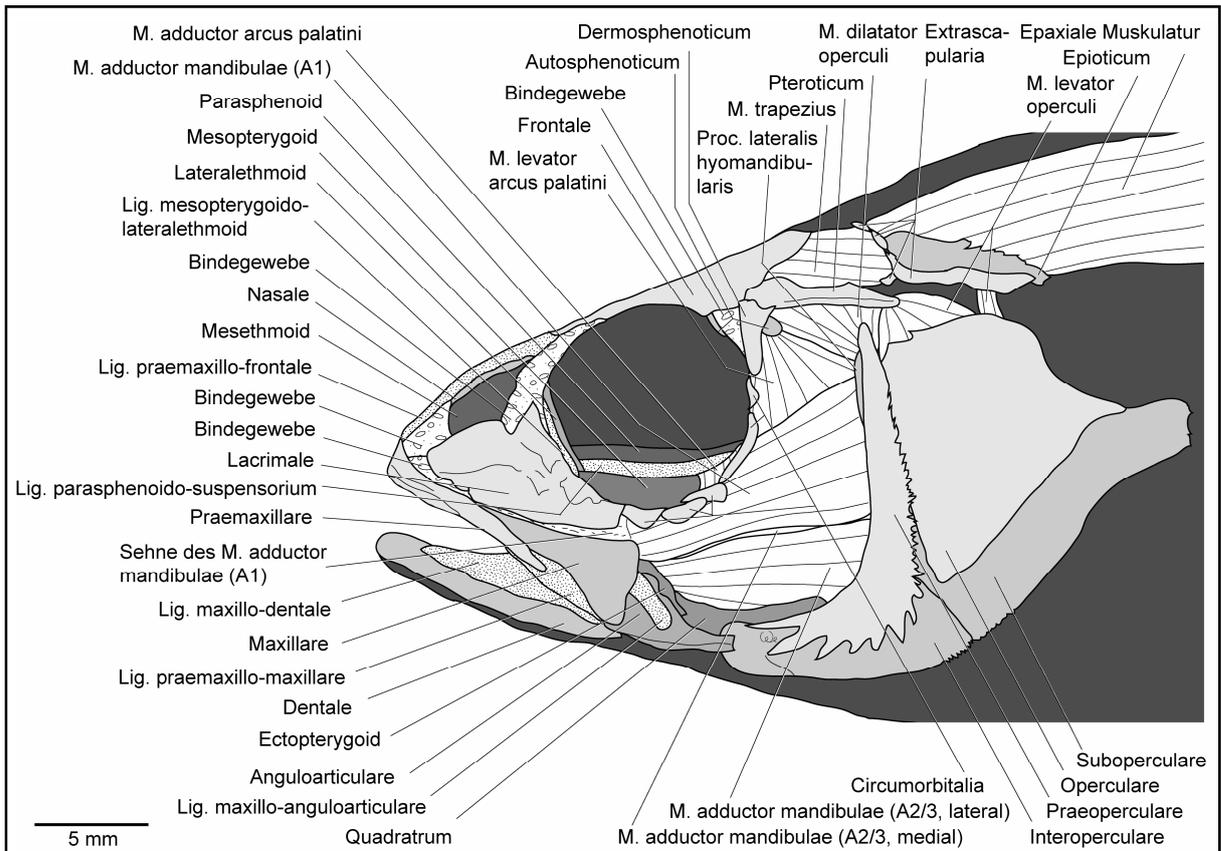


Abb. 13: *Perca fluviatilis* - Lateralansicht des Kopfes. Das Integument und das Auge wurden entfernt. Auflösung: 0,6 x 10.

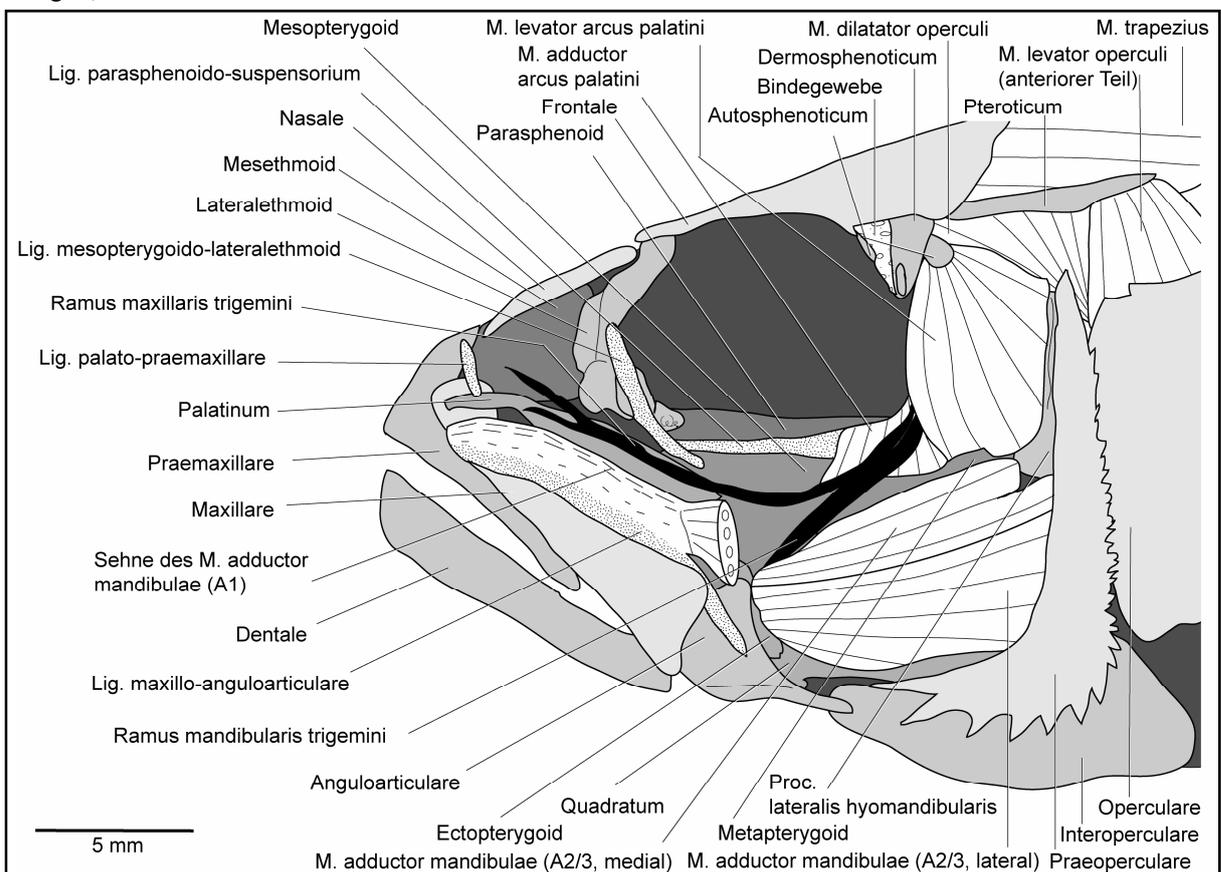


Abb. 14: *Perca fluviatilis* - Lateralansicht des Kopfes. Die externe Sektion des M. adductor mandibulae (A1) und das Lacrimale mit seinem Bindegewebe wurden entfernt. Auflösung: 0,8 x 10.

Fortführung der Tabelle 1 (siehe zwei Seiten vorher):

D) Bindegewebsstrukturen, Nr. - (Abb. 12)	Merkmale
1	zwischen <ul style="list-style-type: none"> • anteriorer Bereich an der Medialseite des Lacrimale • anterodorsalem Bereich des Praemaxillare
2	zwischen <ul style="list-style-type: none"> • anterodorsalem Bereich an der Medialseite des Lacrimale • Lateralbereich des dorsalen Praemaxillare-Astes • anteriorer Bereich an der Lateralseite des Nasale
3 (bei Osse: Bindegewebs-element III)	zwischen <ul style="list-style-type: none"> • dorsaler Bereich an der Medialseite des Lacrimale • anterolateralem Rand des Frontale
4	Flächiges Bindegewebe zwischen: <ul style="list-style-type: none"> • ventralem Abschnitt vom Frontale, posterior vom Auge • Anterior an der Lateralseite des Dermosphenticum
E) Myologie	
Externe Sektion des M. adductor mandibulae (A1) - (Abb. 13 und 14)	<ul style="list-style-type: none"> • <u>Ursprung</u>: direkt, jeweils anterior am mittleren Drittel vom vertikalen Praeoperculare-Ast und an der ventralen Hälfte des Proc. lateralis hyomandibularis • <u>Verlauf</u>: rostroventrad, parallelfaserig, kaum verjüngend, auf Höhe des Anguloarticulare in eine Sehne übergehend • <u>Ansatz</u>: über eine Sehne lateral im anterodorsalen Bereich des Maxillare
Interne Sektion des M. adductor mandibulae (A2/3) - (Abb. 12 und 13)	<ul style="list-style-type: none"> • Zweiköpfig, der mediale A2/3-Kopf liegt dorsal des lateralen und wird von lateral fast völlig vom A1 bedeckt, die Köpfe sind gleichmächtig kräftig • Lateraler Kopf (A2/3, lateral), [bei Osse (1969) A2 genannt] <ul style="list-style-type: none"> - <u>Ursprung</u>: direkt, anterior am ventralen Drittel des Praeoperculare-Astes, anteroventral am Proc. lateralis hyomandibularis und dorsal auf der Lateralseite des Proc. caudalis quadrati - <u>Verlauf</u>: rostrad, parallelfaserig • Medialer Kopf (A2/3, medial), [bei Osse (1969) A3 genannt] <ul style="list-style-type: none"> - <u>Ursprung</u>: direkt, jeweils lateral am Hyomandibulare, am Metapterygoid und am Symplecticum, anterior am Proc. lateralis hyomandibularis - <u>Verlauf</u>: rostroventrad, parallelfaserig • Der A2/3 geht in eine breite Sehne über, die teilweise mit der Sehne des Aω verbunden ist.
Intramandibuläre Portion des A2/3 - (Abb. 16) - (bei Osse A ω genannt)	<ul style="list-style-type: none"> • <u>Ursprung</u>: Sehne des A2/3, wenige Fasern • <u>Verlauf</u>: kurze Fasern, die anteroventrad ziehen • <u>Ansatz</u>: medial am Anguloarticulare
Intramandibulärer M. adductor mandibulae (A ω) - (Abb. 16) - (bei Osse als Teil seines A ω definiert)	<ul style="list-style-type: none"> • <u>Ursprung</u>: als Sehne, anterior an der Medialseite des horizontalen Praeoperculare-Ast und zu einem geringen Teil medial am mittleren Bereich des horizontalen Quadratum-Astes; mit wenigen Fasern: Ursprung an der Sehne des A2/3 • <u>Verlauf</u>: rostrad, doppelt gefiedert • <u>Ansatz</u>: direkt und flächig, an der Medialseite des Dentale, anterior an der Medialseite des Anguloarticulare und medial am Cartilago Meckeli
M. intermandibularis - (Abb. 16)	<ul style="list-style-type: none"> • <u>Ursprünge</u>: direkt an der Medialseite der Dentalia, parallelfaserig • <u>Verlauf</u>: beidseitig mediad, Querschnitt dickbauchig oval (= maximal zweimal so breit wie hoch)

Fortführung auf der übernächsten Seite

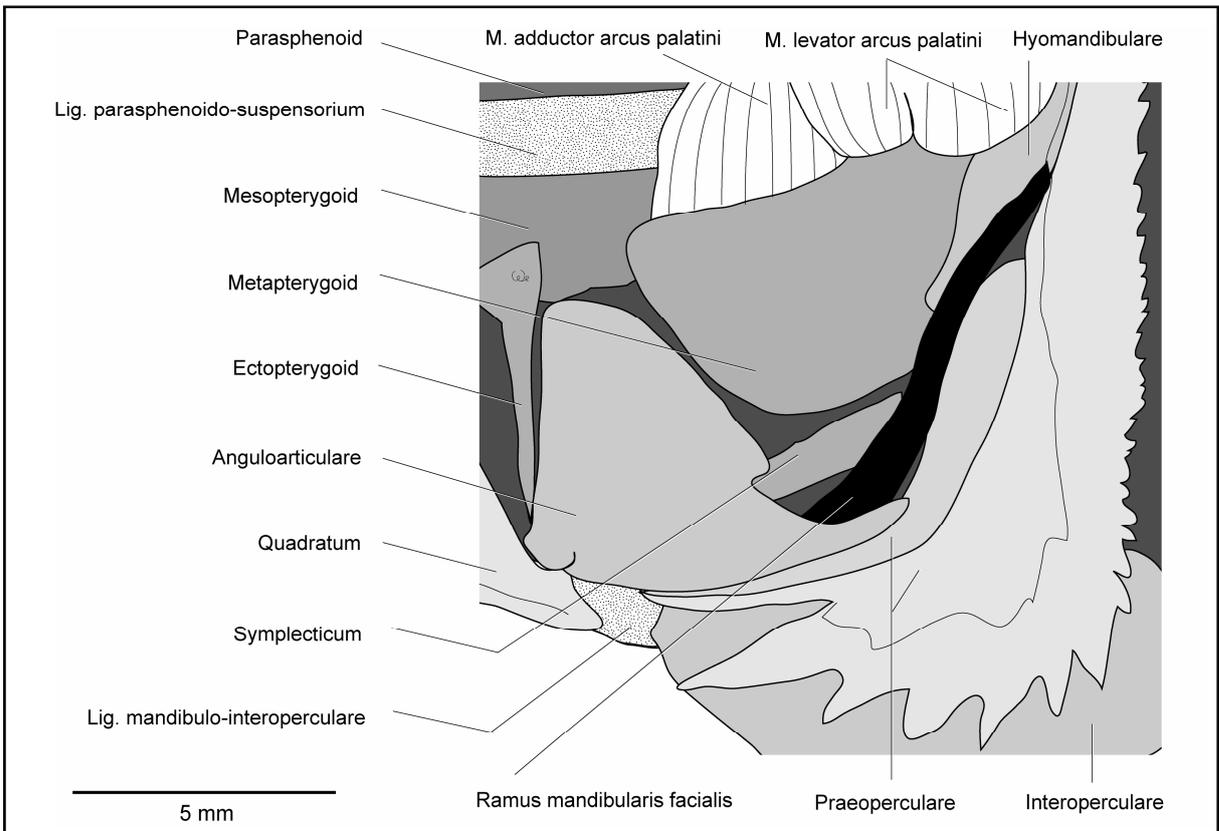


Abb. 15: *Perca fluviatilis* - Ansicht des posterioren Suspensorium. Der M. adductor mandibulae (A1 und A2/3) wurde entfernt. Auflösung: 1,6 x 10.

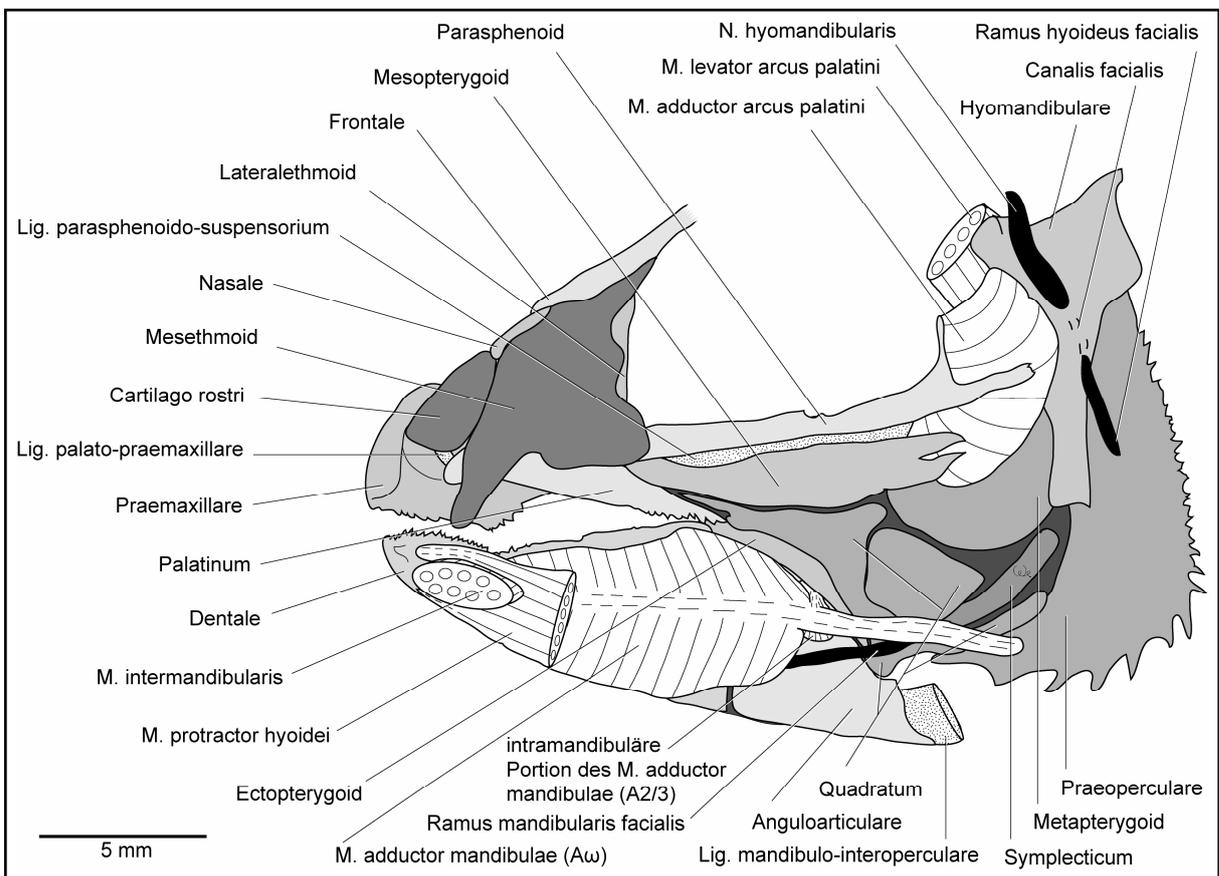


Abb. 16: *Perca fluviatilis* - Medialansicht des Kiefers und des Suspensorium. Auflösung: 0,8 x 10.

Fortführung der Tabelle 1 (siehe zwei Seiten vorher):

M. protractor hyoidei (Abb. 16)	<ul style="list-style-type: none"> • <u>Ursprung</u>: lateral am Ceratohyale • <u>Verlauf</u>: rostrad, parallelfaserig, Ø: so hoch wie breit • <u>Ansätze</u>: am Dentale sehnig, dorsal und ventral des M. intermandibularis
M. adductor arcus palatini (Abb. 13 bis 16)	<ul style="list-style-type: none"> • <u>Ursprung</u>: direkt, im posterioren Bereich des Parasphenoid (Lateralseite) • <u>Verlauf</u>: ventrad und rostroventrad, kaum verbreiternd • <u>Ansatz</u>: direkt, an der Dorsalkante des Metapterygoid und posterior an der Lateralseite des Mesopterygoid
M. levator arcus palatini (Abb. 13 bis 16)	<ul style="list-style-type: none"> • <u>Ursprung</u>: schmal und direkt, am Autosphenoticum und mit einigen Fasern am Sphenoticum • <u>Verlauf</u>: leicht caudoventrad, fächerförmig verbreiternd • <u>Ansatz</u>: breit und direkt, anterior am Proc. lateralis hyomandibularis, posterodorsal am Metapterygoid, anterior an Lateralseite des Hyomandibulare
M. dilatator operculi (Abb. 12 und 13)	<ul style="list-style-type: none"> • <u>Ursprung</u>: breit und direkt, posterior am Autosphenoticum und ventrolateral am Pteroticum • <u>Verlauf</u>: caudoventrad, fächerförmig verjüngend • <u>Ansatz</u>: schmal und direkt, anterodorsal an der Medialseite des Operculare
M. levator operculi (zweigeteilt bei <i>Perca fluviatilis</i>) (Abb. 12 und 13)	<ul style="list-style-type: none"> • <i>Anteriorer Abschnitt</i> <ul style="list-style-type: none"> - <u>Ursprung</u>: schmal und direkt, posteroventral am Pteroticum - <u>Verlauf</u>: leicht caudoventrad, fächerförmig erweiternd - <u>Ansatz</u>: breit und direkt, dorsal an der Medialseite des Operculare • <i>Posteriorer Abschnitt</i> <ul style="list-style-type: none"> - <u>Ursprung</u>: schmal und direkt, am posteroventralen Bereich des am weitesten ventral liegenden Extrascapulare - <u>Verlauf</u>: ventrad, parallelfaserig - <u>Ansatz</u>: schmal und direkt, posterodorsal an Medialseite des Operculare
F) Nerven (vgl. Abb. 11; Kapitel 2.10.)	Merkmale
Truncus maxillaris infraorbitalis trigemini (Ast des N. V)	<u>Verlauf</u> : Trennt sich bereits beim Austritt aus dem Neurocranium, posterior des Auges, in den Ramus maxillaris trigemini (dorsaler Ast) und den Ramus mandibularis trigemini (ventraler Ast) auf
Ramus maxillaris trigemini (Abb. 14)	<u>Verlauf lateral des M. adductor arcus palatini</u> : rostrad, dorsal des Metapterygoid, lateral des Mesopterygoid, lateral des Palatinum, spaltet sich auf Höhe des anterioren Palatinum in zwei Äste auf, die rostrad führen
Ramus mandibularis trigemini (Abb. 14)	<u>Verlauf an der Lateralseite des Suspensorium</u> : rostroventrad, lateral des Metapterygoid und Mesopterygoid, dringt zwischen Ectopterygoid, Quadratum und Mesopterygoid nach medial <u>Verlauf auf der Medialseite des Suspensorium</u> : anterior zum Unterkiefer verlaufend
N. hyomandibularis facialis (Abb. 16) (Ast des N. VII)	<u>Verlauf</u> : Dringt medial in das Hyomandibulare ein und spaltet sich im kurzen Canalis facialis in den Ramus mandibularis facialis und den Ramus hyoideus facialis auf
Ramus mandibularis facialis (Abb. 15 und 16)	<u>Verlauf auf der Lateralseite des Suspensorium</u> : tritt im anterioren Bereich an der Lateralseite des Hyomandibulare aus dem Canalis facialis, verläuft rostroventrad - dringt zwischen Quadratum, Symplecticum und Praemaxillare zur Medialseite des Suspensorium <u>Verlauf auf der Medialseite des Suspensorium</u> : zieht zunächst lateral der Ursprungssehne vom A ω rostroventrad, dann führt er medial am Anguloarticulare vorbei, um dann lateral des A ω anterior zum Dentale zu ziehen
Ramus hyoideus facialis (Abb. 16)	<u>Verlauf</u> : tritt an der Medialseite des Hyomandibulare posteroventral aus dem Canalis facialis und verläuft caudoventrad nach medial

3.2. *Rhinomugil corsula* (Mugiliformes, Mugilidae)

Die Rückenlinie von *Rhinomugil corsula* ist konkav und besitzt zwei nach caudal versetzte Rückenflossen (Anhang 9.2.: Abb. 96). Die großen Augen stehen dorso-lateral am Kopf, berühren einander aber nicht. Die Maulöffnung liegt unterständig und fällt leicht caudoventral ab (Abb. 17).

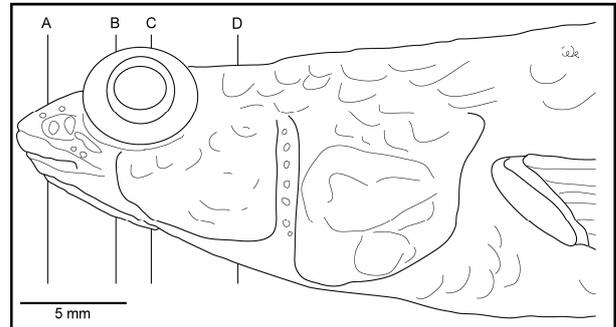


Abb. 17: *Rhinomugil corsula* - Lateralansicht des Kopfes. Metrische Daten siehe Anhang 9.3. Auflösung: 0,6 x 10; A-D: Lage der Querschnitte (Abb. 23 bis 26).

Das Frontale (Abb. 18) zieht anterior bis auf Höhe der Schnauzenspitze und berührt anterodorsal fast das Praemaxillare. Posterodorsal zieht das Frontale bis weit hinter das Auge. Das Nasale liegt anterior des Auges und ventral des Frontale. Es liegt dorsal in maximaler Entfernung vom Lacrimale. Das Lacrimale ist etwa doppelt so groß wie das Nasale und ist in anteroposteriorer Richtung ausgedehnt. Es befindet sich durch das Ausmaß des Augapfels ventral des Auges. Das Maxillare befindet sich mit über zwei Dritteln seines posterioren Bereiches medioventral des Lacrimale. Es bedeckt das Praemaxillare posterolateral. Das Lateralethmoid ist anterior des Auges nur als schmaler vertikal ausgerichteter Knochen zu erkennen. Vier Circumorbitalia liegen posteroventral des Auges. Das am weitesten ventral gelegene Circumorbitale kommt nicht mit dem Lacrimale in Berührung. Das Sphenoticum liegt posterior des Auges und ventral des Frontale. Das am weitesten dorsal gelegene Circumorbitale befindet sich ventrolateral vom Sphenoticum. Das Sphenoticum bildet anteroventral einen horizontal verlaufenden breiten Grat aus, den Proc. sphenoticus. Posterior des Sphenoticum schließt sich das Parietale an. Das Pteroticum befindet sich mit seiner anterioren Spitze posteroventral des Sphenoticum, sonst ventrolateral des Parietale. Posterior des Pteroticum befinden sich zwei Extrascapularia. Das Operculare nimmt in seiner Ausdehnung die halbe Pectoralhöhe ein (Anhang 9.3.: Höhe oberhalb plus unterhalb von Meßpunkt 14).

Zwischen der anteroventralen Kante des Maxillare und posterodorsal an der Lateralseite des Praemaxillare befindet sich das Lig. praemaxillo-maxillare. Zwischen dem dorsalen Rand der Lateralseite vom Proc. coronoideus dentalis und dem posteroventralen Bereich auf der Medialseite des stabförmigen Maxillare befindet sich das kräftig ausgebildete Lig. maxillo-

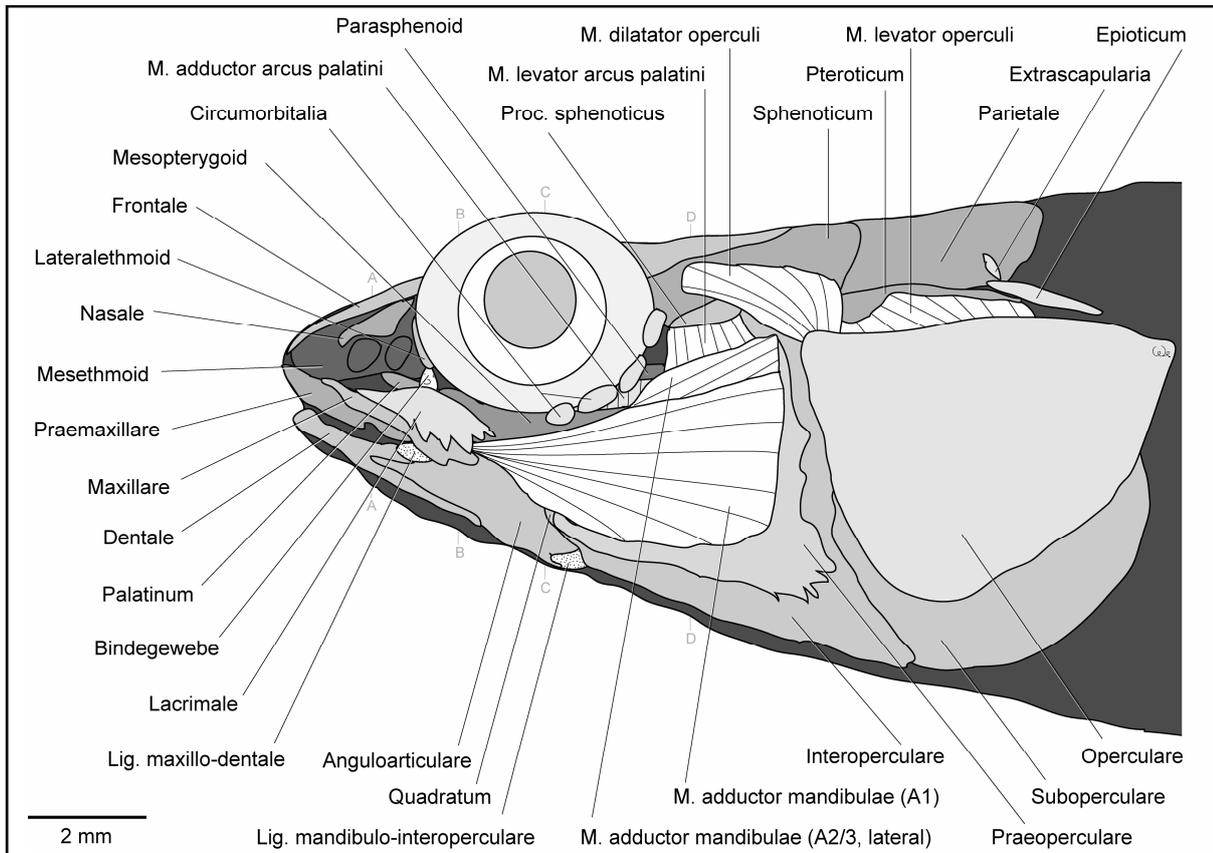


Abb. 18: *Rhinomugil corsula* - Lateralansicht des Kopfes. Das Integument wurde entfernt. Auflösung: 1,2 x 10; A-D: Lage der Querschnitte (Abb. 23 bis 26).

dentale (Abb. 18 und 19). Zwischen der anterodorsalen Spitze des Maxillare und dem anterioren Bereich des Mesethmoid befindet sich das Lig. maxillo-mesethmoidale. Es wird lateral durch das Maxillare bedeckt. Ein Band zwischen Maxillare und Anguloarticulare ist nicht vorhanden. Das Anguloarticulare ist an seiner caudad weisenden Kante mit der rostrad weisenden Kante des Interoperculare durch das kräftige Lig. mandibulo-interoperculare verbunden (Abb. 18 bis 22). Das Anguloarticulare besitzt am posterioren Ende der Lateralseite, beim Ansatz des Ligaments, eine hakenförmige laterale Erhebung (Abb. 19, nicht beschriftet).

Die Primordialmembran (Gosline, 1986) spannt sich als flächiges und teilweise kräftiges Bindegewebe zwischen der Dorsalkante des Proc. primordialis anguloarticularis, der Dorsalkante des Proc. coronoideus dentalis und der Medialseite des Lacrimale. Die Primordialmembran setzt jeweils auch an der Medialseite des posterioren Abschnittes vom Maxillare sowie vom Praemaxillare an. Ein sehr schwaches bandartiges Bindegewebe, verläuft vom posterioren Bereich der Medialseite vom Lacrimale caudoventrad. Es setzt posterior an der

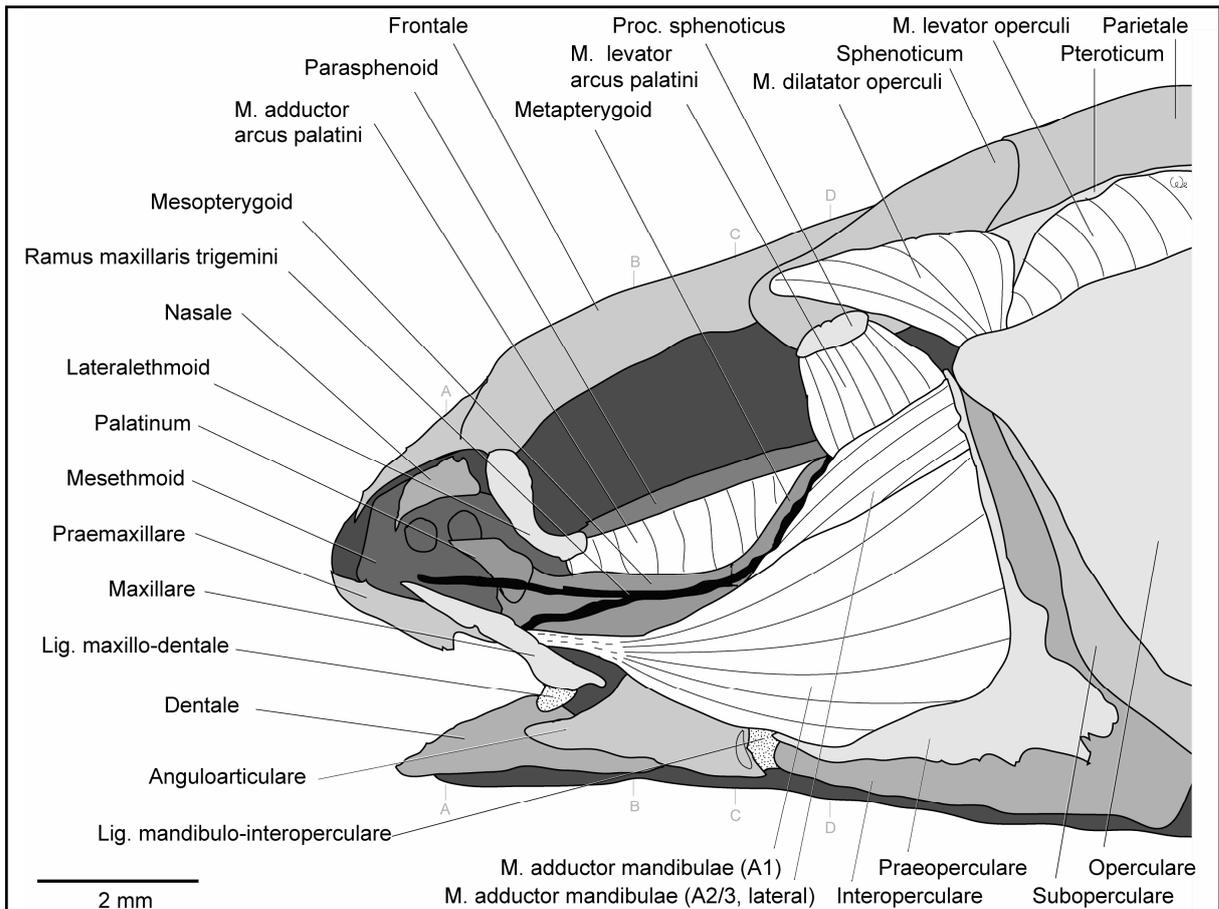


Abb. 19: *Rhinomugil corsula* - Lateralansicht des Kopfes mit geöffnetem Maul. Das Auge und das Lacrimale mit seinen Bändern wurden entfernt. Auflösung: 2,0 x 10; A-D: Lage der Querschnitte (Abb. 23 bis 26).

Lateralseite des Anguloarticulare, aber anterior des oben beschriebenen Grates, an.

Das Lateralethmoid ist an seiner ventralen Spitze über festes Bindegewebe mit dem dorsalen Bereich der Medialseite vom Lacrimale verbunden (Abb. 18).

Die externe Sektion des M. adductor mandibulae (A1) ist ein sehr dünner, fächerförmiger Muskel (Abb. 18 und 19). Ihm dienen der gesamte horizontale und drei Viertel des vertikalen Praeoperculare-Astes als Ursprung. Der Muskel verjüngt sich nach rostral (vgl. Abb. 24 bis 26: Querschnitte B bis D) und die Fasern laufen in einer Sehne zusammen. Diese läuft medial des Maxillare entlang. Im Mittelbereich des Maxillare dient ein medialer Grat als Ansatzstelle für die in Relation zum Muskelansatz sehr lange und dünne Sehne. Eine Sehne der externen Sektion des M. adductor mandibulae (A1) zum Lacrimale fehlt.

Die interne Sektion des M. adductor mandibulae (A2/3) wird lateral zu über drei Viertel von der flächigen externen Sektion (A1) bedeckt (Abb. 18 und 19; vgl. Abb. 26: Querschnitt D). Die interne Sektion des M. adductor mandibulae (A2/3) besteht aus drei Köpfen (Abb. 20),

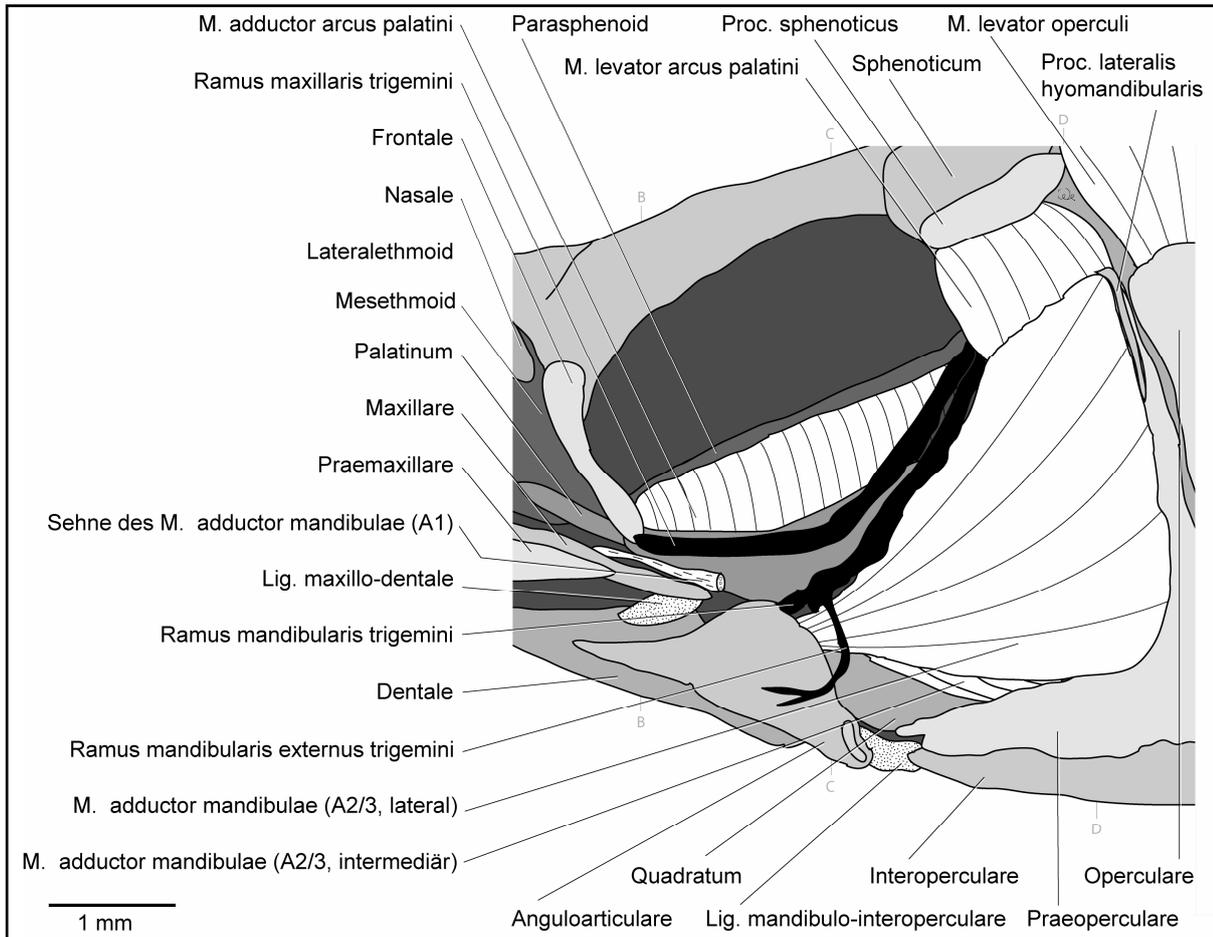


Abb. 20: *Rhinomugil corsula* - Lateralansicht des Suspensorium. Die externe Sektion des M. adductor mandibulae (A1) wurde entfernt. Auflösung: 3,2 x 10; B-D: Lage der Querschnitte (Abb. 24 bis 26).

wobei der große laterale Kopf des A2/3 eine fächerförmige Gestalt hat. Er besitzt einen Ursprung anterior am vertikalen Ast des Praeoperculare und lateral am Hyomandibulare. Der Proc. lateralis hyomandibularis dient anterior auch als Ursprungsfläche für den lateralen A2/3-Kopf. Der laterale Kopf bedeckt den M. levator arcus palatini ventrolateral. Der mediale Kopf des A2/3 (vgl. Abb. 25 und 26: Querschnitte C und D) ist parallelfaserig und hat seinen Ursprung lateral am Metapterygoid und ventral an der Lateralseite des Hyomandibulare. Posterior vom Ansatz des medialen A2/3-Kopfes am Hyomandibulare befindet sich auf gleicher Höhe der Ansatz des M. levator arcus palatini (siehe unten). Der mittlere Bereich des horizontalen Praeoperculare-Astes bietet dorsal dem schmalen und parallelfaserigen intermediären Kopf des A2/3 seinen Ursprung (Abb. 20). Die Köpfe des A2/3 vereinigen sich auf Höhe des Kiefergelenkes (Anguloarticulare / Quadratum). Die „vereinigte“ interne Sektion des M. adductor mandibulae (A2/3) zieht rostromedial und geht in eine flächige und kurze Sehne über. Diese setzt medial am Proc. primordialis anguloarticularis an. Noch vor dieser

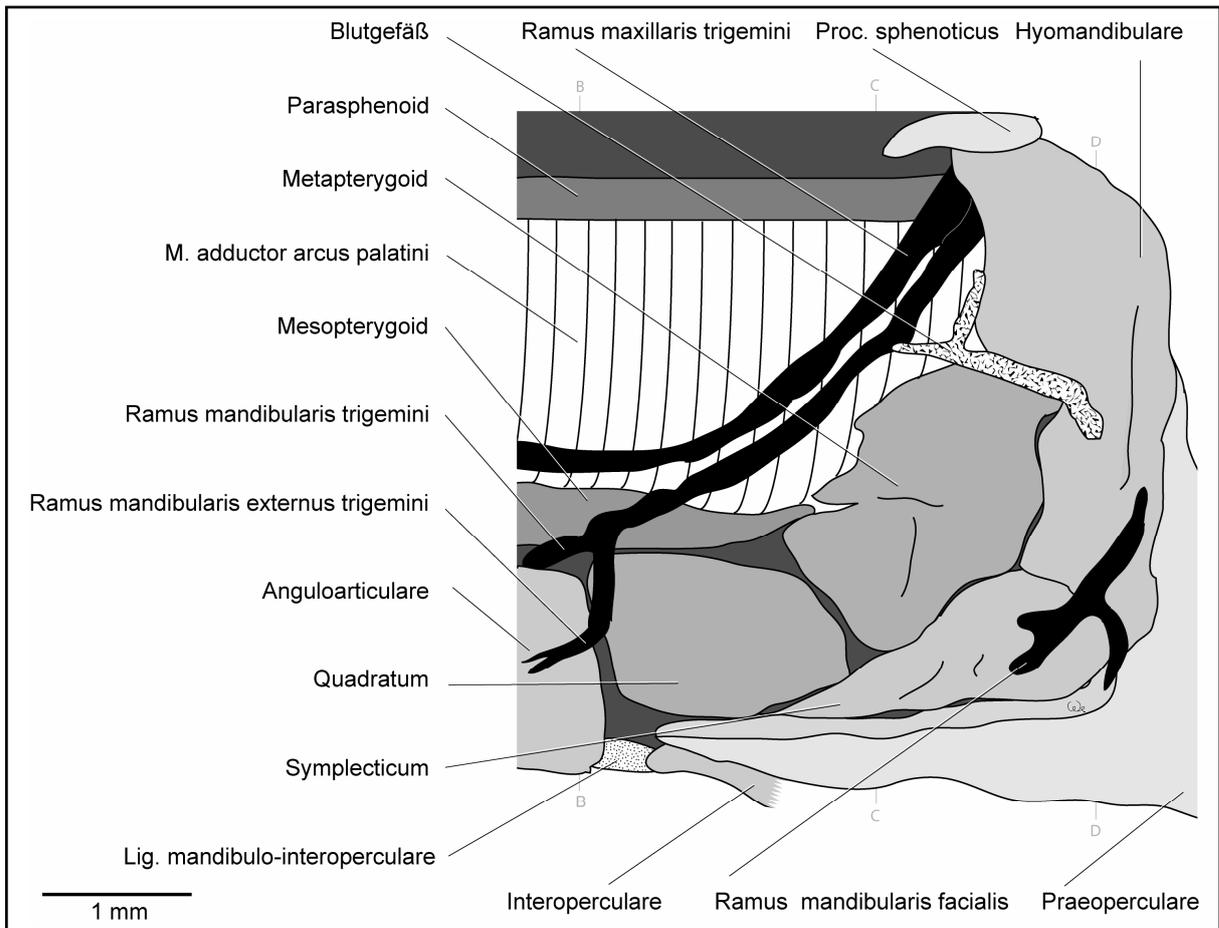


Abb. 21: *Rhinomugil corsula* - Lateralansicht des posterioren Suspensorium. Die Kieferadduktoren und der M. levator arcus palatini wurden entfernt. Auflösung: 3,2 x 10; B-D: Lage der Querschnitte (Abb. 24 bis 26).

Sehne geht von einer dorsoanterioren Aponeurose des A2/3 eine schmale intramandibuläre Portion des A2/3 ab (Abb. 22), deren Fasern parallel nach anterior ziehen, um ventral an der Medialseite des Proc. coronoideus dentalis ihren Ansatz zu finden .

Der intramandibuläre M. adductor mandibulae (A ω) (Abb. 22) hat seinen Ursprung anterior an der Medialseite des Quadratum. Er trennt sich rostroventrad noch in Höhe des Anguloarticulare in zwei Köpfe auf. Der medial liegende im Verlauf verbreiternde Kopf hat einen Ansatz posteromedial an der ventralen Kante des Dentale. Der laterale, parallelfaserige Kopf des A ω setzt flächig und medial am Dentale und am Cartilago Meckeli an (vgl. Abb. 24: Querschnitt B).

Der Muskelbauch des spindelförmigen M. intermandibularis, der sehnig medial an den beiden Dentalia-Hälften entspringt, ist im Querschnitt dickbauchig oval ausgebildet (= maximal zweimal so breit wie hoch).

Der M. protractor hyoidei hat seinen Ursprung im ventralen Bereich des Ceratohyale (vgl.

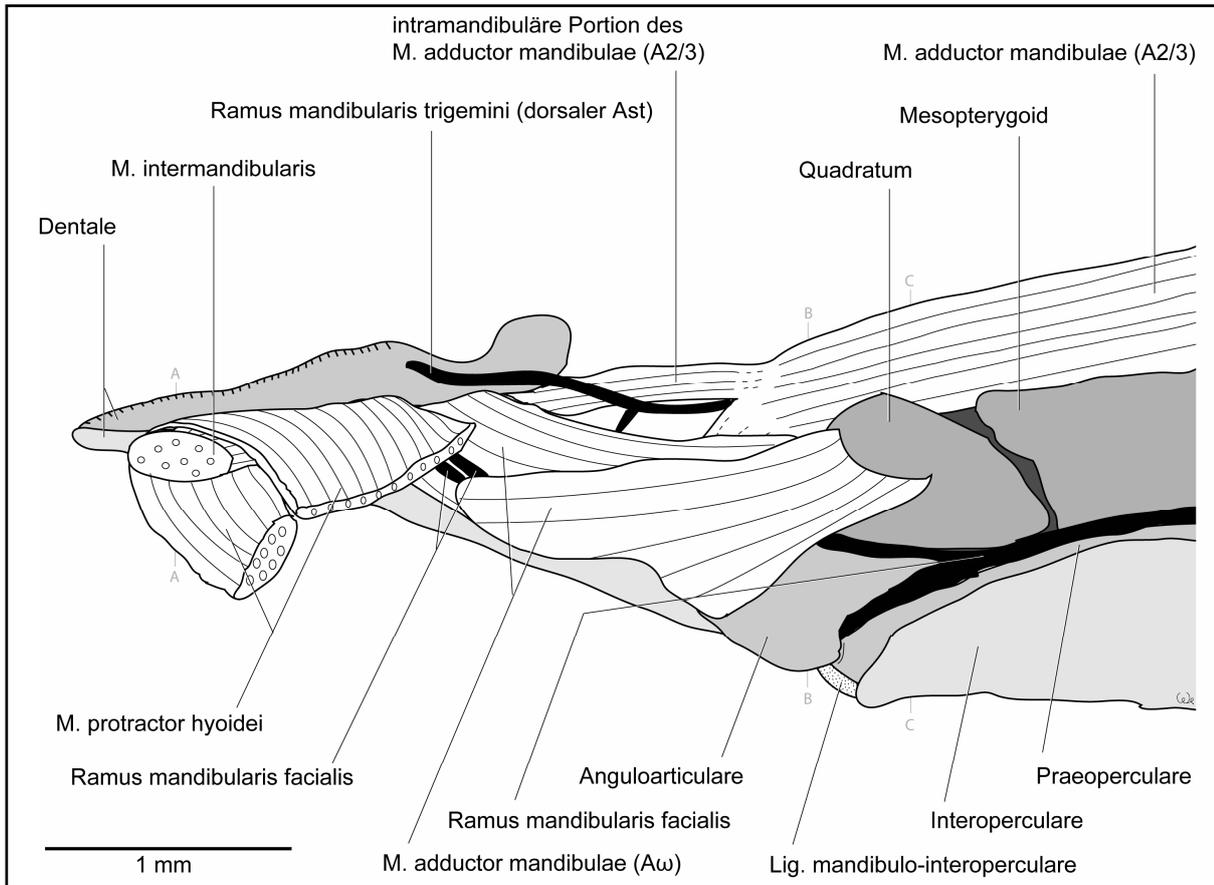


Abb. 22: *Rhinomugil corsula* - Medialansicht des Unterkiefers und des anterioren Suspensorium. Das Palatinum entfernt wurde entfernt. Auflösung: 4,0 x 10; A-C: Lage der Querschnitte (Abb. 23 bis 25).

Terminologie: Kapitel 2.10.). Auf Höhe des Dentale verbindet er sich dorsomedial mit dem kontralateralen *M. protractor hyoidei*. Er teilt sich caudal des *M. intermandibularis* auf (Abb. 22; vgl. Abb. 23: Querschnitt A). Der kontralateral vereinigte, sehr breite und flache dorsale Muskelkopf setzt posterodorsal im anterioren Abschnitt des Dentale (beidseitig der Dentalia-Symphyse) an. Der ventrale, dickbauchig ausgebildete Kopf setzt hingegen posteroventral am anterioren Abschnitt des Dentale an.

Der parallelfaserige *M. adductor arcus palatini* hat seinen Ursprung ventral an der Lateralseite des gesamten Parasphenoid (Abb. 19 bis 21; vgl. Abb. 24 bis 26: Querschnitte B bis D). Die Fasern verlaufen leicht rostroventrad. Der Muskel setzt jeweils an der Dorsalkante des Palatinum, des Meso- und des Metapterygoid, sowie des Hyomandibulare an (Abb. 21).

Der parallelfaserige *M. levator arcus palatini* hat seinen Ursprung ventral an der Lateralseite des Proc. sphenoticus (Abb. 18 bis 20; vgl. Abb. 26: Querschnitt D). Er zieht caudoventrad und bedeckt lateral großflächig das Hyomandibulare. Der *M. levator arcus palatini* hat seinen breiten Ansatz jeweils lateral am Hyomandibulare und am Metapterygoid sowie lateral

in der dorsalen Hälfte der Praeoperculare-Fläche .

Die Lateralseite des Sphenoticum und der anteriore Bereich an der Lateralseite des Pteroticum bieten dem fächerförmigen M. dilatator operculi seinen breiten Ursprung (Abb. 18 und 19; vgl. Abb. 26: Querschnitt D). Die Muskelfasern verlaufen caudoventrad. Der Muskelbauch verjüngt sich und setzt anterodorsal an der Medialseite des Operculare an. Der Ansatz ist halb so breit wie der Ursprung des Muskels.

Der parallelfaserige M. levator operculi hat einen breiten Ursprung ventral an der Lateralseite des Pteroticum (Abb. 18 und 19). Die Fasern verlaufen leicht ventrocaudad und setzen dorsal an der Medialseite des Operculare an.

Der Truncus maxillaris infraorbitalis trigemini (Nerven und Innervation: vgl. Abb. 11, Kapitel 2.10.), der ventrale Ast des Nervus trigeminus (N. V), teilt sich posterior vom Auge, bei seinem Austritt aus dem Neurocranium (vgl. Abb. 26: Querschnitt D), in einen dorsalen Ast, den Ramus maxillaris trigemini, und in einen ventralen Ast, den R. mandibularis trigemini, auf (Abb. 20 und 21; vgl. Abb. 24 und 25: Querschnitte B und C).

Der R. maxillaris trigemini verläuft dorsolateral des M. adductor mandibulae (A1 und A2/3) und dorsal des caudalen Suspensorium nach rostroventral. Auf Höhe des posterioren Endes vom Maxillare teilt er sich, wobei die jeweiligen Äste anterodorsad zum Maxillare bzw. anteroventrad zum Unterkiefer führen (Abb. 19).

Der R. mandibularis trigemini verläuft medial der externen Sektion des M. adductor mandibulae (A1) und dorsal des A2/3 nach rostroventral. Auf Höhe des Kiefergelenkes teilt er sich wieder, wobei der dorsale, kräftige Ast medial des Anguloarticulare weiter rostroventrad verläuft. Auf Höhe der caudalen Dentale-Hälfte teilt sich dieser mediale Ast, wobei der entstehende dorsale Ast bis zur anterioren Spitze des Dentale zieht (Abb. 22, vgl. Abb. 24: Querschnitt B). Dabei verläuft er medial des Ansatzes der intramandibulären Portion des M. adductor mandibulae (A2/3) zum anterioren Bereich des Dentale.

Der dünne ventrale Ast des R. mandibularis trigemini, der R. mandibularis externus trigemini (Abb. 20 und 21) legt sich auf Höhe des Kiefergelenkes zwischen die externe (A1) und die interne Sektion (A2/3) des M. adductor mandibulae. Er dringt nicht in die Muskeln ein und verzweigt sich lateral des Anguloarticulare.

Der N. hyomandibularis facialis (Ast des N. VII) dringt von dorsolateral in das Hyomandibulare und den Canalis facialis ein. Der Nerv trennt sich im Hyomandibulare in einen posterioren Ast, den R. hyoideus facialis, und in einen anterioren Ast, den R. mandibularis facia-

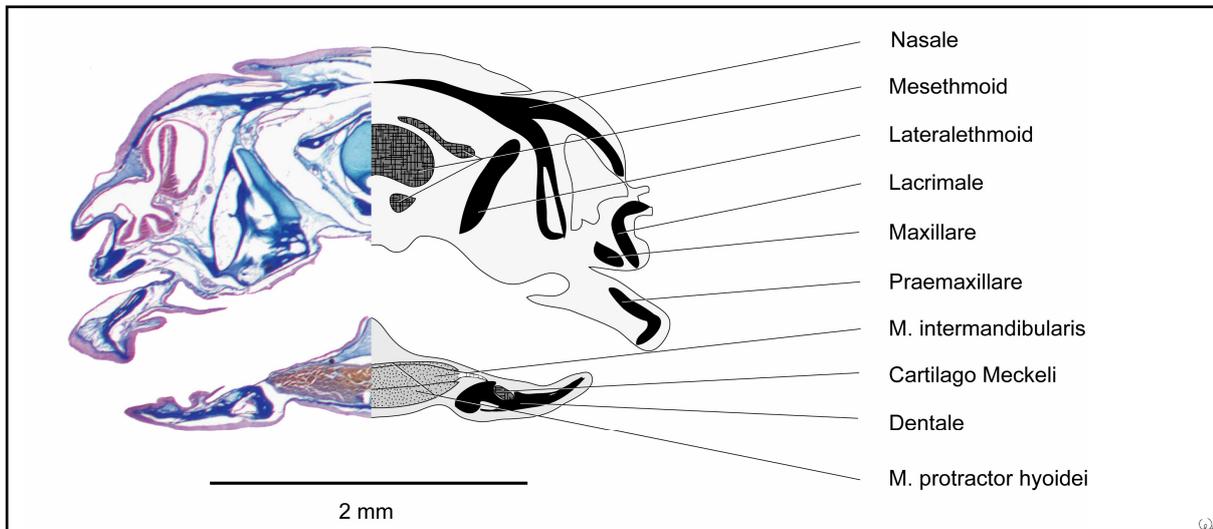


Abb. 23: *Rhinomugil corsula* - Querschnitt A: zur Lage siehe Abb. 17 bis 19 und 22. Schnittnummer: 049, Schnittdicke: 12 μ m.

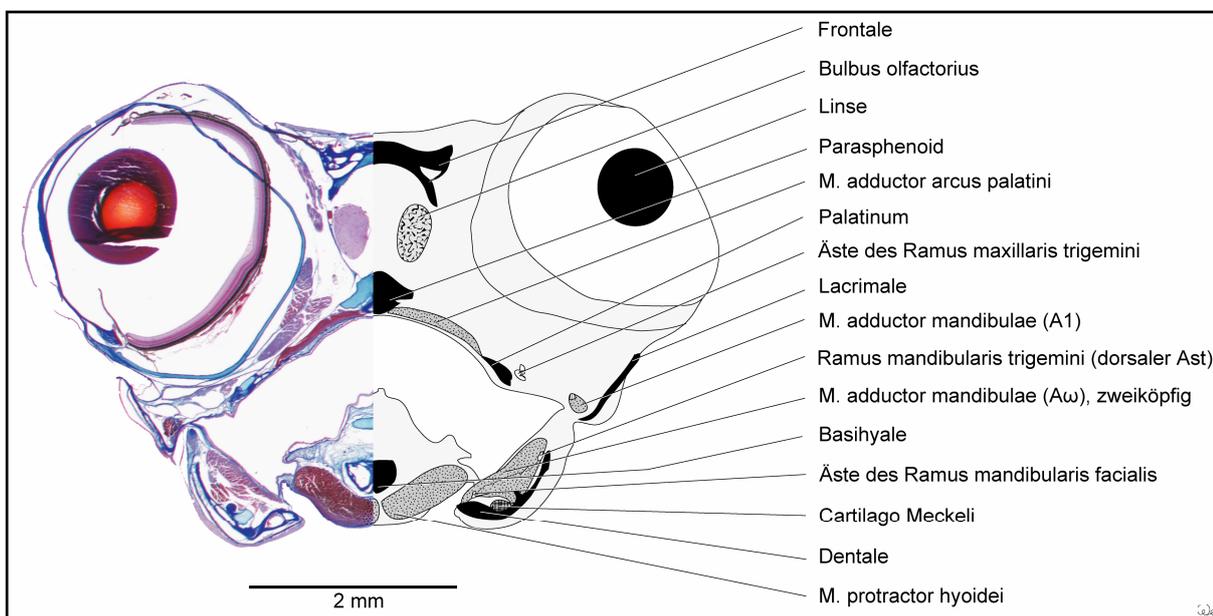


Abb. 24: *Rhinomugil corsula* - Querschnitt B: zur Lage siehe Abb. 17 bis 22. Schnittnummer: 188, Schnittdicke: 12 μ m.

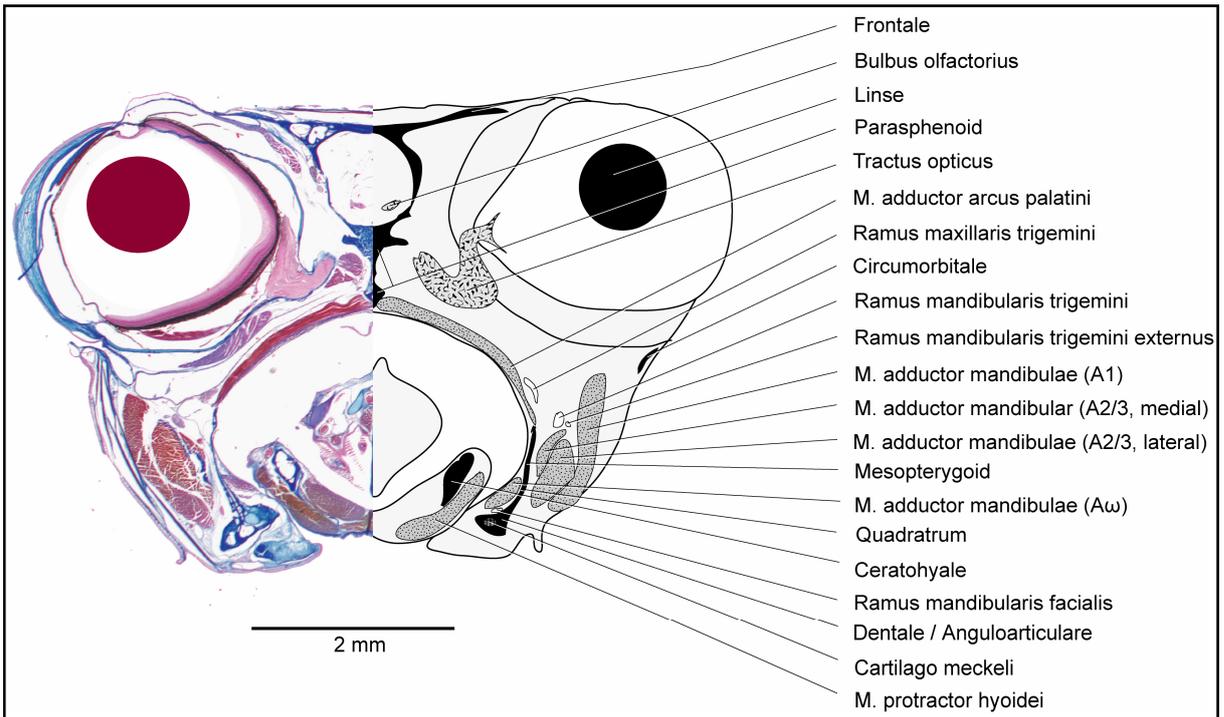


Abb. 25: *Rhinomugil corsula* - Querschnitt C: zur Lage siehe Abb. 17 bis 22. Schnittnummer: 297, Schnittdicke: 12 µm.

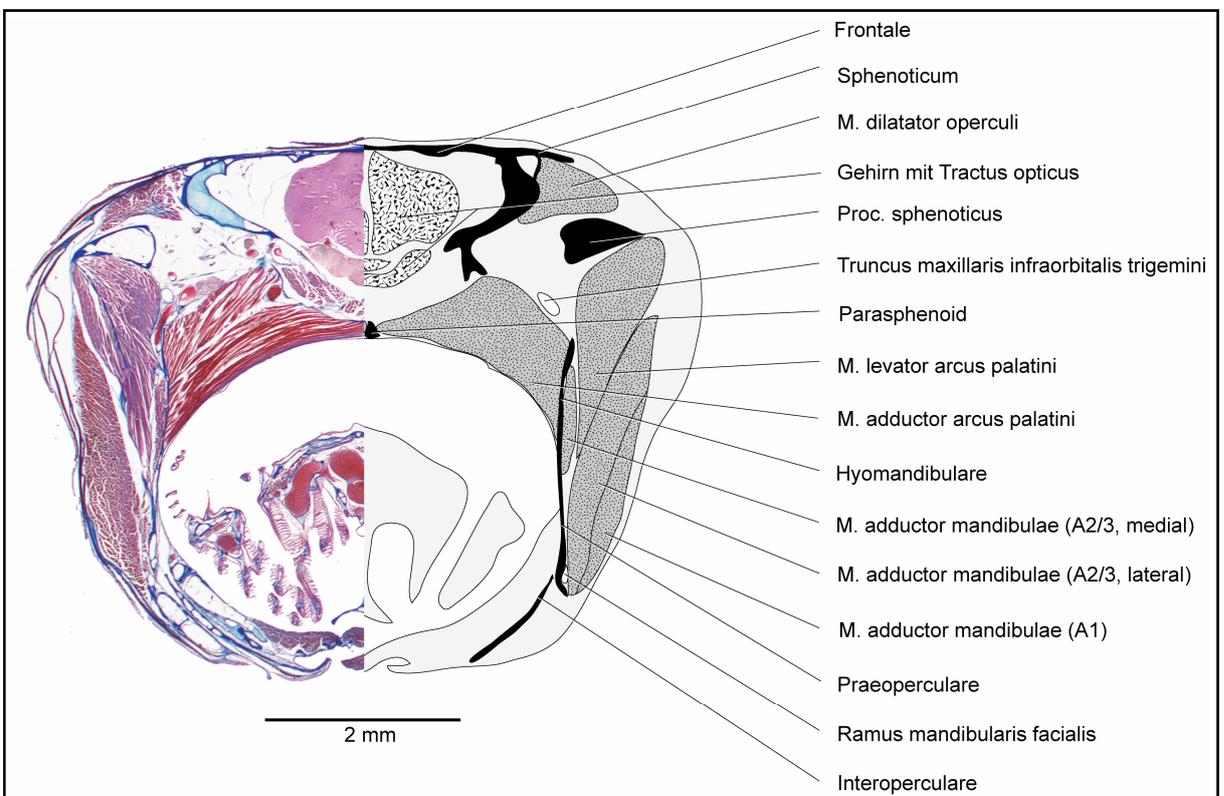


Abb. 26: *Rhinomugil corsula* - Querschnitt D: zur Lage siehe Abb. 17 bis 21. Schnittnummer: 437, Schnittdicke: 12 µm.

lis.

Wenn sich der R. mandibularis facialis im ventralen Drittel auf der Lateralseite des Hyomandibulare befindet, trennt er sich noch im Bereich des Hyomandibulare zweimal kurz nacheinander auf (Abb. 21, vgl. Abb. 26: Querschnitt D). Er dringt mit dem Hauptast zwischen Symplecticum und Praeoperculare nach medial. Medial des Suspensorium verläuft der R. mandibularis facialis rostrad (vgl. Abb. 25: Querschnitt C). Auf Höhe des Quadratum spaltet sich der Nerv in zwei Äste, wobei der dorsale Teil weiter nach anterior und der ventrale rostroventrad zieht (Abb. 22). Auf Höhe des posterioren Abschnittes vom Anguloarticulare trennt sich der dorsale Ast auf und die beiden entstehenden Äste (vgl. Abb. 24: Querschnitt B) verlaufen parallel zwischen den Köpfen des intramandibulären M. adductor mandibulae (A ω) weiter nach anterior zum M. intermandibularis.

3.3. *Atherina boyeri* (Atheriniformes, Atherinidae)

Die Rückenlinie von *Atherina boyeri* ist leicht konkav. Zwei Rückenflossen sind in den mittleren und caudalen Körperabschnitt versetzt. Die Caudalflosse ist zweilobig ausgebildet (Anhang 9.2.: Abb. 97). Die Augen stehen dorsolateral am Kopf und nehmen fast die Hälfte der Pectoralhöhe ein. Die Maulöffnung ist oberständig. Das Maulspalte hat einen caudoventralen Verlauf. Am Ober- und Unterkiefer sind lateral breite bindegewebige Lippen ausgebildet (Abb. 27).

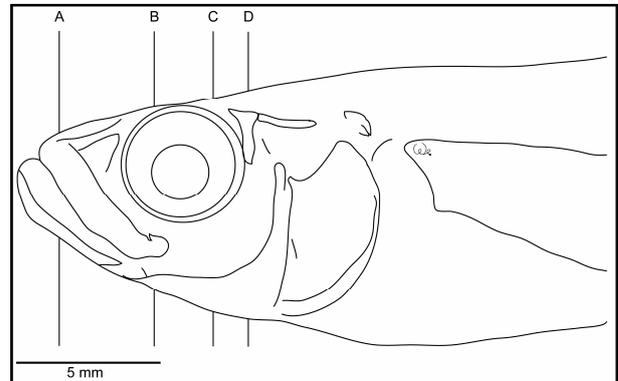


Abb. 27: *Atherina boyeri* - Lateralansicht des Kopfes. Metrische Daten siehe Anhang 9.3. Auflösung: 1,0 x 10; A-D: Lage der Querschnitte (Abb. 33 bis 36).

Das Frontale reicht anterior bis zur anterordorsalen Kante des Maxillare (Abb. 28). Caudal reicht das Frontale bis kurz hinter das Auge. Das schmale Nasale liegt anterior des Auges direkt unter dem Frontale und reicht etwa genauso weit wie das Frontale nach rostral. Das flächige Lacrimale liegt ventrolateral des Nasale und ist posterior nach anterolateral geschwungen. Medial des Lacrimale und anterior des Mesethmoid befindet sich der Cartilago rostri (Abb. 32). Posteroventral des Lacrimale reihen sich zwei flächig ausgebildete Circumorbitalia ventral des Auges an (Abb. 28). Das Maxillare liegt dorsolateral des gleichlangen Praemaxillare. Das Lateralethmoid ist anterior vom Auge als schmaler Knochen mit dorsoventraler Ausdehnung zu erkennen. Es liegt lateral des posterioren Bereiches vom Mesethmoid. Das Dermosphenoticum liegt ventrolateral der Suture zwischen Frontale und Parietale und posterodorsal hinter dem Auge. Das Autosphenoticum ist von lateral posterior der dorsalen Hälfte vom Dermosphenoticum zu erkennen. Zwischen Dermosphenoticum und dem posterolateralen konkav geschwungenen Abschnitt des Frontale liegt der schmale anteriore Abschnitt des Pteroticum. Sein posteriorer, nach caudad weisender Abschnitt bietet mehreren Muskeln eine breite Ursprungsfläche. Das Operculare nimmt die halbe Pectoralhöhe ein und ist höher als breit. Es ist nach ventral verjüngt. Posterodorsal des Operculare sind drei Extrascapularia zu erkennen, die sich zwischen dem M. trapezius und der epaxonalen Rumpfmuskulatur anordnen. Der Proc. lateralis hyomandibularis ist anterior des vertikalen

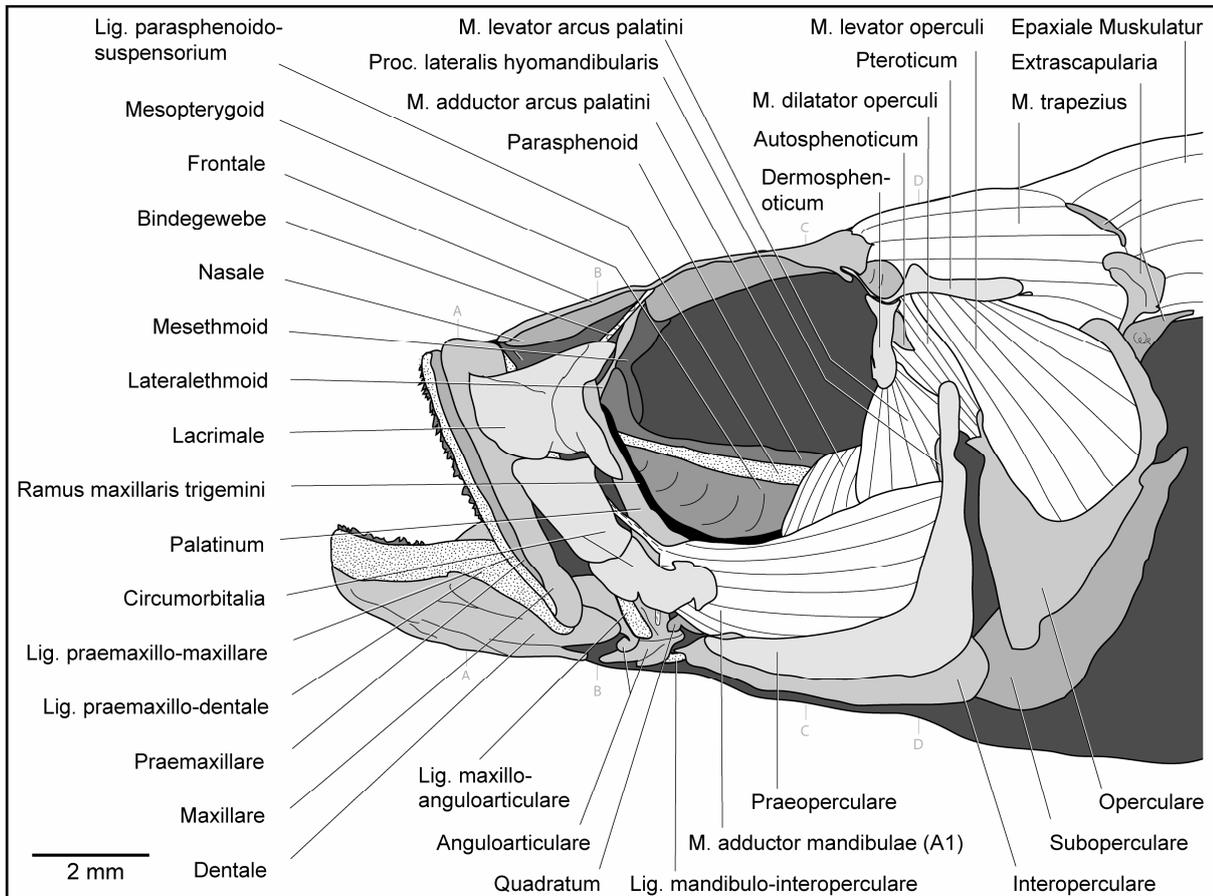


Abb. 28: *Atherina boyeri* - Lateralansicht des Kopfes. Das Integument und das Auge wurden entfernt. Auflösung: 1,6 x 10; A-D: Lage der Querschnitte (Abb. 33 bis 36).

Praeloperculare-Astes zu erkennen.

Zwischen dem posteromedialen Bereich des Praemaxillare und dem gesamten dorsalen Bereich auf der Lateralseite des Dentale befindet sich das breite Lig. praemaxillo-dentale. Es kann auch mit dem posterioren Bereich der ventralen Kante vom Maxillare verbunden sein (vgl. Abb. 33: Querschnitt A). Das Band ist mit dem Bindegewebe verbunden, das die Lippen von *Atherina boyeri* bildet. Lateral zwischen dem gesamten anteroventralen Bereich des Praemaxillare und dem posterioren Bereich der ventralen Kante vom Maxillare befindet sich das dünne Lig. praemaxillo-maxillare. Zwischen dem anteromedialen Bereich des Praemaxillare und der anterolateralen Kante des Frontale befindet sich das kurze Lig. praemaxillo-frontale (Abb. 32, vgl. Abb. 33: Querschnitt A). Zwischen der Lateralseite des ventralen Bereiches vom Proc. primordialis anguloarticularis und medial am anterodorsalen Bereich des Maxillare befindet sich das lange Lig. maxillo-articulare (vgl. Abb. 34: Querschnitt B). Zwischen der posteroventralen Kante des Anguloarticulare und der anterodorsalen Kante des Interoperculare befindet sich das Lig. mandibulo-interoperculare. Zwischen der ventrola-

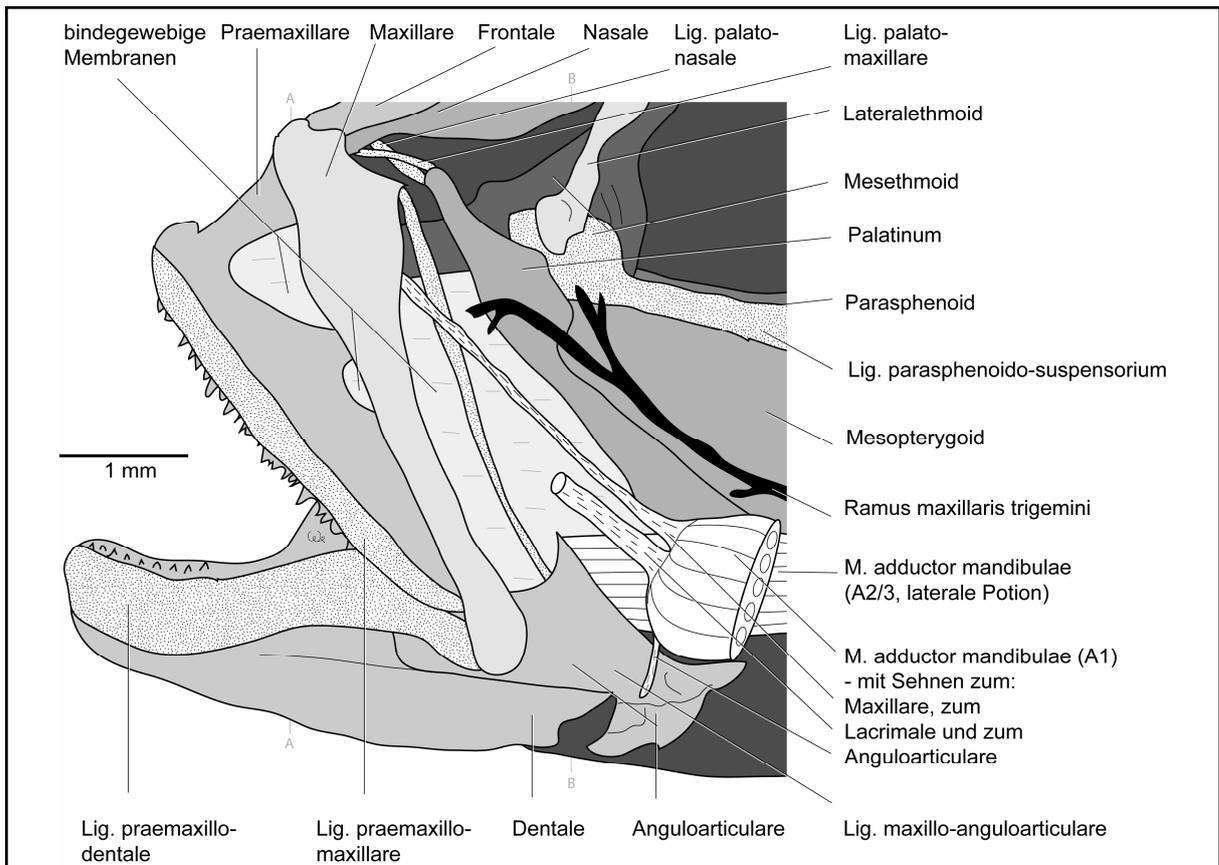


Abb. 29: *Atherina boyeri* - Lateralansicht des Kiefers in protrusierter Stellung. Das Lacrimale und die Circumorbitalia wurden entfernt. Auflösung: 3,2 x 10; A-B: Lage der Querschnitte (Abb. 33 und 34).

teralen Kante des Parasphenoid, der Dorsalkante des Mesopterygoid und des Palatinum befindet sich das Lig. parasphenoido-suspensorium. Von der anterodorsalen Kante des Palatinum gehen zwei Ligamenti ab (Abb. 29). Das dorsal ansetzende Band, das Lig. palato-maxillare führt vom Palatinum aus nach anterior, wo es medial am Maxillare vorbeiführt. Es setzt an der anterioren Kante des Maxillare an. Das ventral ansetzende Band, das Lig. palato-nasale, führt vom Palatinum aus nach anterodorsal, um anteroventral am Nasale anzusetzen. Dabei kreuzt es von medial den Verlauf des Lig. palato-maxillare.

Atherina boyeri besitzt einen protrusiblen Kiefer. Dünnes, flächiges Bindegewebe spannt sich zwischen den Dorsalkanten des Praemaxillare und des Proc. primordialis dentalis, dem ventralen Bereich auf der Lateralseite des Mesethmoid und der anteroventralen Kante des Palatinum (Abb. 29). Flächiges Bindegewebe befindet sich zwischen der Medialseite im Bereich des anterodorsalen Lacrimale und dem Lateralbereich des anterioren Endes vom Maxillare. Zwischen dem dorsalen Drittel nahe der posterioren Kante an der Medialseite des Lacrimale und der anterolateralen Kante des anterioren Abschnittes vom Frontale befindet

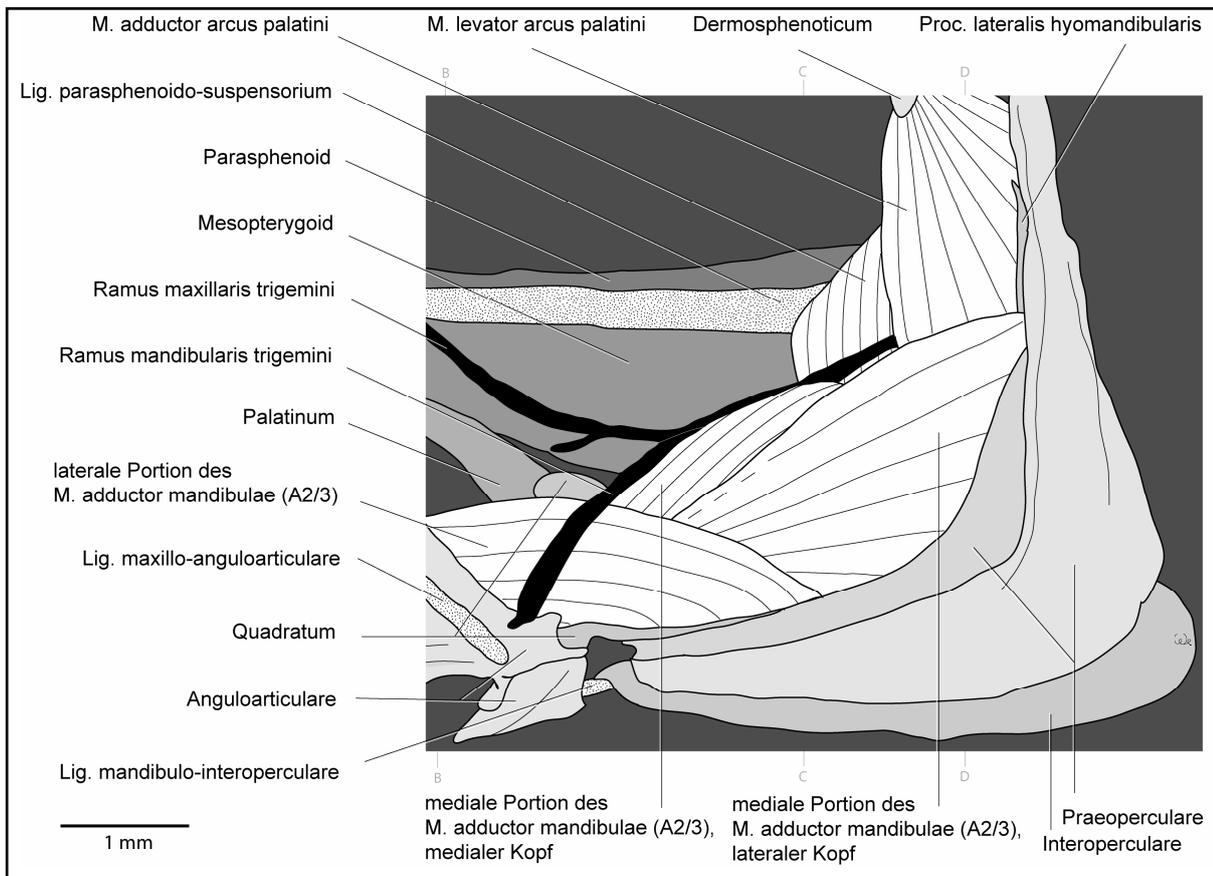


Abb. 30: *Atherina boyeri* - Lateralansicht des posterioren Suspensorium. Die externe Sektion des *M. adductor mandibulae* (A1) wurde entfernt. Auflösung: 3,2 x 10; B-D: Lage der Querschnitte (Abb. 34 bis 36).

sich eine bandartige, feste Bindegewebsstruktur.

Die externe Sektion des *M. adductor mandibulae* (A1) entspringt an der anterioren Kante fast des gesamten vertikalen Astes vom Praeoperculare. Dabei bleibt der Proc. lateralis hyomandibularis dorsal über dem A1 sichtbar und dient keiner seiner Fasern als Ursprung. Der horizontale Ast des Praeoperculare dient dem A1 mit seiner dorsalen Kante fast vollständig als Ursprung (vgl. Abb. 35 und 36: Querschnitt C und D). In Höhe des anterioren Fünftels vom horizontalen Praeoperculare-Ast hat der A1 seinen Ursprung ventrolateral am Proc. caudalis quadrati. Der Muskel verläuft parallelfaserig nach rostral. Auf Höhe des Anguloarticulare entspringen anterior am A1 zwei Sehnen (Abb. 29; vgl. Abb. 34: Querschnitt B). Die dorsale Sehne zieht anterodorsad zum Maxillare und setzt dort anterior an der Medialseite an. Die ventrale Sehne des A1 hat einen größeren Durchmesser und führt lateral an der dorsalen A1-Sehne vorbei. Sie setzt anterior im dorsalen Drittel der Medialseite des Lacrimale an einem kleinen Grat an (Dyer & Chernoff, 1996). Der A1 bildet in seinem anteroventralen Bereich eine dritte, kurze Sehne aus, die posterior des Lig. maxillo-anguloarticulare am Proc. primordialis anguloarticularis ansetzt (Abb. 28 und 29).

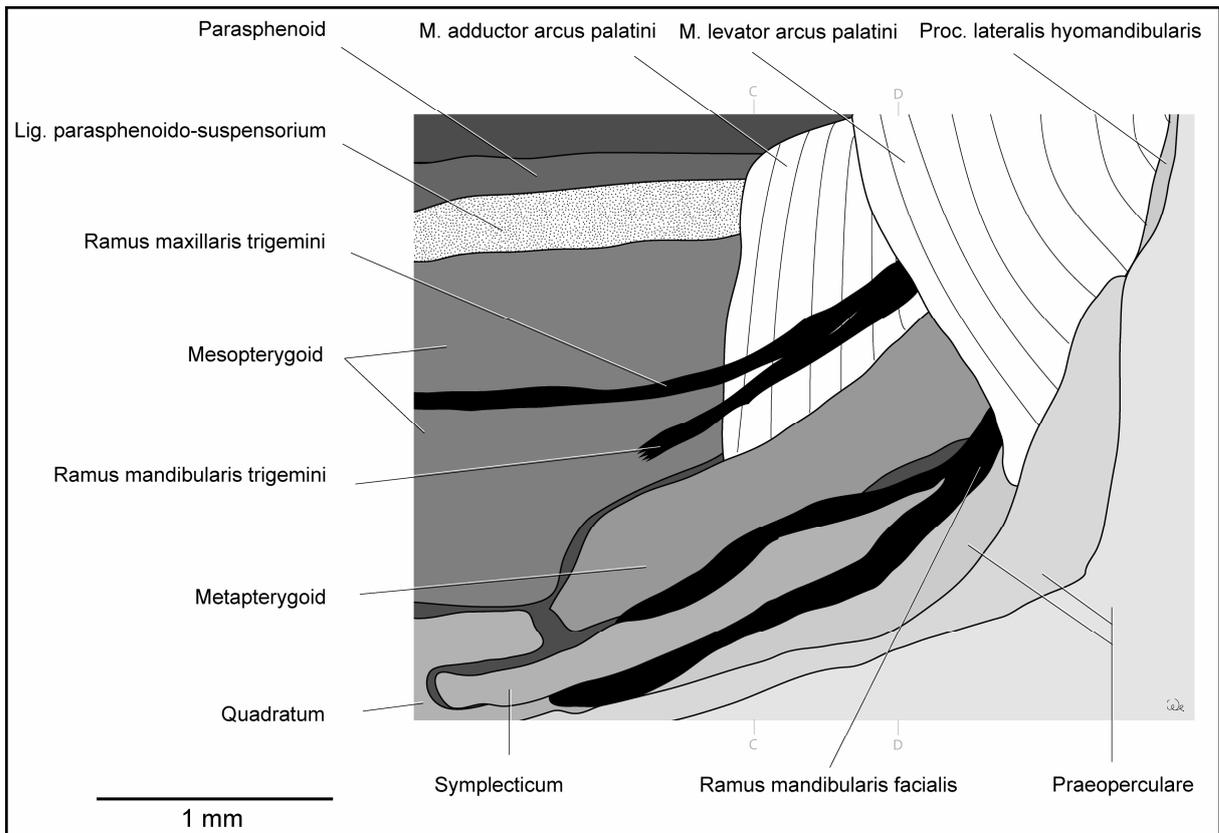


Abb. 31: *Atherina boyeri* - Lateralansicht des posterioren Suspensorium. Die Kiefer-Adduktoren wurden entfernt. Auflösung: 6,6 x 10; C-D: Lage der Querschnitte (Abb. 35 und 36).

Die interne Sektion des M. adductor mandibulae (A2/3) wird lateral vollständig von der externen Sektion (A1) bedeckt. Er ist in zwei Portionen unterteilt (vgl. Abb. 35: Querschnitt C). Die laterale Portion des A2/3 hat ihren Ursprung dorsolateral auf dem Proc. caudalis quadrati und mit einigen Fasern dorsal auf der Fläche des Praeoperculare (Abb. 30). Die Muskelportion zieht parallelfaserig nach anterior, wo sie posterior breit an der Medialseite des Proc. primordialis anguloarticularis und des Proc. coronoideus dentalis ansetzt (Abb. 32). Die mediale Portion des A2/3 entspringt mit einem lateralen und einem medialen Kopf an der Lateralseite des posterioren Suspensorium: Der fächerförmige laterale Kopf der medialen A2/3-Portion hat seinen Ursprung am dorsal an der Fläche des Praeoperculare und am Symplecticum. Einige Fasern entspringen anteroventral an der Lateralseite des Proc. lateralis hyomandibularis. Der laterale Kopf der medialen A2/3-Portion verjüngt sich rostroventrad. Auf Höhe des Quadratum bildet der Kopf im anterodorsalen Bereich eine Aponeurose aus. Der parallelfaserige mediale Kopf der medialen A2/3-Portion hat seinen Ursprung lateral am gesamten Metapterygoid. Er zieht nach anteroventral, um sich auf Höhe des Kiefergelenkes mit dem lateralen Kopf der medialen A2/3-Portion in der Aponeurose zu verbinden. Diese Aponeurose trennt sich dorsomedial des Proc. primordialis anguloarticularis in zwei Sehnen

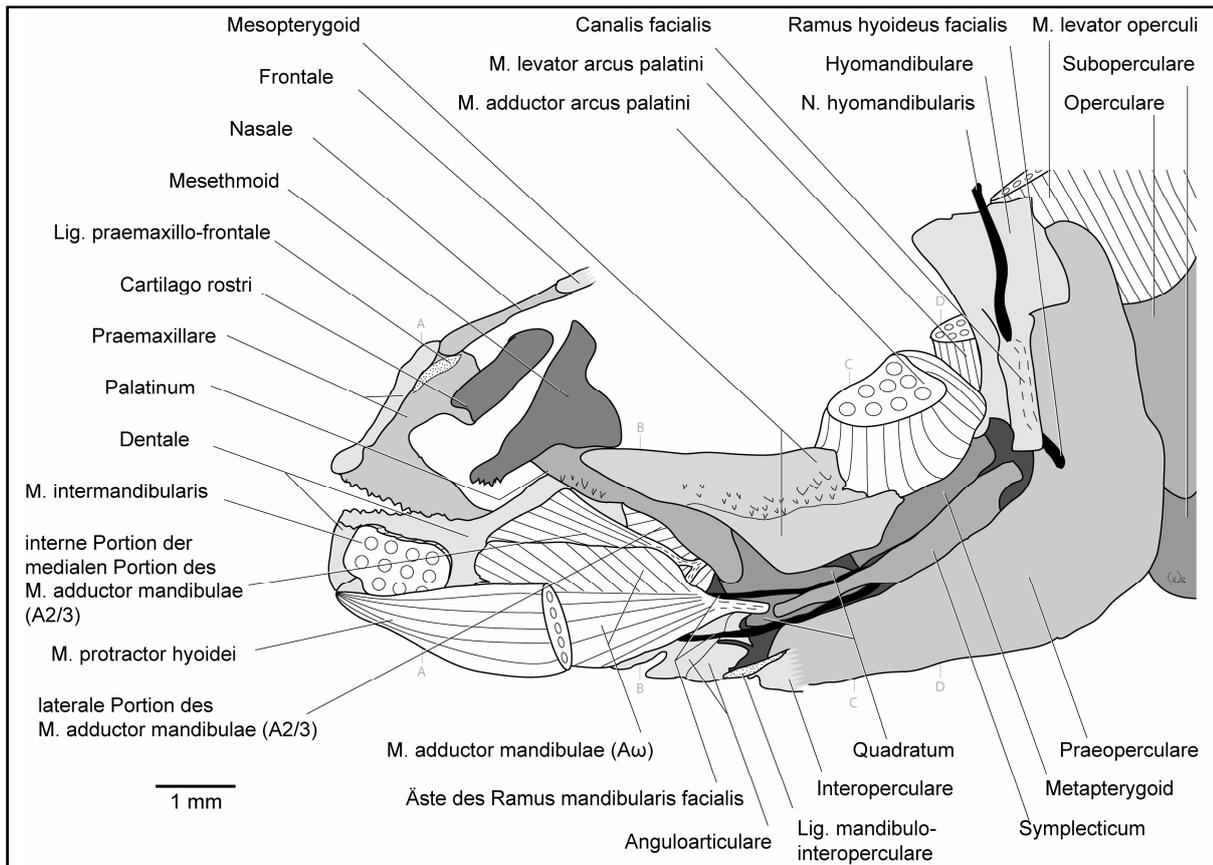


Abb. 32: *Atherina boyeri* - Medialansicht des Kiefers und des Suspensorium. Auflösung: 2,0 x 10; A-D: Lage der Querschnitte (Abb. 33 und 36).

auf. Die ventrale Sehne der medialen A2/3-Portion führt anteroventrad, um anteroventral an der Medialseite des Proc. primordialis anguloarticularis anzusetzen. Die dorsale Sehne dient als Ursprung der hier entstehenden intramandibulären Portion der medialen Portion des A2/3 (Abb. 32; vgl. Abb. 34: Querschnitt B). Diese Portion besitzt einen breiten Ansatz medial am Dentale.

Der doppelt gefiederte intramandibuläre M. adductor mandibulae (A ω) hat seinen sehnigen Ursprung anteroventral auf der Medialseite des Quadratum. Die Sehne reicht bis auf Höhe des hinteren Abschnitts vom Anguloarticulare. Von hier aus fiedert sich der Muskel in zwei Richtungen. Die anteroventral verlaufenden Muskelfasern setzen medial am ventralen Ast des Dentale an. Die anterodorsad verlaufenden Muskelfasern befindet sich ventromedial der intramandibulären Portion der medialen A2/3-Portion und setzen medial am zahntragenden Abschnitt des Dentale an (Abb. 32).

Der parallelfaserig M. intermandibularis hat seine breiten Ursprünge anterior an der Medialseite der Dentalia. Sein Querschnitt ist relativ rund (Abb. 32).

Der M. protractor hyoidei entspringt ventral am Ceratohyale und zieht rostrad (vgl. Termino-

logie: Kapitel 2.10.). Auf Höhe des Anguloarticulare verbindet er sich in einem kurzen Abschnitt ventral mit dem kontralateralen Muskel, um dann getrennt von diesem weiter rostrad zu ziehen. Er trifft mit rundem Querschnitt zwischen den Dentalia ein und setzt nahe der Symphyse der Dentalia an. Dabei liegt er ventral vom M. intermandibularis (Abb. 32; vgl. Abb. 33: Querschnitt A).

Der parallelfaserige M. adductor arcus palatini hat seinen Ursprung lateral am posterioren Abschnitt des Parasphenoid. Er zieht ventrad und verbreitert seinen Muskelbauch etwas. Der Muskel setzt posterior an der Lateralseite des Mesopterygoid, an der Dorsalkante des Metapterygoid und anteroventral am Hyomandibulare an (Abb. 28, 30 bis 32; vgl. Abb. 35 und 36: Querschnitte C und D).

Der fächerförmige M. levator arcus palatini hat seinen Ursprung an der ventralen Kante sowie ventral an der Medialseite des Dermosphenoticum und zieht - sich um mehr als das vierfache verbreiternd - ventrad (Abb. 28, vgl. Abb. 36: Querschnitt D). Der Muskel setzt lateral am Suspensorium an: Am gesamten Hyomandibulare, anterior am Proc. lateralis hyomandibularis, im posterioren Bereich des Metapterygoid und im posterioren Bereich der Fläche vom Praeoperculare (Abb. 30 und 31).

Dem parallelfaserigen M. dilatator operculi dient die Lateralseite des Sphenoticum, die posteroventrale Kante des Autosphenoticum und der anteriore Bereich der ventralen Kante des Pteroticum als Ursprungsfläche. Der nach caudoventral ziehende Muskel verjüngt sich kaum und setzt medial an einem anterodorsalen Processus des Operculare an (Abb. 28; vgl. Abb. 36: Querschnitt D).

Der parallelfaserige M. levator operculi hat seinen Ursprung lateral im ventralen Bereich des posterioren Abschnitts vom Pteroticum. Er zieht caudoventrad und setzt zweiköpfig, medial und lateral, am Operculare an. Dabei wird die dorsale Hälfte des Operculare von medial und lateral fast völlig bedeckt. Die Ansätze sind anderthalb mal so breit wie der Ursprung (Abb. 28).

Der N. trigeminus (N. V) (Nerven und Innervation: vgl. Abb. 11, Kapitel 2.10.) tritt ventrolateral und posterior des Auges aus dem Neurocranium (vgl. Abb. 36: Querschnitt D) und trennt sich in seine zwei Äste auf. Sein ventraler Ast, der Truncus maxillaris infraorbitalis trigemini spaltet sich posterior des Auges in den dorsalen Ramus maxillaris trigemini und den ventralen Ramus mandibularis trigemini. Beide verlaufen parallel dorsal des Metapterygoid und lateral vom Ansatz des M. adductor arcus palatini rostroventrad (vgl. Abb. 35:

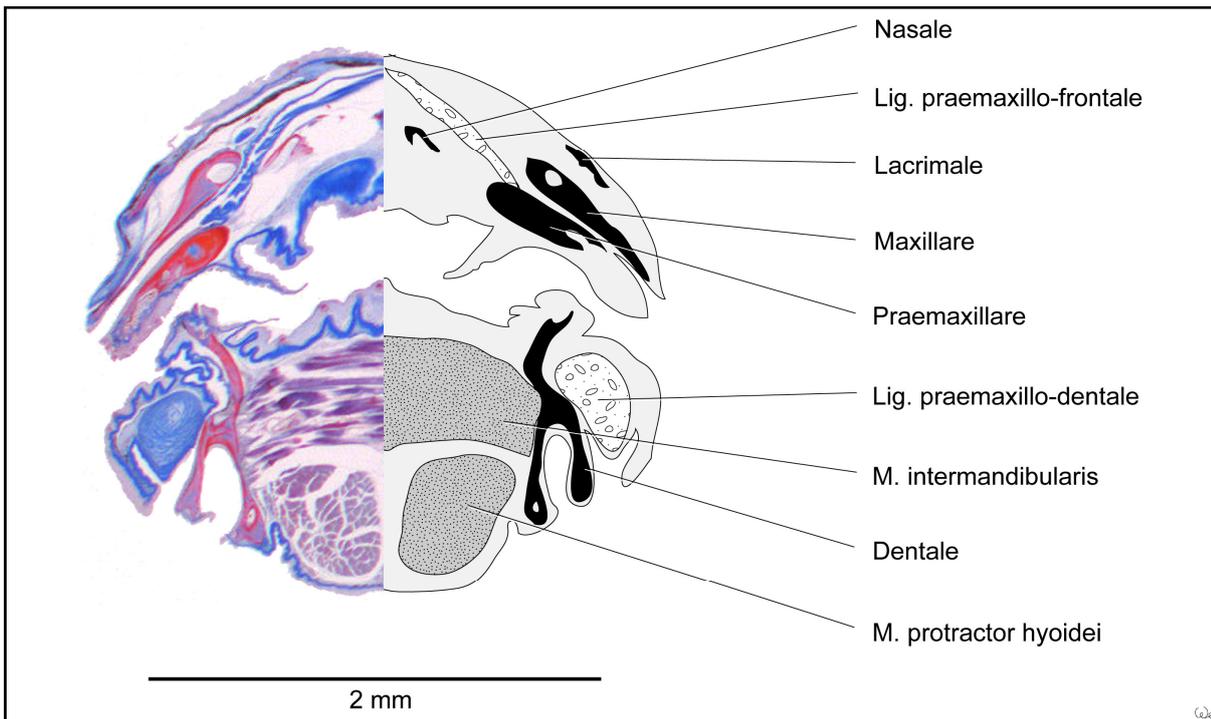


Abb. 33: *Atherina boyeri* - Querschnitt A: zur Lage siehe Abb. 27 bis 29, 32. Schnittnummer: 82, Schnittdicke: 10 μ m.

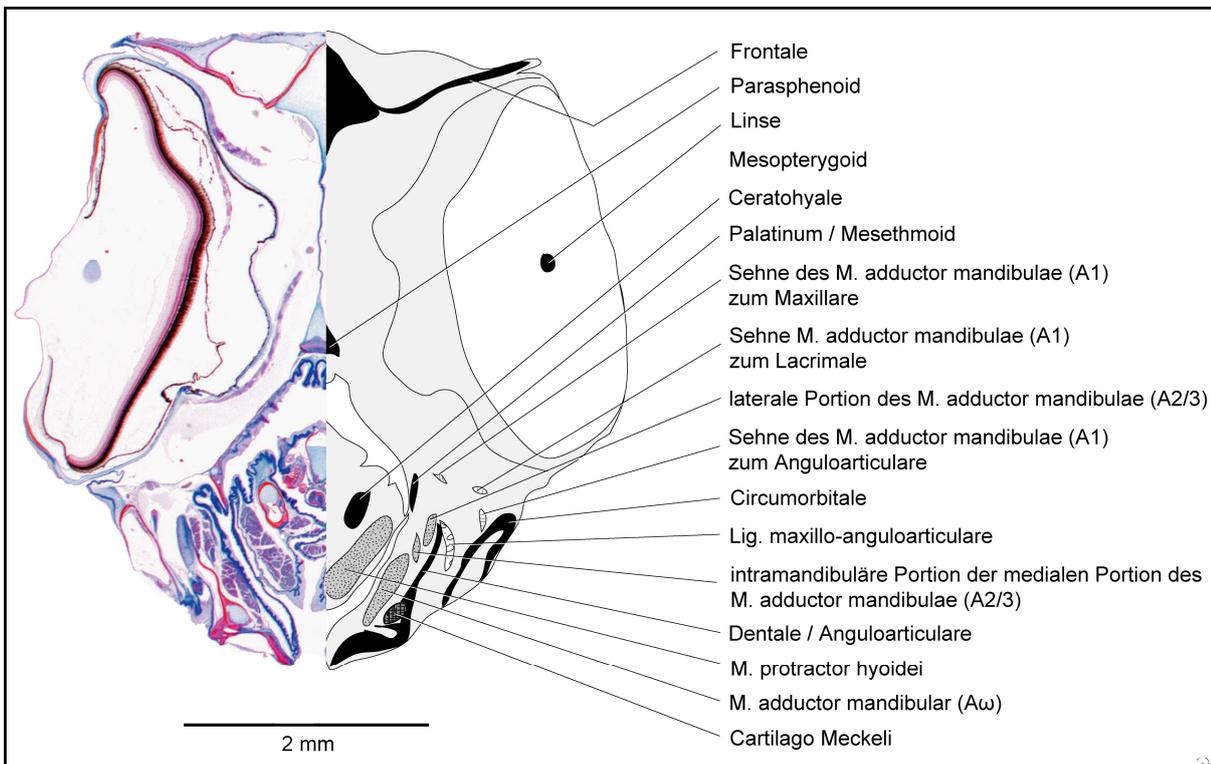


Abb. 34: *Atherina boyeri* - Querschnitt B: zur Lage siehe Abb. 27 bis 30, 32. Schnittnummer: 386, Schnittdicke: 10 μ m.

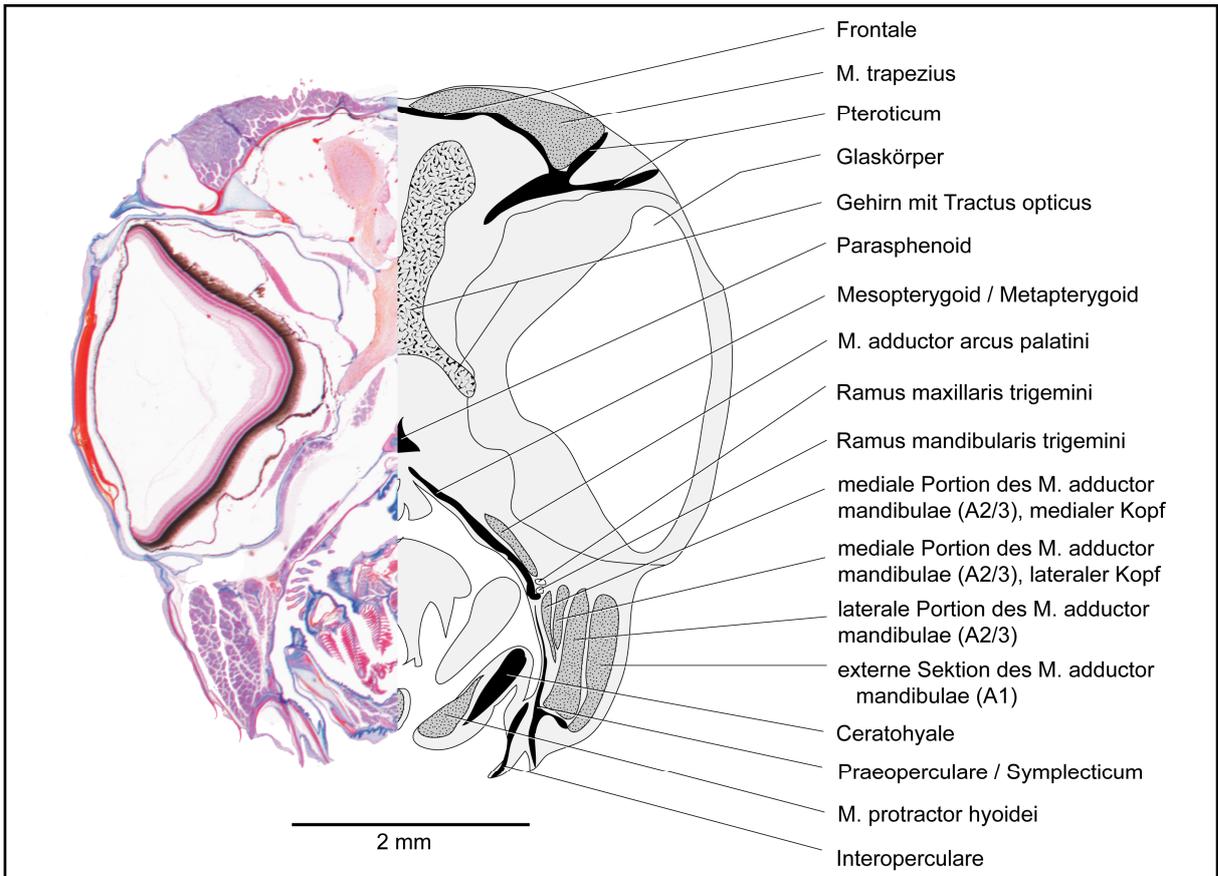


Abb. 35: *Atherina boyeri* - Querschnitt C: zur Lage siehe Abb. 27 und 28, 30 bis 32. Schnittnummer: 517, Schnittdicke: 10 µm.

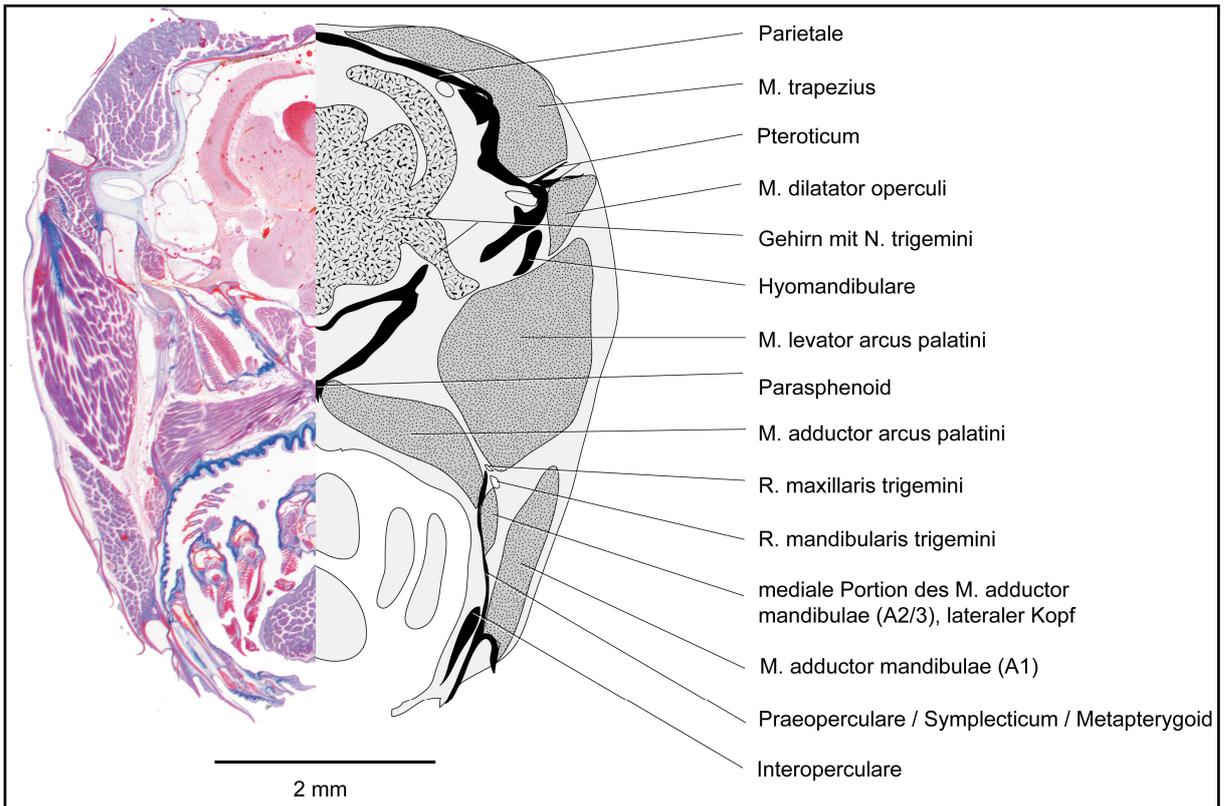


Abb. 36: *Atherina boyeri* - Querschnitt D: zur Lage siehe Abb. 27 und 28, 30 bis 32. Schnittnummer: 679, Schnittdicke: 10 µm.

Querschnitt C). Auf Höhe des posterioren Abschnitts vom Mesopterygoid trennen sie sich in ihrem Verlauf voneinander.

Der Ramus maxillaris trigemini verläuft lateral des Mesopterygoid nach rostral (Abb. 31). Auf Höhe des Quadratum spaltet sich ein kleiner Ast nach rostroventrad ab. Der Hauptast führt anterodorsal, wo er sich posterodorsal des mittleren Palatinum-Bereiches in zwei Äste aufteilt. Der ventrale Ast führt nach anterior zum Oberkiefer, wo er sich verzweigt. Der dorsale Ast hingegen führt dorsad in Richtung Ethmoidalregion, wo er sich verzweigt (Abb. 29).

Der Ramus mandibularis trigemini verläuft, nachdem er sich vom Ramus maxillaris trigemini getrennt hat, rostroventrad. Dabei befindet er sich zunächst dorsal des medialen Kopfes der internen A2/3 Portion, dann lateral der lateralen A2/3-Portion. Anterodorsal des Kiefergelenkes tritt er medial des Anguloarticulare auf die Medialseite des Kieferapparates (Abb. 30), wo er nach anterior zum Dentale zieht.

Der N. hyomandibularis facialis (Ast des N. VII) dringt von dorsal in die Medialseite des Hyomandibulare ein. Beim Austritt aus dem Canalis facialis, an der ventralen Kante des Hyomandibulare, trennt sich der Nerv in den Ramus mandibularis facialis und den Ramus hyoideus facialis.

Der Ramus mandibularis facialis verläuft, lateral des Suspensorium, rostroventrad an der dorsalen Kante der Praeoperculare-Fläche entlang. Am posterioren Ende des Symplecticum trennt er sich in zwei Äste auf, die weiter nach rostroventrad ziehen. Der dorsale Ast dringt im anterioren Bereich zwischen Metapterygoid und Symplecticum zur Medialseite des Kieferapparates. Der ventrale Ast des Ramus mandibularis facialis zieht weiter nach anterior und dringt zwischen dem vorderen Abschnitt des Symplecticum und dem Praeoperculare zur Medialseite (Abb. 31). Medial des Suspensorium ziehen die Äste des Ramus mandibularis facialis parallel weiter nach anterior. Der dorsale Ast befindet sich zunächst medial des Quadratum, dann dorsal der Sehne vom A ω . Dorsolateral des A ω zieht er weiter zum vordersten Abschnitt vom Dentale. Der ventrale Ast des Ramus mandibularis facialis zieht auf der Medialseite des Suspensorium zunächst ventromedial des Quadratum, dann medial des Kiefergelenkes und medial des Anguloarticulare zum Dentale. Dabei führt er ventral der Sehne des A ω entlang und befindet sich weiter anterior ventrolateral des A ω (Abb. 32).

Der Ramus hyoideus facialis tritt posterior an der ventralen Kante des Hyomandibulare aus dem Canalis facialis und verläuft caudoventrad (Abb. 32).

3.4. *Aplocheilus lineatus* (Cyprinodontiformes, Aplocheileidae)

Aplocheilus lineatus hat eine leicht konvexe Rückenlinie (Anhang 9.2.: Abb. 98). Die Rückenflosse ist weit nach caudal versetzt. Die Caudalflosse ist abgerundet und nicht in Loben untergliedert. Die Afterflosse ist lang gestreckt und sitzt ventral am posterioren Drittel des Körpers. Die Augen nehmen die Hälfte der Pectoralhöhe ein (Anhang 9.3.: Höhe oberhalb plus unterhalb von Meßpunkt 14). Am dorsalen

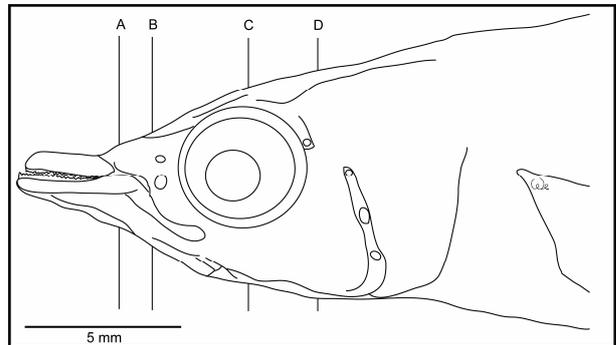


Abb. 37: *Aplocheilus lineatus* - Lateralansicht des Kopfes. Metrische Daten siehe Anhang 9.3. Auflösung: 1,2 x 10; A-D: Lage der Querschnitte (Abb. 42 bis 45).

Rand des Unterkiefers ist eine dicke bindegewebige Lippe ausgebildet, die caudad ausgekehrt ist und entlang des Praemaxillare und Maxillare nach caudoventral führt (Abb. 37). Die Maulöffnung ist leicht oberständig und die Maulspalte verläuft horizontal.

Das Frontale reicht rostrad bis auf Höhe der hintersten Ausdehnung der Mundöffnung und caudad weit hinter das Auge. Das Nasale liegt anterolateral des Frontale und anterior des Auges. Es ist schmal ausgebildet und liegt dorsal des Lacrimale (Abb. 38). Das Lacrimale liegt anterior des Auges und besitzt zwei Abschnitte. Der eine weist nach rostroventral, der andere führt caudoventrad. Anteromedial des Lacrimale befindet sich das Praemaxillare, das etwa gleich stark wie das Dentale ausgebildet. Dorsolateral des caudoventrad absteigenden Astes vom Praemaxillare und medial des Lacrimale befindet sich das lange und schmale Maxillare. Das Lateralethmoid befindet sich posteroventral des Nasale und wird lateral fast völlig von Bindegewebe bedeckt, das sich zwischen Frontale und Lacrimale erstreckt (siehe unten). Das Dermosphenoticum befindet sich ventral des Frontale und posterodorsal des Auges. Es bedeckt dorsolateral zu über drei Viertel das Autosphenoticum. Das Sphenoticum ist an einem schmalen lateralen Grat, dem Proc. sphenoticus, posterior des Dermosphenoticum und ventral des hintersten Drittels vom Frontale zu erkennen. Das Pteroticum liegt mit seinem anterioren Abschnitt ventral der Suture zwischen Frontale und Parietale. Es wird posterolateral durch die epaxionische Rumpfmuskulatur bedeckt und ist lateral nur mit seinem anteroventralen Bereich zu erkennen. Das spitzwinklige Operculare befindet sich auf halber Pectoralhöhe und verjüngt sich nach caudodorsal. Es bildet anterodorsal eine verstärkte Erhe-

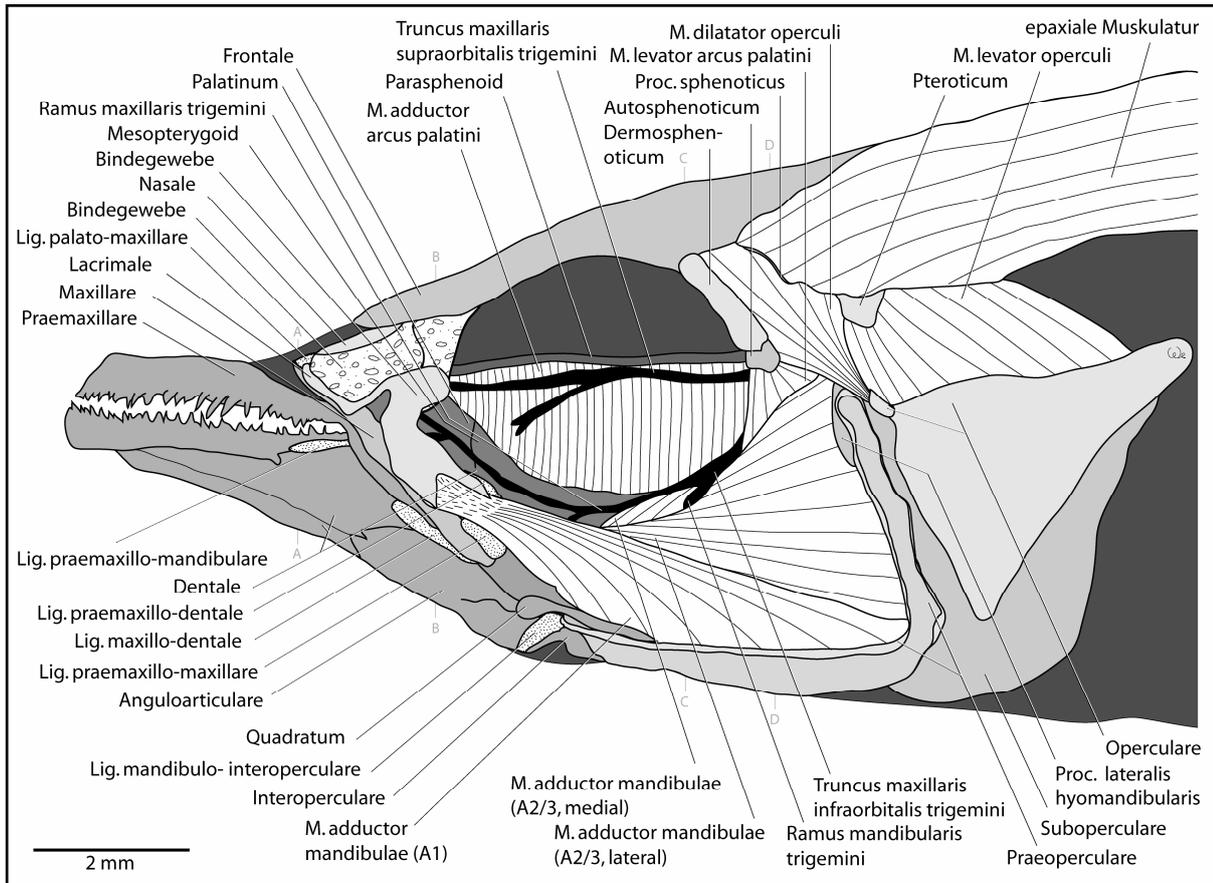


Abb. 38: *Aplocheilus lineatus* - Lateralansicht des Kopfes. Das Integument und das Auge wurden entfernt. Auflösung: 1,6 x 10; A-D: Lage der Querschnitte (Abb. 42 bis 45).

bung aus. Das Hyomandibulare ist mit seinem laterad weisenden Abschnitt, dem Proc. lateralis hyomandibularis, von lateral deutlich anterodorsal des vertikalen Praeoperculare-Astes zu erkennen.

Zwischen dem posterioren Abschnitt auf der Lateralseite des zahntragende Dentale-Bereichs und dorsal an der Medialseite des caudoventrad absteigenden Astes vom Praemaxillare befindet sich das dünne aber kräftige Lig. praemaxillo-dentale (Abb. 38 und 39; vgl. Abb. 43: Querschnitt B). Lateral zwischen dem posterioren Bereich des absteigenden Praemaxillare-Astes und der gesamten posterodorsalen Kante des Maxillare befindet sich das Lig. praemaxillo-maxillare. Zwischen der posterodorsalen Kante des Praemaxillare, dem posterioren Bereich auf der Lateralseite des Proc. coronoideus dentalis und dem dorsalen Bereich auf der Lateralseite des Proc. primordialis anguloarticularis befindet sich das Lig. praemaxillo-mandibulare. Das Lig. maxillo-dentale spannt sich zwischen dem anteroventralen Bereich der Lateralseite des Proc. coronoideus dentalis und dem posterioren Bereich auf der Medialseite des

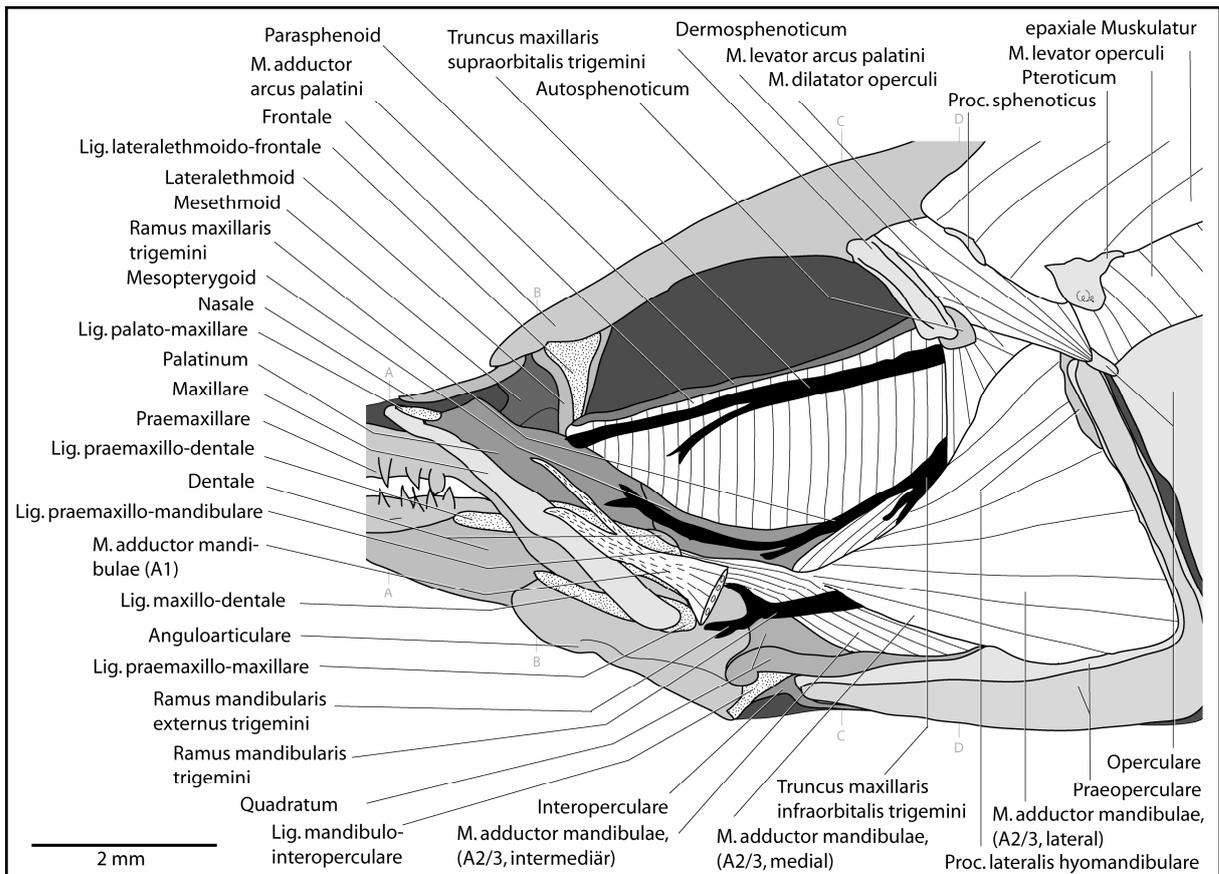


Abb. 39: *Aplocheilus lineatus* - Lateralansicht des Kopfes. Das Lacrimale und größtenteils die externe Sektion des M. adductor mandibulae (A1) wurden entfernt. Auflösung: 2,5 x 10; A-D: Lage der Querschnitte (Abb. 42 bis 45).

Maxillare. Das Lig. palato-maxillare spannt sich jeweils zwischen der anterodorsalen Lateralseite des Palatinum und des Maxillare. Das kurze Lig. mandibulo-interoperculare befindet sich zwischen der posterioren Kante des Anguloarticulare und dorsal an einem spitzen anterioren Fortsatz des Interoperculare. Das flächige Lig. lateralethmoido-frontale verbindet die Lateralseite des Lateralethmoid mit dem Frontale. Dort setzt das Band anteroventral an der Medialseite an.

Flächiges Bindegewebe befindet sich lateral zwischen dem anteroventrad weisenden Ast des Lacrimale und medioventral am anterolateralen Bereich des Frontale. Lateral vom Ansatz dieses Bindegewebes am Frontale setzt ein weiteres flächiges Bindegewebe an. Es ist lateral über das Lateralethmoid gespannt und setzt posterodorsal am caudoventrad weisenden Ast des Lacrimale an.

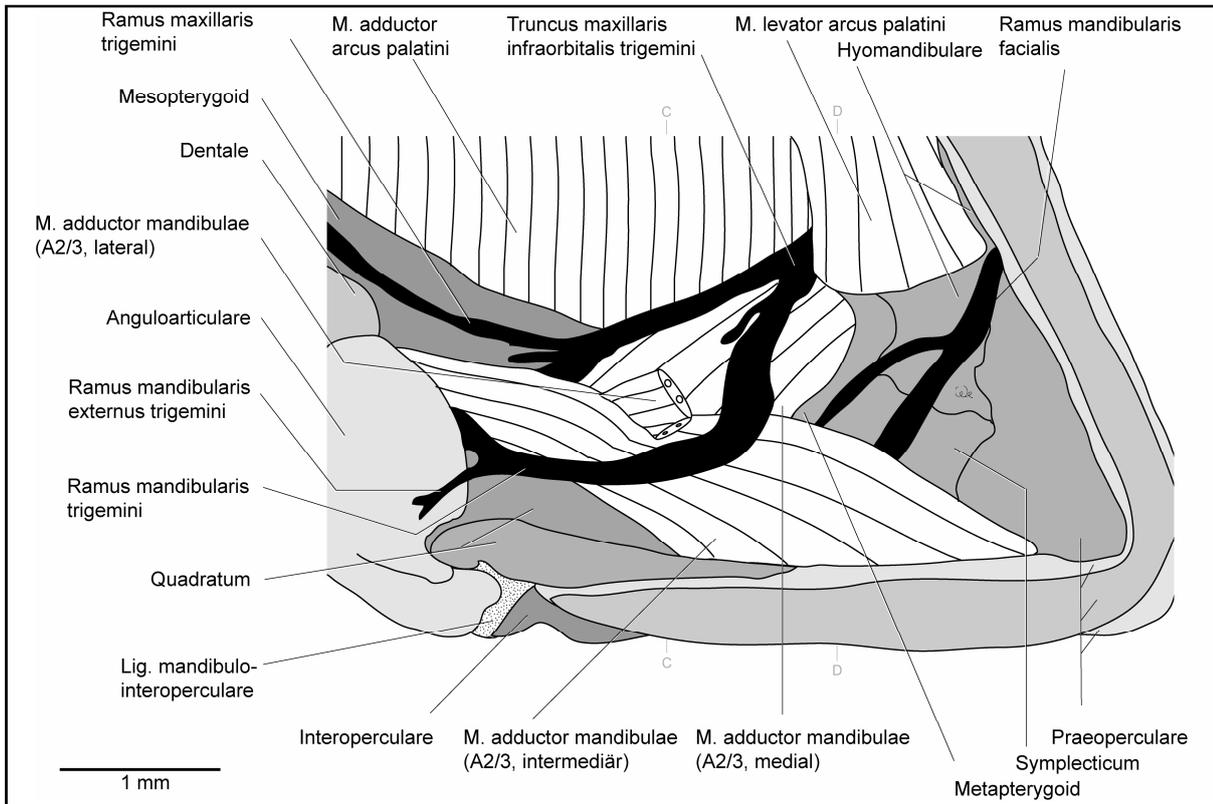


Abb. 40: *Aplocheilus lineatus* - Lateralansicht des posterioren Suspensorium. Der laterale Kopf der internen Sektion des *M. adductor mandibulae* (A2/3) wurde größtenteils entfernt. Auflösung: 4,0 x 10; C-D: Lage der Querschnitte (Abb. 44 und 45).

Die fächerförmige externe Sektion des *M. adductor mandibulae* (A1) hat ihren Ursprung dorsolateral an über drei Vierteln des horizontalen Praeoperculare-Astes. Dabei dient der anteriore Bereich dieses Praeoperculare-Astes nicht als Ursprungsfläche (vgl. Abb. 45: Querschnitt D). Einige Fasern des Muskels haben ihren Ursprung dorsolateral am Proc. caudalis quadrati. Der Muskel verjüngt sich anterodorsad, um auf Höhe des posterioren Maxillare-Endes in eine flächige Sehne überzugehen (vgl. Abb. 44: Querschnitt C). Diese trennt sich im Bereich des vorderen Proc. coronoideus dentalis in zwei Sehnen auf. Die dorsale Sehne findet ihren Ansatz medial am Lacrimale. Die ventrale - kürzere aber kräftigere - Sehne des A1 setzt dorsal im Mittelbereich auf der Lateralseite des Maxillare an (Abb. 38 und 39).

Die interne Sektion des *M. adductor mandibulae* (A2/3) besteht aus drei Köpfen. Der fächerförmige laterale Kopf des A2/3 hat seinen Ursprung dorsolateral am posterioren Drittel des horizontalen und an über zwei Dritteln des vertikalen Praeoperculare-Astes. Außerdem dient die anteriore Fläche des Proc. lateralis hyomandibularis dem Muskelkopf als Ursprung. Er verjüngt sich in seinem Verlauf rostrad (Abb. 38 und 39). Der parallelfaserige mediale Kopf des A2/3 entspringt lateral am Metapterygoid, so daß nur noch der posteroventrale Bereich

des Metapterygoid von lateral sichtbar ist (Abb. 40). Der intermediäre Kopf des A2/3 hat seinen Ursprung dorsal am horizontalen Praeoperculare-Ast und posterodorsal am Proc. caudalis quadrati. Auf Höhe des posterioren Randes vom Quadratum vereinigen sich der laterale und der intermediäre Kopf des A2/3. Lateral des Quadratum vereinigen sie sich mit dem medialen Kopf des A2/3 (Abb. 39 und 40; vgl. Abb. 44 und 45: Querschnitte C und D). Der vereinigte A2/3 zieht parallelfaserig nach anterodorsal, um medial vom Anguloarticulare in eine kurze, flächige Aponeurose überzugehen. Von dieser Aponeurose des A2/3 geht eine intramandibuläre Portion fächerförmig ab. Sie hat einen flächigen Ansatz ventral an der Medialseite des Proc. coronoideus dentalis und medial am Dentale, am Cartilago Meckeli und am Anguloarticulare. (Abb. 40 und 41; vgl. Abb. 43: Querschnitt B).

Der einfach gefiederte intramandibuläre M. adductor mandibulae (A ω) hat einen sehnigen Ursprung anteroventral an der Medialseite des Quadratum. Die Sehne zieht nach anterior bis auf Höhe der anterioren Kante vom Anguloarticulare. Die Muskelfasern gehen auf Höhe des gesamten Anguloarticulare ventral von der Sehne ab und ziehen rostroventrad. Sie setzen von medial entlang der ventralen Kante des Dentale an (Abb. 41; vgl. Abb. 43: Querschnitt B).

Der spindelförmige M. intermandibularis hat seinen kurzen sehnigen Ursprung am Dentale (vgl. Abb. 42: Querschnitt A). Er hat einen langgestreckt ovalen Querschnitt (= mehr als zweimal so breit wie hoch) (Abb. 41).

Der parallelfaserige M. protractor hyoidei hat seinen Ursprung ventral im anterioren Bereich des Ceratohyale (vgl. Terminologie: Kapitel 2.10.). Er zieht nach anterior zum Dentale. Auf Höhe des Anguloarticulare verbindet er sich nicht unterscheidbar mit dem kontralateralen M. protractor hyoidei. Dorsal des M. intermandibularis setzt er als flacher Muskel posterior am Dentale, beidseitig der Dentalia-Symphyse, an (Abb. 41; vgl. Abb. 42: Querschnitt A).

Der parallelfaserige M. adductor arcus palatini hat seinen Ursprung ventral an der Lateralseite des gesamten Parasphenoid, zieht leicht rostroventrad und setzt dorsal am gesamten Supsensorium an (Abb. 38 bis 41; vgl. Abb. 44: Querschnitt C).

Der fächerförmige M. levator arcus palatini entspringt ventral am Autosphenoticum. Er verbreitert sich in seinem leicht ventrocaudalen Verlauf um mehr als das Dreifache. Der Muskel setzt dorsal an der Lateralseite des Hyomandibulare, anterior am Proc. lateralis hyomandibularis und lateral im posterodorsalen Bereich des Metapterygoid an. Der M. levator arcus palatini verläuft dorsal vom medialen und lateralen Kopf der internen Sektion des M. adductor mandibulae (A2/3) (Abb. 38 bis 40; vgl. Abb. 45: Querschnitt D).

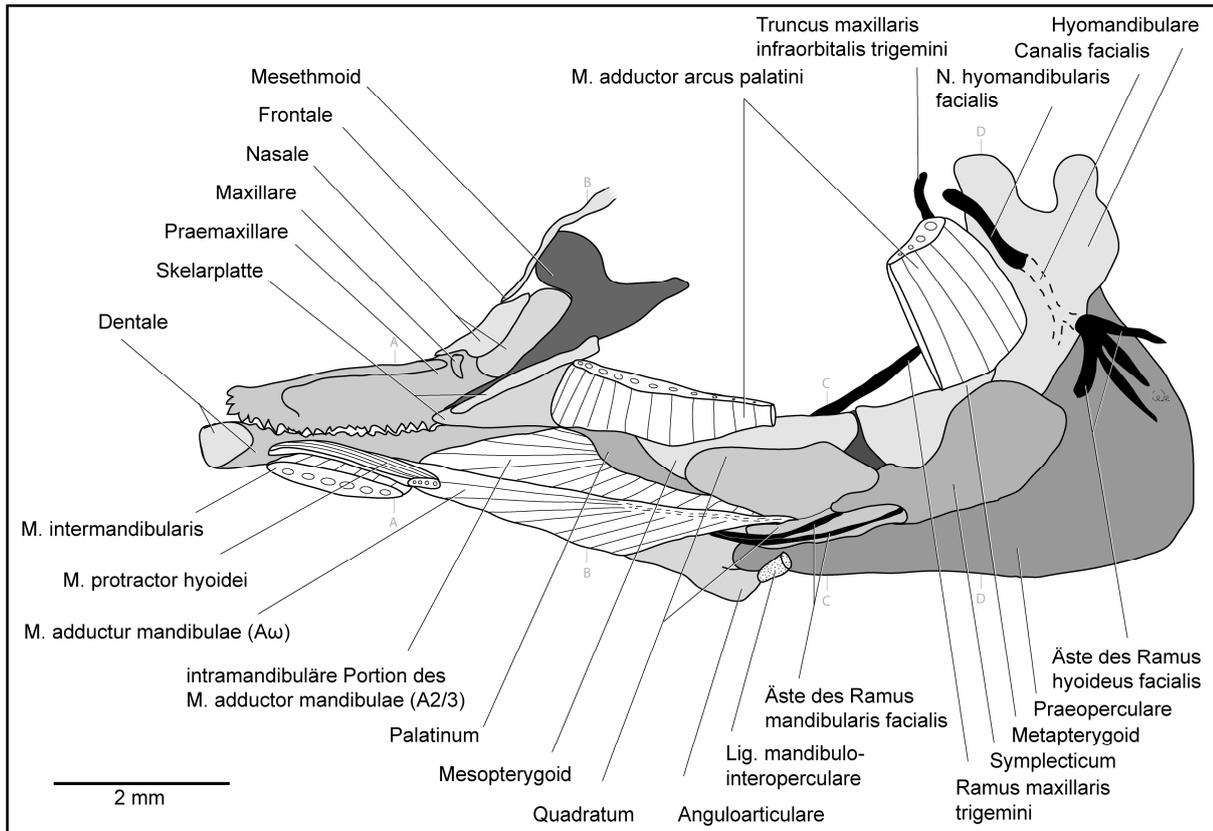


Abb. 41: *Aplocheilus lineatus* - Medialansicht des Kiefers und des Suspensorium. Auflösung: 2,0 x 10; A-D: Lage der Querschnitte (Abb. 42 bis 45).

Der fächerförmige M. dilatator operculi hat seinen breiten Ursprung lateral am Sphenoticum und zieht caudoventrad. Medial an der anterodorsalen Erhebung des Operculare setzt der Muskel schmal an und wird posterolateral vom M. levator operculi leicht bedeckt. (Abb. 38 und 39; vgl. Abb. 45: Querschnitt D)

Der parallelfaserige M. levator operculi hat einen breiten Ursprung ventral an der Lateralseite des Pteroticum. Der posteriore Ursprung an dem Knochen wird von der epaxonischen Rumpfmuskulatur bedeckt (Abb. 38 und 39). Der Muskel setzt dorsal an der Medialseite des Operculare an. Der Ansatz ist etwas breiter als der Ursprung des Muskels.

Der N. trigeminus (N. V) (Nerven und Innervation: vgl. Abb. 11, Kapitel 2.10.) trennt sich medial des Pteroticum in den dorsalen Truncus maxillaris supraorbitalis trigemini und den ventralen Truncus maxillaris infraorbitalis trigemini (vgl. Abb. 45: Querschnitt D). Beide Äste treten posterior des Auges aus dem Neurocranium aus.

Der Truncus maxillaris supraorbitalis trigemini ist kräftig ausgebildet und zieht ventrolateral am Parasphenoid vorbei. Er trennt sich auf Höhe der Linse in einen kräftigen nach anterior ziehenden und einen dünnen anteroventrad ziehenden Ast auf (Abb. 38 und 39; vgl. Abb. 44:

Querschnitt C).

Der Truncus maxillaris infraorbitalis trigemini verläuft medial des M. levator arcus palatini und lateral des M. adductor arcus palatini an der anterioren Kante des Hyomandibulare anteroventrad (Abb. 38 und 39). Posterodorsal des medialen Kopfes vom M. adductor mandibulae (A2/3) trennt er sich in zwei Äste auf. Der dorsale Ast, Ramus maxillaris trigemini, verläuft anteroventrad (vgl. Abb. 44: Querschnitt C). Posterolateral des Mesopterygoid trennt er sich in zwei Hauptäste, wovon der dorsale - lateral am Mesopterygoid vorbei - anterodorsal zum Oberkiefer zieht. Posterolateral des Palatinum teilt er sich dann in zwei Äste (Abb. 39). Der ventrale Ast des Ramus maxillaris trigemini führt mit Abzweigungen rostroventrad an der internen Sektion des M. adductor mandibulae (A2/3) vorbei (Abb. 40).

Der Ramus mandibularis trigemini verläuft mit einer kleinen Abzweigung zum medialen Kopf des A2/3 rostroventrad. Dabei lagert er sich medial des lateralen A2/3-Kopfes und lateral der anderen A2/3-Köpfe an. Nachdem er durch die Köpfe gezogen ist, führt er ventrolateral am A2/3 und lateral am Proc. caudalis quadrati vorbei nach rostral (vgl. Abb. 44: Querschnitt C). Dabei befindet er sich stets medial der externen Sektion des M. adductor mandibulae (A1). Posterior des Proc. primordialis anguloarticularis trennt sich der Ramus mandibularis externus trigemini ab, der sich anteroventrad entlang zieht und sich lateral des Proc. primordialis anguloarticularis verzweigt. Der Ramus mandibularis trigemini führt hingegen medial des Proc. primordialis anguloarticularis weiter zum Dentale (Abb. 39 und 40).

Der N. hyomandibularis facialis (Ast des N. VII) dringt von anterior in die Medialseite des Hyomandibulare ein. Im Canalis facialis verzweigt sich der Nerv in den Ramus hyoideus facialis und den Ramus mandibularis facialis (Abb. 41). Der Ramus mandibularis facialis tritt ventral des Proc. lateralis hyomandibularis und im ventralen Abschnitt des Hyomandibulare auf die Lateralseite des Suspensorium. Er zieht rostroventrad und verzweigt sich noch auf Höhe des Hyomandibulare (Abb. 40). Zwischen dem anteroventralen Rand des Symplecticum und dem posterioren Abschnitt vom Proc. caudalis quadrati dringen die Äste des Ramus mandibularis facialis nach medial (vgl. Abb. 44: Querschnitt C). Dort lagern sie sich noch auf Höhe des Quadratum aneinander und ziehen nicht mehr voneinander unterscheidbar nach anterior zum Dentale. Dabei verlaufen sie medial des M. adductor mandibulae (A ω) und lateral der intramandibulären Portion des A2/3. Der Ramus hyoideus facialis tritt posteroventral aus dem Hyomandibulare aus und verzweigt sich in vier Äste, die vor allem caudoventrad ziehen (Abb. 41).

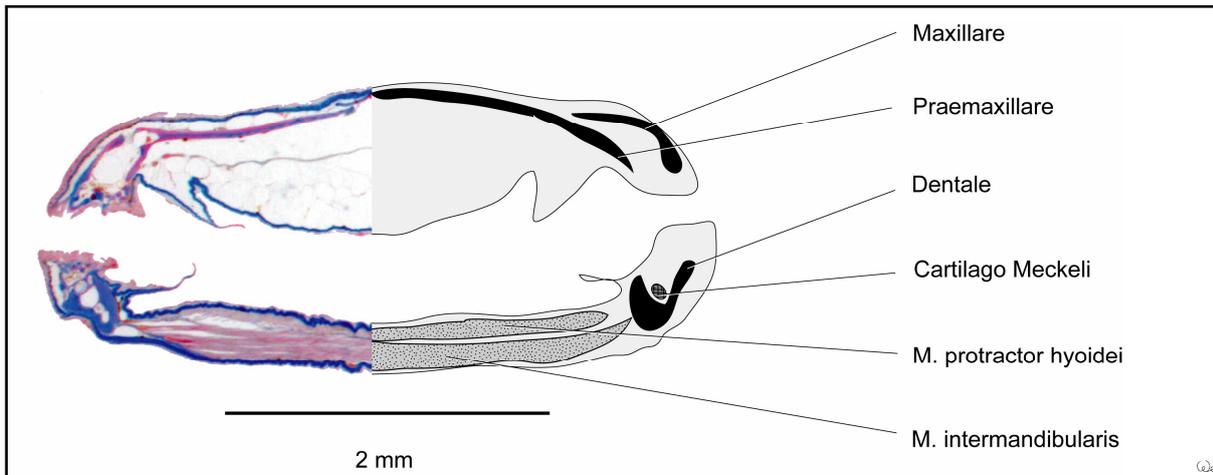


Abb. 42: *Aplocheilus lineatus* - Querschnitt A: zur Lage siehe Abb. 37 bis 39, 41. Schnittnummer: 130, Schnittdicke: 12 μ m.

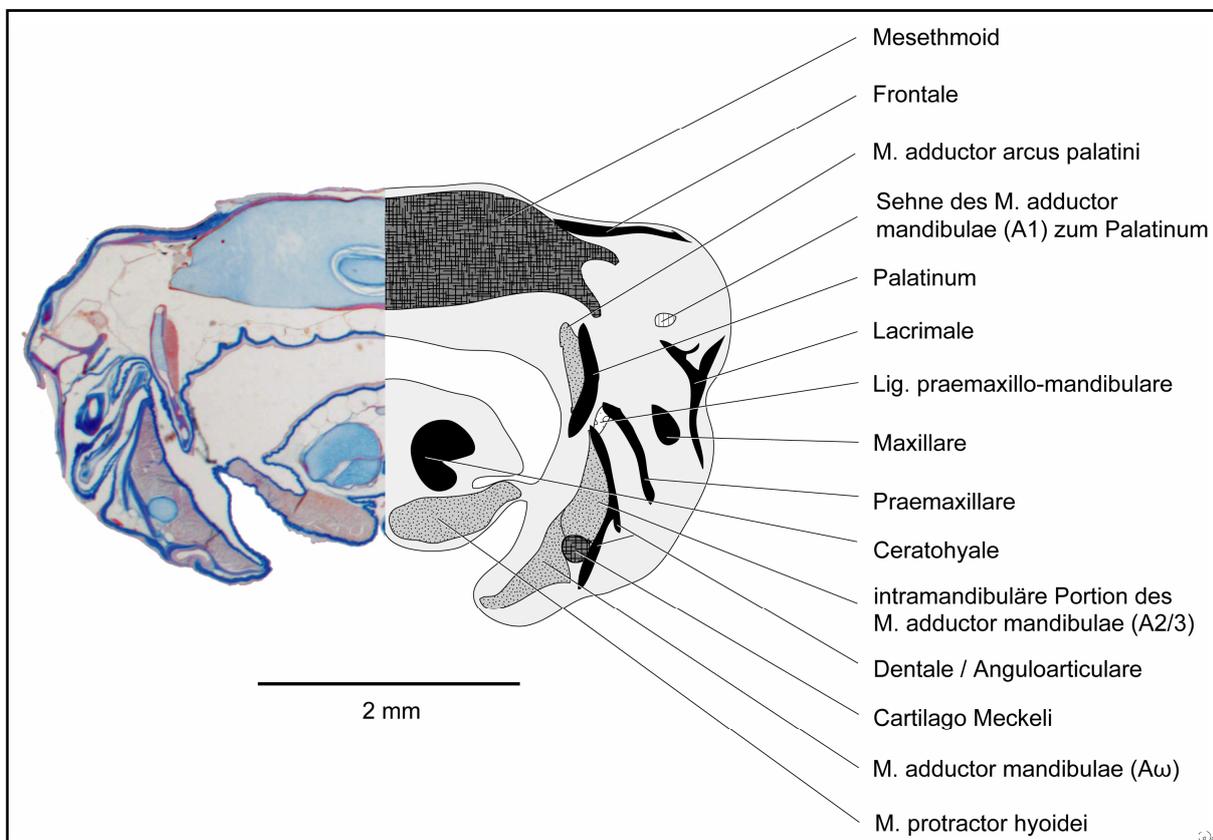


Abb. 43: *Aplocheilus lineatus* - Querschnitt B: zur Lage siehe Abb. 37 bis 39, 41. Schnittnummer: 332, Schnittdicke: 12 μ m.

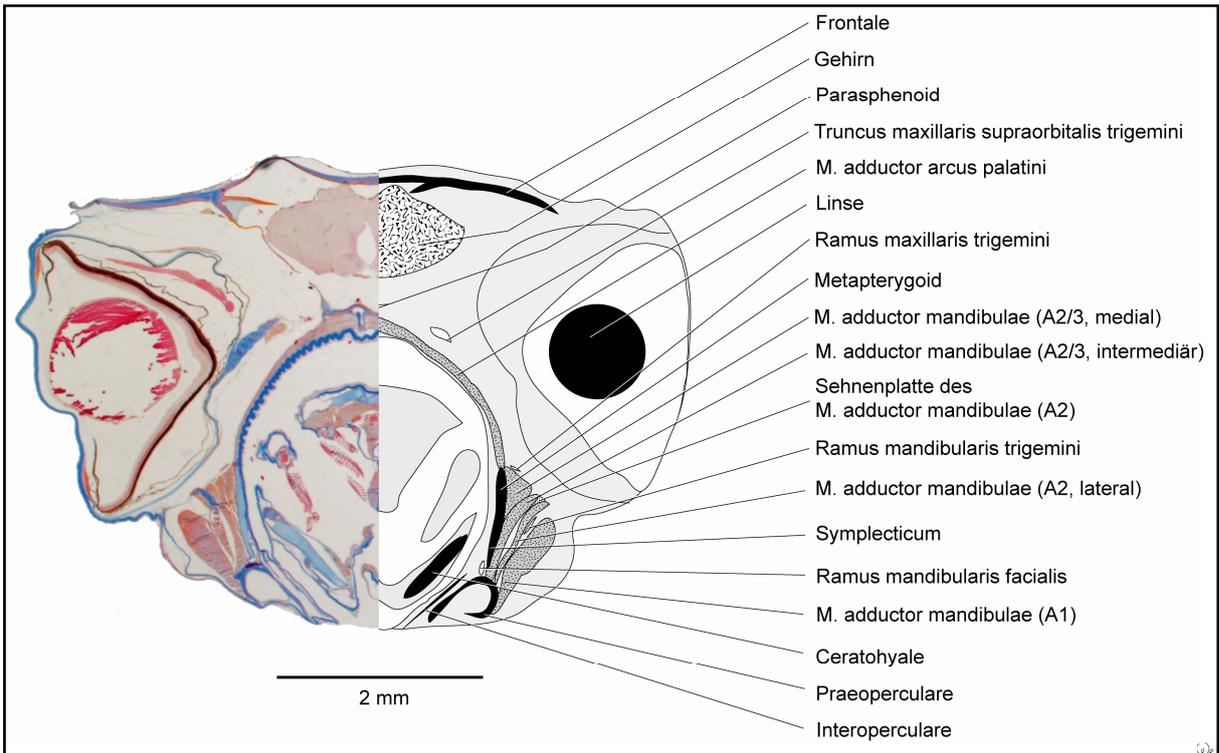


Abb. 44: *Aplocheilus lineatus* - Querschnitt C: zur Lage siehe Abb. 37 bis 41. Schnittnummer: 561, Schnittdicke: 12 µm.

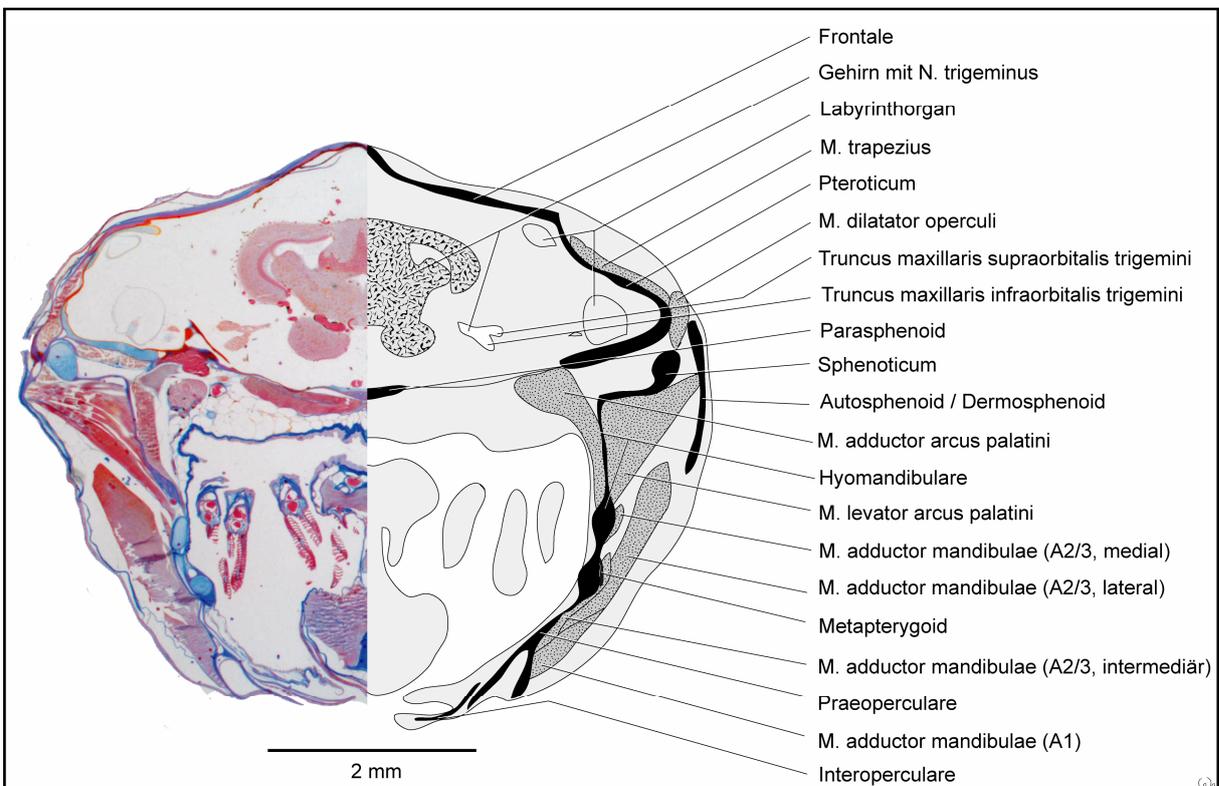


Abb. 45: *Aplocheilus lineatus* - Querschnitt D: zur Lage siehe Abb. 37 bis 41. Schnittnummer: 752, Schnittdicke: 12 µm.

3.5. *Oryzias latipes* (Beloniformes, Adrianichthyidae)

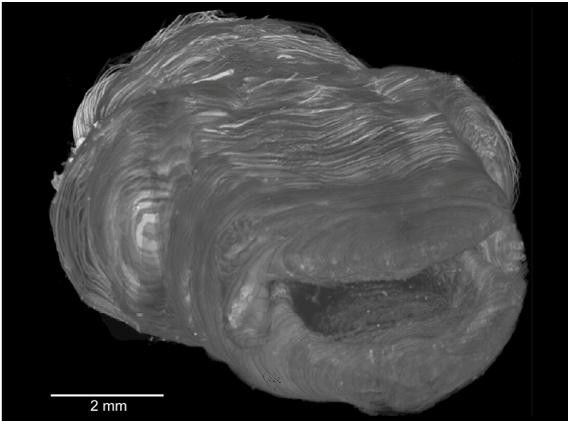


Abb. 46: *Oryzias latipes* - 3D-Ansicht aller 250 in Imaris 4.2 zusammengeführten Schnitte von rechts frontolateral. Die Augen und das geöffnetes Maul sind sichtbar.

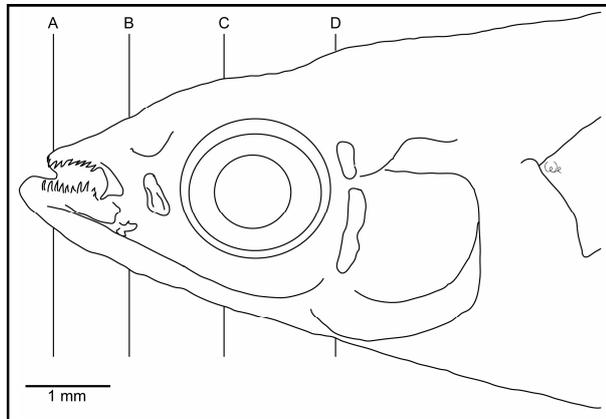


Abb. 47: *Oryzias latipes* - Lateralansicht des Kopfes. Auflösung: 3,2 x 10; metrische Daten: Anhang 9.3.; A-D: Lage der Querschnitte (Abb. 56 bis 59)

Parallel zur anatomischen Präparation wurde eine 3D-Rekonstruktion des Kopfes von *Oryzias latipes* angefertigt (siehe Kapitel 2.7.). Auf Abweichungen zwischen dem präparierten und dem rekonstruierten Tier wird hingewiesen.

Die Rückenlinie von *Oryzias latipes* ist im caudalen Bereich nach ventral abgeknickt (Anhang 9.2.: Abb. 99). Während die Bauch- und die Rückenflosse sehr schmal ausgebildet sind, zieht die großflächige Afterflosse ventral über das posteriore Drittel des Körpers. Die Schwanzflosse bildet keine Loben aus. Die Brustflosse ist breit. Lateral liegen die sehr großen Augen des Fisches (Abb. 46 und 47), die ein Drittel der Pectoralhöhe einnehmen. Das Maul ist oberständig und die Maulspalte führt caudad (Abb. 47). Die Zähne des Oberkiefers und einige Zähne des Unterkiefers weisen rostrad.

Das Frontale reicht anterior bis auf Höhe des hintersten Abschnitts der Maulspalte (Abb. 49). Posterior ist das Frontale weit bis hinter das Auge ausgedehnt. Ventrolateral des anterooccularen Abschnittes vom Frontale befindet sich das große Nasale, das sich nach caudodorsal verschmälert. Lateral vom posteroventralen Bereich des Nasale liegt das Lacrimale, das etwa halb so groß ist wie das Nasale. Nasale und das Lacrimale sind an ihren Rändern stark nach lateral geschwungen. Bei dem 3D-rekonstruierten Individuum sind der aufgewölbte dorsale und der ventrale Rand des Nasale miteinander verschmolzen, so daß sie dem Knochen ein zylinderartiges Aussehen verleihen (Abb. 48 und 50). Medial des anteroventralen Bereiches vom Nasale befindet sich das Praemaxillare, das mit seinem posterioren Ast nach ventral

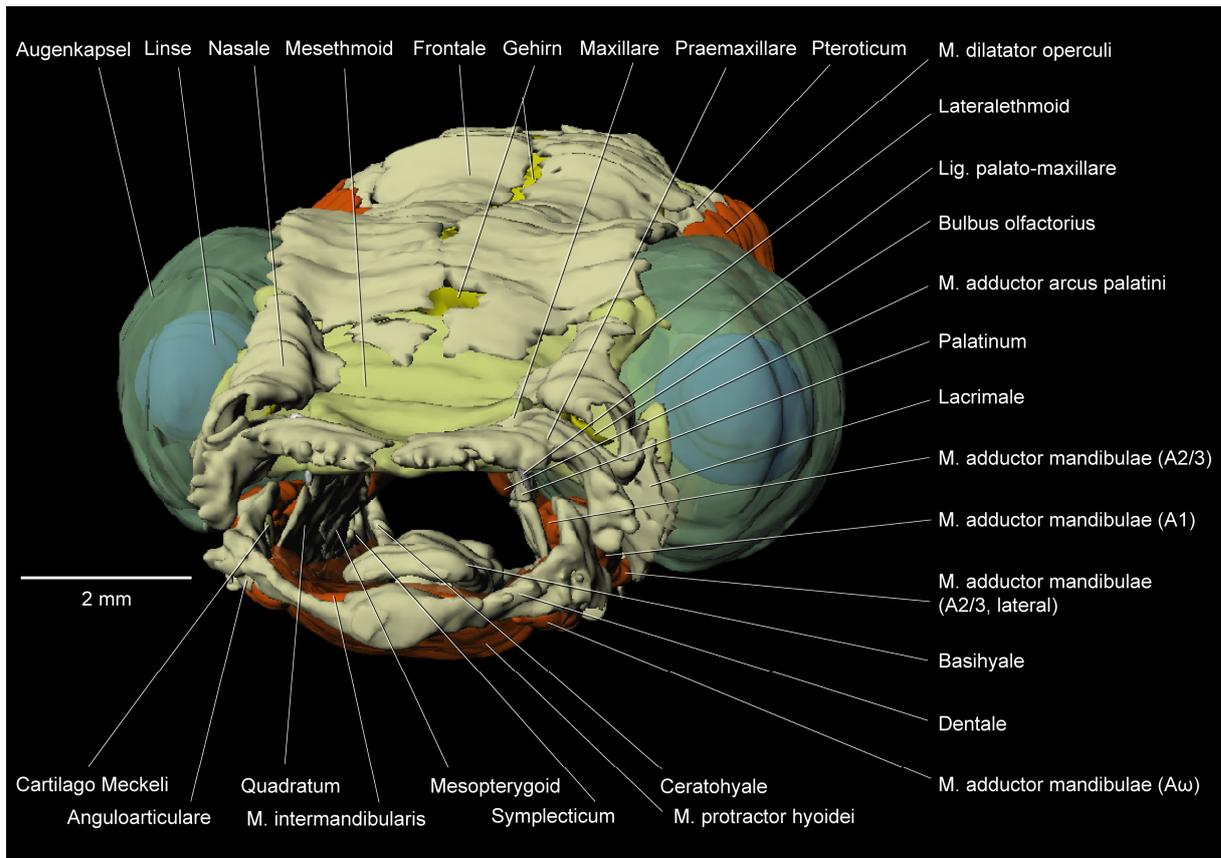


Abb. 48: *Oryzias latipes* - 3D-Ansicht des Kopfes von links frontolateral. Alle rekonstruierten Elemente sind

absteigt (Abb. 49). Medial des Praemaxillare, von lateral kaum sichtbar, befindet sich das stabförmige Maxillare. Es weist in seiner gedrehten Gestalt mit der anterodorsalen Spitze nach medial. Es wird dort vom Praemaxillare großflächig bedeckt und nähert sich dessen bindegewebiger Verbindung mit dem kontralateralen Praemaxillare (Abb. 48 und 55). Das schmale Lateralethmoid liegt anterior des Auges und ist von lateral als vertikaler Knochen zu erkennen. Bei dem 3D-rekonstruierten Individuum bildet es mit dem Mesethmoid eine knorpelige Einheit (Abb. 48, 50 und 51; vgl. Anmerkung im Kapitel 2.10.). Posterior des Auges ist das Sphenoticum zu erkennen. Ein anterolateraler Proc. sphenoticus als Grat des Sphenoticum und ein Dermosphenoticum (*sensu* Kulkarni, 1948: bei *Oryzias melastigma*) wurden in der Präparation nicht gefunden. Im Querschnitt ist das dünne Dermosphenoticum aber zu erkennen (vgl. Abb. 59: Querschnitt D). Es wurde in der 3D-Rekonstruktion als dünner Knochen identifiziert, dessen bindegewebige Verbindung zum Neurocranium nicht dargestellt ist (Abb. 50). Posterior des Sphenoticum befindet sich das Pteroticum (nicht in der 3D-Rekonstruktion). Im anterioren Bereich hat es eine dorsoventrale Ausdehnung. Im posterioren Bereich hingegen weist es caudad. Das Operculare nimmt ein Drittel der Pectoralhöhe

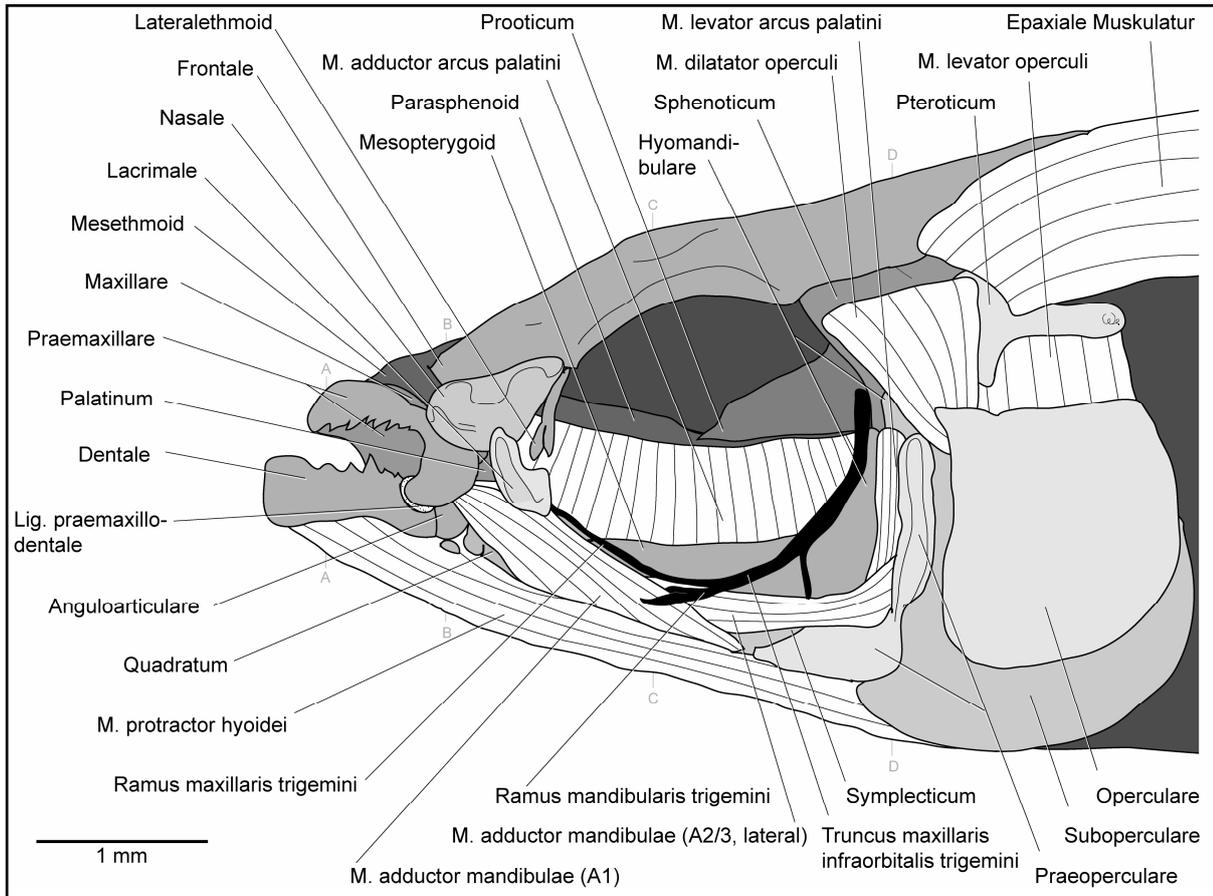


Abb. 49: *Oryzias latipes* - Lateralansicht des Kopfes. Das Integument und das Auge wurden entfernt. Auflösung: 3,2 x 10; A-D: Lage der Querschnitte (Abb. 56 bis 59).

ein (Abb. 49; nicht in der 3D-Rekonstruktion).

Bei der morphologischen Präparation war im Symplecticum (*sensu* Kulkarni, 1948) lateral eine deutliche horizontale Suture zu erkennen (Abb. 52). Diese kann auf ein dorsales Metapterygoid hinweisen [gilt nach Mickoleit (2004) bei den Adrianichthyidae als reduziert]. Im histologischen Schnitt war eine solche Differenzierung nicht zu erkennen, daher wird im Folgenden die Terminologie Kulkarnis weiter verwendet.

Zwischen dem posterodorsalen Bereich auf der Lateralseite des Dentale und dem ventralen Bereich der Medialseite des ventrad absteigenden Praemaxillare-Astes ist das flächige Lig. praemaxillo-dentale gespannt (Abb. 49). Zwischen der posterioren Spitze des Maxillare und der Medialseite des posterodorsalen Abschnitts vom Praemaxillare (im Knickwinkel) befindet sich das kurze Lig. praemaxillo-maxillare (vgl. Abb. 57: Querschnitt B). Das Lig. palato-maxillare spannt sich zwischen der anterioren Kante des Palatinum und der posterioren Seite des nach anteromedial weisenden Abschnitts vom Maxillare (Abb. 48 und 55). Das Lig. mandibulo-interoperculare befindet sich zwischen der posteroventralen Kante des Anguloar-

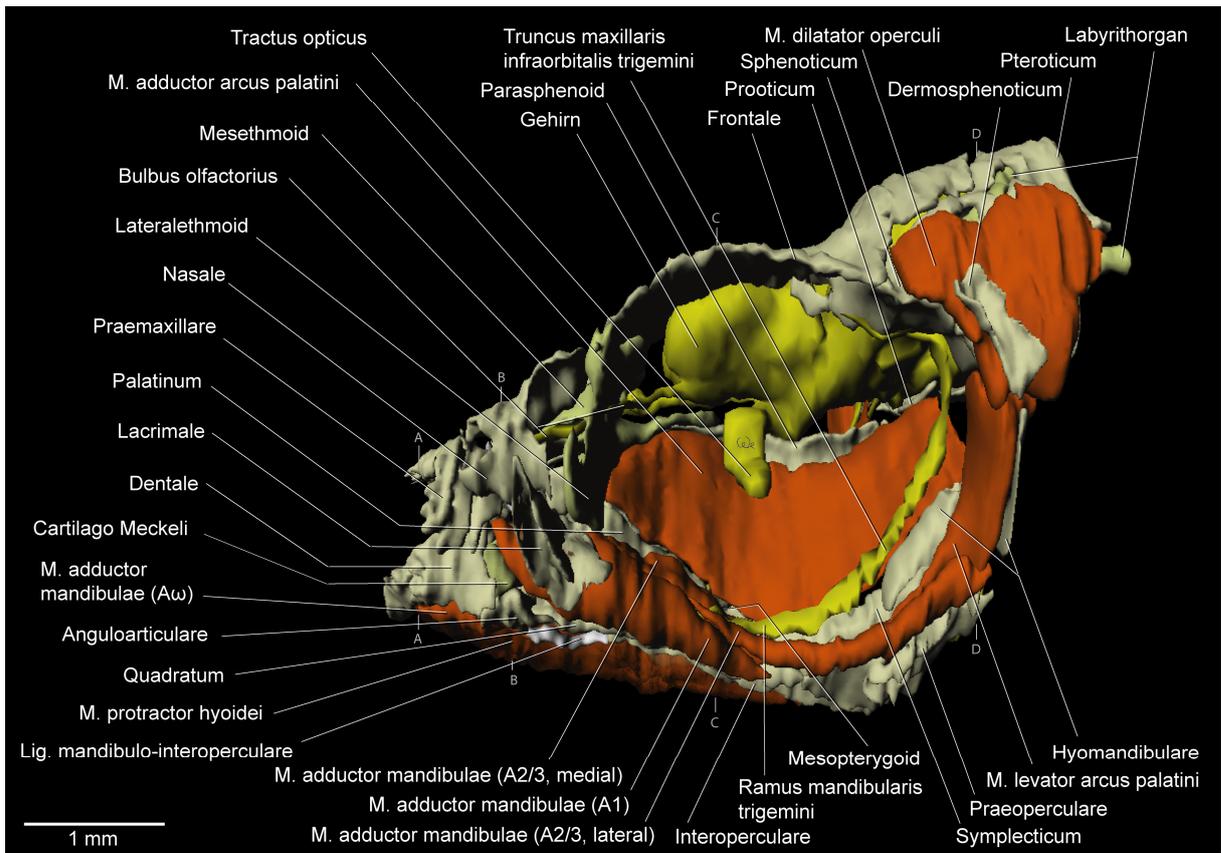


Abb. 50: *Oryzias latipes* - 3D-Lateralansicht des Kopfes. Auge ausgeblendet. Der M. protractor hyoidei ist transparent dargestellt. A-D: Lage der Querschnitte (Abb. 56 bis 59).

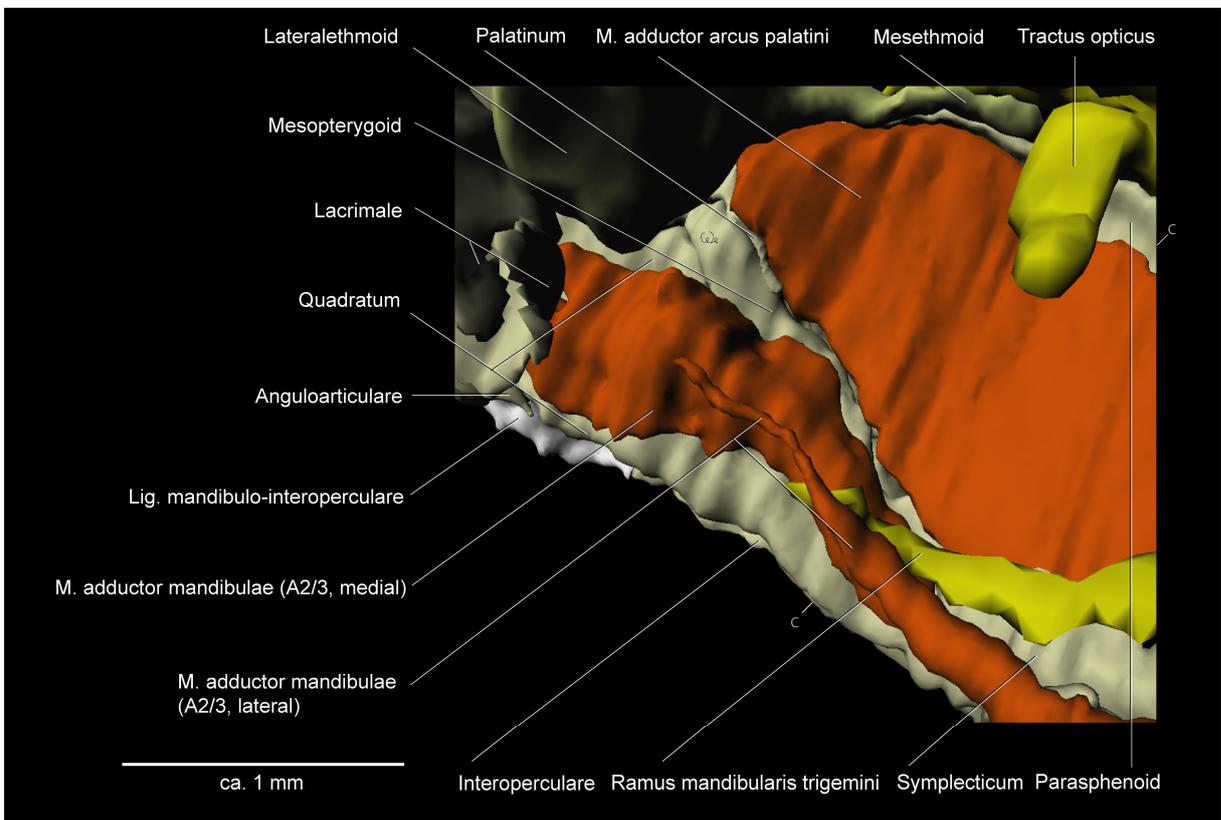


Abb. 51: *Oryzias latipes* - 3D-Ansicht des anterioren Suspensorium von dorsolateral nach rostromedial. Das Auge und die externe Sektion des M. adductor mandibulae (A1) sind ausgeblendet. Der intermediärer Kopf des A2/3 wurde nicht rekonstruiert. C: Lage des Querschnitts (Abb. 58).

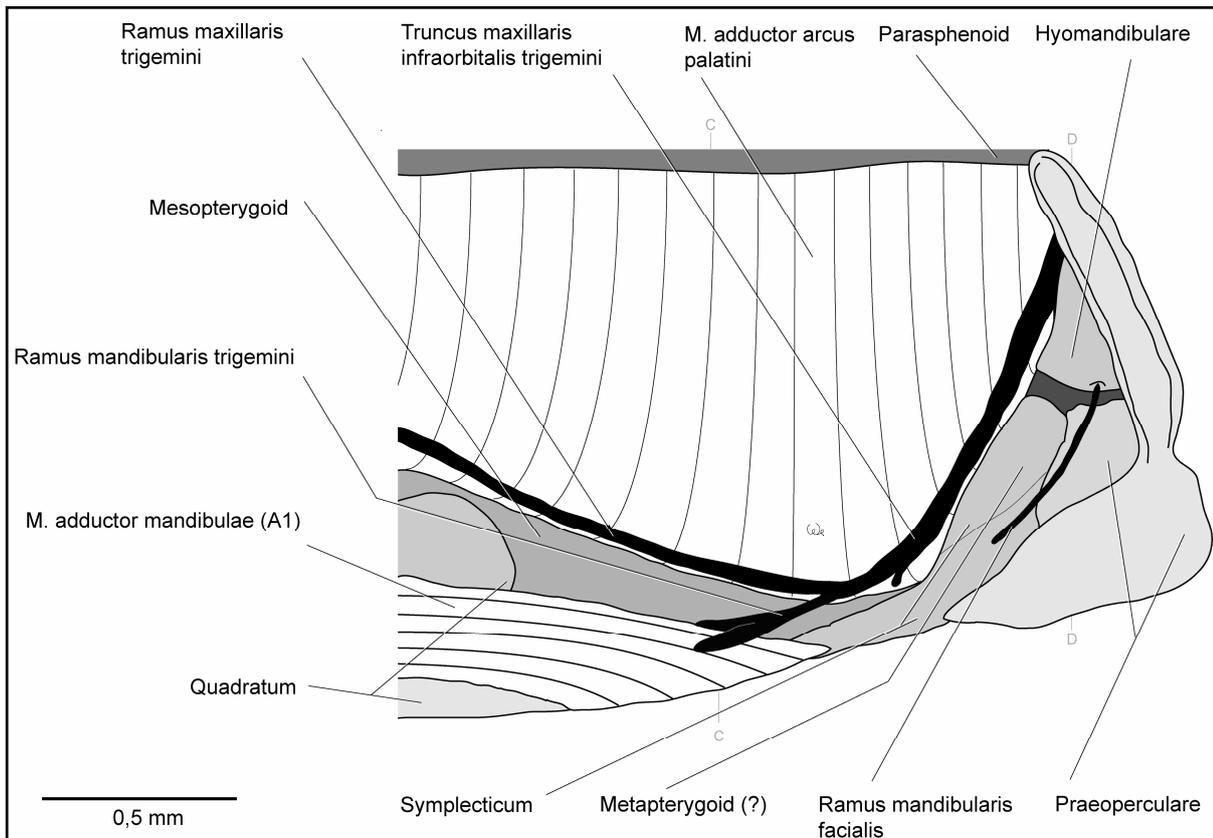


Abb. 52: *Oryzias latipes* - Lateralansicht des posterioren Suspensorium. Der laterale Kopf der internen Sektion vom M. adductor mandibulae (A2/3) wurde ausgeblendet. Auflösung: 6,6 x 10; C-D: Lage der Querschnitte (Abb. 58 bis 59).

ticulare und der anterioren Spitze des Interoperculare. Es ist kräftig ausgebildet und zieht ventral des gesamten Quadratum entlang (Abb. 50, 51, 53 und 55).

Flächiges Bindegewebe befindet sich zwischen dem ventralen Bereich des Lacrimale und dem dorsalen Bereich an der Medialseite des Nasale. Zwischen der anteroventralen Kante des Frontale und posterior an der Medialseite des Nasale befindet sich kräftiges Bindegewebe. Zwischen dem dorsalen Bereich des ventrad absteigenden Praemaxillare-Astes und dem anteroventralen Bereich der Medialseite vom Nasale spannt sich kräftiges Bindegewebe.

Oryzias latipes besitzt eine parallelfaserige externe Sektion des M. adductor mandibulae (A1). Der A1 hat seinen Ursprung lateral auf dem Proc. caudalis quadrati und mit einigen Fasern anterior auf der Lateralseite des Symplecticum (Abb. 49, 50 und 52; vgl. Abb. 58: Querschnitt C). In seinem Verlauf ist er kaum von der internen Sektion des M. adductor mandibulae (A2/3) zu unterscheiden und scheint in seinem mittleren Bereich mit diesem verschmolzen zu sein. Im Querschnitt sind die Sektionen in diesem Bereich nicht eindeutig zu differenzieren. In der Präparation ist der Ansatz des A1 nicht klar identifizierbar. Erst in den

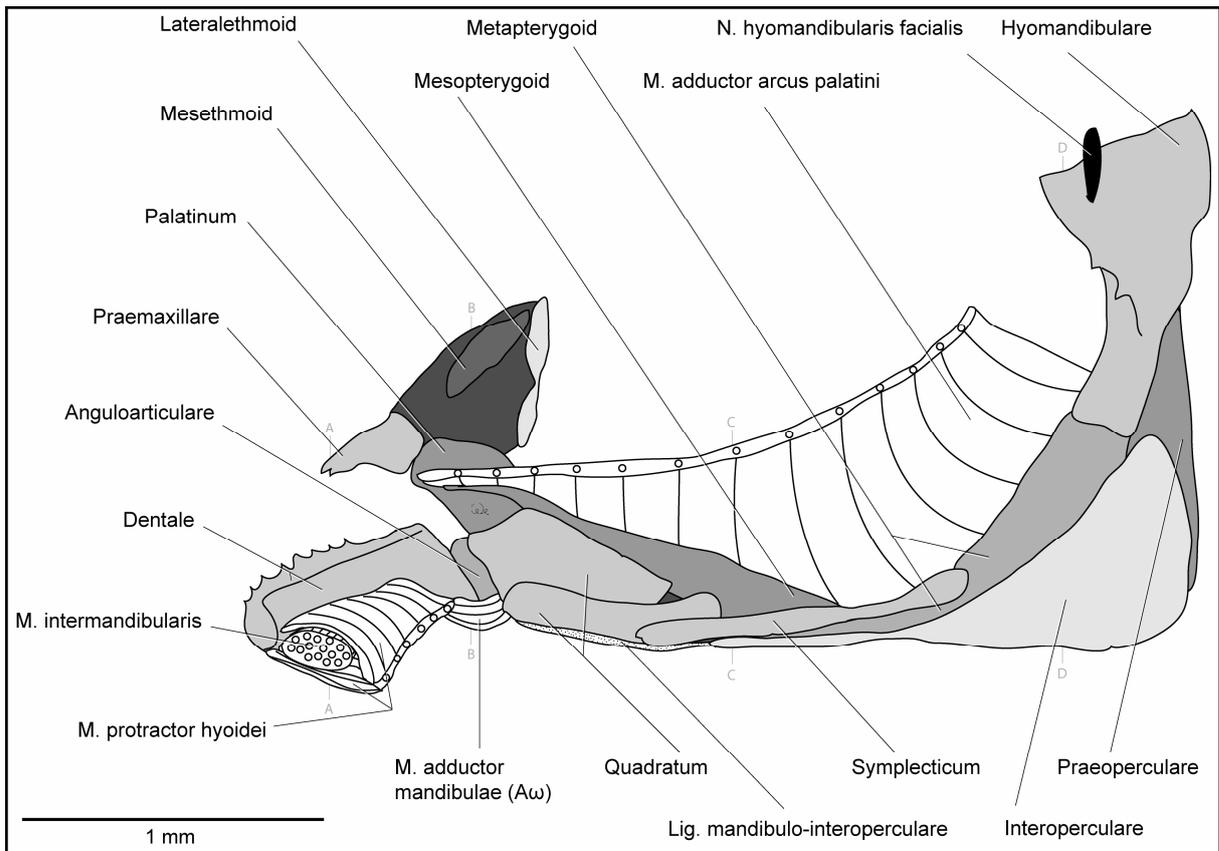


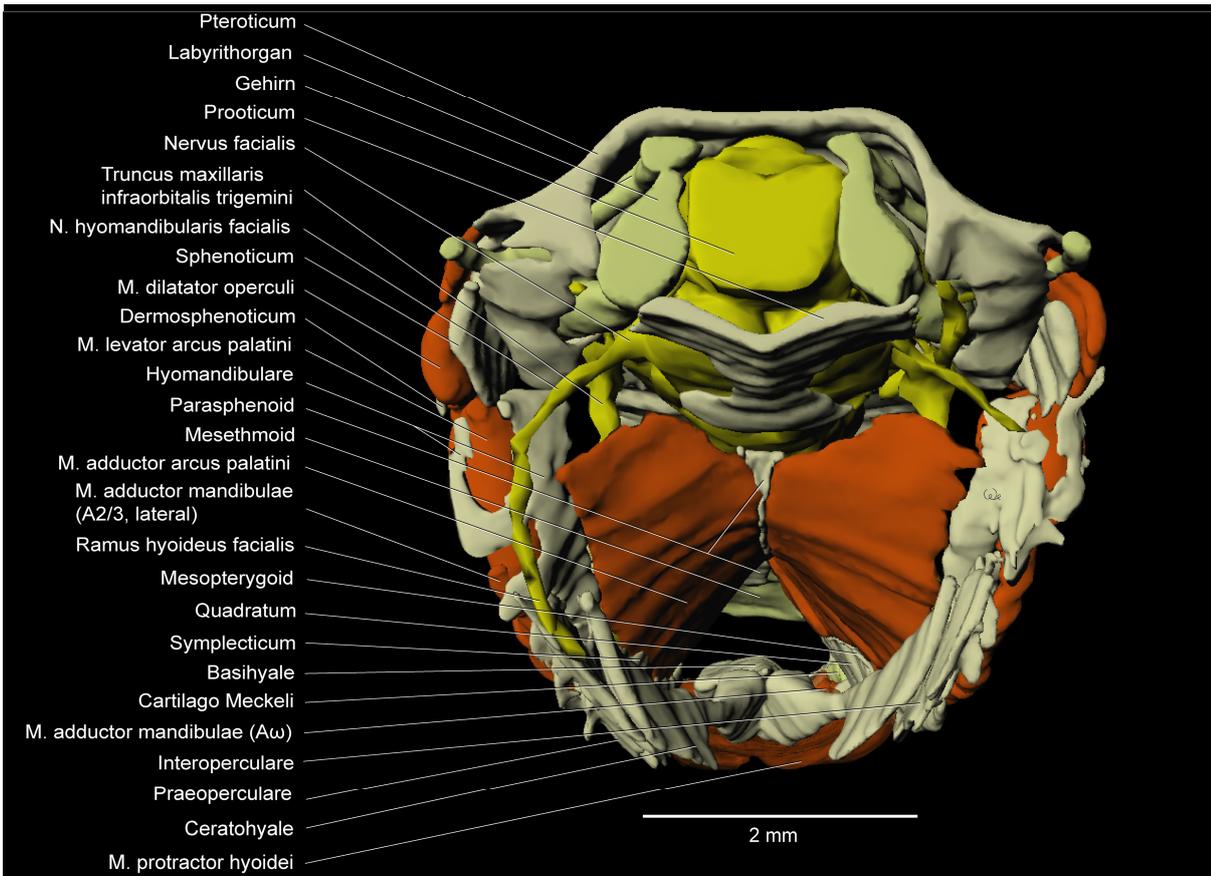
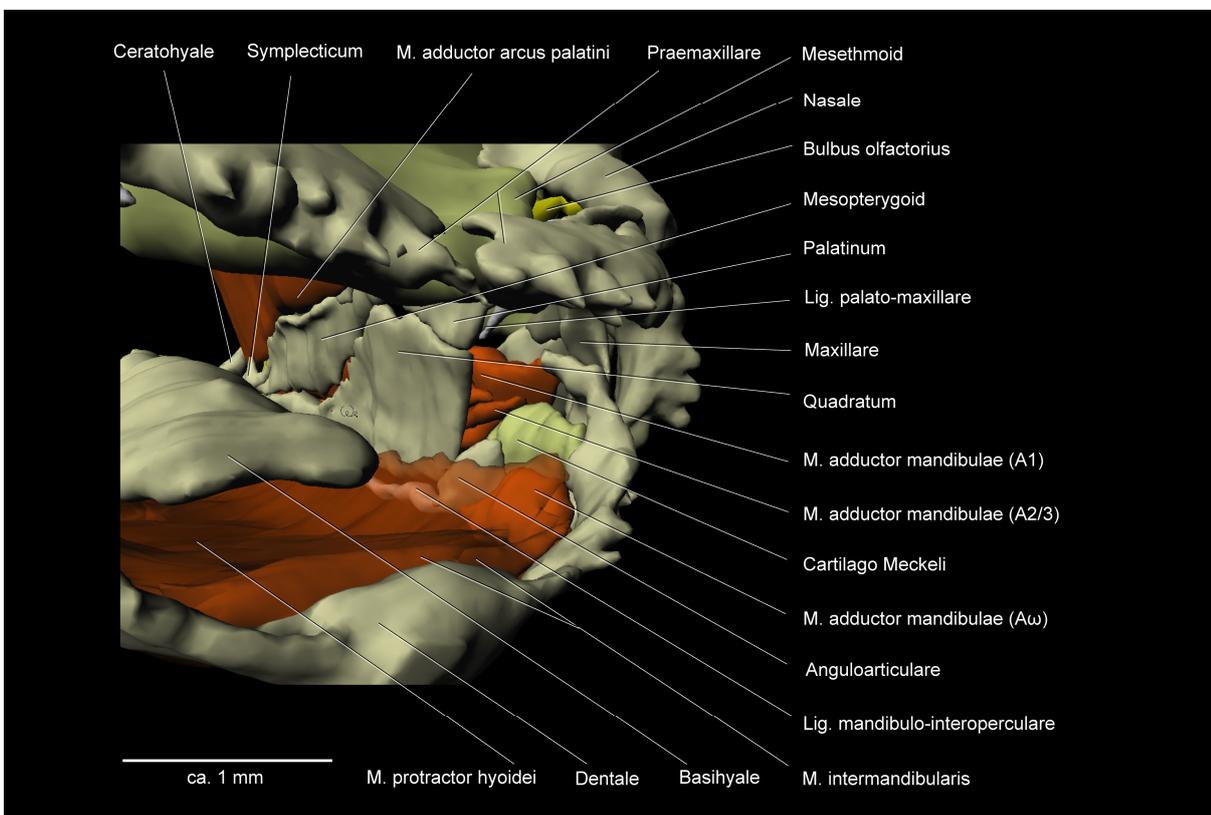
Abb. 53: *Oryzias latipes* - Medialansicht des Kiefers und des Suspensorium. Auflösung: 5,0 x 10. A-D: Lage der Querschnitte (Abb. 56 bis 59).

Querschnitten ist zu erkennen, daß er sich mit seinem anterioren, vom A2/3 getrennten Ende nach rostradorsal „hebt“ und eine kurze bindegewebige Sehne ausbildet. Diese setzt posteroventral am stabförmigen Maxillare an. Die Sehne des A1 ist im Schnitt kaum vom Lig. praemaxillo-maxillare zu unterscheiden (vgl. Abb. 57: Querschnitt B).

Die parallelfaserige interne Sektion des M. adductor mandibulae (A2/3) besitzt drei Köpfe. Der laterale Kopf des A2/3 hat seinen schmalen, runden Ursprung am ventralen Drittel des vertikalen Praeoperculare-Astes (Abb. 49, 50 und 54; vgl. Abb. 59: Querschnitt D). Der laterale A2/3-Kopf zieht ohne deutliche Veränderung in seiner Mächtigkeit rostrad. Zwischen der externen Sektion des M. adductor mandibulae (A1) und den medial liegenden Köpfen der internen Sektion (A2/3, medial; A2/3, intermediär) geht er allmählich in eine lange Sehne über (Abb. 51).

Der schmale mediale Kopf des A2/3 hat seinen Ursprung vor allem posterior an der Lateralseite des flächigen Quadratum (Abb. 51). Einige Fasern können aber zusätzlich auch körperseitenasymmetrisch am Proc. caudalis quadrati entspringen.

Der kurze, aber kräftige intermediäre Kopf des A2/3 (nicht in der 3D-Rekonstruktion) hat

Abb. 54: *Oryzias latipes* - 3D-Ansicht des Kopfes von caudal.Abb. 55: *Oryzias latipes* - 3D-Ansicht von rechts frontolateral in das geöffnete Maul.

seinen Ursprung lateral am Proc. caudalis quadrati. Er wird lateral vom A1 vollständig bedeckt.

Noch auf Höhe des posterioren Abschnittes vom Quadratum vereinigen sich der mediale und der intermediäre Kopf des A2/3 zu einem Muskelbauch, der caudad zieht. Auf Höhe des Kiefergelenkes bildet dieser Muskelbauch eine kurze Sehne aus. Sie vereinigt sich mit der Sehne des lateralen A2/3-Kopfes und setzt dorsal an der Medialseite des Anguloarticulare an (Abb. 55).

Der parallelfaserige intramandibuläre M. adductor mandibulae (A ω) ist sehr kurz und schmal ausgebildet (Abb. 53 bis 55). Er hat seinen Ursprung ausschließlich an der anteroventralen Kante des Quadratum und zieht ventromedial am Kiefergelenk vorbei. Er setzt posteroventral an der Medialseite des Dentale und am Cartilago Meckeli an.

Der spindelförmige M. intermandibularis hat seinen sehnigen Ursprung an der Medialseite des Dentale. Der Muskel besitzt einen dickbauchig ovalen Querschnitt (= maximal zweimal so breit wie hoch).

Der parallelfaserige M. protractor hyoidei hat einen schmalen ventralen Ursprung und einen breiten lateralen Ursprung am Ceratohyale (Abb. 54). Er zieht flächig nach anterior (Abb. 48) zum Dentale. Auf Höhe des posterioren Abschnittes vom Quadratum verbindet er sich untrennbar mit dem kontralateralen Muskel (vgl. Terminologie: Kapitel 2.10.). Auf Höhe des Anguloarticulare trennt sich der vereinigte Muskel in zwei breite Köpfe, die flächig den M. intermandibularis von dorsal und ventral umschließen (Abb. 48, 53 und 55; vgl. Abb. 56: Querschnitt A). Der M. protractor hyoidei setzt posterodorsal und posteroventral am Dentale (beidseitig der Symphyse) an.

Der parallelfaserige M. adductor arcus palatini ist bei *Oryzias latipes* großflächig ausgebildet (siehe v. a. Abb. 54). Er hat seinen Ursprung ventral an der Lateralseite des gesamten Parasphenoid. Caudal ist er nur durch Bindegewebe mit dem Prooticum verbunden (Abb. 49). Seine Fasern ziehen ventrad ohne nennenswerte regionale Verdickungen des Muskelbauches auszubilden (vgl. Abb. 58 und 59: Querschnitte C und D). Der M. adductor arcus palatini setzt an der dorsalen Kante des gesamten Suspensorium und an der Medialseite des Palatinum (Abb. 53) an.

Der parallelfaserige M. levator arcus palatini hat seinen schmalen Ursprung mit wenigen Fasern im ventralen Bereich der Lateralseite des Sphenoticum und im anterodorsalen Bereich lateral am Hyomandibulare (Abb. 49, 50 und 54). Von lateral ist der Muskelbauch nur schmal zu erkennen. Jedoch zieht sich der Muskel breit auf dem Proc. lateralis hyomandibu-

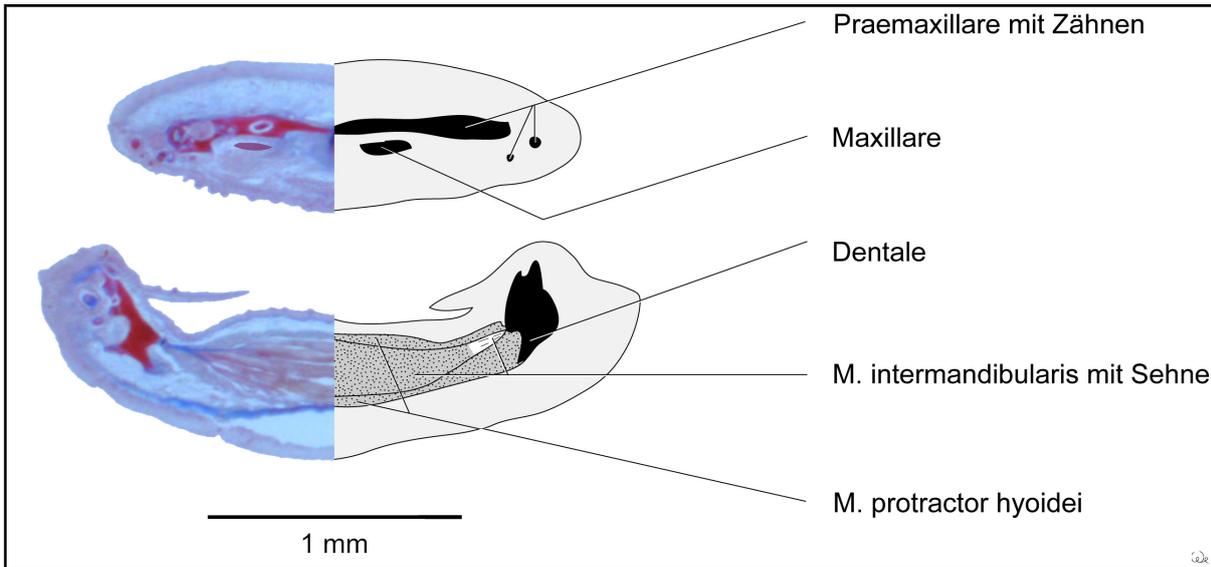


Abb. 56: *Oryzias latipes* - Querschnitt A: zur Lage siehe Abb. 47, 49, 50 und 53. Schnittnummer: 046, Schnitt-dicke: 12 μ m

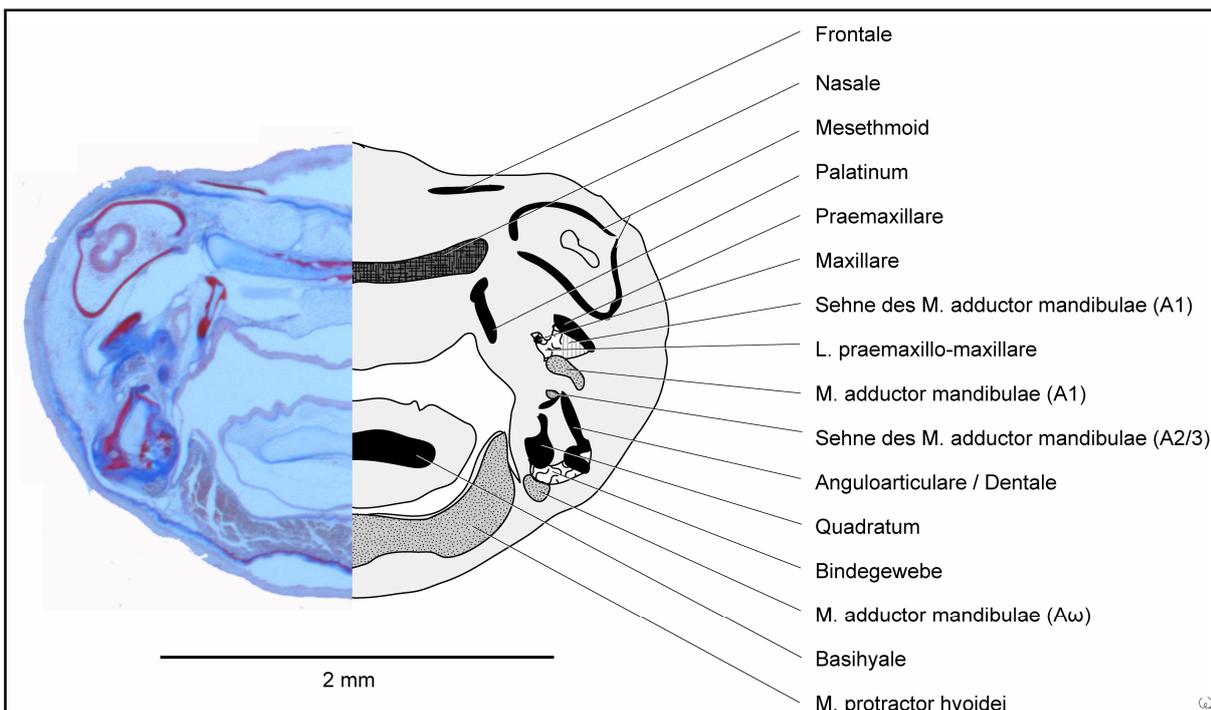


Abb. 57: *Oryzias latipes* - Querschnitt B: zur Lage siehe Abb. 47, 49, 50 und 53. Schnittnummer: 104, Schnitt-dicke: 12 μ m.

ventral (Abb. 52). Sein weiterer Verlauf konnte nicht aufgelöst werden.

Der Verlauf des Ramus hyoideus facialis konnte in der 3D-Rekonstruktion nur in Andeutung dargestellt werden (Abb. 54).

Der vorliegenden Arbeit wurde eine CD-Rom beigefügt (siehe Kapitel 12.). Auf ihr sind 3D-Animationen des Kopfes von *Oryzias latipes* zu finden. Die Videos zeigen die angesprochenen morphologischen Elemente in verschiedenen Ansichten (vgl. Tabelle 2). Eine Quicktime-VR-Animation kann interaktiv bedient werden.

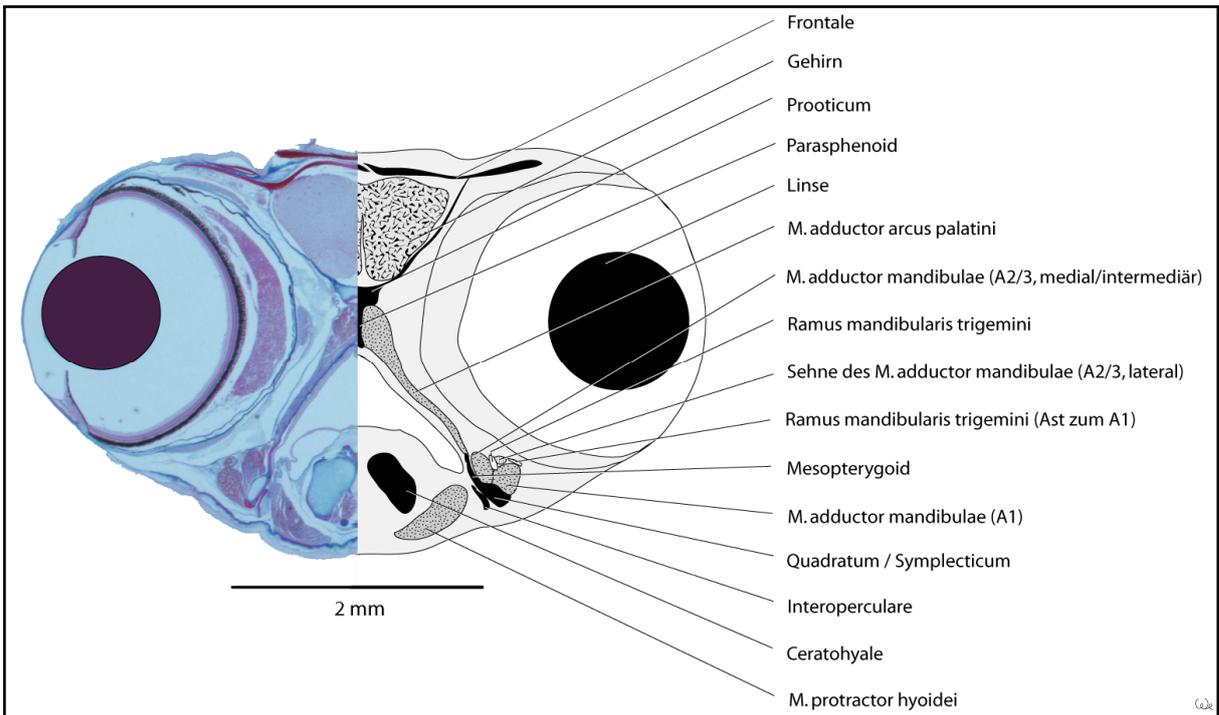


Abb. 58: *Oryzias latipes* - Querschnitt C: zur Lage siehe Abb. 47, 49, 50, 51 und 53. Schnittnummer: 248, Schnittdicke: 12 µm.

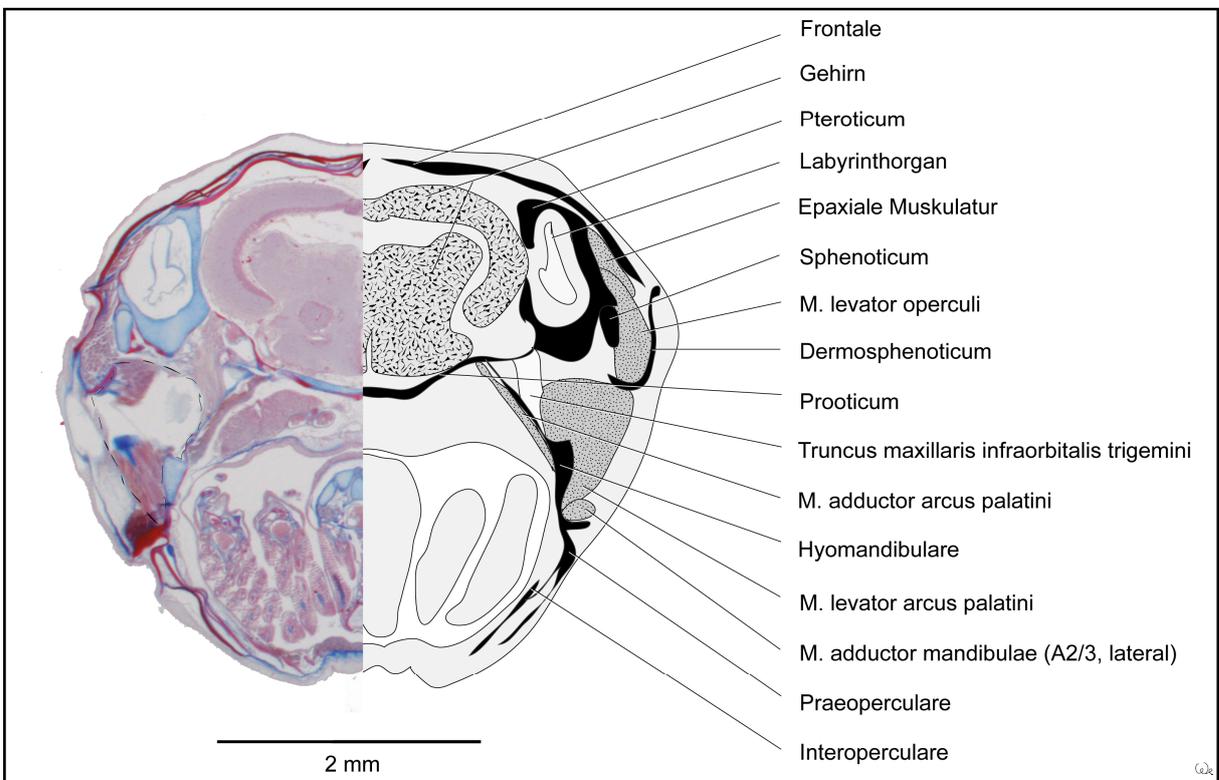


Abb. 59: *Oryzias latipes* - Querschnitt D: zur Lage siehe Abb. 47, 49, 50, 51 und 53. Schnittnummer: 416, Schnittdicke: 12 µm.

laris und am Praeoperculare nach ventral (vgl. Abb. 59: Querschnitt D). Auf Höhe des Mesopterygoid befindet er sich medial des dort liegenden Kopfes vom M. adductor mandibulae (A2/3, lateral). Der M. levator arcus palatini setzt lateral auf der Fläche des Praeoperculare und im posterodorsalen Bereich des Symplecticum an.

Der fächerförmige M. dilatator operculi hat seinen breiten Ursprung lateral am Sphenoticum, das er zu über drei Vierteln bedeckt, und im anterioren Bereich auf der Lateralseite des vertikalen Abschnitts vom Pteroticum. Sein Muskelbauch verjüngt sich nach caudoventral und setzt anterodorsal an der Medialseite des Operculare an (Abb. 49 und 50).

Am ventralen Rand des horizontalen Abschnitts vom Pteroticum besitzt der parallelfaserige M. levator operculi seinen breiten Ursprung (Abb. 49; nicht in der 3D-Rekonstruktion). Die Fasern verlaufen ventrad, um an der Medialseite des Operculare dorsal anzusetzen. Ansatz und Ursprung sind gleich breit.

Der Truncus maxillaris infraorbitalis trigemini (Ast des N. V) (Nerven und Innervation: vgl. Abb. 11, Kapitel 2.10.) tritt posterior des Auges aus dem Neurocranium (Abb. 49 und 50; vgl. Abb. 59: Querschnitt D) und wird in seinem Verlauf lateral durch keinen Muskel bedeckt. Er zieht anterior des Hyomandibulare und dorsal des Symplecticum rostroventrad. Dorsal vom posterioren Rand des Mesopterygoid spaltet sich ein dünner Ast nach ventral ab, der den lateralen Kopf des A2/3 innerviert (Abb. 49 und 52; nicht in der 3D-Rekonstruktion). Der Truncus maxillaris infraorbitalis trigemini teilt sich auf Höhe des anterioren Drittels vom Symplecticum auf. Der dorsale Ast, der Ramus maxillaris trigemini (nicht in der 3D-Rekonstruktion), führt dorsal des Mesopterygoid anterodorsad (Abb. 52) und tritt - lateral vom Lacrimale bedeckt - nach medial ein (Abb. 49).

Der ventrale Ast des Truncus maxillaris infraorbitalis trigemini, der Ramus mandibularis trigemini, verläuft rostroventrad. Auf Höhe des Ansatzes der caudalsten Fasern vom medialen A2/3-Kopf spaltet er einen Ast nach anterolateral ab, der den A1 innerviert (Abb. 49 und 52). Der Ramus mandibularis trigemini lagert sich zwischen dem lateralen A2/3-Kopf und dem medialen A2/3-Kopf an. Dabei führt er medial der Sehne des lateralen A2/3-Kopfes entlang (Abb. 51 - vgl. Abb. 58: Querschnitt C). Sein weiterer Verlauf konnte nicht aufgelöst werden.

Der Ramus mandibularis facialis (nicht in der 3D-Rekonstruktion), der anteriore Ast des N. hyomandibularis facialis (Abb. 53 und 54), tritt ventral aus der Lateralseite des Hyomandibulare und verläuft lateral am Praeoperculare und am Symplecticum vorbei nach rostro-

Tabelle 2: *Oryzias latipes* - Stichpunktartige Beschreibung einzelner Film-Sequenzen der Datei 2 auf der beige-fügten CD-Rom (siehe Kapitel 12). In diesem Film sind die 3D-rekonstruierten Knochen (grau), Bänder (weiß), Knorpel (mattgelb), Muskeln (rot) und das Nervensystem (gelb) zu erkennen (zur 3D-Rekonstruktion siehe Kapitel 2.7.). Bei den weiteren Filmdateien auf der CD-Rom sind die Augen (blau; Datei 1) ergänzt bzw. bestimmte Organkomplexe in der Darstellung ausgeblendet worden (Dateien 3 bis 5). Alle Filme weisen die gleiche Film-Sequenz-Abfolge und Länge (1 Min. 20 Sek.) auf. Der hier vorgestellte Ablauf für Film 2 kann daher als Grundlage für Vergleiche und zur morphologischen Orientierung herangezogen werden. Neben dem Zeitablauf und der Film-Sequenz-Beschreibung finden sich in der Tabelle Verweise auf entsprechende Abbildungen, in denen die gezeigten 3D-Strukturen beschriftet sind.

Zeit / Verlauf	Beschreibung (Video 2)	Abbildung
t = 00'00''	<ul style="list-style-type: none"> • Ansicht von frontal durch das geöffnete Maul 	Abb. 48
Verlauf A	<ul style="list-style-type: none"> • Die Kamera schwenkt zur linken Lateralseite von <i>Oryzias latipes</i>. 	
t = 00'05''	<ul style="list-style-type: none"> • Ansicht der linken Lateralseite • Dargestellt sind die Verläufe des M. adductor mandibulae (A2/3) mit seinen drei Köpfen und des Truncus maxillaris infraorbitalis trigemini sowie des N. mandibularis trigemini. 	Abb. 50
Verlauf B	<ul style="list-style-type: none"> • Die Kamera schwenkt links-lateral weiter nach caudal. 	
t = 00'13''	<ul style="list-style-type: none"> • Ansicht von caudal nach anterior durch das geöffnete Maul • Dargestellt ist der Ausmaß des M. adductor arcus palatini. 	Abb. 54
Verlauf C	<ul style="list-style-type: none"> • Die Kamera schwenkt leicht nach ventral, um dann nach anterior durch den vorderen Pharyngealbereich zwischen Neurocranium und dem zweiästigen Ceratohyale bis zum Kiefergelenk vorzudringen. 	
t = 00'19''	<ul style="list-style-type: none"> • Halt caudal des Kiefergelenkes • Anteroventral werden das Basihyale, der M. protractor hyoidei (transparent), der M. intermandibularis und das Dentale sichtbar. • Anteroventral liegen rechts-lateral der M. adductor mandibulae (Aω) und der Cartilago Meckeli. • Rechts-lateral sind das Quadratum, das Mesopterygoid und das Palatinum sichtbar. • Dorsolateral (links und rechts) erstreckt sich der M. adductor arcus palatini. • Anterodorsal sind das Parasphenoid und das Mesethmoid zu sehen. 	Vgl. Abb. 55
Verlauf D	<ul style="list-style-type: none"> • Die Kamera zieht sich nach caudal auf dem gleichen Weg (siehe Verlauf C) wieder zurück. 	
t = 00'27''	<ul style="list-style-type: none"> • Ansicht von caudal (siehe 00'13'') 	Abb. 54
Verlauf E	<ul style="list-style-type: none"> • Die Kamera schwenkt zur rechten Lateralseite des Kopfes. 	
t = 00'32''	<ul style="list-style-type: none"> • Ansicht der rechten Lateralseite des Kopfes • Im Vergleich mit dem Bild bei t = 00'05'' wird die Rechts-links-Asymmetrie deutlich. 	Vgl. Abb. 50
Verlauf F	<ul style="list-style-type: none"> • Die Kamera schwenkt zur Frontalseite des Kopfes 	
t = 00'38''	<ul style="list-style-type: none"> • Frontalansicht des Kopfes (etwa die gleiche Position wie bei t = 00'00'') 	Abb. 48

Fortführung auf der nächsten Seite

Fortführung der Tabelle 2 (siehe vorangehende Seite):

Verlauf G	<ul style="list-style-type: none"> Die Kamera bewegt sich auf die Maulöffnung zu, passiert diese bei $t = 00'45''$ (dorsal: Praemaxillare / ventral: Dentale) und dringt somit von anterior in den Kopf ein. Sie bewegt sich zwischen dem Mesethmoid und dem Parasphenoid (dorsal), dem M. protractor hyoidei und dem Basihyale (ventral) und den anterioren Abschnitten der Suspensorien (lateral) nach caudal. 	
$t = 00'47''$	<ul style="list-style-type: none"> Halt im vorderen Pharyngealbereich im Übergang von Basi- zu Ceratohyale Blick nach caudal Ventral ist die caudale Spitze des Basihyale zu sehen. Lateral daneben befinden sich die Ceratohyaläste, wovon der links-laterale (im Bild der Rechte) nach caudolateral zu verfolgen ist. Links ventrolateral (im Bild rechts unten) ist der stabförmige Proc. caudalis quadrati sichtbar. Dorsal davon liegen das Mesopterygoid, weiter caudal das Symplecticum. Zwischen dem Symplecticum und dem linken (im Bild rechten) Ceratohyal-Ast ist das Interoperculare zu erkennen. Dorsolateral erstreckt sich der M. adductor arcus palatini. Durchschimmernde Teile des Ramus hyoideus facialis (weit caudal) und des Truncus maxillaris interorbitalis trigeminus (lateral des Symplecticum) sind an ihrer gelben Farbe zu identifizieren. 	Vgl. Abb. 54
Verlauf H	<ul style="list-style-type: none"> Die Kamera zieht sich etwa auf dem gleichen Weg (siehe Verlauf G) aus dem Kopfinneren zurück und passiert die Maulöffnung bei $t = 00'50''$. 	
$t = 00'52''$	<ul style="list-style-type: none"> Die Ansicht intermandibulärer morphologischer Elemente ist hier möglich. 	Abb. 55
Verlauf I	<ul style="list-style-type: none"> Die Kamera zieht weiter zur Frontalansicht. 	
$t = 00'56''$	<ul style="list-style-type: none"> Ansicht des Kopfes von frontal (etwa wie bei $t = 00'00'' / 00'38''$) 	Abb. 48
Verlauf J	<ul style="list-style-type: none"> Die Kamera schwenkt in ihrer Ansicht nach caudodorsal. 	
$t = 01'02''$	<ul style="list-style-type: none"> Dorsalansicht des Kopfes, wobei anterior unten im Bild ist Das Gehirn des Jungtieres ist zwischen den noch nicht verschlossenen Schädelelementen (Frontale, Pteroticum) zu erkennen. Caudolateral sind die Mm. dilatator operculorum zu sehen. 	Vgl. Abb. 48 und 50
Verlauf K	<ul style="list-style-type: none"> Die Kamera schwenkt wieder in die Frontalansicht. 	
$t = 01'05''$	<ul style="list-style-type: none"> Frontalansicht des Kopfes (etwa wie $t = 00'00'' / 00'38'' / 00'56''$) 	Abb. 48
Verlauf L	<ul style="list-style-type: none"> Die Kamera schwenkt in ihrer Ansicht nach ventrocaudal. 	
$t = 01''10''$	<ul style="list-style-type: none"> Ansicht von ventral, wobei anterior oben im Bild ist Der M. protractor hyoidei (transparent dargestellt) ist in seinem ganzen Ausmaß zu erkennen. Die Lage des M. intermandibularis zwischen M. protractor hyoidei wird deutlich. 	Vgl. Abb. 54 und 55
Verlauf M	<ul style="list-style-type: none"> Kamera schwenkt wieder in ihrer Ansicht nach anterodorsal und pegelt sich auf die Frontalansicht ein. 	
$t = 01'20''$	<ul style="list-style-type: none"> Frontalansicht ist wie zum Zeitpunkt $t = 00'00''$ wieder hergestellt. Ende des Films 	Abb. 48

3.6. *Parexocoetus brachypterus* (Beloniformes, Exocoetidae)

Parexocoetus brachypterus besitzt eine leicht konvexe Rückenlinie (Anhang 9.2., Abb. 100). Die ovale Körperform ist nach caudal zugespitzt. Rücken- und Afterflosse liegen parallel übereinander und reichen posterior bis zur Schwanzflosse. Die Caudalflosse besteht aus einem kürzeren oberen Lobus und einem längeren caudoventrad weisenden Lobus. Die Pectoralflosse hat etwa die halbe Körperlänge.

Das dorsolateral stehende Auge nimmt ein Drittel der Pectoralhöhe ein (Abb. 60). Die Maulöffnung ist leicht oberständig, die Maulspalte ist kurz und fällt nach caudal leicht ventrad ab. Der Oberkiefer trägt keine, der Unterkiefer nur wenige kleine Zähne. Anteroventral am Unterkiefer befindet sich ein Bartel, der so lang wie die Maulspalte ist.

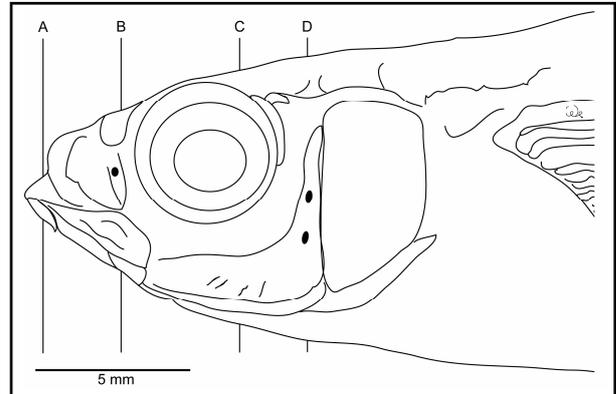


Abb. 60: *Parexocoetus brachypterus* - Lateralansicht des Kopfes. Metrische Daten siehe Anhang 9.3. Auflösung: 1,2 x 10; A-D: Lage der Querschnitte (Abb. 65 bis 68).

Das Frontale (Abb. 61), reicht anterior bis auf die halbe Höhe zwischen Auge und Maulspitze (Anhang 9.3., Meßstrecke: 1* - 11). Posterodorsal ist das Frontale weit posterior des Auges ausgedehnt. Das kleine Nasale liegt anteroventral des Frontale und öffnet sich kelchartig rostradorsad (Abb. 62). Die Nasenöffnung ist im Durchmesser doppelt so breit wie das Nasale. Das Lacrimale befindet sich ventrolateral vom Frontale und anterior des Auges in maximaler Entfernung vom Nasale. Es ist flächig (Abb. 61) ausgebildet und ist so breit wie der halbe Augendurchmesser (Anhang 9.3., Meßstrecke: 11 - 12). Posterior bildet das Lacrimale einen verstärkten vertikalen Grat aus, der nach lateral gebogen ist. Das Maxillare wird anterolateral vom Praemaxillare und posterolateral vom Lacrimale bedeckt. Nur seine anterodorsale Spitze ist von lateral erkennbar. Das Maxillare befindet sich dorsolateral des breiten Praemaxillare. Das Lateraethmoid ist anterior des Auges als vertikaler Knochen zu erkennen. Posterior des Auges und ventrolateral des Frontale befindet sich das vertikal liegende Postorbitale, das ventral bis zur halben Augenhöhe führt (Nomenklatur nach Shakhovskoi, 2004). Das Sphenoticum befindet sich ventrolateral des Frontale und berührt anterior das Postorbitale nicht. Es besitzt in seinem anterioren Bereich einen breiten anteroventralen Sporn, der als Ansatzfläche für verschiedene Muskeln dient (siehe unten). Posterior des Sphenoticum befindet sich das lateral flächige Pteroticum. Posterodorsal des Pteroticum liegt

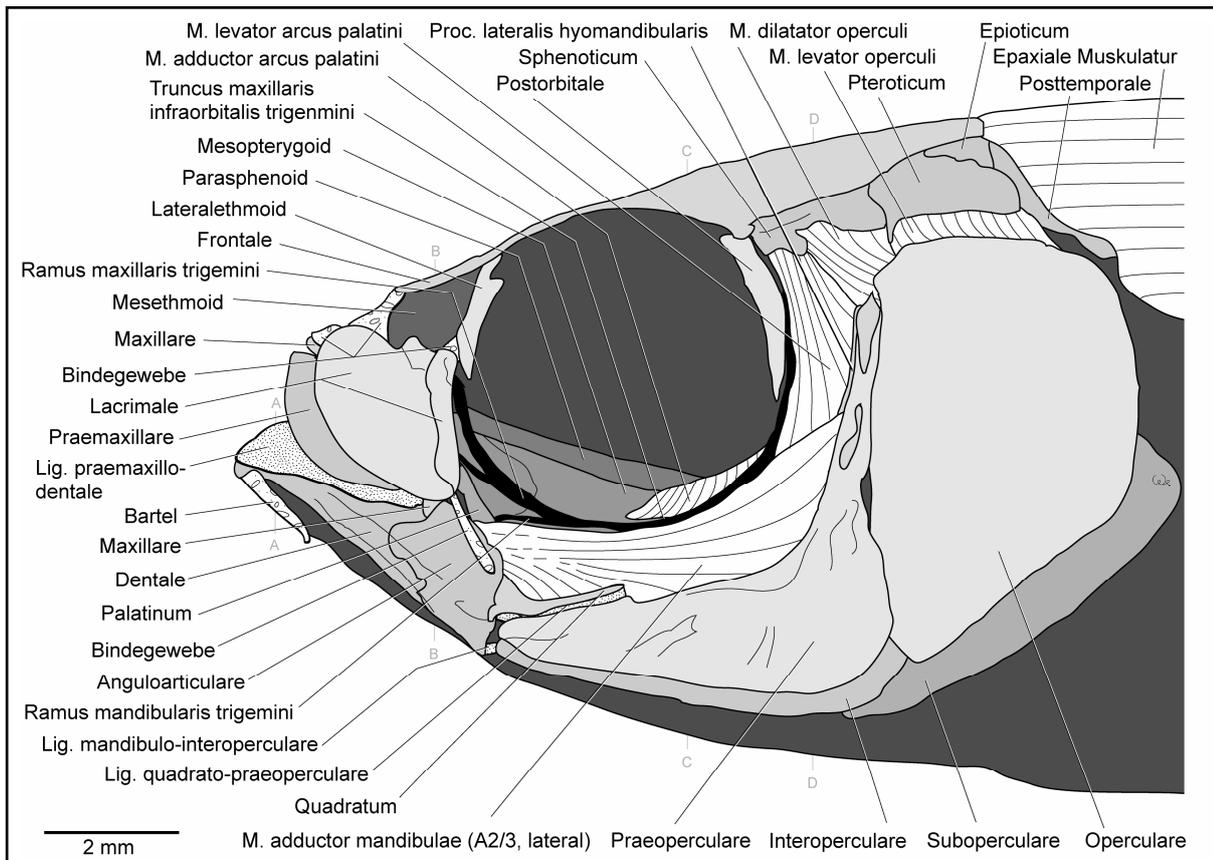


Abb. 61: *Parexocoetus brachypterus* - Lateralansicht des Kopfes. Das Integument wurde entfernt. Auflösung: 1,6 x 10; A-D: Lage der Querschnitte (Abb. 65 bis 68).

das Epioticum und das Posttemporale. Zusammen mit der posterioren Kante des Frontale bilden sie posterior die Ursprungsfläche für die epaxonische Rumpfmuskulatur. Das Hyo-mandibulare ist lateral mit seinem Proc. lateralis hyomandibularis anterodorsal des vertikalen Praeoperculare-Astes sichtbar. Das Operculare nimmt die halbe Pectoralhöhe ein.

Das Palatinum und das Mesopterygoid besitzen medial kräftige Zahnplatten (Abb. 64). Das Dentale bildet anteroventral einen Sporn aus, von dem der oben beschriebenen Bartel abgeht (Abb. 61).

Zwischen dem anterodorsalen Rand des Dentale und dem posteroventralen Abschnitt der Medialseite vom Praemaxillare befindet sich das breite, lippenartige Lig. praemaxillo-dentale (Abb. 61, 62 und 64; vgl. Abb. 65: Querschnitt A). Es ist auch mit dem posteroventralen Bereich des Maxillare verbunden. Von lateral nicht erkennbar befindet sich zwischen dem anterodorsalen Bereich des Mesethmoid und dorsal an der Medialseite des Maxillare das Lig. maxillo-mesethmoid (Abb. 64). Dorsomedial zwischen dem posterioren Abschnitt des Maxillare und dem dorsalen Bereich der Lateralseite des mittleren Dentale

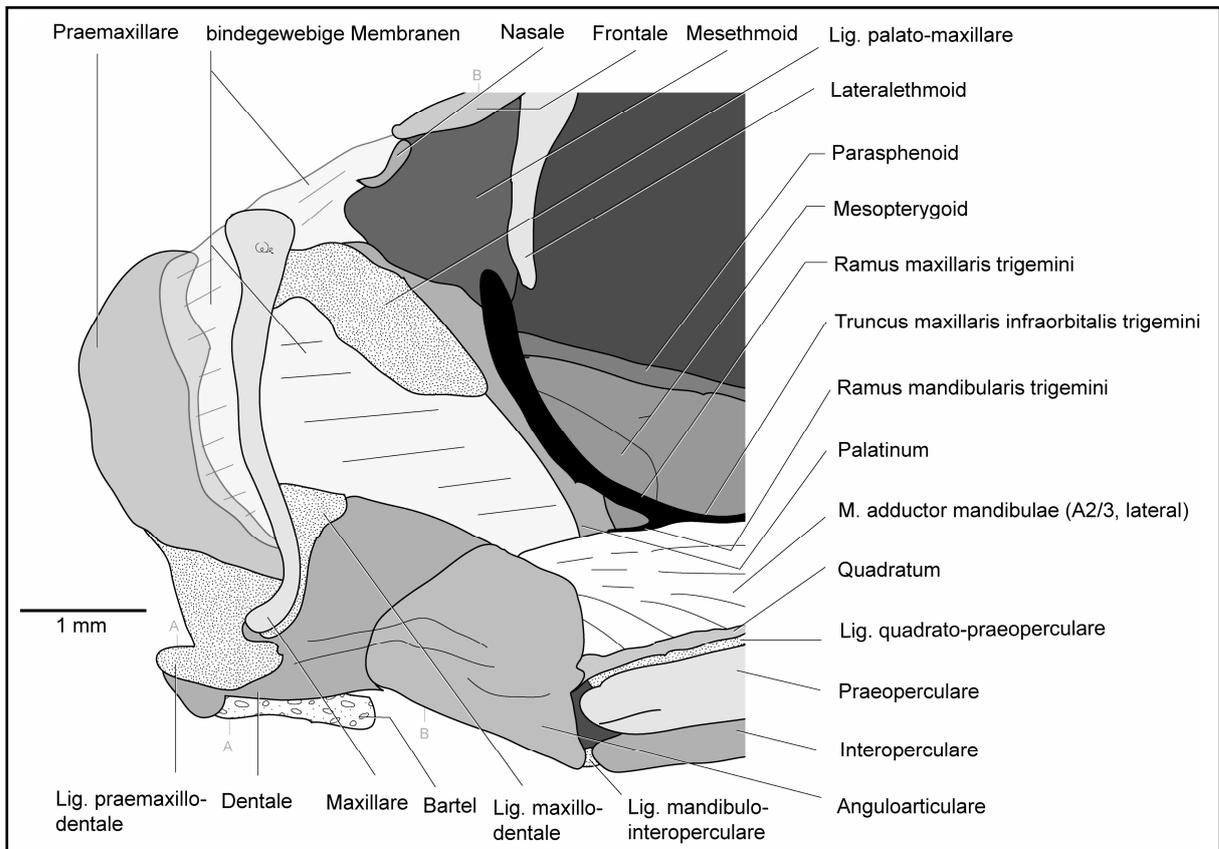


Abb. 62: *Parexocoetus brachypterus* - Lateralansicht des Kiefers in protrusierter Stellung. Das Lacrimale wurde mit seinem Bindegewebe entfernt. Auflösung: 3,2 x 10; A-B: Lage der Querschnitte (Abb. 65 und 66).

Abschnitts spannt sich das Lig. maxillo-dentale (Abb. 62). Zwischen dem dorsalen Bereich der Medialseite des anterioren Maxillare-Abschnittes und der Lateralseite des anteroventralen Bereichs vom Palatinum spannt sich das flächige aber kräftige Lig. palato-maxillare (Abb. 62; vgl. Abb. 66: Querschnitt B). Zwischen der posteroventralen Kante des Anguloarticulare und anterior an der Medialseite des Interoperculare spannt sich das schmale aber kräftige Lig. mandibulo-interoperculare. Zwischen der Dorsalkante des anterioren Drittels vom horizontalen Praeoperculare-Ast und der ventralen Kante des Proc. caudalis quadrati befindet sich das kräftig ausgebildete Lig. quadrato-praeoperculare.

Das Lacrimale ist an seiner *Medialseite* durch feste Bindegewebe-Strukturen mit anderen Knochen verbunden (Abb. 61): Zwischen dem anterodorsalen Bereich des Lacrimale und der anterodorsalen Lateralseite des Maxillare; zwischen dem posterodorsalen Bereich des Lacrimale und dem anteroventralen Rand des Lateralethmoid; zwischen dem dorsalen Bereich des Lacrimale, der Lateralseite des Nasale und der anterolateralen Kante des Frontale; zwischen der gesamten posterioren Kante des Lacrimale und dem posterodorsalen Bereich des Palati-

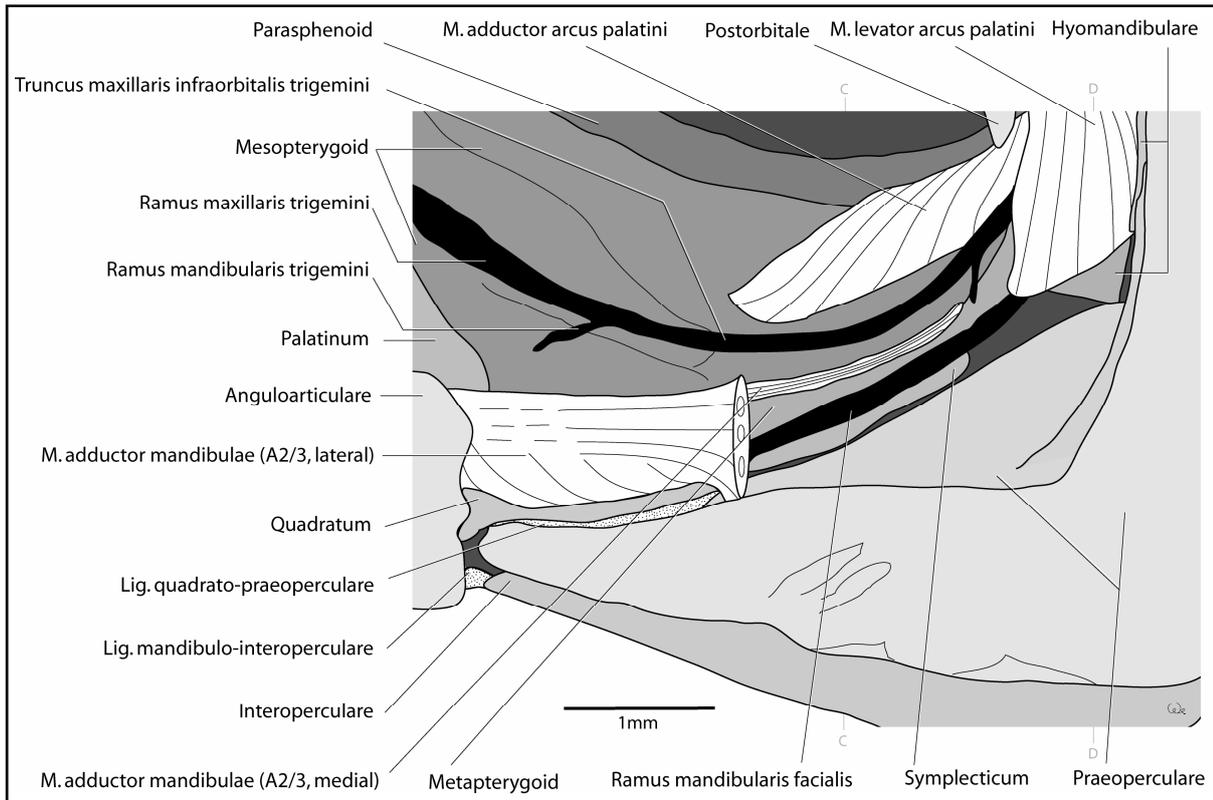


Abb. 63: *Parexocoetus brachypterus* - Lateralansicht des posterioren Suspensorium. Auflösung: 4,0 x 10; C-D: Lage der Querschnitte (Abb. 67 und 68).

num. Reste der Primordialmembran befinden sich zwischen der Lateralseite des Palatinum und der dorsalen Kante des Proc. primordialis anguloarticularis. Ein bandartiges Bindegewebe befindet sich zwischen dem posteroventralen Bereich der Medialseite vom Lacrimale und dem posterodorsalen Bereich des Proc. primordialis anguloarticularis, das „Primordiallygament“. *Parexocoetus brachypterus* besitzt einen protrusiblen Kiefer: Zwischen der anteroventralen Kante des Palatinum und der anterodorsalen Kante des Maxillare befindet sich eine dünne, aber großflächige Bindegewebe. Es geht dorsal in das Lig. palato-maxillare über. Eine weitere dünne und großflächige Membran spannt sich zwischen der ventralen Kante des Maxillare, der anterioren Kante des Frontale und dem dorsalen Bereich der Lateralseite vom Praemaxillare (Abb. 62). Auch der bereits genannte Bartel (vgl. Abb. 65: Querschnitt A) ist eine bindegewebige Struktur, die sich posterior an einer anteroventralen Erhebung des Dentale befindet.

Parexocoetus brachypterus besitzt keine externe Sektion des *M. adductor mandibulae* (A1). Die interne Sektion des *M. adductor mandibulae* (A2/3) besteht aus zwei Köpfen (vgl. Abb. 67 und 68: Querschnitte C und D). Der laterale Kopf des A2/3 hat seinen Ursprung ventral an der schmalen Lateralseite des Proc. lateralis hyomandibularis. Ventral davon hat er seinen

Ursprung anterior an der ventralen Hälfte des vertikalen Praeoperculare-Astes. Weiterhin dienen über zwei Drittel des horizontalen Praeoperculare-Astes dorsal als Ursprung. Auf Höhe des anterioren Drittels vom horizontalen Praeoperculare-Ast befindet sich der Proc. caudalis quadrati, der zusätzlich im dorsolateralen Bereich Fasern des lateralen A2/3-Kopfes als Ursprungsfläche dient (Abb. 61). Der Muskelkopf verjüngt sich fächerförmig nach rostroventral, bis er auf Höhe des Quadratum ohne Änderung seiner Mächtigkeit parallelfaserig rostrad verläuft. Die Muskelfasern, die am Proc. lateralis hyomandibularis, am Praeoperculare und am posterioren Abschnitt des Quadratum ihren Ursprung haben, gehen auf Höhe der anterioren Hälfte des Quadratum allmählich in einen sehnigen Muskelbauch über (Abb. 61 bis 63), der an der Medialseite des Proc. primordialis anguloarticularis ansetzt (vgl. Abb. 66: Querschnitt B). Die Fasern, die vom anterioren Abschnitt des Proc. caudalis quadrati kommen, verlaufen anterodorsad, um direkt ventral des sehnigen Muskelbauches anzusetzen.

Der parallelfaserige mediale Kopf des A2/3 (Abb. 63) entspringt - bis auf den posterioren Bereich nahe dem Hyomandibulare - am gesamten dorsalen Rand des Metapterygoid. Er ist sehr schmal ausgebildet und geht auf Höhe des Quadratum in den sehnigen Bereich des lateralen Muskelkopfes vom A2/3 über.

Der intramandibuläre M. adductor mandibulae (A ω) hat einen breiten, sehnigen Ursprung anteroventral an der Medialseite des Symplecticum. Die Sehne zieht ohne nennenswerte Veränderung in ihrer Mächtigkeit nach anterior bis auf die Höhe des Kiefergelenkes. Von hier aus gehen die Fasern des einköpfigen Muskels leicht fächerförmig nach anterior, um medial großflächig am Dentale und medial am Cartilago Meckeli anzusetzen (Abb. 64; vgl. Abb. 66: Querschnitt B).

Der parallelfaserige M. intermandibularis ist hat seinen breiten Ursprung medial am Dentale und ist länglich-oval ausgebildet (= mehr als zweimal so breit wie hoch) (Abb. 64; vgl. Abb. 65: Querschnitt A).

Der M. protractor hyoidei entspringt lateral am Ceratohyale und verläuft parallelfaserig nach anterior, wo er sich auf Höhe des Quadratum mit dem kontralateralen Muskel vereinigt (vgl. Terminologie: Kapitel 2.10.). Dickbauchig zieht der vereinigte M. protractor hyoidei rostrad. Er lagert sich zwischen den Dentalia dorsal des M. intermandibularis an. Er zieht als flacher Muskel zum Dentale, wo er posterodorsal, beidseitig der Dentalia-Symphyse ansetzt. Die Fasern, die direkt zur Symphyse führen vereinigen sich zu einer sehr kurzen Sehne. Man kann hier aber nicht von einem gesonderten Kopf des M. protractor hyoidei sprechen (Abb. 64; vgl. Abb. 65: Querschnitt A).

sprung (vgl. Abb. 68: Querschnitt D). Dabei wird der M. dilatator operculi durch eine Lamelle des Sphenoticum dorsolateral bedeckt. Er verläuft mit schwacher Verjüngung des Muskelbauches posteroventrad, um anterodorsal an der Medialseite des Operculare flächig anzusetzen (Abb. 61).

Der parallelfaserige M. levator operculi (Abb. 61) hat seinen Ursprung ventral an der Lateralseite des gesamten Pteroticum. Er verläuft nach posteroventral, um im dorsalen Bereich an der Medialseite des Operculare anzusetzen. Dabei führt der Ansatz anteromedial weiter nach ventral als posteromedial. Nach anterior wird der M. levator operculi durch einen kleinen ventralen Grat des Pteroticum und durch den M. dilatator operculi begrenzt.

Der Truncus maxillaris infraorbitalis trigemini (Ast des N. V) (Abb. 63, vgl. Abb. 67 und 68: Querschnitt C und D) tritt posterior des Auges aus dem Neurocranium aus und zieht an der Dorsalkante des Metapterygoid rostroventrad. Auf Höhe der posterioren Kante vom Symplecticum spaltet sich ein Ast ab, der den lateralen Kopf des A2/3 von dorsal innerviert. In dem Bereich, wo der M. adductor mandibulae (A2/3) nach rostral sehnig übergeht, trennt sich der Truncus maxillaris infraorbitalis trigemini in den kräftigen Ramus maxillaris trigemini und den dünnen Ramus mandibularis trigemini.

Der Ramus maxillaris trigemini führt rostrad. Lateral des Palatinum zweigt sich ein Ast ab, der rostrad zieht und in seinem weiteren Verlauf lateral durch das Lacrimale bedeckt wird. Der Hauptast des Ramus maxillaris trigemini führt weiter dorsad, um medial des Lacrimale in die Ethmoidalregion einzudringen.

Der Ramus mandibularis trigemini zieht nach rostrolateral. Auf Höhe des Kiefergelenkes dringt er medial des Ansatzes vom M. adductor mandibulae (A2/3) und des Proc. primordialis anguloarticularis nach medial ein.

Der N. hyomandibularis facialis (Ast des N. VII) dringt von dorsal in die Medialseite des Hyomandibulare (Abb. 64). Der Canalis facialis ist relativ lang. Zwischen der vertikalen Grenze von Hyomandibulare und Praeoperculare tritt der Nerv aus dem Knochen und spaltet sich auf.

Der Ramus mandibularis facialis tritt nach lateral aus dem Hyomandibulare aus. Er führt zunächst lateral am ventral Abschnitt des Hyomandibulare, medial vom Ansatz des M. levator arcus palatini, vorbei nach rostroventral. Er befindet sich dann zwischen dem ventralen Bereich des posterioren Abschnitts vom Metapterygoid (Lateralseite) und dorsal an der Lateralseite der Praeoperculare-Fläche. Er zieht weiter rostroventrad und lagert sich lateral an der

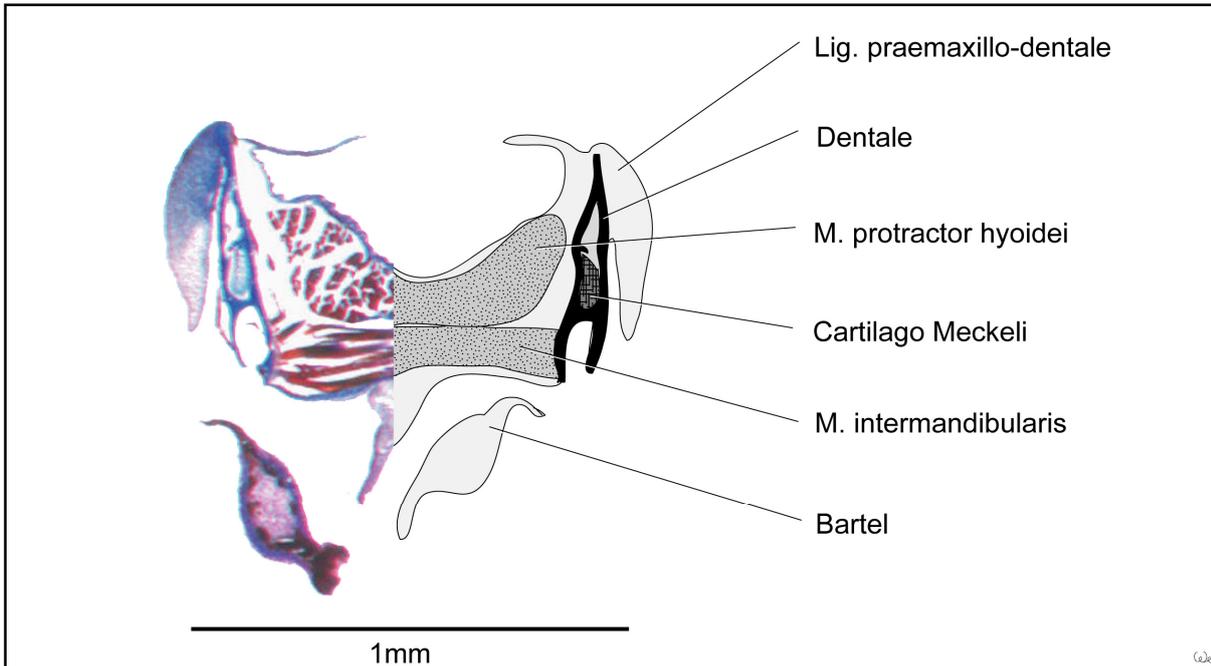


Abb. 65: *Parexocoetus brachypterus* - Querschnitt A: zur Lage siehe Abb. 60 und 61, 63 und 64. Schnittnummer: 025, Schnittdicke: 10 μ m.

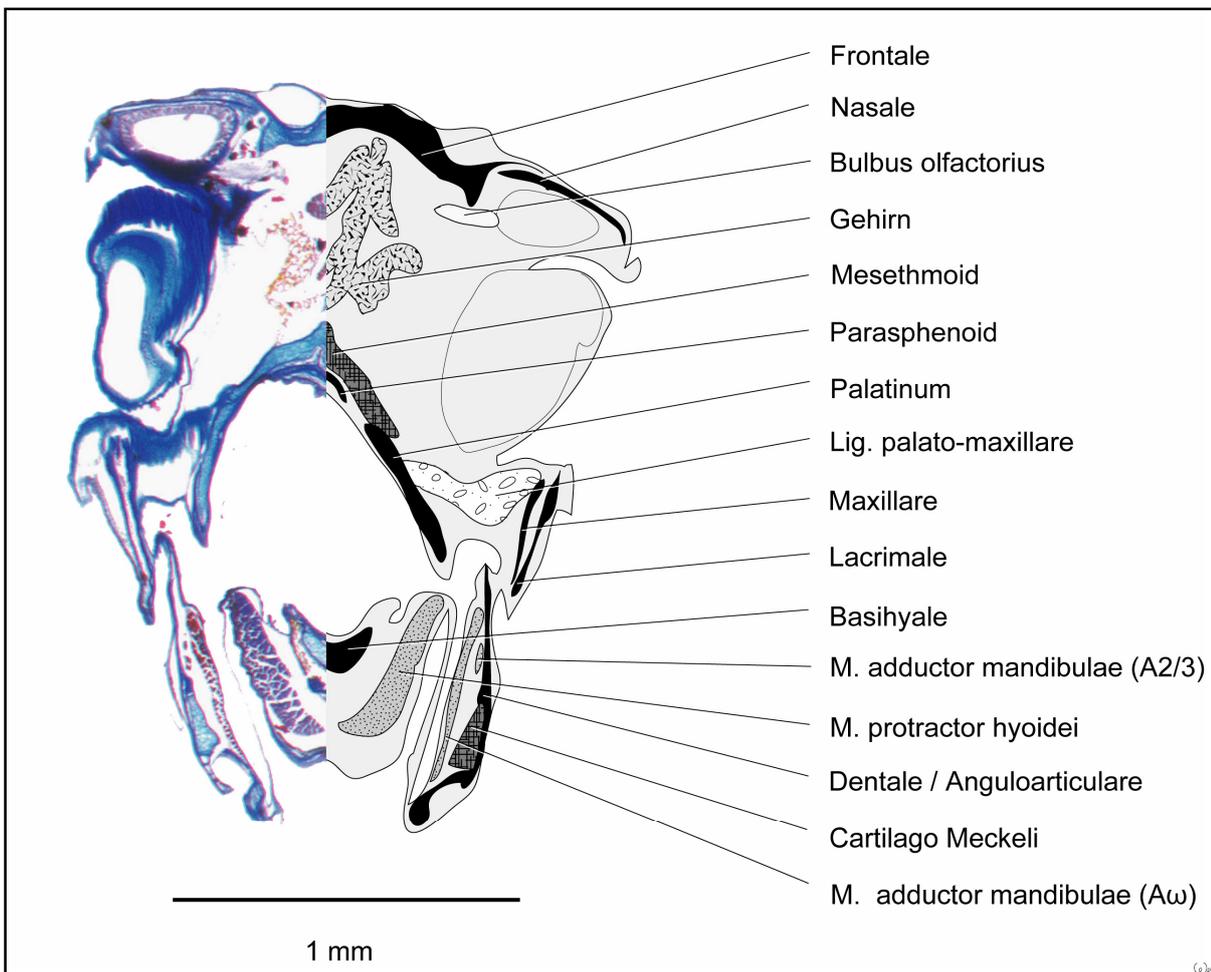


Abb. 66: *Parexocoetus brachypterus* - Querschnitt B: zur Lage siehe Abb. 60 und 61, 63 und 64. Schnittnummer: 133, Schnittdicke: 10 μ m.

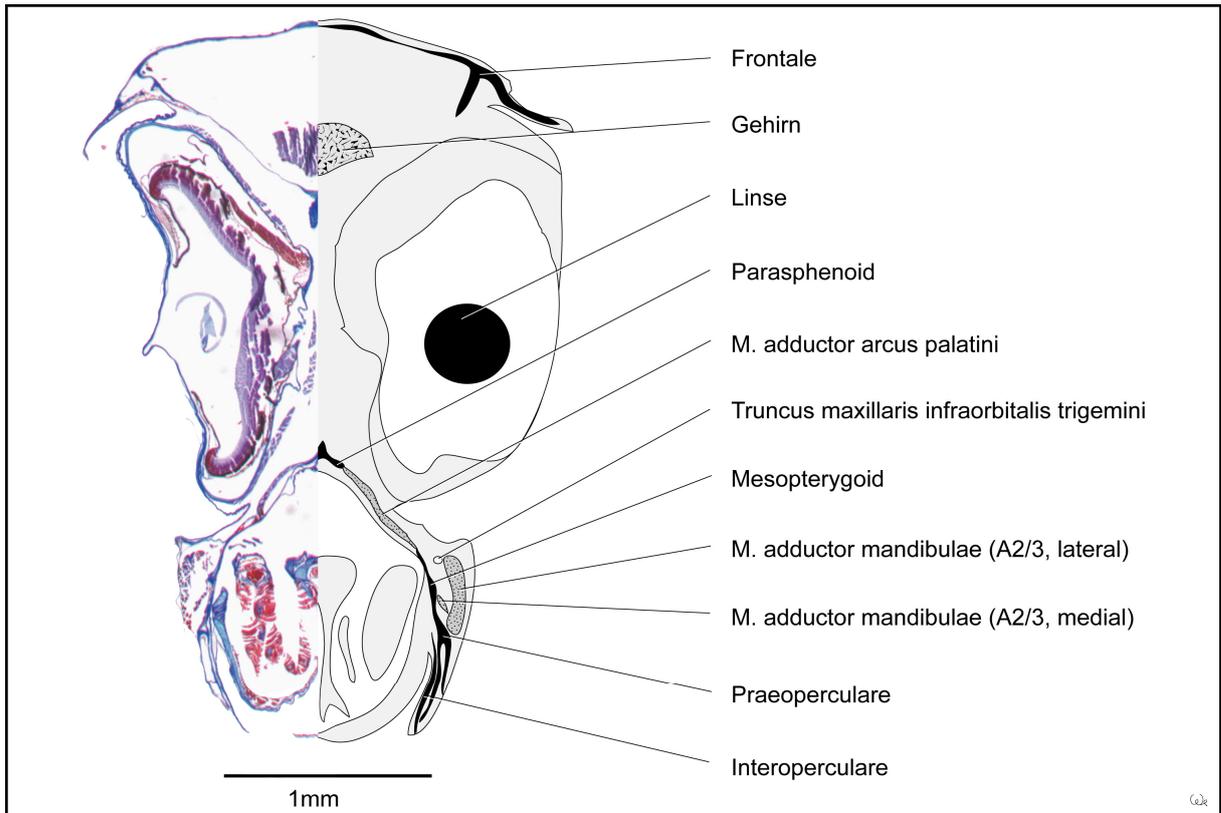


Abb. 67: *Parexocoetus brachypterus* - Querschnitt C: zur Lage siehe Abb. 60, 62, 63 und 64. Schnittnummer: 283, Schnittdicke: 10 µm.

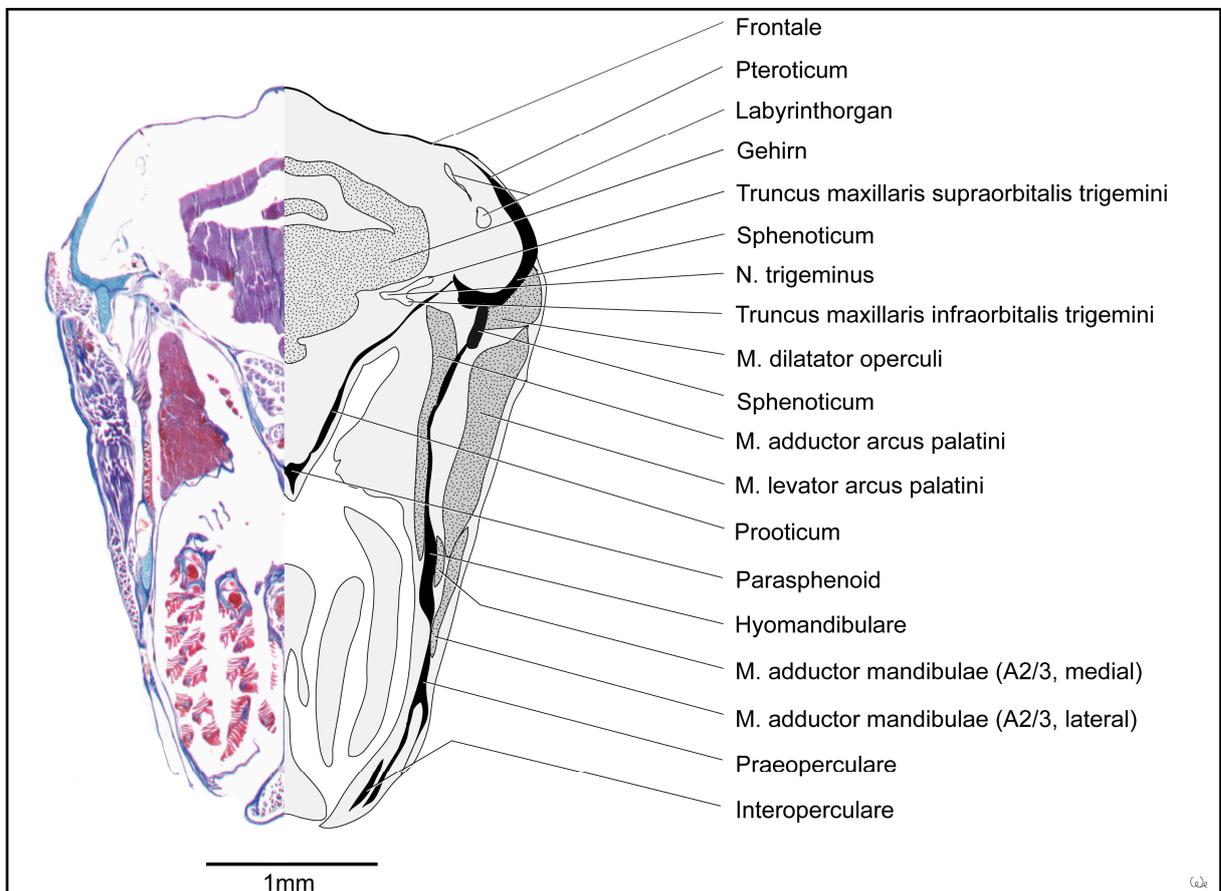


Abb. 68: *Parexocoetus brachypterus* - Querschnitt D: zur Lage siehe Abb. 60, 62 bis 64. Schnittnummer: 382, Schnittdicke: 10 µm.

Sutur zwischen dem anterioren Bereich des Metapterygoid und dem Symplecticum an. Zwischen dem anterioren Bereich des Symplecticum und dem mittleren Bereich des Proc. caudalis quadrati dringt der Ramus mandibularis facialis nach medial ein (Abb. 63). Auf der Medialseite des Suspensorium zieht er anteroventral des Symplecticum nach anterior zum Unterkiefer. Dabei wird er vom Ursprung des M. adductor mandibulae (A ω) von medial überdeckt.

Der Ramus hyoideus facialis führt als dünner Nerv nach dem Austritt aus dem Hyomandibulare nach medial, wo er am Praeoperculare vorbei posteroventrad in den Hyoidbereich führt (Abb. 64).

3.7. *Dermogenys pussilus* (Beloniformes, Hemiramphidae)

Die Rückenlinie von *Dermogenys pussilus* ist gerade ausgebildet (Anhang 9.2.: Abb. 101). Die Rücken- und die Afterflosse stehen am posterioren Ende des Körpers etwa übereinander. Die Caudalflosse ist posterior abgerundet und nicht in Loben untergliedert. Die Pectoralflosse ist im Verhältnis zu Körperlänge kurz ausgebildet. Die Körperform ist lanzettförmig.

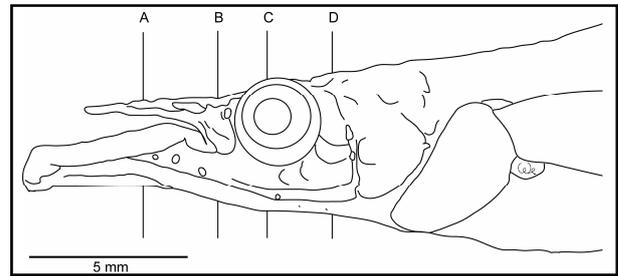


Abb. 69: *Dermogenys pussilus* - Lateralansicht des Kopfes. Metrische Daten siehe Anhang 9.3. Auflösung: 1,2 x 10: A-D: Lage der Querschnitte (Abb. 73 bis 76)

Die Augen stehen dorsolateral am Kopf und nehmen die halbe Pectoralhöhe ein (Abb. 69). Das Maul ist oberständig, wobei der Unterkiefer den Oberkiefer um fast das Doppelte überragt. Die Maulspalte führt horizontal caudad. Am Unterkiefer ist eine kräftige Lippe (vgl. Abb. 73: Querschnitt A) ausgebildet.

Das Frontale reicht nur ein wenig anterior des Auges und erreicht die Höhe des posteriorsten Bereiches der Maulspalte nicht (Abb. 70). Posterior reicht das Frontale weit posterior des Auges. Das kleine Nasale befindet sich anteroventral vom Frontale. Ventrolateral vom Nasale befindet sich das großflächige Lacrimale. Es bedeckt den posterioren Abschnitt des Praemaxillare. Im mittleren Bereich des Praemaxillare ist ein dorsaler Processus ausgebildet, dessen Spitze caudad weist, der Proc. dorsalis praemaxillaris. Das Praemaxillare bedeckt das kurze Maxillare. Beide Knochen sind fest miteinander verbunden. Das Maxillare ist posterodorsal vom Praemaxillare nur mit seinem posterodorsalen Bereich zu erkennen. Anterior des Auges ist das Lateralethmoid als vertikaler Knochen zu erkennen, der so breit ist wie das Nasale. Posterodorsal des Auges und ventral des Frontale befindet sich das Postorbitale (*sensu* Shakhovskoi, 2002), das nach ventral nicht bis zur halben Augenhöhe reicht. Posteromedial des Postorbitale befindet sich das Sphenoticum, das an seinem ventrolateralen Bereich einen Proc. sphenoticus besitzt. Posteroventral vom Sphenoticum schließt sich das Pteroticum an, dessen anteriorer Bereich flächig ausgebildet ist und dessen posteriorer Abschnitt horizontal caudad weist. Zusammen mit der posterioren Kante des Sphenoticum und des Frontale bildet die posterodorsale Kante des Pteroticum den Ansatz der epaxonischen Rumpfmuskulatur. Das flächige Operculare nimmt nur ein Drittel der Pectoralhöhe ein und ist caudodorsad zugespitzt.

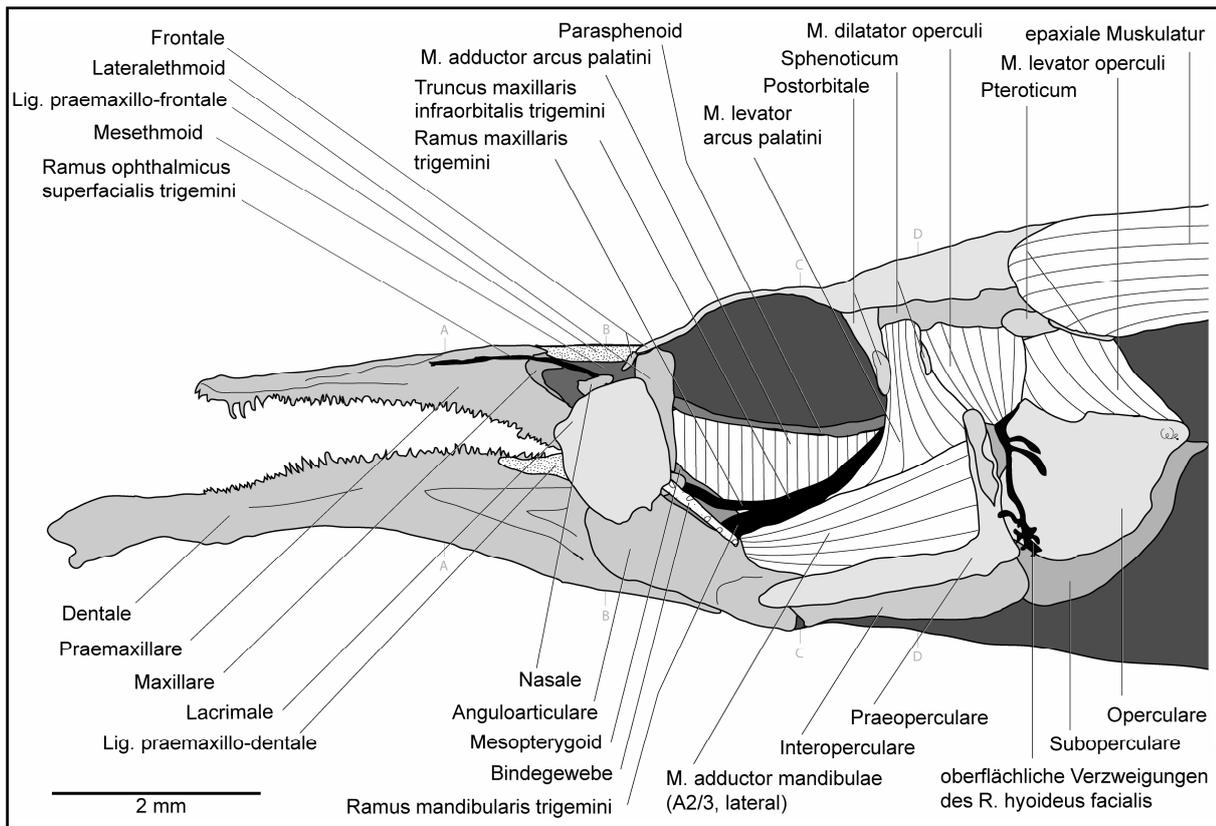


Abb. 70: *Dermogenys pussilus* - Lateralansicht des Kopfes. Das Integument und das Auge wurden entfernt. Auflösung: 3,2 x 10; A-D: Lage der Querschnitte (Abb. 73 bis 76).

Zwischen der posterioren Kante des Proc. dorsalis praemaxillaris und der anterioren Kante des Frontale befindet sich das breite Lig. praemaxillo-frontale (Abb. 70). Zwischen dem posterioren Bereich auf der Lateralseite des Praemaxillare und dem posterodorsalen Bereich des Dentale, der noch nicht als Proc. coronoideus dentalis gilt, spannt sich das Lig. praemaxillo-dentale. Ein Ligament zwischen den angrenzenden Flächen des Praemaxillare und Maxillare konnte nicht differenziert werden, da die beiden Knochen zu nah aneinander lagen. Eventuell könnte die Struktur zwischen den Knochen in der Schnittserie als Lig. praemaxillo-maxillare gelten (vgl. Abb. 74: Querschnitt B).

Das Lig. mandibulo-interoperculare spannt sich ventral des Kiefergelenkes zwischen der posterioren Kante des Anguloarticulare und der anterodorsalen Kante des Interoperculare (Abb. 72). Es ist von lateral nicht erkennbar.

Zwischen der posteroventralen Medialseite des Lacrimale und dem posteroventralen Bereich lateral am Proc. primordialis anguloarticularis spannt sich ein kräftiges, bandartiges Bindegewebe, das „Primordiallygament“ (Abb. 70). Es ist medial mit der schwachen Primordial-

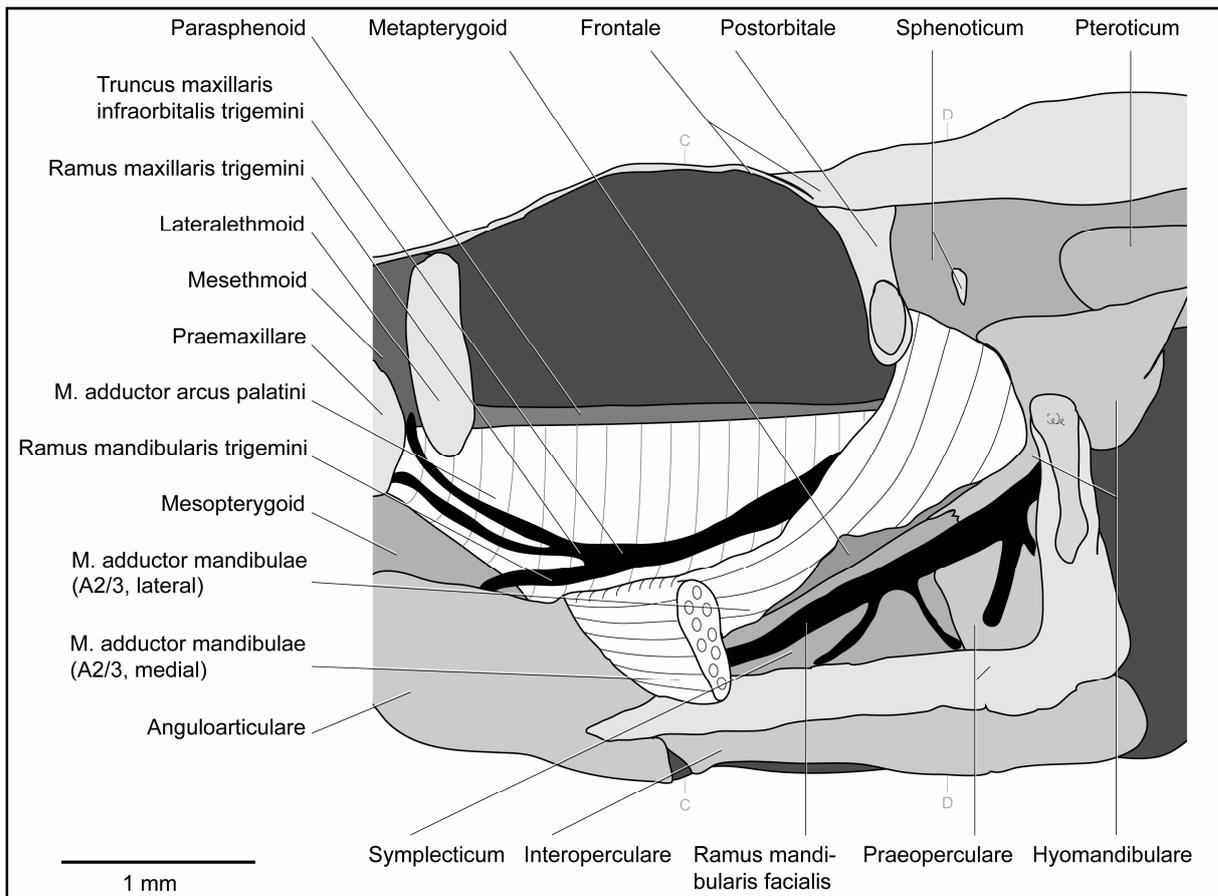


Abb. 71: *Dermogenys pussilus* - Lateralansicht des Suspensorium. Der laterale Kopf des M. adductor mandibulae (A2/3) wurde teils abgenommen. Auflösung: 5,0 x 10; C-D: Lage der Querschnitte (Abb. 75 und 76).

membran verbunden, die sich zusätzlich zwischen dem Dorsalrand des anterioren Suspensorium und dem ventralen Bereich des Lateralethmoid spannt.

Dermogenys pussilus besitzt keine externe Sektion des M. adductor mandibulae (A1).

Die interne Sektion des M. adductor mandibulae (A2/3) besteht aus zwei Köpfen. Der parallelfaserige laterale Kopf des A2/3 (Abb. 70; vgl. Abb. 76: Querschnitt D) hat seinen Ursprung anterior an über drei Vierteln des vertikalen Praeoperculare-Astes und dorsal fast am gesamten horizontalen Ast des Praeoperculare. Die Fasern ziehen leicht rostroventrad. Der Muskelbauch verjüngt sich kaum. Der mediale Kopf des A2/3 (Abb. 71) hat seinen Ursprung anteroventral an der Lateralseite des Sphenoticum, anterodorsal am Hyomandibulare, an der dorsalen Kante und dorsal an der Medialseite des gesamten Metapterygoid sowie an der anterodorsalen Kante des Symplecticum. Er zieht etwas verjüngend rostroventrad. Die anteriore Hälfte des medialen A2/3-Kopfes wird vom lateralen Kopf völlig bedeckt. Auf Höhe des Kiefergelenkes verbinden sich die beiden Köpfe des A2/3 und bilden dorsal einen sehnigen

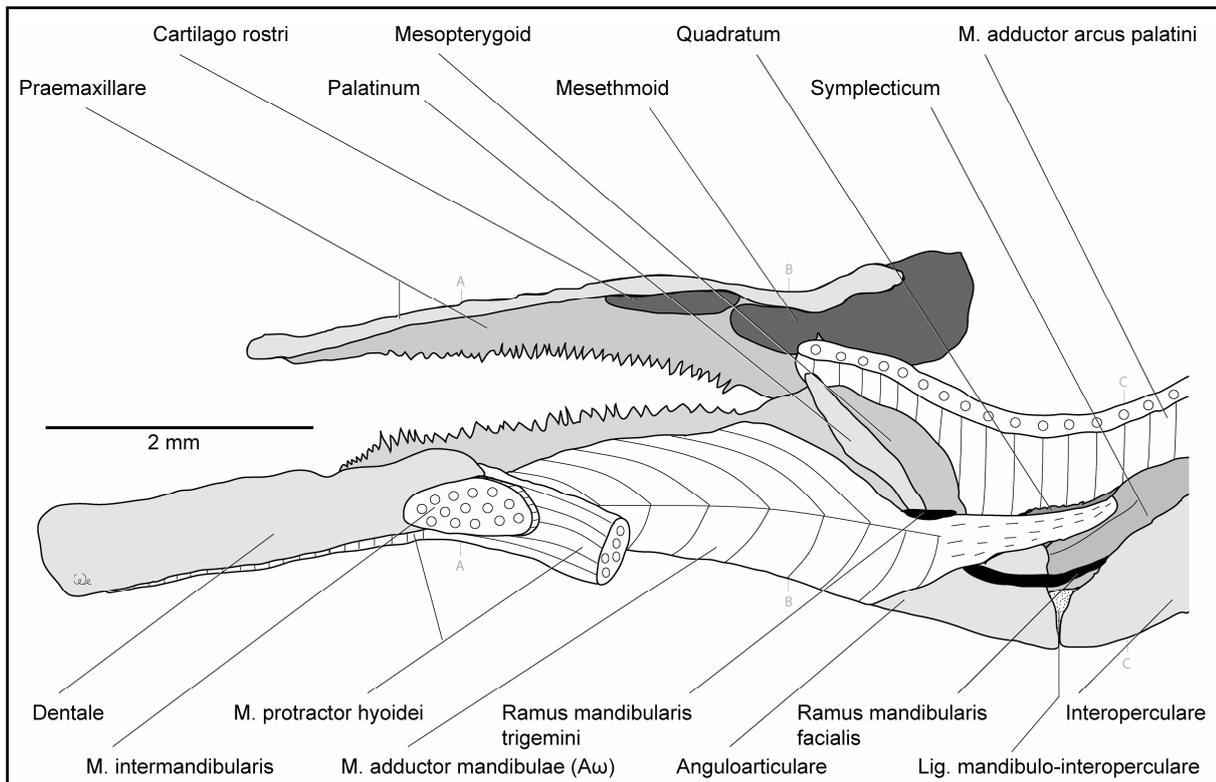


Abb. 72: *Dermogenys pussilus* - Medialansicht des Kiefers und anterioren Suspensorium. Auflösung: 2,5 x 10; A-C: Lage der Querschnitte (Abb. 73 bis 75).

Bereich aus (vgl. Abb. 75: Querschnitt C). Der vereinigte A2/3 zieht nach anterior, um direkt an der Medialseite des Proc. primordialis anguloarticularis anzusetzen.

Der M. adductor mandibulae (A ω) hat bei *Dermogenys pussilus* einen sehnigen Ursprung an einem breiten anterodorsalen Grat auf der Medialseite des Symplecticum (Abb. 72; vgl. Abb. 74: Querschnitt B). Die Sehne verbreitert sich etwas nach rostral, wobei sie das Kiefergelenk medial passiert. An der Suture zwischen Anguloarticulare und Dentale bildet der A ω einen doppeltgefiederten Muskelkopf aus. Die Ursprungssehne der Muskelhälften ist nicht zu erkennen. Die dorsalen Muskelfasern ziehen anterodorsad, um im dorsalen Bereich an der Medialseite des Dentale und am Cartilago Meckeli anzusetzen. Die ventralen Muskelfasern des A ω ziehen anteroventrad und setzen ventral an der Medialseite des Dentale und am Cartilago Meckeli an.

Der parallelfaserige M. intermandibularis hat seinen Ursprung an der Medialseite des Dentale und hat einen längsovalen Querschnitt (= mehr als zweimal so breit wie hoch) (Abb. 72; vgl. Abb. 73: Querschnitt A).

Der M. protractor hyoidei hat seinen Ursprung lateral am Ceratohyale und zieht parallelfaserig rostrad (vgl. Abb. 73 bis 75: Querschnitt A bis C). Auf Höhe des Kiefergelenkes verei-

nigt er sich untrennbar mit dem kontralateralen Muskel und zieht dickbauchig weiter rostrad (vgl. Terminologie: Kapitel 2.10.). Er lagert sich dorsal des M. intermandibularis an und setzt breit posterodorsal am anterioren Dentale-Abschnitt (beiderseits der Symphyse) an. Anteroventral bildet der M. protractor hyoidei zu beiden Körperseiten eine Sehne aus, die ventral des M. intermandibularis rostrad führt. Sie setzt ventral im anterioren Bereich des verlängerten Unterkiefers an.

Der parallelfaserige M. adductor arcus palatini hat seinen Ursprung ventral an der Lateralseite des gesamten Parasphenoid. Er zieht ventrad und setzt dorsal am gesamten Suspensorium an (Abb. 72; vgl. Abb. 75 und 76: Querschnitte C und D).

Der fächerförmige M. levator arcus palatini (Abb. 70; vgl. Abb. 76: Querschnitt D) hat seinen Ursprung lateral im anterioren Bereich des Sphenoticum. Dabei entspringt er anterodorsal des medialen Kopfes vom A2/3. Anterolateral wird der Ursprung vom Postorbitale und posterior vom Proc. sphenoticus begrenzt. Die Fasern des M. adductor arcus palatini ziehen ventrad. Der Muskelbauch verbreitert sich um über das Vierfache. Die Fasern setzen anterior an der Lateralseite des Hyomandibulare und am gesamten Metapterygoid an. Im ventralen Bereich lagert sich der Muskel zwischen die Köpfe des A2/3 und bedeckt die posteriore Hälfte des medialen Kopfes des A2/3 völlig.

Der fächerförmige M. dilatator operculi (Abb. 70) hat seinen breiten Ursprung posterior des Proc. sphenoticus ventral an der Lateralseite des Sphenoticum. Einige Fasern entspringen anteroventral am Pteroticum. Die Fasern des M. dilatator operculi ziehen leicht caudoventrad. Dabei verjüngt sich der Muskelbauch um die Hälfte. Er setzt anterodorsal an der Medialseite des Operculare an.

Der parallelfaserige M. levator operculi (Abb. 70) entspringt ventral an der Lateralseite des gesamten Pteroticum. Er zieht, die Mächtigkeit seines Muskelbauches nicht verändernd, posteroventrad, um dorsal an der Medialseite des Operculare anzusetzen.

Der Truncus maxillaris infraorbitalis trigemini (Ast des N. V) (Nerven und Innervation: vgl. Abb. 11, Kapitel 2.10.) verläßt posterior des Auges das Neurocranium. Er lagert sich ventrolateral des M. adductor arcus palatini und anterodorsal des Hyomandibulare an. Medial des M. levator arcus palatini und dorsal des medialen Kopfes vom A2/3 zieht er anteroventrad (vgl. Abb. 75: Querschnitt C). Anterodorsal vom Kiefergelenk spaltet er sich in den dorsalen Ramus maxillaris trigemini und den ventralen Ramus mandibularis trigemini auf.

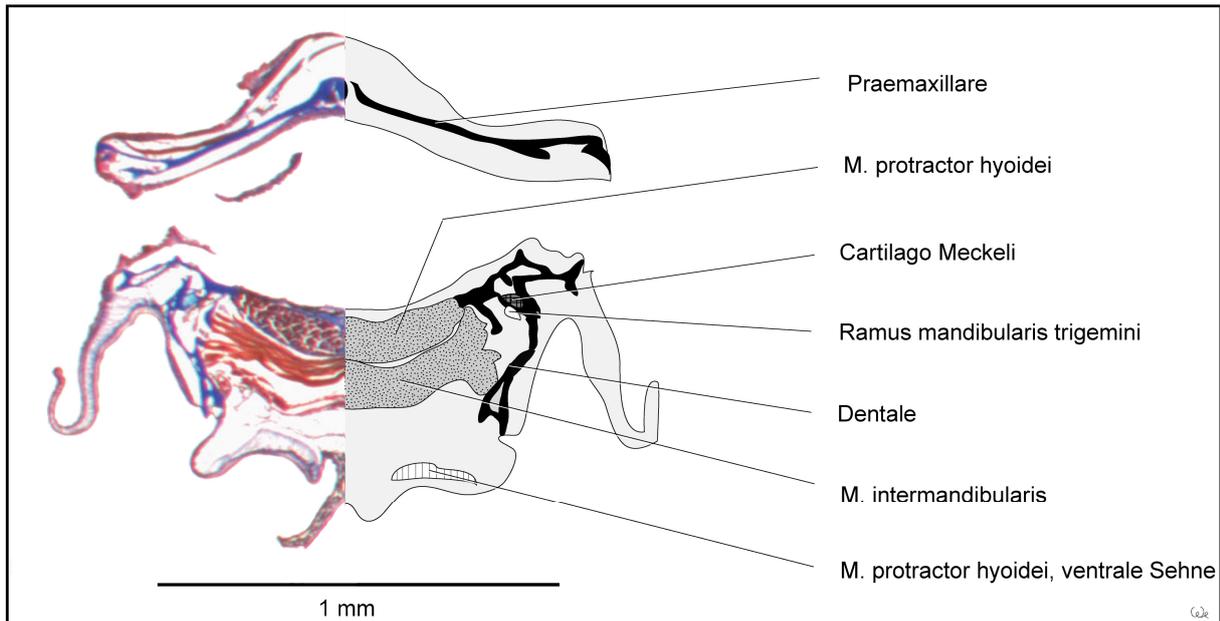


Abb. 73: *Dermogenys pussilus* - Querschnitt A: zur Lage siehe Abb. 69, 70 und 72. Schnittnummer: 128, Schnittdicke: 12 μ m.

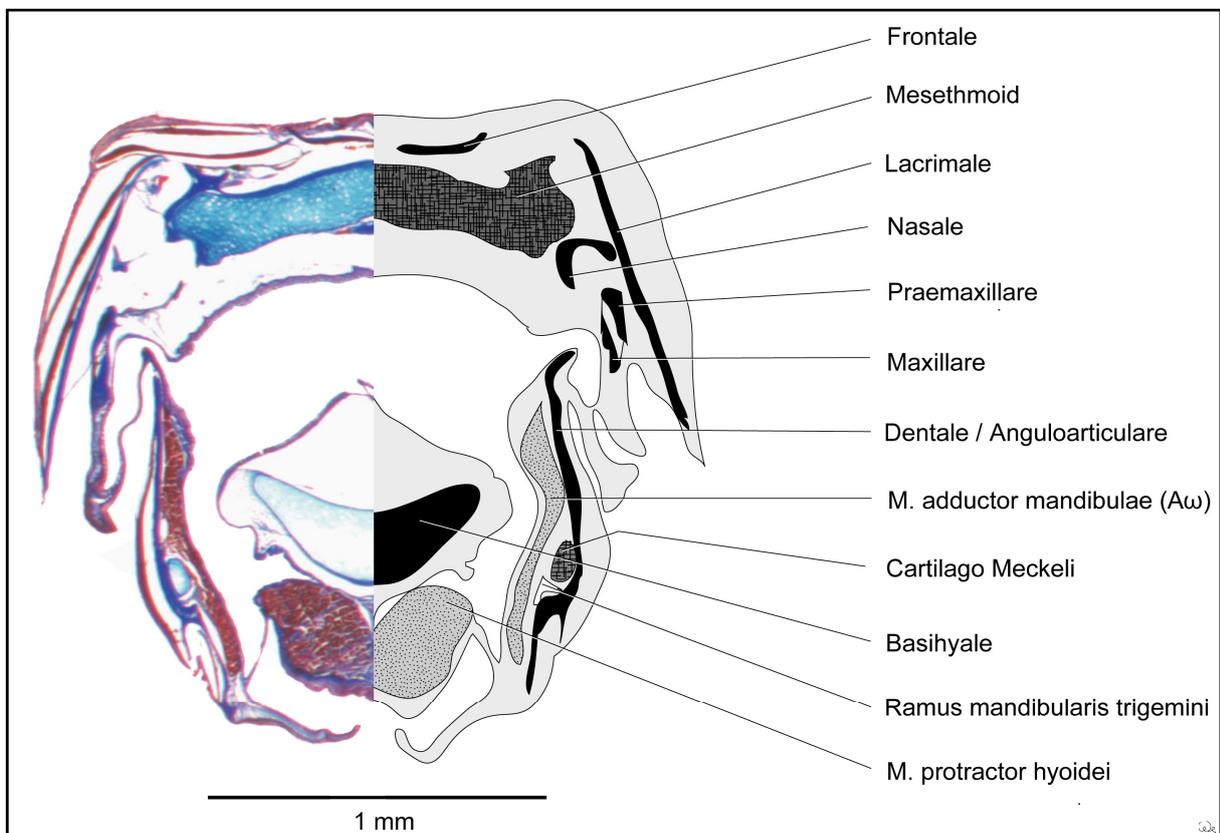


Abb. 74: *Dermogenys pussilus* - Querschnitt B: zur Lage siehe Abb. 69, 70 und 72. Schnittnummer: 248, Schnittdicke: 12 μ m.

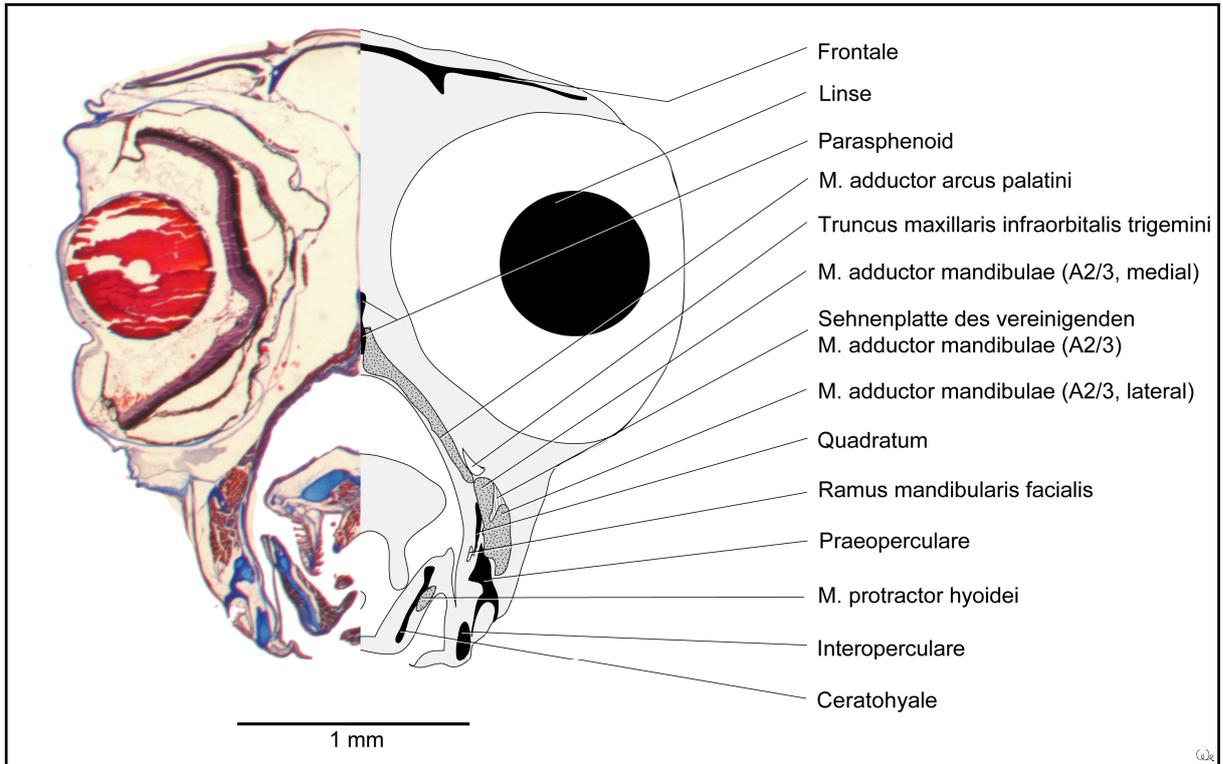


Abb. 75: *Dermogenys pussilus* - Querschnitt C: zur Lage siehe Abb. 69 bis 72. Schnittnummer: 372, Schnittdicke: 12 µm.

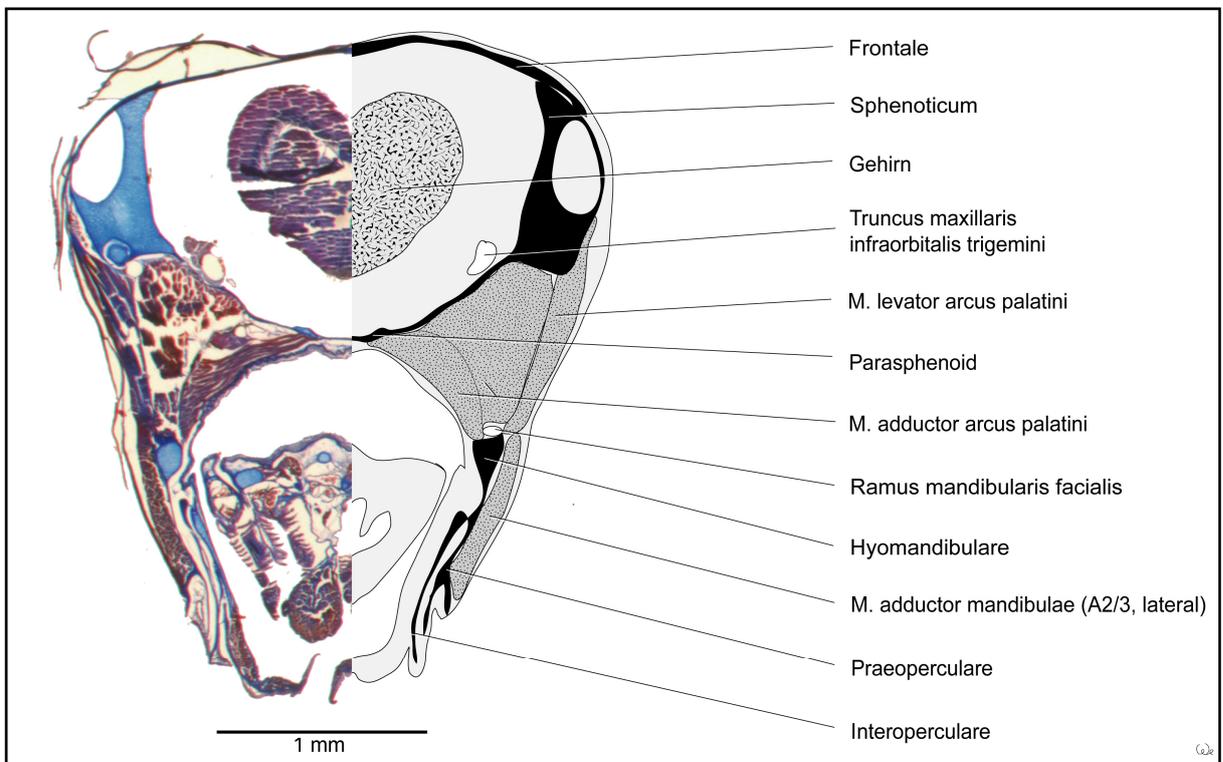


Abb. 76: *Dermogenys pussilus* - Querschnitt C: zur Lage siehe Abb. 69 bis 72. Schnittnummer: 468, Schnittdicke: 12 µm.

Der Ramus maxillaris trigemini spaltet sich bald darauf in zwei Äste, die anterodorsad zum Oberkiefer führen und lateral vom Lacrimale bedeckt mediad ziehen.

Der Ramus mandibularis trigemini zieht anteroventrad und führt dorsal des Proc. primordialis anguloarticularis nach medial. Auf der Medialseite lagert sich der Ramus mandibularis trigemini ventral des Cartilago Meckeli an und zieht rostrad. Dabei befindet er sich medial des M. adductor mandibulae ($A\omega$) (vgl. Abb. 73 und 74: Querschnitte A und B).

Der N. hyomandibularis facialis (Ast des N. VII) verläßt das Hyomandibulare und spaltet sich in den Ramus mandibularis facialis, der lateral des Suspensorium austritt (vgl. Abb. 76: Querschnitt D), und den Ramus hyoideus facialis auf, der zu Medialseite des Suspensorium austritt. Der Ramus mandibularis facialis lagert sich zwischen dem ventrolateralen Bereich des Hyomandibulare und den dorsalen Bereich der Praeoperculare-Fläche an. Er spaltet über der Fläche des Praeoperculare einen kräftigen Ast ab, der ventrad zieht und in seinem posterodorsalen Abschnitt einen dünnen Ast abzweigt.

Der Ramus mandibularis facialis zieht lateral vom dorsalen Bereich des Symplecticum rostroventrad (Abb. 71). Im posterioren Bereich des Symplecticum spaltet der Ramus mandibularis trigemini zwei weitere Äste ab, die sich ventrolateral am Symplecticum anlagern. Zwischen der anterioren Kante des Symplecticum und der anterodorsalen Kante des vertikalen Praeoperculare-Astes dringt der Ramus mandibularis facialis einästig nach medial zur Medialseite des Suspensorium. Dabei befindet er sich kurz lateral des Interoperculare (Abb. 72). Er zieht ventromedial des Kiefergelenkes und dann medial des Proc. primordialis anguloarticularis nach anterior (vgl. Abb. 75: Querschnitt C), wo er sich lateral des M. adductor mandibulae ($A\omega$) anlagert.

Der Ramus hyoideus facialis konnte in seinem Verlauf nicht verfolgt werden. Aber es waren deutlich oberflächliche Verzweigungen des Ramus hyoideus facialis zu erkennen (Abb. 70).

3.8. *Belone belone* (Beloniformes, Belonidae)

Die Rückenlinie von *Belone belone* ist gerade ausgebildet (Anhang 9.2.: Abb. 102). Seine langgestreckte Körperform erinnert an einen Pfeil. Die Rücken- und die Afterflosse sind weit nach caudal verschoben und stehen parallel übereinander.

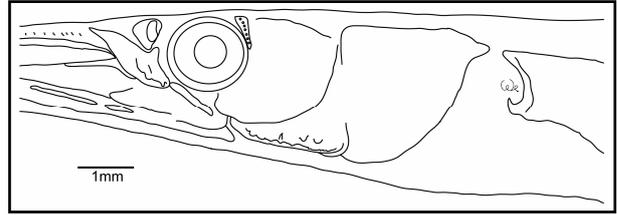


Abb. 77: *Belone belone* - Lateralansicht des Kopfes. Metrische Daten siehe Anhang 9.3. Auflösung: 0,6 x 10

Sie verjüngen sich nach caudal. Die Schwanzflosse bildet zwei Loben aus, die halbmondförmig ineinander übergehen. Bauch- und Brustflossen sind im Verhältnis zum Körper klein ausgebildet. Die lateral stehenden Augen nehmen ein Drittel der Pectoralhöhe ein und wirken im Verhältnis zum Gesamtkörper relativ klein (Abb. 77). Der Ober- und der Unterkiefer sind stark verlängert und bilden ein endständiges Maul. Es zeigt einen horizontalen Verlauf nach caudal. Die Kiefer besitzen unzählige kleine und wenige größere nadelförmige Zähne. Die Nasenöffnung ist groß und nimmt etwa ein Drittel der Augenbreite ein.

Das Frontale reicht anterior des Auges bis in das hinterste Viertel des Praemaxillare. Weit posterior des Auges reicht es bis auf Höhe des Operculare. Anterodorsal des Auges knickt es nach rostroventral. Diese Stelle ähnelt einer Suture, die hier „intrafrontale Suture“ genannt wird (Abb. 78). Ventral des anterioren Abschnitts vom Frontale befindet sich das Nasale, das große eine kelchförmige Vertiefung aufweist. Ventrolateral des Nasale befindet sich das flächige Lacrimale, das an seiner Oberfläche auffällige Grate aufweist. Es lagert sich lateral des caudoventrad absteigenden Abschnitts vom Praemaxillare an und bildet nach caudodorsal einen Processus aus. Das Praemaxillare und das Dentale sind weit nach anterior verlängert. Dorsomedial des Processus vom Lacrimale, ventral der intrafrontalen Suture und anterodorsal des Auge befindet sich das breite Lateralethmoid, das von lateral doppelt so hoch wie breit erscheint. Posterodorsal des Auges befindet sich das schmale Postorbitale (Nomenklatur in Anlehnung an Shakhovskoi, 2002), das eine dorsoventrale Ausdehnung aufweist. Das Neurocranium ist wie die Kiefer langgestreckt: Posterior des Auges und ventral des Frontale befindet sich das Sphenoticum. Es ist in seinem posterodorsalen Abschnitt laterad erhoben (Abb. 78) und bildet hier ventrad einen Proc. sphenoticus aus. Posterior des Sphenoticum und posteroventral des Frontale befindet sich das Pteroticum (Abb. 78). Ventrolateral vom

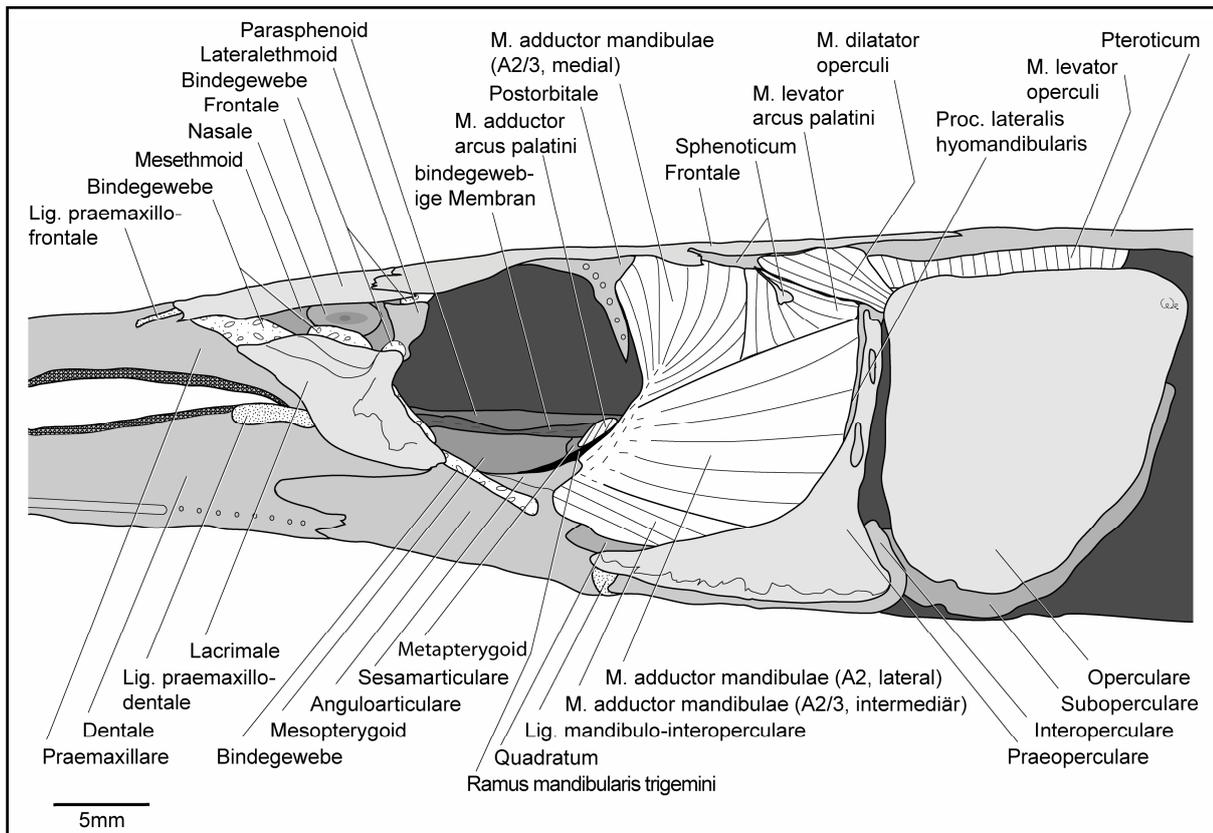


Abb. 78: *Belone belone* - Lateralansicht des Kopfes. Das Integument und die Augen wurden entfernt. Auflösung: 0,6 x 10.

Pteroticum befindet sich das flächige Operculare das fast die gesamte Pectoralhöhe einnimmt. Anterodorsal des vertikalen Astes vom Praeoperculare ist von lateral der Proc. lateralis hyomandibularis zu erkennen. Posterodorsal am Proc. primordialis anguloarticularis befindet sich ein abgetrennter Knochen, das Sesamarticulare.

Zwischen dem posterioren Bereich auf der Lateralseite des caudoventrad absteigenden Astes vom Praemaxillare und der posterodorsalen Kante des Dentale, befindet sich das kräftige Lig. praemaxillo-dentale (Abb. 78 und 79). An seiner anterioren Kante besitzt das Frontale ein Band, das es flächig posterodorsal mit dem horizontalen Abschnitt des Praemaxillare verbindet, das Lig. praemaxillo-frontale. Zwischen der gesamten Kante des caudoventrad absteigenden Praemaxillare-Abschnittes und der Lateralseite des Maxillare befindet sich das umlaufende und feste Lig. praemaxillo-maxillare (Abb. 79). Zwischen der Lateralseite des Proc. coronoideus dentalis und der posterioren Medialseite des Maxillare spannt sich das kurze Lig. maxillo-dentale. Zwischen der posterioren Kante des Anguloarticulare und dem anterioren Rand des Interoperculare befindet sich das kurze Lig. mandibulo-interoperculare

(Abb. 78 bis 80).

Das Lacrimale ist durch bindegewebige Strukturen mit anderen Knochen verbunden:

Zwischen dem anterodorsalen Bereich der Medialseite vom Lacrimale und der anterolateralen Kante des Frontale befindet sich ein breites Bindegewebe. Zwischen dem mittleren Bereich, dorsal an der Medialseite des Lacrimale und ventral an der Lateralseite des Nasale spannt sich breites Bindegewebe. Zwischen der Medialseite des posterodorsalen Processus vom Lacrimale und ventral an der Lateralseite des Lateralethmoid befindet sich eine kurze bindegewebige Struktur. Am posterodorsalen Rand des Lacrimale befindet sich Bindegewebe, das an die dorsale Kante des Proc. coronoideus dentalis führt. Ein festes und langes bandartige Bindegewebe spannt sich zwischen dem posteroventralen Bereich an der Medialseite des Lacrimale und dem posterioren Bereich auf der Lateralseite des Proc. primordialis anguloarticularis, ventral des Sesamarticulare. Membranöse Verbindungen besehen zwischen der Medialseite des Lacrimale und der Lateralseite des Maxillare.

Zwischen dem dorsalen Bereich des Lateralethmoid und ventrolateral an der „intrafrontalen Sutura“ befindet sich festes Bindegewebe.

Belone belone besitzt keine externe Sektion des M. adductor mandibulae (A1).

Die interne Sektion des M. adductor mandibulae (A2/3) besteht aus drei Köpfen (Abb. 78 und 79). Der dünne parallelfaserig laterale Kopf des A2/3 hat mit seiner dorsalen Hälfte einen Ursprung anterior am Proc. lateralis hyomandibularis. Unterhalb dieses Processus besitzt die ventrale Hälfte des Muskelkopfes ihren Ursprung am ventralen Drittel des vertikalen Praeoperculare-Astes. Weitere Fasern entspringen dorsal am posterioren Drittel des horizontalen Praeoperculare-Astes. Der Bauch des Muskelkopfes verjüngt sich rostrad um die Hälfte. Er geht breit auf Höhe des Quadratum in eine Sehnenplatte über.

Der mediale Kopf des A2/3 hat seinen breiten Ursprung ventral an der Lateralseite des Sphenoticum, anterior und medial am Hyomandibulare, am dorsalen Rand des Metapterygoid, und anterior an der Lateralseite des Symplecticum (Abb. 78 bis 80). Die Fasern, die ihren Ursprung am Sphenoticum haben, ziehen ventrad und vereinigen sich fächerförmig in einer Sehne, die ventrad führt. Posterior an dieser Sehne setzen die restlichen Fasern des medialen A2/3-Kopfes an, die vom lateralen Kopf des A2/3 lateral bedeckt werden. Die Sehne des medialen Kopfes vereinigt sich mit der Sehnenplatte des lateralen Kopfes auf halber Pectoralhöhe. Die vereinigte Sehne zieht anteroventrad, um am posterodorsalen Rand des Sesamarticulare anzusetzen. Der mediale Kopf des A2/3 ist in seinem Verlauf ventral sehr

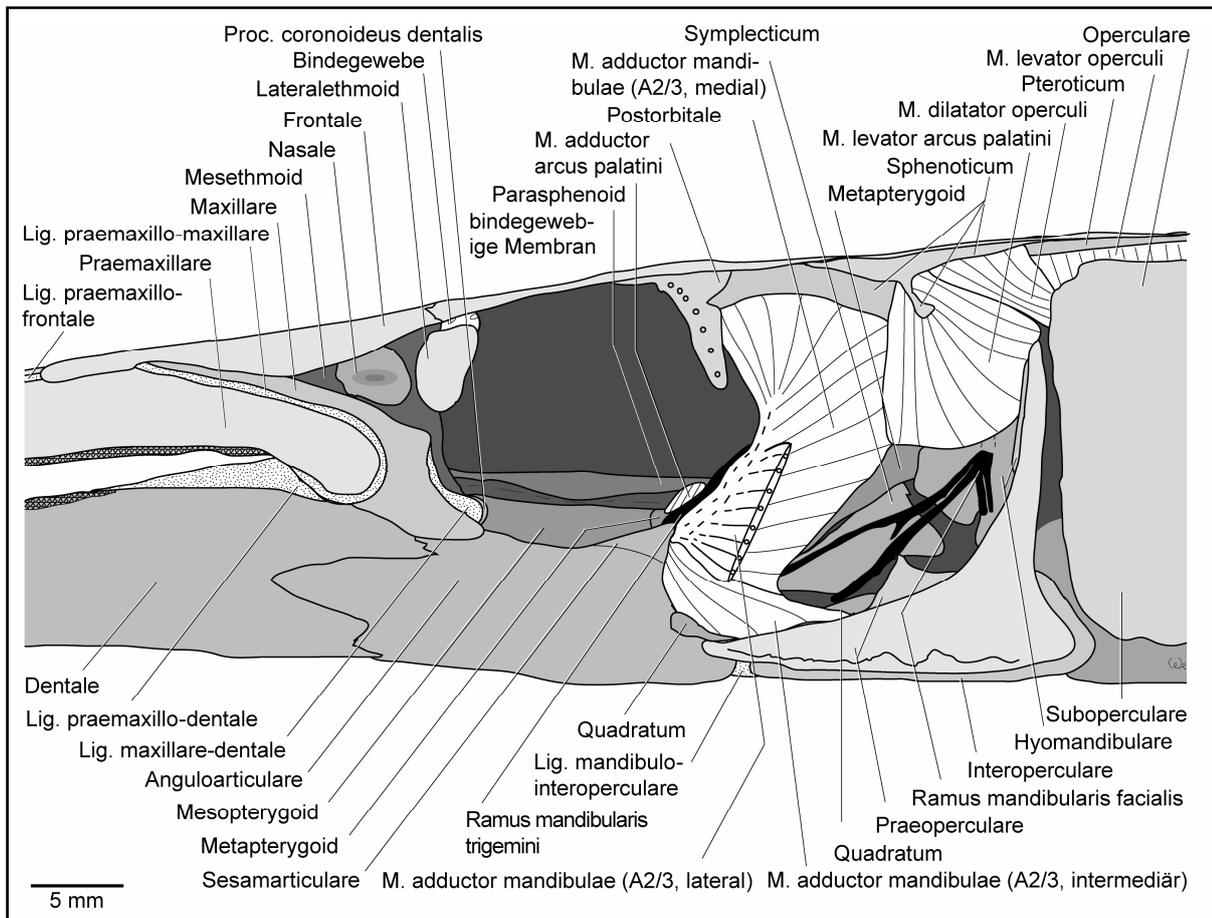


Abb. 79: *Belone belone* - Lateralansicht des Kopfes. Das Lacrimale mit seinen bindegewebigen Verbindungen und der laterale Kopf des M. adductor mandibulae (A2/3) wurden entfernt. Auflösung: 0,6 x 10.

schwer vom intermediären Kopf des A2/3 zu unterscheiden. Sie sind aber durch unterschiedliche Ursprünge charakterisiert. Der intermediäre Kopf des A2/3 hat seinen Ursprung lateral am Quadratum und dorsal im vorderen Drittel des horizontalen Praeoperculare-Astes. Dabei entspringen die Fasern nicht im anteriorsten Bereich dieses Astes. Der intermediäre Kopf des A2/3 zieht parallelfaserig anterodorsad, um an der posteroventralen Kante des Sesamarticulare und mit wenigen Fasern posterodorsal am Proc. primordialis anguloarticularis direkt anzusetzen.

Der doppeltgefiederte intramandibuläre M. adductor mandibulae (A ω) hat einen sehnigen und mit wenigen Fasern direkten Ursprung anterior an der Medialseite des Quadratum (Abb. 80). Im posterodorsalen Bereich des A ω führt eine schmale Sehnenplatte vom Ursprung des Muskels anterodorsad und setzt anterior an der Medialseite des Proc. coronoideus dentalis an. Eine weitere Sehne zieht vom Ursprung horizontal nach rostral. Von ihr entspringen auf Höhe des Palatinum Muskelfasern, die anterior der dorsalen Sehnenplatte rostrad ziehen. Sie setzen im dorsomedialen Bereich der posterioren Dentale-Hälfte und medial am

Cartilago Meckeli an. Ventral von der gesamten horizontal verlaufenden Sehne des $A\omega$ entspringen Muskelfasern, die rostroventrad ziehen. Sie setzen ventral an der Medialseite des Anguloarticulare, ventromedial an der hinteren Hälfte des Dentale und am Cartilago Meckeli an. Die ventralen Fasern des $A\omega$ setzen noch etwas weiter anterior als die dorsalen Fasern am Dentale an.

Der parallelfaserige M. intermandibularis ist länglich-oval ausgebildet (mehr als doppelt so breit wie hoch) und kann weit nach anterior in den Unterkiefer reichen. Er entspringt medial direkt im mittleren Abschnitt des Dentale.

Der M. protractor hyoidei entspringt medial am Ceratohyale (vgl. Terminologie: Kapitel 2.10.). Er zieht mit einem schmalen Muskelbauch nach anterior. Mit rundem Querschnitt befindet er sich medial des Dentale und bildet dorsal einen schmalen Muskelkopf aus, der posterodorsal am anterioren Abschnitt des Dentale ansetzt. Ventral des M. intermandibularis zieht eine lange und feste Sehne vom M. protractor hyoidei aus nach anterior. Sie setzt ventral an der Spitze des Dentale an.

Der parallelfaserige M. adductor arcus palatini hat seinen Ursprung posterior auf der Lateralseite des Parasphenoid und zieht ventrad (Abb. 78 und 79). Er setzt medial am Hyomandibulare an (Abb. 80). Am Metapterygoid setzt er medial im posterioren Bereich, an der dorsalen Kante des mittleren Bereiches und lateral im anterioren Bereich an.

Der fächerförmige M. levator arcus palatini (Abb. 78 und 79) hat seinen Ursprung am gesamten Proc. sphenoticus und mit einigen Fasern am Sphenoticum. Sein Muskelbauch verbreitert sich ventrad und caudoventrad um ein Vielfaches. Die ventrale Hälfte des Muskelbauches wird durch den lateralen Kopf des M. adductor mandibulae (A2/3) bedeckt. Der M. levator arcus palatini setzt mit wenigen Fasern anterodorsal am vertikalen Ast des Praeoperculare an. Weitere Fasern inserieren anterior an der dorsalen Hälfte des Proc. lateralis hyomandibularis. Der größte Teil der Fasern setzt an der dorsalen Hälfte der Lateralseite vom Hyomandibulare an. Die anterioren Fasern des Muskels finden dorsal an der Lateralseite des Metapterygoid einen Ansatz.

Der Ursprung des parallelfasrigen M. dilatator operculi befindet sich ventrolateral an der lateralen Erhebung des Sphenoticum. Dabei berührt er anterior den Proc. sphenoticus nicht. Einige Fasern entspringen anterior an der Lateralseite des Pteroticum (Abb. 78 und 79). Der Muskelbauch verjüngt sich nach caudoventral. Er setzt mit der halben Ursprungsbreite anterodorsal an der Medialseite des Operculare an.

Der parallelfaserige M. levator operculi (Abb. 78) hat seinen breiten Ursprung ventral an der

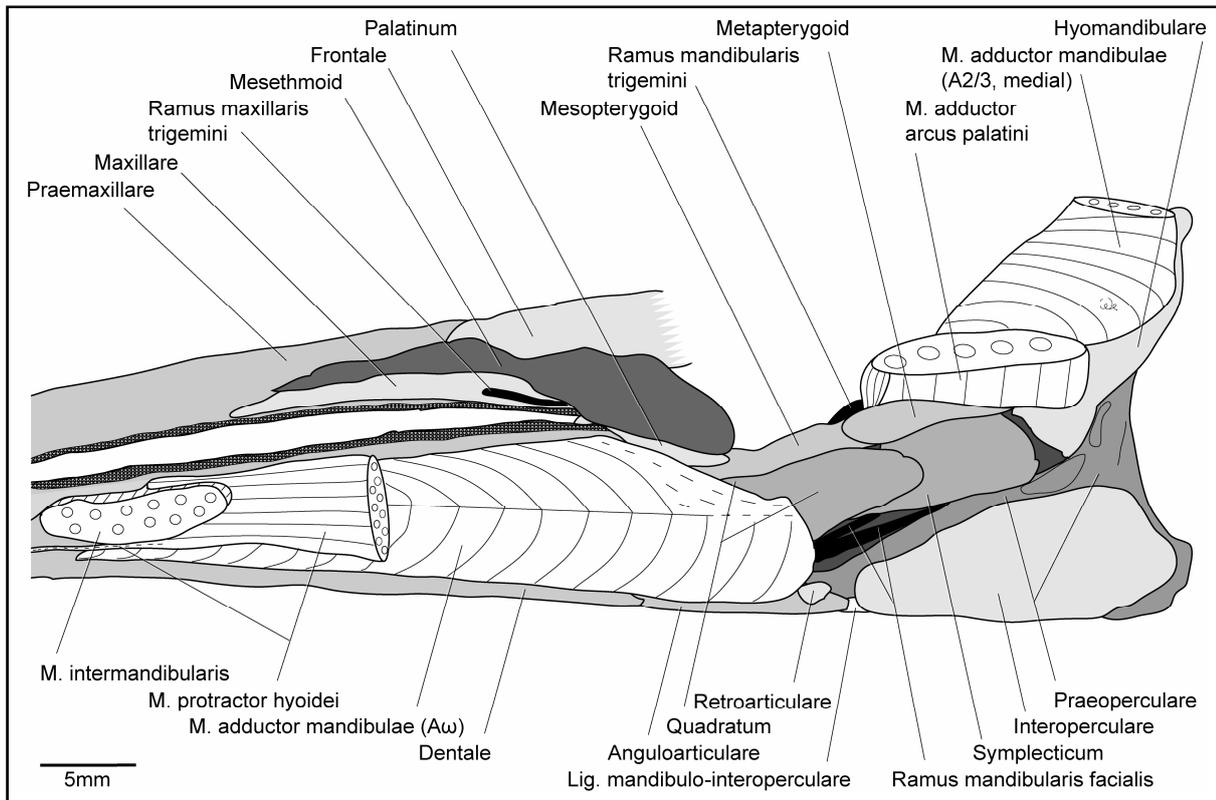


Abb. 80: *Belone belone* - Medialansicht des Kiefers und des Suspensorium. Auflösung: 0,6 x 10.

Lateralseite des Pteroticum. Er zieht nach ventral, ohne die Form seines Muskelbauches zu verändern. Er setzt im dorsalen Bereich auf der Medialseite des Operculare an. Dabei verläuft der Ansatz anteromedial am Operculare weiter nach ventral als posteromedial. Von lateral ist der *M. levator operculi* nur in einem schmalen Ausschnitt zu sehen, da er ventrolateral fast vollständig vom Operculare bedeckt wird.

Der Truncus maxillaris infraorbitalis trigemini (Ast des N. V) (Nerven und Innervation: vgl. Abb. 11, Kapitel 2.10.) trennt sich bereits vor dem Eintritt in die Augenhöhle in den Ramus maxillaris trigemini und den Ramus mandibularis trigemini auf. Sie treten posterior des Auges aus dem Neurocranium. Der Ramus mandibularis trigemini führt dorsal des gesamten Metapterygoid und posterodorsal des Mesopterygoid nach rostroventral (Abb. 78 bis 80). Er dringt auf Höhe des Sesamarticulare nach medial, wo er zum Unterkiefer zieht. Der Ramus mandibularis externus trigemini spaltet sich vor dem medialen Eintritt des Ramus mandibularis trigemini ab. Er ist dünn ausgebildet und zieht lateral an der Suture zwischen Anguloarticulare und Sesamarticulare nach caudal.

Der Ramus maxillaris trigemini trennt sich gleich nach dem Austritt aus dem Neurocranium in zwei sehr dünne Äste auf. Sie verlaufen medial und lateral des Ramus mandibularis trige-

mini nach anteroventral. Dabei führen die Äste des Ramus maxillaris trigemini dorsal des posterioren Suspensorium bis auf Höhe des Proc. primordialis anguloarticularis. Hier lagern sie sich parallel aneinander und ziehen anterodorsad zum Oberkiefer (zum Verlauf vergleiche Kapitel 3.9.: *Scomberesox saurus*, Abb. 83 und 84). Dort dringen sie, lateral vom Lacrimale bedeckt, mediad ein (Abb. 80).

Der Ramus mandibularis facialis (Abb. 79) teilt sich nach dem Austritt aus dem Canalis facialis noch auf Höhe des Hyomandibulare in vier Äste auf. Die zwei posterioren Äste lagern sich parallel aneinander und führen am ventralen Abschnitt des Hyomandibulare ventrad. Die beiden anterioren Äste des Ramus mandibularis facialis lagern sich parallel aneinander und ziehen anteroventrad. Lateral vom Symplecticum trennen sie sich in ihrem Verlauf. Der dorsale Ast lagert sich dorsolateral am Symplecticum an und dringt zwischen dessen anteroventraler Kante und dem ventralen Ast des Praeoperculare nach medial. Der ventrale Ast hingegen lagert sich ventrolateral am Symplecticum an. Er dringt im mittleren Bereich der ventralen Kante vom Symplecticum und dorsal des ventralen Astes vom Praeoperculare nach medial. Auf der Medialseite des Suspensorium, noch auf Höhe des anterioren Symplecticum, lagern sich die Äste wieder parallel aneinander und ziehen medial des M. adductor mandibulae (A ω) nach anterior zum Dentale.

3.9. *Scomberesox saurus* (Beloniformes, Scomberesocidae)

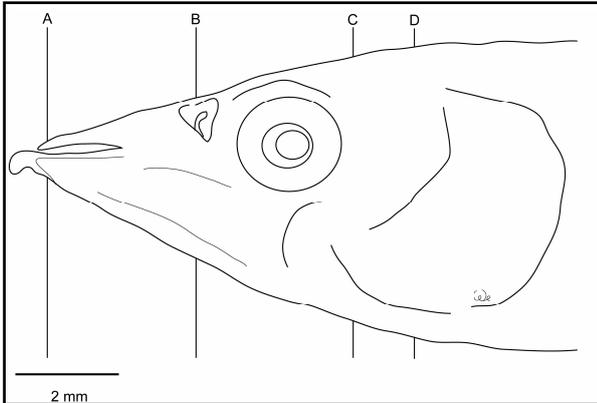


Abb. 81: *Scomberesox saurus* - Lateralansicht des Kopfes eines juvenilen Tieres. Auflösung: 4 x 10; A bis D: Lage der Schnitte (Abb. 87 bis 90)

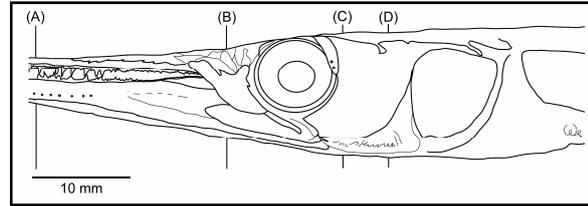


Abb. 82: *Scomberesox saurus* - Lateralansicht des Kopfes eines adulten Tieres. Metrische Daten siehe Anhang 9.3. Auflösung: 0,6 x 10; (A) bis (D): vergleichbare Lage der Schnitte des juvenilen Individuums (Abb. 87 bis 90)

Von *Scomberesox saurus* wurde ein Adulttier präpariert (Abb. 82 bis 86). Für die Schnittserie (Abb. 81; vgl. Abb. 87 bis 90: Querschnitte A bis D) wurde hingegen ein juveniles Individuum verwendet. Auf entscheidende Unterschiede der äußeren Morphologie und der Myologie zum untersuchten Adulttier wird in *kursiv hervorgehoben Absätzen* hingewiesen. Bei der Merkmalskodierung (Kapitel 4.1.) werden nur die Merkmale des adulten Tieres berücksichtigt.

Die Rückenlinie vom adulten *Scomberesox saurus* ist gerade ausgebildet (Anhang 9.3.: Abb. 103). Seine langgestreckte Körperform erinnert an einen Pfeil. Die Rücken- und die Aterflosse sind weit nach caudal verschoben und stehen parallel übereinander. Die Schwanzflosse besteht aus zwei Loben. Bauch- und Brustflossen sind im Verhältnis zum Körper klein ausgebildet. Die lateral stehenden Augen nehmen ein Drittel der Pectoralhöhe ein und wirken im Verhältnis zum Gesamtkörper relativ klein. Der Ober- und der Unterkiefer sind stark verlängert und bilden ein endständiges Maul. Es zeigt einen horizontalen Verlauf nach caudal. Die Kiefer besitzen große nadelförmige Zähne (Abb. 82) .

Der juvenile Scomberesox saurus hat hingegen eine konvexe Rückenlinie. Sein Körper ist lanzettförmig. Die Kiefer sind nicht stark verlängert und bilden ein oberständiges Maul (Abb. 81). An der Spitze des Unterkiefers befindet sich eine Lippe.

Das Frontale reicht anterior des Auges bis in das hinterste Viertel des Praemaxillare. Posteri-

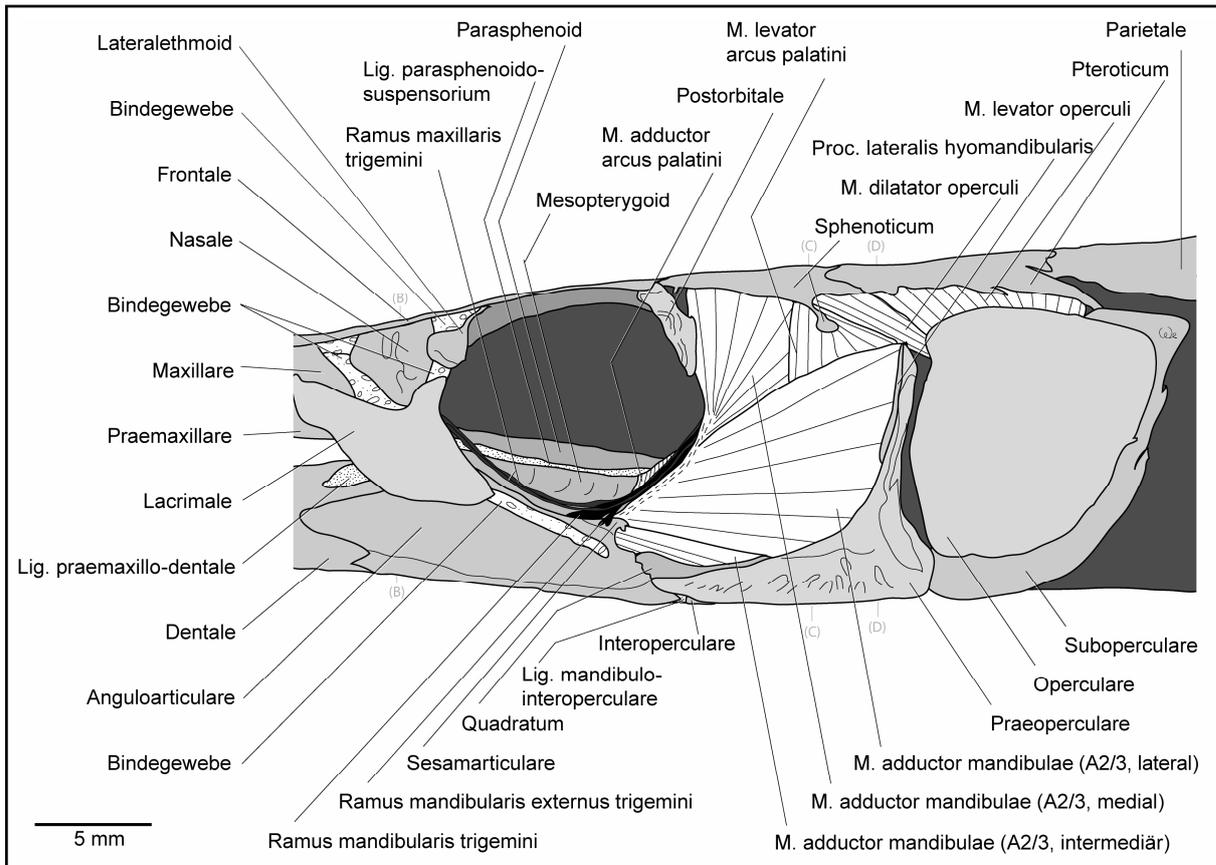


Abb. 83: *Scomberesox saurus* - Lateralansicht des Kopfes. Das Integument und das Auge wurden entfernt. Auflösung: 0,8 x 10; (B) bis (D): vergleichbare Lage der Schnitte des juvenilen Individuums (Abb. 88 bis 90)

or reicht es etwa so weit wie der posteriore Rand des Auges (Abb. 83). Ventral des anterioren Abschnitts vom Frontale befindet sich das flächige Nasale. Ventrolateral des Nasale befindet sich das flächige Lacrimale. Es lagert sich lateral des caudoventrad absteigenden Abschnitts vom Praemaxillare an und bildet nach caudodorsal einen spitzen Processus aus. Die posteriore Kante des Lacrimale ist laterad eingewölbt. Das Praemaxillare und das Dentale sind weit nach anterior verlängert. Dorsomedial des Processus vom Lacrimale, ventral des Frontale und anterodorsal des Auge befindet sich das breite Lateralethmoid, das von lateral doppelt so hoch wie breit erscheint (Abb. 83 und 84). Posterodorsal des Auges befindet sich das breite Postorbitale (Nomenklatur in Anlehnung an Shakhovskoi, 2002), das eine dorsoventrale Ausdehnung aufweist. Das Neurocranium ist wie die Kiefer langgestreckt: Posterodorsal des Auges und posterior des Frontale befindet sich das Sphenoticum. Es bildet posteroventral einen Proc. sphenoticus aus (Abb. 83). Posterior des Sphenoticum befindet sich das Pteroticum. Ventrolateral vom Pteroticum befindet sich das flächige Operculare, das fast die gesamte Pectoralhöhe einnimmt. Es reicht posterior bis ventral des Parietale. Anterodorsal

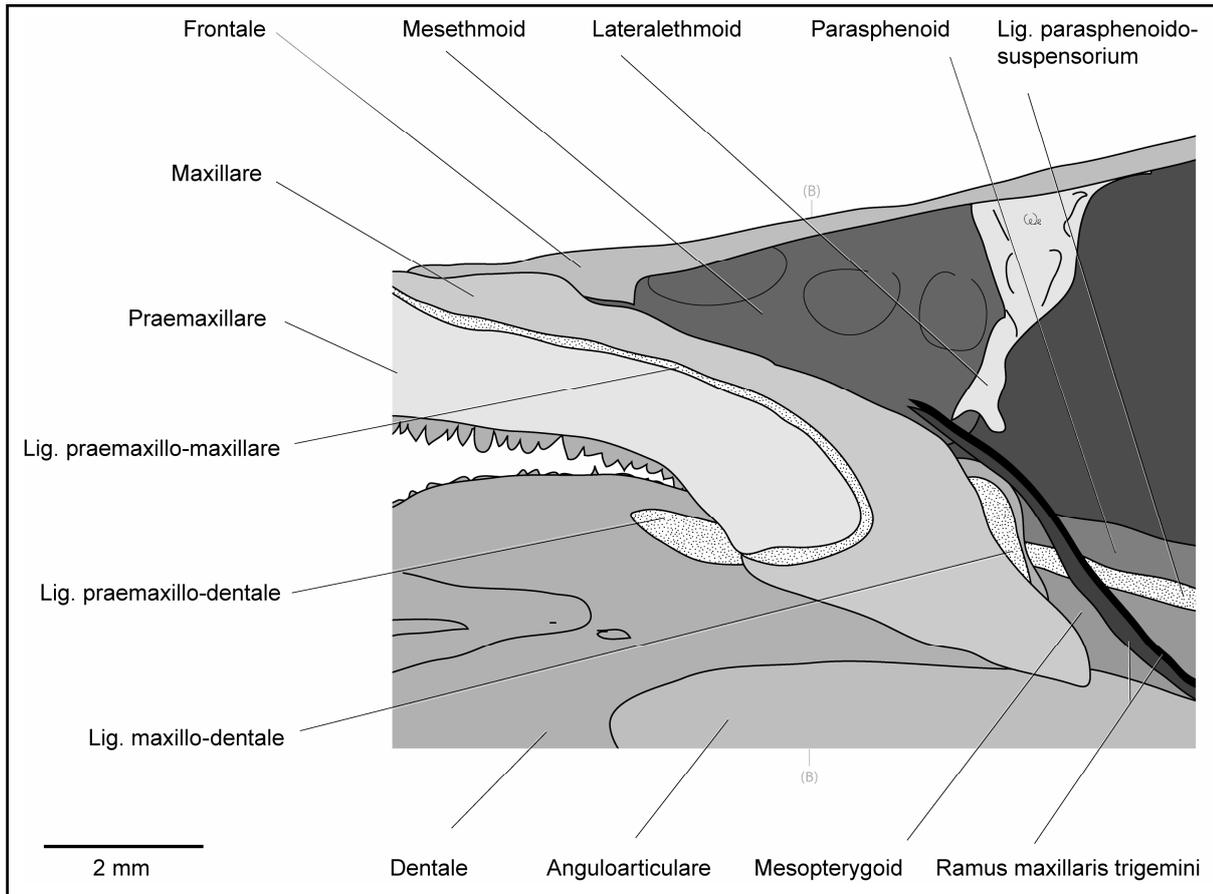


Abb. 84: *Scomberesox saurus* - Detailansicht des posterioren Kieferbereichs. Das Lacrimale wurden mit seinen bindegewebigen Verbindungen entfernt. Auflösung: 2 x 10; (B): vergleichbare Lage des Schnittes des juvenilen Individuums (Abb. 88)

des vertikalen Astes vom Praeoperculare ist von lateral der Proc. lateralis hyomandibularis zu erkennen. Posterodorsal am Proc. primordialis anguloarticularis befindet sich ein abgetrennter Knochen, das Sesamarticulare.

Zwischen dem posterioren Bereich auf der Lateralseite des caudoventrad absteigenden Astes vom Praemaxillare und der posterodorsalen Kante des Dentale, befindet sich das kräftige Lig. praemaxillo-dentale (Abb. 83 und 84). Ein Lig. praemaxillo-frontale konnte nicht gefunden werden. Zwischen der gesamten Kante des caudoventrad absteigenden Praemaxillare-Abschnittes und der Lateralseite des Maxillare befindet sich das umlaufende und feste Lig. praemaxillo-maxillare (Abb. 84; vgl. Abb. 88: Querschnitt B). Zwischen der Lateralseite des Proc. coronoideus dentalis und der posterioren Medialseite des Maxillare spannt sich das kurze Lig. maxillo-dentale. Zwischen dem ventrolateralen Rand des Parasphenoid und dem dorsalen Rand des Suspensorium befindet sich das Lig. parasphenoido-suspensorium. Zwischen der posterioren Kante des Anguloarticulare und dem anterioren Rand des Inter-

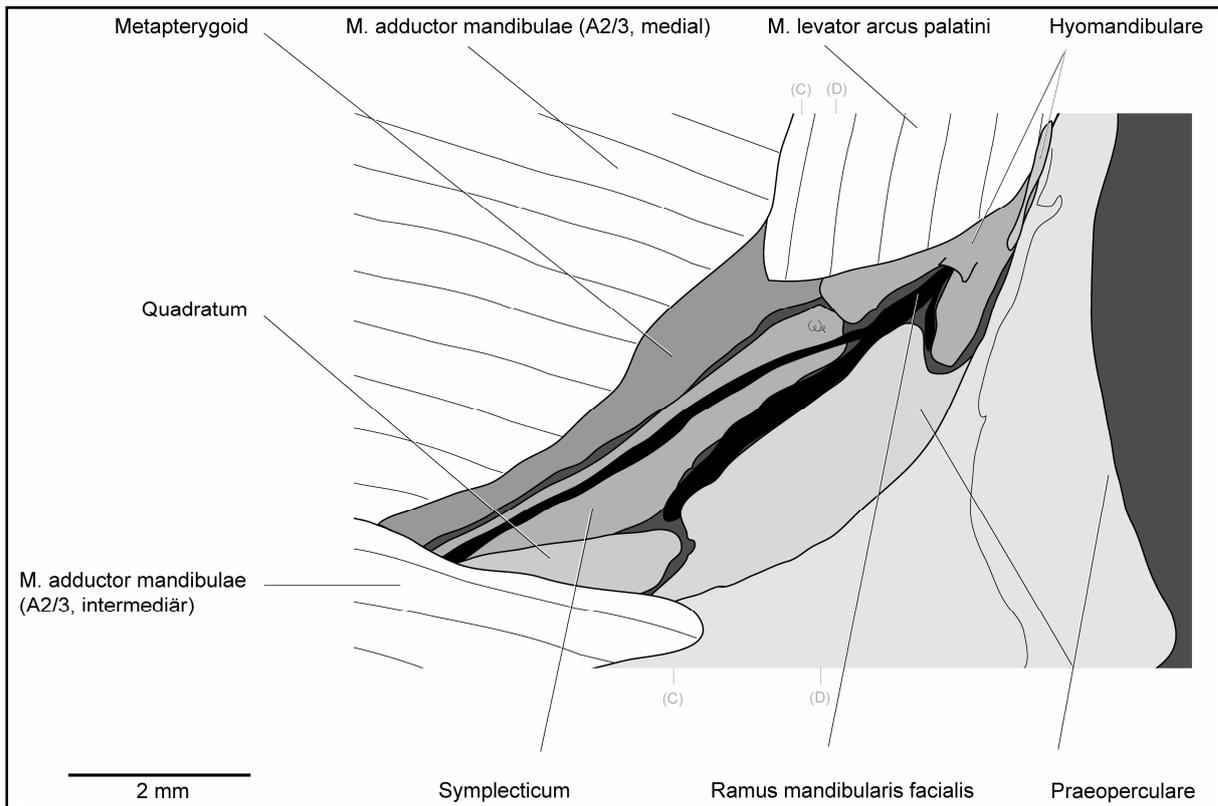


Abb. 85: *Scomberesox saurus* - Detailansicht des posterioren Suspensorium. Der laterale Kopf der internen Sektion des M.adductor mandibulae (A2/3) wurde entfernt. Auflösung: 2,5 x 10; (C) und (D): vergleichbare Lage der Schnitte des juvenilen Individuums (Abb. 89 und 90)

perculare befindet sich das kurze Lig. mandibulo-interoperculare (Abb. 83, 84 und 86).

Das Lacrimale ist durch bindegewebige Strukturen mit anderen Knochen verbunden:

Zwischen dem anterodorsalen Bereich der Medialseite vom Lacrimale, dem posterodorsalen Rand des Maxillare und der anteroventralen Kante des Nasale befindet sich ein breites Bindegewebe. Zwischen der Medialseite des posterodorsalen Processus vom Lacrimale und ventral an der Lateralseite des Lateralethmoid befindet sich eine kurze bindegewebige Struktur. Ein festes und langes bandartige Bindegewebe spannt sich zwischen dem posteroventralen Bereich an der Medialseite des Lacrimale und dem posterioren Bereich auf der Lateralseite des Proc. primordialis anguloarticularis, ventral des Sesamarticulare. Membranöse Verbindungen bestehen zwischen der Medialseite des Lacrimale und der Lateralseite des Maxillare.

Zwischen der posterodorsalen Kante des Maxillare und der anterodorsalen Kante des Nasale befindet sich Bindegewebe. Zwischen dem dorsalen Bereich des Lateralethmoid und ventrolateral am anteroocularen Bereich des Frontale befindet sich kurzes aber festes Bindegewe-

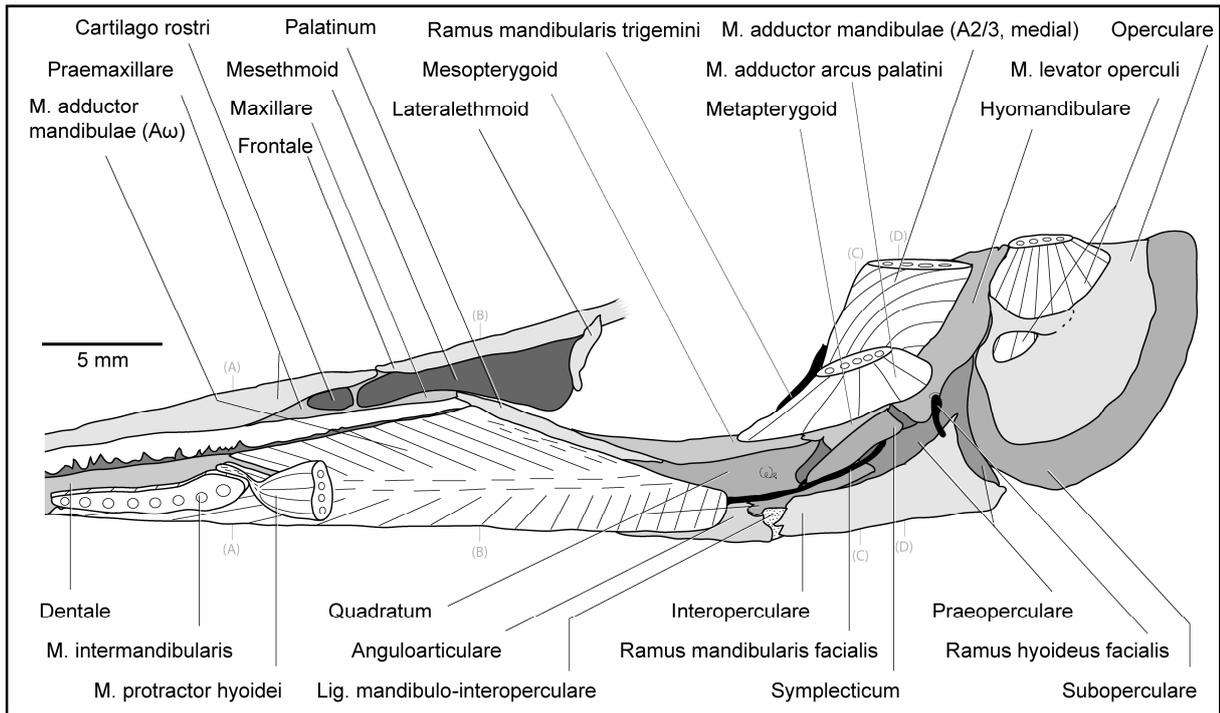


Abb. 86: *Scomberesox saurus* - Medialansicht des Kiefers und des Suspensorium. Auflösung: 0,8-1,0 x 10; (A) bis (D): vergleichbare Lage der Schnitte des juvenilen Individuums (Abb. 87 bis 90).

be.

Scomberesox saurus besitzt keine externe Sektion des M. adductor mandibulae (A1).

Die interne Sektion des M. adductor mandibulae (A2/3) des adulten *Scomberesox saurus* besteht aus drei Köpfen (Abb. 83 und 85). Der dünne parallelfaserig laterale Kopf des A2/3 hat mit seiner dorsalen Hälfte einen Ursprung anterior am Proc. lateralis hyomandibularis. Unterhalb dieses Processus besitzt die ventrale Hälfte des Muskelkopfes ihren Ursprung am ventralen Drittel des vertikalen Praeoperculare-Astes. Weitere Fasern entspringen dorsal an der posterioren Hälfte des horizontalen Praeoperculare-Astes. Der Bauch des Muskelkopfes verjüngt sich rostrad um die Hälfte.

Der mediale Kopf des A2/3 hat seinen breiten Ursprung ventral an der Lateralseite des Sphenoticum, anterior und medial am Hyomandibulare und am dorsalen Rand des Metapterygoid (Abb. 83, 85 und 86). Die Fasern, die ihren Ursprung am Sphenoticum haben, ziehen ventrad und vereinigen sich fächerförmig in einer Sehne, die rostroventrad führt. Die restlichen Fasern des medialen A2/3-Kopfes werden lateral vom lateralen A2/3-Kopf bedeckt. Sie ziehen parallelfaserig nach anterior und setzen posterior an der Sehne an. An dieser Sehne setzen auf halber Perctoralhöhe auch die Fasern des lateralen A2/3-Kopfes von posterolateral an. Die Sehne zieht anteroventrad, um am posterodorsalen Rand des Sesamarticulare anzuset-

zen. Der mediale Kopf des A2/3 ist in seinem Verlauf ventral sehr schwer vom intermediären Kopf des A2/3 zu unterscheiden. Sie sind aber durch unterschiedliche Ursprünge charakterisiert. Der intermediäre Kopf des A2/3 hat seinen Ursprung lateral am Quadratum und dorsal im mittleren Drittel des horizontalen Praeoperculare-Astes (Abb. 83 und 85). Der intermediäre Kopf des A2/3 zieht parallelfaserig rostradorsad. Ventral der Sehne vom A2/3 setzt er an der posteroventralen Kante des Sesamarticulare und mit einigen Fasern postero-dorsal am Proc. primordialis anguloarticularis direkt an.

Die interne Sektion des M. adductor mandibulae (A2/3) des juvenile Scomberesox saurus besitzt auch drei Köpfe. Sie zeigen aber eine andere Gestalt als beim Adulttier (vgl. Abb. 89 und 90: Querschnitte C und D) und werden hier allein nach ihrer Topologie benannt. Der fächerförmige laterale liegende Kopf des A2/3 reicht dorsal fast bis zum Sphenoticum, hat aber seinen Ursprung wie bei dem adulten Tier am Proc. lateralis hyomandibularis und am Hyomandibulare (siehe oben). Der parallelfaserige medial liegende Kopf des A2/3 hat seinen schmalen Ursprung am Hyomandibulare, erreicht dorsal das Sphenoticum nicht und verbreitert sich nach rostral. Der fächerförmige intermediär liegende Kopf des A2/3 hat seinen Ursprung am Sphenoticum und am Hyomandibulare. Der A2/3 setzt am Anguloarticulare / Sesamarticulare an.

Der doppeltgefiederte und großflächige (vgl. Abb. 88: Querschnitt B) intramandibuläre M. adductor mandibulae (A ω) hat einen sehnigen und mit einigen Fasern direkten Ursprung anterior an der Medialseite des Quadratum (Abb. 86). Im posterodorsalen Bereich des A ω führt eine schmale Sehnenplatte vom Ursprung des Muskels anterodorsad und setzt anterior an der Medialseite des Proc. coronoideus dentalis an. Eine weitere kräftige Sehne zieht vom Ursprung horizontal nach rostral. Von ihr entspringen auf Höhe des posterioren Palatinum-Abschnitts Muskelfasern, die anterior der dorsalen Sehnenplatte rostradorsad ziehen. Sie setzen im dorsomedialen Bereich der posterioren Dentale-Hälfte an. Ventral von der gesamten horizontal verlaufenden Sehne des A ω entspringen Muskelfasern, die rostroventrad ziehen. Sie setzen ventral an der Medialseite des Anguloarticulare, ventromedial an der hinteren Hälfte des Dentale und am Cartilago Meckeli an (vgl. Abb. 88: Querschnitt B). Die ventralen Fasern des A ω ziehen viel weiter anterior als die dorsalen Fasern am Dentale und setzen im anterioren Drittel der Medialseite des Dentale an.

Der parallelfaserige M. intermandibularis (vgl. Abb. 87: Querschnitt A) ist länglich-oval ausgebildet (mehr als doppelt so breit wie hoch) und kann weit nach anterior in den Unterkiefer reichen (Abb. 86). Er entspringt medial direkt im mittleren Abschnitt des Denta-

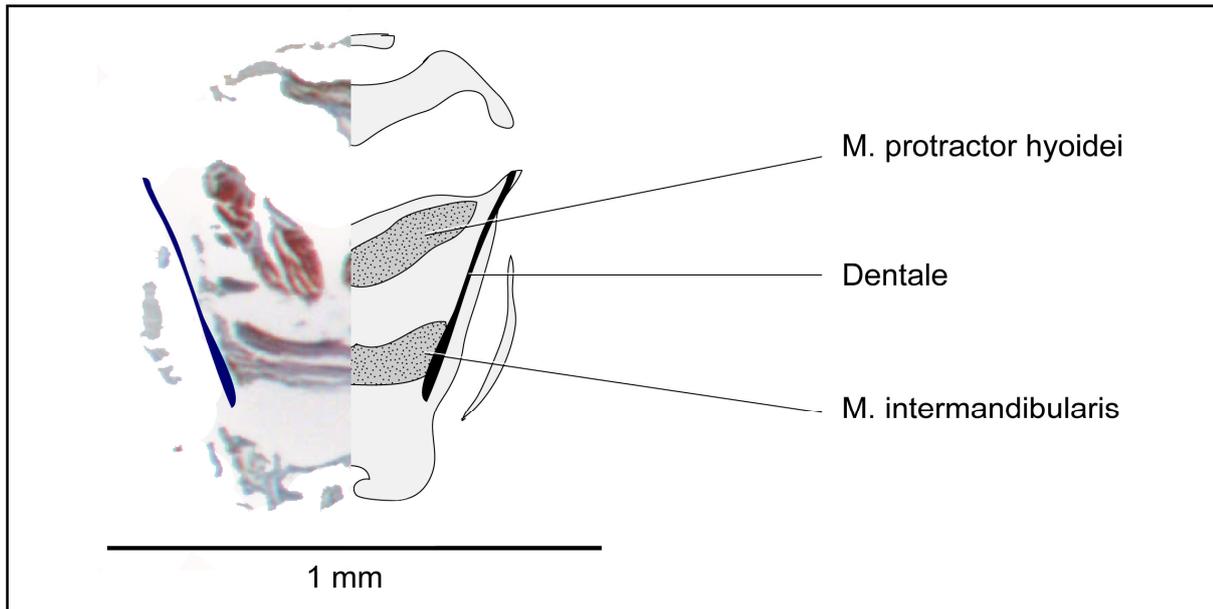


Abb. 87: *Scomberesox saurus* - Querschnitt A: zur Lage siehe Abb. 81, 82 und 86. Schnittnummer: 11, Schnitt-
dicke: 12 μ m.

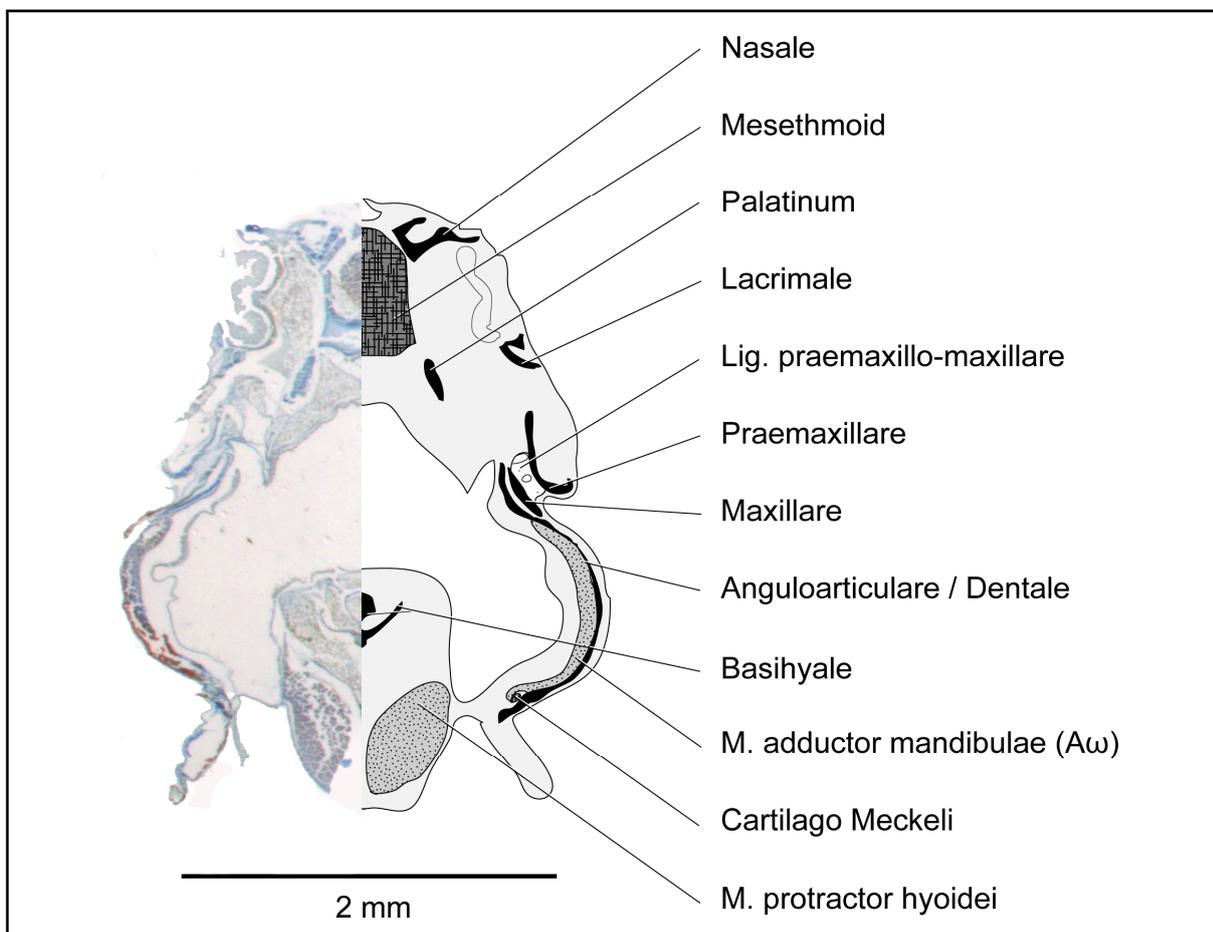


Abb. 88: *Scomberesox saurus* - Querschnitt B: zur Lage siehe Abb. 81 bis 84, 86. Schnittnummer: 119, Schnitt-
dicke: 12 μ m.

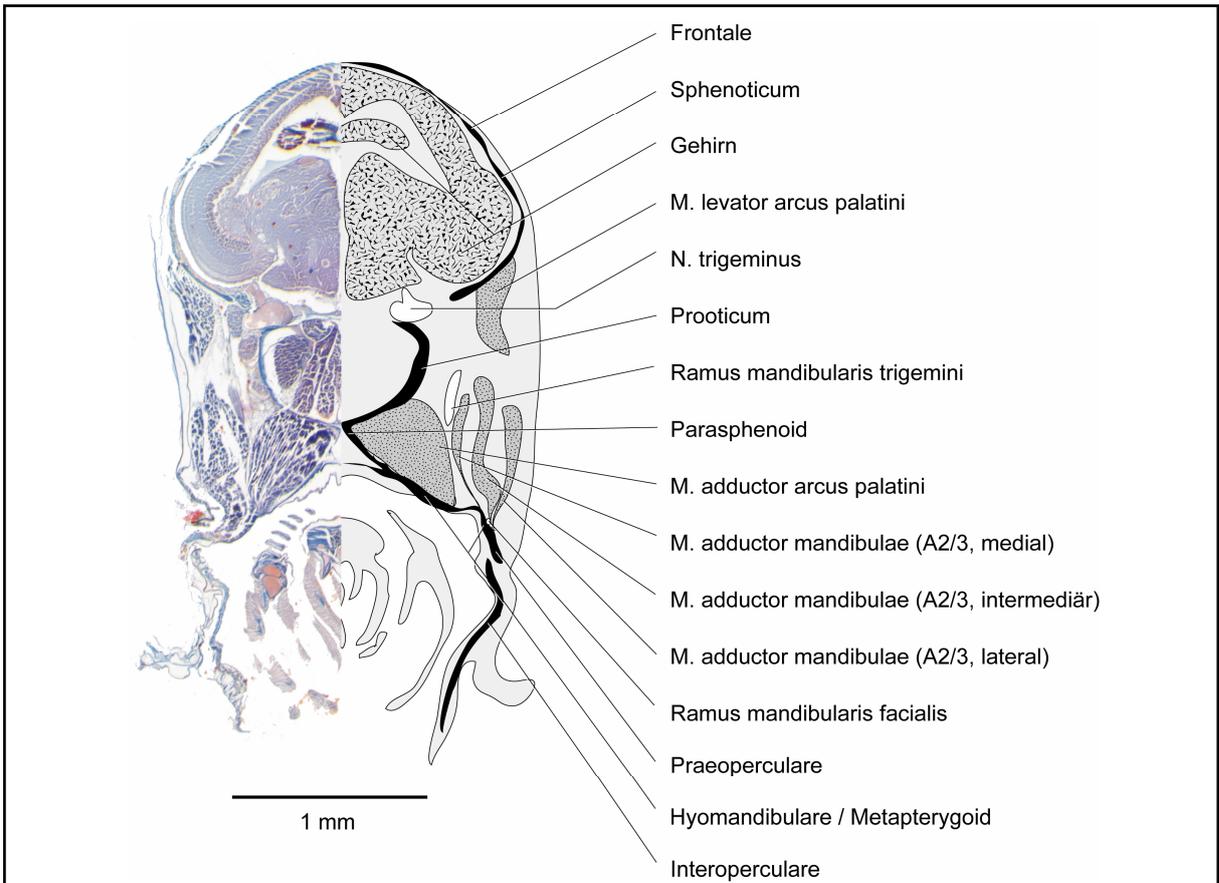


Abb. 89: *Scomberesox saurus* - Querschnitt C: zur Lage siehe Abb. 81 bis 83, 85 und 86. Schnittnummer: 472, Schnittdicke: 12 µm.

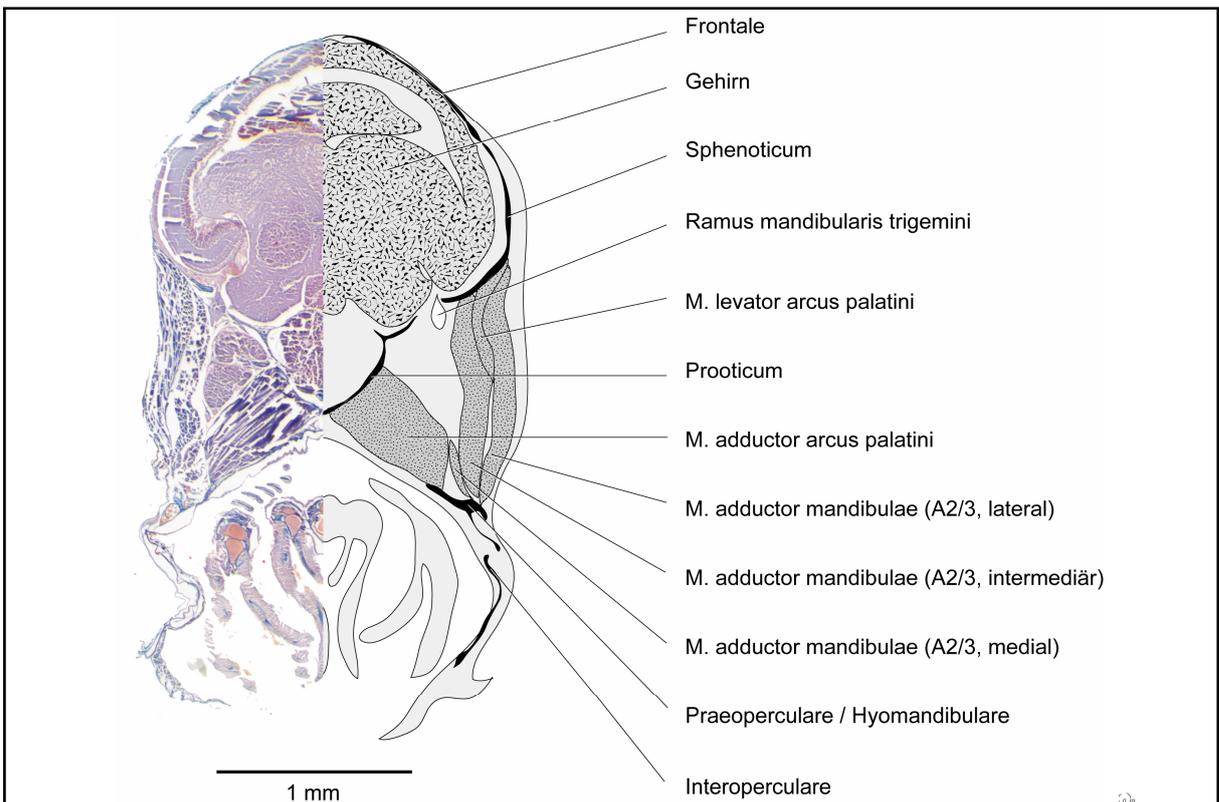


Abb. 90: *Scomberesox saurus* - Querschnitt D: zur Lage siehe Abb. 81 bis 83, 85 und 86. Schnittnummer: 507, Schnittdicke: 12 µm.

le.

Der M. protractor hyoidei entspringt medial am Ceratohyale (vgl. Terminologie: Kapitel 2.10.). Er zieht mit einem schmalen Muskelbauch nach anterior. Mit rundem Querschnitt befindet er sich medial des Dentale (vgl. Abb. 88: Querschnitt B) und bildet dorsal einen Sehne aus, die posterodorsal am anterioren Abschnitt des Dentale ansetzt.

Der parallelfaserige M. adductor arcus palatini hat seinen Ursprung posterior auf der Lateralseite des Parasphenoid und zieht ventrad (Abb. 83). Er setzt anterior und medial am Hyomandibulare an (Abb. 86; vgl. Abb. 89 und 90: Querschnitte C und D). Am Metapterygoid setzt er lateral und medial an. Am posterioren Abschnitt des Mesopterygoid findet er lateral und medial einen Ansatz.

Der fächerförmige M. levator arcus palatini (Abb. 83 und 85; vgl. Abb. 89 und 90: Querschnitte C und D) hat seinen Ursprung am gesamten Proc. sphenoticus und mit einigen Fasern am Sphenoticum. Sein Muskelbauch verbreitert sich ventrad und caudoventrad um ein Vielfaches. Die ventrale Hälfte des Muskelbauches wird durch den lateralen Kopf des M. adductor mandibulae (A2/3) bedeckt. Der M. levator arcus palatini setzt mit wenigen Fasern anterodorsal am vertikalen Ast des Praeoperculare an. Weitere Fasern inserieren anterior an der dorsalen Hälfte des Proc. lateralis hyomandibularis. Der größte Teil der Fasern setzt an der Hälfte des Hyomandibulare an. Die anterioren Fasern des Muskels finden dorsal auf der Lateralseite des Metapterygoid einen Ansatz.

Der Ursprung des parallelfasrigen M. dilatator operculi (Abb. 83) befindet sich ventral an der Lateralseite des Sphenoticum. Dabei berührt er anterior den Proc. sphenoticus nicht. Der Muskelbauch verjüngt sich nach caudoventral. Er setzt mit der halben Ursprungsbreite anterodorsal an der Medialseite des Operculare an.

Der parallelfaserige M. levator operculi (Abb. 84) hat seinen breiten Ursprung ventral an der Lateralseite des Pteroticum. Er zieht nach ventral, ohne die Form seines Muskelbauches zu verändern. Er setzt im dorsalen Bereich auf der Medialseite des Operculare an. Dabei verläuft der Ansatz anteromedial am Operculare weiter nach ventral als posteromedial.

Der Truncus maxillaris infraorbitalis trigemini (Ast des N. V) (Nerven und Innervation: vgl. Abb. 11, Kapitel 2.10.) trennt sich bereits vor dem Eintritt in die Augenhöhle in den Ramus maxillaris trigemini und den Ramus mandibularis trigemini auf. Sie treten posterior des Auges aus dem Neurocranium. Der Ramus mandibularis trigemini (vgl. Abb. 89 und 90: Querschnitte C und D) führt dorsal des gesamten Metapterygoid und posterodorsal des Mesopte-

rygoid nach rostroventral (Abb. 83). Er dringt auf Höhe des Sesamarticulare nach medial, wo er zum Unterkiefer zieht. Der schmale Ramus mandibularis externus trigemini spaltet sich vor dem medialen Eintritt des Ramus mandibularis trigemini ab. Er spaltet sich lateral des Sesamarticulare in zwei Äste auf.

Der Ramus maxillaris trigemini trennt sich gleich nach dem Austritt aus dem Neurocranium in zwei sehr dünne Äste auf. Sie verlaufen medial und lateral des Ramus mandibularis trigemini nach rostroventral. Dabei führen die Äste des Ramus maxillaris trigemini dorsal des posterioren Suspensorium bis auf Höhe des Proc. primordialis anguloarticularis. Hier lagern sie sich parallel aneinander und ziehen anterodorsad zum Oberkiefer (Abb. 84). Dort dringen sie, lateral vom Lacrimale bedeckt, mediad ein (Abb. 83).

Der Ramus mandibularis facialis (Abb. 85) teilt sich nach dem Austritt aus dem Canalis facialis noch auf Höhe des Hyomandibulare in zwei Äste auf. Der posteriore Ast führt ventrad zur Fläche des Praeoperculare. Der anteriore Ast spaltet sich beim Übergang vom Hyomandibulare zum Symplecticum auf. Die beiden hier entstehenden Äste des Ramus mandibularis facialis ziehen anteroventrad. Der dorsale Ast lagert sich dorsolateral am Symplecticum an und dringt zwischen dessen anteroventraler Kante und dem horizontalen Proc. caudalis quadrati nach medial. Der ventrale Ast hingegen lagert sich zwischen Symplecticum und der Fläche des Praeoperculare an (vgl. Abb. 89: Querschnitt C). Er dringt zwischen Symplecticum und Praeoperculare, posterior vom Quadratum, nach medial: auf der Medialseite des Suspensorium lagert er sich dorsolateral des Proc. caudalis quadrati und ventrolateral vom Symplecticum an. Anterior an der Medialseite des Symplecticum vereinigen sich die beiden Äste vom Ramus mandibularis facialis untrennbar und ziehen dorsal am Kiefergelenk vorbei (Abb. 86). Medial des M. adductor mandibulae (A ω) ziehen sie weiter nach anterior zum Dentale.

4. Merkmalsanalyse

4.1. Vergleich und Kodierung der morphologischen Merkmale

Externe Sektion des *M. adductor mandibulae* (A1)

1. Merkmal: Die externe Sektion des *M. adductor mandibulae* (A1).

- (0) Der A1 ist vorhanden und hat einen Ansatz am Oberkiefer. (*Perca fluviatilis* / *Rhinomugil corsula* / *Atherina boyeri* / *Aplocheilichthys lineatus* / *Oryzias latipes*)
- (1) Der A1 ist nicht vorhanden. (*Parexocoetus brachypterus* / *Dermogenys pussilus* / *Belone belone* / *Scorpaenopsis diabolus*)

Der A1 ist als Muskel definiert, der seinen Ursprung an der Lateralseite des posterioren Abschnitts vom Suspensorium besitzt. Er zieht nach anterior, um am Maxillare anzusetzen (z.B. Allis, 1897). Hertwig (2005) beschrieb für *Oryzias latipes* einen lateralen Muskel des Adduktorenkomplexes mit Ansatz am Unterkiefer, der auf zwei Wegen interpretiert werden konnte. Zum einen könnte es sich hierbei um den A1 handeln, der plesiomorph bei allen Außengruppen vorhanden ist. Bei *Oryzias latipes* hätte er autapomorph seinen Ansatz zum Unterkiefer verlagert. Die zweite Möglichkeit wäre, so Hertwig, daß der A1 reduziert sein müßte. In diesem Fall wäre allerdings als zusätzlicher Transformationsschritt die interne Sektion des *M. adductor mandibulae* (A2/3) sekundär modifiziert. Hertwig entschied sich nach dem Prinzip der Parsimonie für die erste Möglichkeit. Ein Teil der vorliegenden Arbeit fokussiert die Kiefermuskulatur von *Oryzias latipes* (3D-Rekonstruktion). Dabei wurde, abweichend von Hertwig (2005), ein Ansatz des A1 am Maxillare identifiziert (Kapitel 3.1.5.; Abb. 57) und mit dem A1 der Außengruppen homologisiert [1(0)].

2. Merkmal: Der Ansatz der Sehne(n) vom A1.

- (0) Die Sehne des A1 inseriert an der Lateralseite des anterioren Abschnitts vom Maxillare. (*Perca fluviatilis*)
- (1) Die Sehne des A1 inseriert an der Medialseite des mittleren Bereich vom Maxillare. (*Rhinomugil corsula*)
- (2) Die Sehne des A1 inseriert am posteroventralen Ende des Maxillare. (*Oryzias latipes*)
- (3) Die drei Sehnen des A1 inserieren lateral am Proc. primordialis anguloarticularis, an der Medialseite des Lacrimale und medial am anterodorsalen Ende des Maxillare. (*Atherina boyeri*)
- (4) Die zwei Sehnen des A1 inserieren an der Lateralseite des mittleren Bereich vom Maxillare und an der Medialseite des Lacrimale. (*Aplocheilus lineatus*)

Der Ansatz des A1 am Maxillare ist bei allen untersuchten Arten verschieden. Eine Homologie-Aussage (z.B. A1 setzt lateral am Maxillare an) wurde hier nicht aufgestellt, da die Abweichungen im Ansatz des A1 zu groß waren. Damit besitzt das Merkmal keine phylogenetische Aussage für die untersuchten Verwandtschaftsbeziehungen. Vielmehr soll auf die hohe Variabilität des Merkmals in den hier untersuchten Arten hingewiesen werden.

Hertwig (2005) untersuchte ein weitaus größeres Artenspektrum und bezeichnet den Ansatz des A1 an der Lateralseite des Maxillare als Merkmal von *Perca fluviatilis* und der „Aplocheileidae“. Bei *Aplocheilus lineatus* [2(4)] setzt der A1 im Gegensatz zu *Perca fluviatilis* [2(0)] am anderen Ende des Maxillare an. Aufgrund der geringen Vergleichsbasis wurden daher in der vorliegenden Arbeit verschiedene *Character States* für jede Art gewählt. *Aplocheilus lineatus* besitzt zusätzlich eine Sehne zur Medialseite des Lacrimale, was Hertwig (2005) für das Grundmuster der Atherinomorpha (vgl. Alexander, 1967; Parenti, 1993; Stiassny, 1990) bestätigte. Für die Cyprinodontiformes (incl. *Aplocheilus*) konnte Hertwig (2005) je nach Hypothese keine eindeutige Konstellation des A1-Ansatzes im Grundmuster der Cyprinodontiformes finden. Er geht aber von der Möglichkeit aus, daß sich der Ansatz des A1 mit der Drehung des Maxillare um die eigene Längsachse verlagert hat. Damit könnte man den Ansatz des A1 an der Lateralseite des Maxillare wie bei *Perca fluviatilis* und *Aplocheilus lineatus* als plesiomorph innerhalb der Atherinomorpha annehmen.

3. Merkmal: Die Lagebeziehung des A1 zur internen Sektion des M. adductor mandibulae (A2/3).

- (0) Der A1 liegt ventrolateral des lateralen A2/3-Kopf, so daß dieser Kopf noch zu über drei Viertel von lateral erkennbar ist. (*Rhinomugil corsula*)
- (1) Der A1 liegt dorsolateral der interne Sektion. Dabei wird ihr gesamter lateraler Kopf (A2/3, lateral) nicht bedeckt. (*Perca fluviatilis*)
- (2) Der A1 liegt vollständig lateral des intermediären Kopfes der internen Sektion vom M. adductor mandibulae (A2/3). Der laterale Kopf (A2/3, lateral) wird vom A1 nur in seinem anterioren Abschnitt bedeckt. (*Aplocheilichthys lineatus* / *Oryzias latipes*)
- (3) Der A1 bedeckt die interne Sektion den M. adductor mandibulae (A2/3) von lateral vollständig. (*Atherina boyeri*)

Hertwig (2005) schlug für das Grundmuster der Atherinomorpha vor, daß die externe und die interne Sektion des M. adductor mandibulae in einer Horizontalebene nebeneinander stehen. Ihm diene als Außengruppe der Atherinomorpha allein *Perca fluviatilis*, bei dem der A1 und der A2/3 in einer Horizontalebene übereinander stehen [3(1)]. In der vorliegenden Studie wurde zusätzlich *Rhinomugil corsula* [3(0)] als Außengruppe der Atherinomorpha untersucht, dessen A1 im Sinne Hertwigs auch in einer Horizontalebene neben dem A2/3 steht. Daher muß hier dieses Merkmal als Autapomorphie der Atherinomorpha verworfen werden. Eingehende Untersuchungen innerhalb der Percomorpha könnte die Lagebeziehung des A1 zum A2/3 bei *Perca fluviatilis* als Autapomorphie der Art bzw. der Percomorpha identifizieren. Dann wäre der „A1 in Horizontalebene neben dem A2/3“ als plesiomorph innerhalb der Acanthopterygii zu interpretieren. Untersuchungen innerhalb der Mugilomorpha könnten die Lagebeziehung des A1 zum A2/3 als homoplastisches Merkmal von *Rhinomugil corsula* und den Atherinomorpha identifizieren. Falls alle Mugilomorpha einen A1 lateral des A2/3 besitzen, muß - wenn der Verwandtschaftshypothese Stiassnys (1990) gefolgt wird - die Lagebeziehung als Synapomorphie der Mugilomorpha + Atherinomorpha gelten.

Aufgrund der großen Abweichungen innerhalb der wenigen untersuchten Arten wurde in der vorliegenden Arbeit die Lagebeziehung des A1 zum A2/3 detaillierter als bei Hertwig kodiert. Damit wird zwar das Auflösungsvermögen des Merkmals abgeschwächt, aber auf seine Variabilität hingewiesen (vgl. Merkmal 2).

Interne Sektion des *M. adductor mandibulae* (A2/3)

4. Merkmal: Die Anzahl der Köpfe des A2/3.

- (0) Der A2/3 besitzt zwei Köpfe (A2, lateral; A2, medial) im Ursprung. (*Perca fluviatilis* / *Parexocoetus brachypterus* / *Dermogenys pussilus*)
- (1) Der A2/3 besitzt drei Köpfe (A2, lateral; A2, medial; A2, intermediär) im Ursprung. (*Rhinomugil corsula* / *Aplocheilus lineatus* / *Oryzias latipes* / *Belone belone* / *Scomberesox saurus*)

Ein Muskelköpfe werden durch separate Ursprünge (bzw. Ansätze) gekennzeichnet. Die Köpfe eines Muskels erhielten in der vorliegenden Arbeit eine deskriptive Nomenklatur. Dafür war die Lage des Ursprungs (bzw. Ansatz) und ihrer Lagebeziehungen zueinander von Bedeutung. Bei dieser Benennung wurde vom Vorschlag Winterbottoms (1974) abgewichen, da für die hier untersuchten Arten seine Nomenklatur nicht anwendbar war.

Das Merkmal 4 (bis 9) ist auf *Atherina boyeri* nicht anwendbar, da der A2/3 bei dieser Art in zwei Portionen differenziert ist. Die mediale Portion dieses A2/3 besitzt zwei Köpfe im Ursprung. Der Ursprung der lateralen Portion des A2/3 ist nicht in Köpfe untergliedert. Für die Differenzierung des A2/3 in zwei Portionen ist ein weiteres Merkmal nötig (vgl. 11 Merkmal).

5. Merkmal: Das Lageverhältnis des medialen und lateralen A2/3-Kopfes zueinander.

- (0) Der mediale A2/3-Kopf liegt im Verhältnis dorsal des lateralen Kopfes oder ist zumindest von lateral eindeutig zu sehen. (*Perca fluviatilis* / *Aplocheilus lineatus* / *Dermogenys pussilus* / *Belone belone* / *Scomberesox saurus*)
- (1) Der mediale A2/3-Kopf liegt im Verhältnis ventral des lateralen Kopfes.
- (2) Der laterale Kopf liegt lateral vom medialen Kopf und kann diesen völlig bedecken. (*Rhinomugil corsula* / *Oryzias latipes* / *Parexocoetus brachypterus*)

6. Merkmal: Das Größenverhältnis des medialen und lateralen A2/3-Kopfes zueinander.

- (0) Der mediale und der laterale A2/3-Kopf zeigen etwa die gleiche Größe. (*Perca fluviatilis* / *Dermogenys pussilus*)
- (1) Der mediale Kopf ist im Verhältnis zum lateralen besonders schmal ausgebildet. (*Parexocoetus brachypterus*)
- (2) Der laterale Kopf ist im Verhältnis zum medialen Kopf sehr großflächig ausgebildet. (*Rhinomugil corsula* / *Aplocheilus lineatus*)
- (3) Der mediale Kopf ist im Verhältnis zum lateralen sehr kräftig ausgebildet. (*Oryzias latipes* / *Belone belone* / *Scomberesox saurus*)

7. Merkmal: Der Ursprung des lateralen A2/3-Kopfes.

- (0) Der laterale A2/3-Kopf entspringt fast am gesamten vertikalen Praeoperculare-Ast, am posterioren Abschnitt des horizontalen Praeoperculare-Astes, sowie am Proc. lateralis hyomandibularis. (*Rhinomugil corsula* / *Aplocheilus lineatus* / *Belone belone* / *Scomberesox saurus*)
- (1) Der laterale A2/3-Kopf entspringt am vertikalen Praeoperculare-Ast, dessen dorsale Spitze er nicht erreicht, sowie an über der Hälfte des horizontalen Praeoperculare-Astes. (*Dermogenys pussilus*)
- (2) Der laterale A2/3-Kopf entspringt ventral am Proc. lateralis hyomandibularis, am ventralen Drittel des vertikalen Praeoperculare-Astes, und am Proc. caudalis quadrati. (*Perca fluviatilis* / *Parexocoetus brachypterus*)
- (3) Der laterale A2/3-Kopf entspringt mit einem schmalen Ansatz nur anterior am ventralen Drittel des vertikalen Praeoperculare-Astes. (*Oryzias latipes*)

8. Merkmal: Der Ursprung des medialen A2/3-Kopfes.

- (0) Der mediale A2/3-Kopf entspringt am Hyomandibulare, am Metapterygoid und am Symplecticum sowie anterior am Proc. lateralis hyomandibularis. (*Perca fluviatilis*)
- (1) Der mediale A2/3-Kopf entspringt am Hyomandibulare und am Metapterygoid. (*Rhinomugil corsula*)
- (2) Der mediale A2/3-Kopf entspringt am Metapterygoid. (*Aplocheilus lineatus* / *Parexocoetus brachypterus*)
- (3) Der mediale A2/3-Kopf entspringt am flächigen Quadratum und teils mit einigen Fasern am Proc. caudalis quadrati. (*Oryzias latipes*)
- (4) Der mediale A2/3-Kopf entspringt ventral am Sphenoticum, lateral am Hyomandibulare und dorsal am Metapterygoid. (*Dermogenys pussilus* / *Belone belone* / *Scomberesox saurus*)

Bereits bei Hertwig (2005) zeigte sich der Ursprung des medialen A2/3-Kopfes als sehr variabel, was auch in den hier untersuchten Arten zu erkennen ist. Für die Merkmalskodierung wurden in diesem Kapitel nur Merkmalszustände adulter Individuen verschlüsselt.

Bei *Scomberesox saurus* wurde zusätzlich zu einem adulten Individuum ein juveniles Tier untersucht. Es ergab sich eine abweichende Konstellation der A2/3-Köpfe (vgl. Kapitel 3.9). Man könnte annehmen, daß der mediale A2/3-Kopf des Jungtieres in der Entwicklung seinen Ursprung dorsad ausweitet und der mediale A2/3-Kopf seinen Ursprung weit nach ventral verlagert (2 Transformationsschritte). Alternativ könnte der Ursprung des medial liegenden A2/3-Kopfes des Jungtiers ventrolaterad des intermediären A2/3-Kopfes (Jungtier) verschoben werden und wäre beim Adulttier dann der intermediäre A2/3-Kopf. Demnach würde der intermediäre A2/3-Kopf des Jungtieres (dann der mediale Kopf des Adulttieres) seinen Ursprung am Sphenoticum beibehalten (1 Transformationsschritt). Diese Szenarien sind sehr spekulativ, da es sich hier nur um eine Einzelfallbeobachtung handelt. Aus dem Prinzip der Parsimonie heraus müßte man sich für die zweite Variante entscheiden. Da in der vorliegenden Arbeit nur ein juveniles Individuum untersucht wurde, kann kein endgültiger Schluß gezogen werden, da die Variabilität des Merkmals innerhalb von *Scomberesox saurus* hier nicht abgeschätzt werden kann.

Die Arten *Dermogenys pussilus*, *Belone belone* und *Scomberesox saurus* zeichnen sich durch auffällige ontogenetische Verlängerungen des Unterkiefers (Hemiramphidae) oder

beider Kiefer (Belonidae, Scomberesocidae) aus (Boughton et al., 1991; Lovejoy, 2000; Lovejoy et al., 2004). Es würde sich anbieten, zu untersuchen, ob mit der Verlängerung der Kiefer auch die Kiefermuskulatur Änderungen unterworfen ist (Ursprung, Mächtigkeit, Verlauf, Ansatz). Vergleichende ontogenetische und elektromyographische Untersuchungen könnten helfen, die vorliegende Einzelfallbeobachtung zu interpretieren (Focant *et al.*, 1981; Osse, 1969). Ontogenetische Veränderungen der Kiefermuskulatur beobachtete bereits Hertwig (2005) bei Vertretern der Goodeidae / Cyprinodontiformes (*Crenichthys*).

Nanichthys (Scomberesocidae) wird als Gattung oft nicht anerkannt und als Zwergform von *Scomberesox* angesehen (Collette, 2004a; Collette *et al.*, 1984; vgl. Kapitel 1.2.). Falls es sich bei dem hier untersuchten vermeintlichen Jungtier von *Scomberesox saurus* um *Nanichthys* handeln sollte, könnte die Ausprägung der Muskulatur als Unterscheidungskriterium der beiden Arten dienen. Falls nicht, sind doch ontogenetische Veränderungen anzunehmen.

9. Merkmal: Der Ursprung des intermediären A2/3-Kopfes.

- (0) Der intermediäre A2/3-Kopf entspringt ausschließlich am horizontalen Praeoperculare-Ast. (*Rhinomugil corsula*)
- (1) Der intermediäre A2/3-Kopf entspringt am horizontalen Praeoperculare-Ast und am Proc. caudalis quadrati. (*Aplocheilus lineatus* / *Belone belone* / *Scomberesox saurus*)
- (2) Der intermediäre A2/3-Kopf entspringt ausschließlich am Proc. caudalis quadrati. (*Oryzias latipes*)

Der intermediäre Kopf des A2/3 befindet sich zwischen dem lateralen und dem medialen Kopf. Ein intermediärer Kopf ist bei *Perca fluviatilis*, *Atherina boyeri*, *Parexocoetus brachypterus* und *Dermogenys pussilus* nicht vorhanden, daher ist das Merkmal auf diese Arten nicht anwendbar. Das Vorhandensein eines intermediären A2/3-Kopfes könnte extra kodiert werden. Damit wäre dieser Kopf plesiomorph innerhalb der Atherinomorpha nicht vorhanden.

10. Merkmal: Der Ansatz des A2/3.

- (0) Der A2/3 setzt ausschließlich an der Medialseite des Unterkiefers an. (alle außer: *Belone belone* / *Scomberesox saurus*)
- (1) Der A2/3 setzt an der Medialseite des Unterkiefer sowie ein einem Sesamarticulare an. (*Belone belone* / *Scomberesox saurus*)

Ein Sesamarticulare ist bei *Belone belone* und bei *Scomberesox saurus* ausgebildet. Es handelt sich um einen Knochen, der posterodorsal mit dem Rand des Proc. primordialis angulo-articularis verschmolzen ist. Beide Knochen sind durch eine Suture getrennt (vgl. z.B. Kapitel 3.8. und Abb. 78).

11. Merkmal: Die Differenzierung des A2/3 in zwei Portionen.

- (0) Eine solche Differenzierung ist nicht vorhanden. (alle außer: *Atherina boyeri*)
- (1) Eine Differenzierung des A2/3 in zwei Portionen ist vorhanden. Dabei haben beide Portionen eigene Ursprünge lateral am caudalen Suspensorium und eigene Ansätze medial am Unterkiefer. Die mediale Portion des A2/3 ist in zwei Ursprungsköpfe differenziert. (*Atherina boyeri*)

Eine Differenzierung des A2/3 muß innerhalb der untersuchten Arten als apomorpher Zustand bei *Atherina boyeri* (Atheriniformes) angenommen werden. Hertwig (2005) untersuchte mehrere Arten der Atheriniformes und stellte fest, daß die Differenzierung des A2/3 in zwei Portionen als einzigartig bei *Atherina boyeri* gelten muß.

12. Merkmal: Der Ansatz der intramandibulären Portion des A2/3.

- (0) Eine intramandibuläre Portion des A2/3 ist nicht vorhanden. (*Oryzias latipes* / *Parexocoetus brachypterus* / *Dermogenys pussilus* / *Belone belone* / *Scomberesox saurus*)
- (1) Eine intramandibuläre Portion des A2/3 ist vorhanden. Sie hat einen schmalen Ansatz ventral an der Medialseite des Proc. coronoideus dentalis. (*Rhinomugil corsula*)
- (2) Eine intramandibuläre Portion des A2/3 ist vorhanden. Sie hat einen flächigen Ansatz am Proc. coronoideus dentalis, am Cartilago Meckeli und am Anguloarticulare. (*Aplocheilus lineatus*)
- (3) Eine intramandibuläre Portion des A2/3 ist vorhanden. Sie besitzt einen breiten Ansatz medial am Dentale. (*Atherina boyeri*)
- (4) Eine intramandibuläre Portion des A2/3 ist vorhanden. Sie hat einen schmalen Ansatz medial am Anguloarticulare. (*Perca fluviatilis*)

In diesem 12. Merkmal wurden vereinfacht zwei Merkmalskomplexe miteinander verbunden, die eigentlich getrennt kodiert werden müßten (Merkmal A: Vorhandensein der Portion; Merkmal B: Ansatz der Portion).

Die Konfiguration der intramandibuläre Portion des A2/3 ist bei den vier Außengruppen der Beloniformes sehr unterschiedlich gestaltet. Als Homologiekriterium wird der Ursprung der intramandibulären Portion an einer A2/3 assoziierten Aponeurose oder Sehne festgelegt.

Hertwig (2005), der nur zwei Gruppen der Beloniformes untersuchte, schlug für die Beloniformes vor, daß eine intramandibuläre Portion des A2/3 reduziert ist. Auch mit den hier untersuchten Arten aller fünf Gruppen der Beloniformes kann dieses Merkmal [12(0)] als autapomorph für die Beloniformes angenommen werden.

Intramandibulärer M. adductor mandibulae (A ω)

13. Merkmal: Der Ursprung des A ω .

- (0) Der A ω entspringt als Sehne anterior an der Medialseite des Symplecticum. (*Parexocoetus brachypterus* / *Dermogenys pussilus*)
- (1) Der A ω entspringt direkt an der ventral an der anterioren Kante des Quadratum. (*Oryzias latipes*)
- (2) Der A ω entspringt flächig an der Medialseite des Quadratum, ein Teil des Muskels kann sehnig entspringen. (*Rhinomugil corsula* / *Belone belone* / *Scomberesox saurus*)
- (3) Der A ω entspringt als Sehne anteroventral an der Medialseite des Quadratum. (*Atherina boyeri* / *Aplocheilus lineatus*)
- (4) Der A ω entspringt als Sehne anterior an der Medialseite des horizontalen Praeoperculare-Ast und zu einem geringen Teil medial am mittleren Bereich des Proc. caudalis quadrati. (*Perca fluviatilis*)

Hertwig (2005) beschrieb als gemeinsames Merkmal der Hemiramphidae: Der Ursprung der flächig ausgebildete Sehne vom A ω befindet sich an einer rostrad ausgerichteten Ansatzstelle des Symplecticum. Er untersuchte Arten aus den Gattungen *Hyporhamphus*, *Nomorhamphus* und *Hemiramphodon*. Das Merkmal der Hemiramphidae zum Ursprung des A ω kann hier mit der Untersuchung an *Dermogenys pussilus* bekräftigt werden. Da auch für *Parexocoetus brachypterus* dieses Merkmal gefunden wurde, wird das Schwestergruppenverhältnis der (Exocoetidae + Hemiramphidae) und die mögliche Monophylie der Hemiramphidae bekräftigt (Collette *et al.* 1984; Rosen, 1964; Rosen & Parenti, 1981). Das würde den Arbeiten von Aschliman *et al.* (2005) oder Lovejoy *et al.* (2004) widersprechen, die davon ausgehen, daß die „Hemiramphidae“ paraphyletisch sind. Die Zenarchopteridae (u.a. *Dermogenys*, *Hemiramphodon*, *Nomorhamphus*) stehen bei Lovejoy *et al.* den „Belonidae“ (incl. Scomberesocidae) gegenüber. *Hyporhamphus* wird an die Basis einer eigenen Gruppe gestellt, die den Zenarchopteridae / „Belonidae“ gegenübersteht (vgl. Abb. 4). Mehrere Arten der „Hemiramphidae“, die nach Lovejoy *et al.* (2004) den Exocoetidae nahe stehen, und mehrere Arten der restlichen Beloniformes-Gruppen müßten auf das Merkmal hin untersucht werden, um ein genaueres Bild seiner Verteilung zu erhalten.

14. Merkmal: Die Konfiguration des A ω .

- (0) Der A ω trennt sich noch auf Höhe des Quadratum in zwei Köpfe auf, wovon der laterale Kopf flächig an der Medialseite des Dentale und am Cartilago Meckeli ansetzt. Der mediale Kopf des A ω setzt ventral an der Medialseite des Dentale und anterior an der Medialseite des Anguloarticulare an. (*Rhinomugil corsula*)
- (1) Der A ω ist ein doppelt gefiederter Muskel, wonach einer der beiden entstehenden Muskelabschnitte weit caudad ausgedehnt sein kann. (*Perca fluviatilis* / *Atherina boyeri* / *Dermogenys pussilus* / *Belone belone* / *Scomberesox saurus*)
- (2) Der A ω ist ein parallelfaseriger Muskel. (*Oryzias latipes* / *Parexocoetus brachypterus*)
- (3) Der A ω ist ein einfach gefiederter Muskel. (*Aplocheilus lineatus*)

In diesem 14. Merkmal wurden vereinfacht zwei Merkmalskomplexe miteinander verbunden, die eigentlich getrennt kodiert werden müßten (Merkmal A: Ist der A ω in zwei Köpfe differenziert?; Merkmal B: Faserung des Muskels). Hertwig (2005) zeigte, daß die Konfiguration des A ω innerhalb der Cyprinodontiformes sehr variabel ist. Dies kann vergleichend auch für die hier untersuchten Arten festgestellt werden.

15. Merkmal: Der Ansatz des (nicht in Köpfe differenzierten) A ω an der Medialseite des Unterkiefers.

- (0) Der A ω setzt flächig am Dentale, Cartilago Meckeli und / oder am Anguloarticulare an. (*Perca fluviatilis* / *Atherina boyeri* / *Parexocoetus brachypterus* / *Dermogenys pussilus*)
- (1) Der A ω setzt flächig am Dentale, am Anguloarticulare und am Cartilago Meckeli an, wobei ein ventraler Muskelausläufer bei gefiederten Muskeln zusätzlich weit anterior an der Medialseite des Dentale ansetzt. (*Belone belone* / *Scomberesox saurus*)
- (2) Der A ω setzt nur am ventralen Ast des Dentale an. (*Aplocheilus lineatus*)
- (3) Der A ω setzt posterior am Dentale und medial am Cartilago Meckeli an. (*Oryzias latipes*)

Dieses Merkmal wird nicht auf *Rhinomugil corsula* angewendet, da hier der A ω zweiköpfig am Unterkiefer ansetzt (vgl. Merkmal 14).

M. intermandibularis16. Merkmal: Der Querschnitt des M. intermandibularis.

- (0) Der Querschnitt des M. intermandibularis ist +/- rund. (*Atherina boyeri*)
- (1) Der Querschnitt des M. intermandibularis dickbauchig oval, d. h. er ist *maximal* zweimal so breit wie hoch. (*Perca fluviatilis* / *Rhinomugil corsula* / *Oryzias latipes*)
- (2) Der Querschnitt des M. intermandibularis langgestreckt oval, d.h. er ist (meist weit) *mehr als* zweimal so breit wie hoch. (*Aplocheilus lineatus* / *Parexocoetus brachypterus* / *Dermogenys pussilus* / *Belone belone* / *Scomberesox saurus*)

Während ein Merkmal „Muskel A setzt an Knochen X an“ nachvollziehbar definiert werden kann, handelt es sich bei der Differenzierung der hier definierten Zustände um eine hochgradig subjektive Unterscheidung. Von jeder untersuchten Art wurden vergleichend mehrere Individuen untersucht und tendenziell ein runder Muskelquerschnitt für *Atherina boyeri* erkannt. Auch die Zuordnung „dickbauchig/langgestreckt oval“ muß als Tendenz in der Variabilität der untersuchten Individuen angesehen werden.

17. Merkmal: Die Konfiguration und der Ursprung des M. intermandibularis.

- (0) Der M. intermandibularis ist parallelfaserig und hat keinen sehnigen Ursprung am Dentale. (*Perca fluviatilis* / *Atherina boyeri* / *Parexocoetus brachypterus* / *Dermogenys pussilus* / *Belone belone* / *Scomberesox saurus*)
- (1) Der M. intermandibularis ist spindelförmig und hat einen sehnigen Ursprung am Dentale. (*Rhinomugil corsula* / *Aplocheilus lineatus* / *Oryzias latipes*)

In diesem 17. Merkmal wurden vereinfacht zwei miteinander *korrelierte* Merkmalskomplexe verbunden (Merkmal A: Ursprung ; Merkmal B: Konfiguration). In einer phylogenetischen Rekonstruktion würde ein getrenntes Kodieren in diesem Fall eine ungewollte Gewichtung der Merkmale hervorrufen.

M. protractor hyoidei

18. Merkmal: Der Ursprung des M. protractor hyoidei.

- (0) Der M. protractor hyoidei entspringt lateral am Ceratohyale. (*Perca fluviatilis* / *Parexocoetus brachypterus* / *Dermogenys pussilus*)
- (1) Der M. protractor hyoidei entspringt zweiköpfig am Ceratohyale: ventral und lateral. (*Oryzias latipes*)
- (2) Der M. protractor hyoidei entspringt ventral am Ceratohyale. (*Rhinomugil corsula* / *Atherina boyeri* / *Aplocheilus lineatus*)
- (3) Der M. protractor hyoidei entspringt medial am Ceratohyale. (*Belone belone* / *Scomberesox saurus*)

Der M. protractor hyoidei wurde als ein Muskel definiert, der seinen Ursprung am Ceratohyale besitzt und an der Symphyse der Dentalia ansetzt (vgl. Terminologie: Kapitel 2.10.). Dabei wurde die Ausprägung des Muskels bei *Perca fluviatilis* als plesiomorpher Zustand innerhalb der untersuchten (Mugilomorpha + Atherinomorpha) angenommen. Der M. protractor hyoidei kann etwa auf Höhe des Kiefergelenkes sekundär mit seinem kontralateralen Muskel verschmelzen und vereinigt nach rostral ziehen.

19. Merkmal: Der Ansatz des M. protractor hyoidei am Dentale.

- (0) Der M. protractor hyoidei setzt dorsal des M. intermandibularis am Dentale an. Dabei bedeckt er zumindest den posterodorsalen Bereich des M. intermandibularis. (*Aplocheilus lineatus* / *Parexocoetus brachypterus* / *Scomberesox saurus*)
- (1) Der M. protractor hyoidei setzt ventral des M. intermandibularis am Dentale an. (*Atherina boyeri*)
- (2) Der M. protractor hyoidei setzt dorsal und ventral des M. intermandibularis am Dentale. (*Perca fluviatilis* / *Rhinomugil corsula* / *Oryzias latipes* / *Dermogenys pussilus* / *Belone belone*)

20. Merkmal: Vereinigung mit dem kontralateralen M. protractor hyoidei.

- (0) Der M. protractor hyoidei vereinigt sich im Bereich des Kiefers oder Suspensorium mit dem kontralateralen Muskel und beide ziehen gemeinsam rostrad. (*Rhinomugil corsula* / *Aplocheilus lineatus* / *Oryzias latipes* / *Parexocoetus brachypterus*). Antero-ventral am vereinigten M. protractor hyoidei kann kontralateral je eine Sehnen ausgebildet sein. (*Dermogenys pussilus*)
- (1) Der M. protractor hyoidei vereinigt sich nicht mit dem kontralateralen Muskel. (*Perca fluviatilis*, *Belone belone* / *Scomberesox saurus*)
- (2) Der M. protractor hyoidei vereinigt sich auf Höhe des Anguloarticulare ventral mit seinem kontralateralen Muskel. Er trennt sich aber auf Höhe des Dentale wieder auf, um unabhängig vom kontralateralen M. protractor hyoidei am Dentale anzusetzen. (*Atherina boyeri*)

Bei fast allen untersuchten Arten ist der M. protractor hyoidei mit seinem kontralateralen Muskel vereinigt. Erst bei *Belone belone* und bei *Scomberesox saurus* ist der plesiomorphe Zustand [20(1)] wieder erkennbar (vgl. Anmerkung zu Merkmal 18). *Atherina boyeri*, der an der Basis der hier untersuchten Atherinomorpha-Arten steht, zeigt eine teilweise Vereinigung der Muskeln. Anterior sind die Muskeln aber - wie bei *Perca fluviatilis* - getrennt. So kann hier eine Tendenz zur Vereinigung der Muskeln festgestellt werden und die teilweise Vereinigung der Muskeln als Autapomorphie der (Mugilomorpha + Atherinomorpha) gelten. Untersuchungen von weiteren Außengruppenvertretern der Atherinomorpha und von weiteren Arten der Percomorpha werden helfen, die Ausprägung des Merkmals innerhalb der Acanthopterygii besser aufzulösen.

21. Merkmal: Der ventrale Ansatz des M. protractor hyoidei.

- (0) Der ventrale Ansatz des M. protractor hyoidei verlängert sich zu einer langen Sehne, die bis zur Unterkieferspitze zieht. (*Dermogenys pussilus* / *Belone belone*)
- (1) Der ventrale Ansatz des M. protractor hyoidei verlängert sich nicht zu einer langen Sehne. (*Perca fluviatilis* / *Rhinomugil corsula* / *Atherina boyeri* / *Oryzias latipes*)

Bei der anteroventralen Verlängerung eines Muskels im Bereich des Dentale scheint es sich um eine Anpassung an den verlängerten Unterkiefer zu handeln. Bei *Scomberesox Dermogenys pussilus* und *Belone belone* wird dabei der ventrale Ansatz des M. adductor mandibulae (A ω) [21(0)] und bei *Scomberesox saurus* der M. intermandibularis weit anterior in den Unterkiefer verschoben. Man könnte nach Haszprunar (1998) argumentieren, daß es sich bei der Verlängerung eines Muskels im Unterkiefer „nur“ um eine Adaptation im Dienste der Nahrungsaufnahme handeln könnte und damit keine Aussage für eine Phylogenie hätte. In der vorliegenden Arbeit wird das Merkmal dennoch kodiert, da Adaptationen auf geringer hierarchischer Ebene aussagekräftig sein können (De Pinna, 1991; Haas, 2003). Überdies ist es hochgradig subjektiv, die Frage zum zeitlichen Auflösungsvermögen einer im Merkmal enthaltenen Information zu beantworten.

22. Merkmal: Die Mächtigkeit des M. protractor hyoidei beim Eintreffen am M. intermandibularis.

- (0) Der eintreffende M. protractor hyoidei ist flach. (*Aplocheilus lineatus* / *Oryzias latipes*)
- (1) Der eintreffende M. protractor hyoidei ist etwa so breit wie hoch. (*Perca fluviatilis* / *Atherina boyeri* / *Parexocoetus brachypterus* / *Dermogenys pussilus* / *Belone belone* / *Scomberesox saurus*)
- (2) Der eintreffende M. protractor hyoidei ist bereits in seine Köpfe differenziert. Er ist dorsal flach, ventral etwa so hoch wie breit. (*Rhinomugil corsula*)

Der am Dentale eintreffende M. protractor hyoidei ist bei *Aplocheilus lineatus* und bei *Oryzias latipes* flach ausgebildet und kann hier als eindeutig autapomorphes Merkmal der Cyprinodontoidei *sensu* Rosen (1964) angesehen werden (vgl. Abb.2). Dieses Merkmal ist gegenüber dem dickbauchigen Querschnitt des Muskels im plesiomorphen Zustand [22(1)] abgeleitet. *Rhinomugil corsula* zeigt eine autapomorphe Ausprägung [22(2)].

M. adductor arcus palatini23. Merkmal: Der Ursprung und der Ansatz des M. adductor arcus palatini.

- (0) Der M. adductor arcus palatini entspringt am gesamten Parasphenoid und setzt am gesamten Suspensorium dorsal an. (*Rhinomugil corsula* / *Aplocheilus lineatus* / *Oryzias latipes* / *Dermogenys pussilus*)
- (1) Der M. adductor arcus palatini entspringt am posterioren Abschnitt des Parasphenoid und setzt im posterioren Bereich des Suspensorium an. (*Perca fluviatilis* / *Atherina boyeri* / *Parexocoetus brachypterus* / *Belone belone* / *Scomberesox saurus*)

Im Merkmal 23. wurden zwei Merkmalskomplexe vereinigt (Ursprung, Ansatz), da sie miteinander korreliert sind.

M. levator arcus palatini24. Merkmal: Der Ursprung des M. levator arcus palatini.

- (0) Der M. levator arcus palatini entspringt flächig am Sphenoticum. (*Parexocoetus brachypterus* / *Dermogenys pussilus*)
- (1) Der M. levator arcus palatini entspringt an einem Grat des Sphenoticum, dem Proc. sphenoticus. Teils entspringen einige Fasern auch am Sphenoticum selbst. (*Rhinomugil corsula* / *Belone belone* / *Scomberesox saurus*)
- (2) Der M. levator arcus palatini entspringt dorsal am Hyomandibulare und mit wenigen Fasern am Sphenoticum. (*Oryzias latipes*)
- (3) Der M. levator arcus palatini entspringt ventral am Dermosphenoticum. (*Atherina boyeri*)
- (4) Der M. levator arcus palatini entspringt am Autosphenoticum und teils mit einigen Fasern am Sphenoticum. (*Perca fluviatilis* / *Aplocheilus lineatus*)

Der Ursprung des M. levator arcus palatini entspringt plesiomorph am Autosphenoticum und mit einigen Fasern am Sphenoticum [24(4)]. Dieser Zustand ist auch bei *Aplocheilus lineatus*

zu beobachten und ist als plesiomorph für alle Cyprinodontiformes anzunehmen (vgl. Hertwig, 2005; Karrer, 1967).

Nach den Topologien von Rosen & Parenti (1981) und Lovejoy *et al.* (2004) steht *Oryzias latipes* an der Basis der Beloniformes (Abb. 3 und 4). Der M. levator arcus palatini entspringt bei *Oryzias latipes* dorsal an der Lateralseite des Hyomandibulare und mit einigen Fasern am Sphenoticum [24 (2)]. Innerhalb der Beloniformes verlagert sich der Ursprung des M. levator arcus palatini nach dorsal, um nur noch am Sphenoticum oder am Proc. sphenoticus anzusetzen. Die Monophylie der Beloniformes gründete sich mit dem Merkmal 24 (2) aufgrund der Topologien allein auf den Zustand bei *Oryzias latipes* und müßte abgelehnt werden (vgl. Diskussion: Das *Oryzias*-Problem). Da die Ausprägung des Muskelursprungs eine hohe Ähnlichkeit innerhalb der Beloniformes aufwies, wird hier eine neue Homologiehypothese für das Merkmal (24) formuliert: Für alle Beloniformes gilt danach, daß der Ursprung des M. levator arcus palatini vom Autosphenoticum verlagert wurde und nun am Hyomandibulare und / oder am Sphenoticum ansetzt [24*]. Für das Grundmuster von *Parexocoetus brachypterus* / *Dermogenys pussilus* / *Belone belone* / *Scomberesox saurus*) könnte man entsprechend formulieren, daß der M. levator arcus palatini ausschließlich am Sphenoticum (bzw. Proc. sphenoticus) entspringt [24**].

25. Merkmal: Der Verlauf des M. levator arcus palatini.

- (0) Der M. levator arcus palatini verbreitert sich in seinem Verlauf kaum. (*Rhinomugil corsula* / *Oryzias latipes*)
- (1) Der M. levator arcus palatini verbreitert sich in seinem Verlauf über das Doppelte. (alle außer: *Rhinomugil corsula* / *Oryzias latipes*)

26. Merkmal: Der Ansatz des M. levator arcus palatini an der Lateralseite des Suspensorium.

- (0) Der M. levator arcus palatini setzt am Hyomandibulare und am Metapterygoid an. Mit einigen Fasern kann er auch anterior am Proc. lateralis hyomandibularis ansetzen. (*Perca fluviatilis* / *Aplocheilus lineatus* / *Parexocoetus brachypterus* / *Dermogenys pussilus* / *Belone belone* / *Scomberesox saurus*)
- (1) Der M. levator arcus palatini setzt an der Fläche des Praeoperculare und posterodorsal am Symplecticum an. (*Oryzias latipes*)
- (2) Der M. levator arcus palatini setzt am Hyomandibulare, anterior am Proc. lateralis hyomandibularis, am Metapterygoid und an der Fläche des Praeoperculare an. (*Rhinomugil corsula* / *Atherina boyeri*)

Kulkarni (1948) sieht das Metapterygoid als reduziert in den Adrianichthyidae an. Diese Vermutung gründet er allein auf Untersuchungen bei *Horaichthys setnai* und *Oryzias melastigma*. In der vorliegenden Arbeit wurde im Symplecticum (*sensu* Kulkarni, 1948) von *Oryzias latipes* eine feine horizontale Suture entdeckt, die auf ein Metapterygoid hinweisen könnte (vgl. Kapitel 3.5. und Abb. 52). In den histologischen Schnitten und damit auch der 3D-Rekonstruktion war eine solche Differenzierung des Knochens nicht zu erkennen. Daher wird hier der Nomenklatur Kulkarnis weiter gefolgt.

27. Merkmal: Die Lagebeziehung des M. levator arcus palatini zu den Köpfen der internen Sektion des M. adductor mandibulae (A2/3).

- (0) Der M. levator arcus palatini verläuft dorsal vom medialen und lateralen Kopf des A2/3 und dringt nicht zwischen die Köpfe. (*Perca fluviatilis* / *Rhinomugil corsula* / *Aplocheilus lineatus* / *Oryzias latipes* / *Parexocoetus brachypterus*)
- (1) Der M. levator arcus palatini liegt deutlich zwischen dem lateralen und dem medialen Kopf des A2/3. (*Dermogenys pussilus*)
- (2) Der M. levator arcus palatini wird nur anterior vom lateralen und vom medialen Kopf des A2/3 umfaßt. (*Belone belone* / *Scomberesox saurus*)

M. dilatator operculi28. Merkmal: Der Ursprung des M. dilatator operculi.

- (0) Der M. dilatator operculi entspringt ventral an der Lateralseite des Sphenoticum. (*Parexocoetus brachypterus* / *Scomberesox saurus*)
- (1) Der M. dilatator operculi entspringt lateral am Sphenoticum, am Autosphenoticum und evtl. mit einigen Fasern am anteroventralen Bereich des Pteroticum. (*Perca fluviatilis* / *Atherina boyeri* / *Aplocheilus lineatus*)
- (2) Der M. dilatator operculi entspringt lateral am Sphenoticum und anterior an der Lateralseite des Pteroticum. (*Rhinomugil corsula* / *Oryzias latipes* / *Dermogenys pussilus* / *Belone belone*)

29. Merkmal: Die Gestalt des M. dilatator operculi.

- (0) Der Ansatz des M. dilatator operculi am Sphenoticum reicht anterior fast bis zum Auge und liegt dorsal des M. levator arcus palatini. (*Rhinomugil corsula* / *Atherina boyeri* / *Aplocheilus lineatus* / *Oryzias latipes*)
- (1) Der M. dilatator operculi reicht anterior nicht fast bis zum Auge. (*Perca fluviatilis* / *Parexocoetus brachypterus* / *Dermogenys pussilus* / *Belone belone* / *Scomberesox saurus*)

M. levator operculi30. Merkmal: Die Gestalt und der Ursprung des M. levator operculi.

- (0) Der M. levator operculi ist ein einheitlicher Muskel mit Ursprung ventral an der Lateralseite des Pteroticum. (alle außer: *Perca fluviatilis*)
- (1) Der M. levator operculi ist ein zweigeteilter Muskel mit einem großen anterioren Ursprung ventral an der Lateralseite des Pteroticum und einem kleinen posterioren Ursprung ventral am ventral liegenden Extrascapularia. (*Perca fluviatilis*)

31. Merkmal: Der Ansatz des M. levator operculi.

- (0) Der M. levator operculi setzt dorsal an der Medialseite des Operculare an. Dabei zeigt der Muskel eine einheitliche horizontale Ansatzhöhe. (*Perca fluviatilis* / *Rhinomugil corsula* / *Aplocheilus lineatus* / *Oryzias latipes* / *Parexocoetus brachypterus* / *Dermogenys pussilus*)
- (1) Der M. levator operculi setzt am Operculare dorsal an der Medialseite an. Im anterioren Bereich der Medialseite des Operculare verläuft er weiter nach ventral. (*Belone belone* / *Scomberesox saurus*)
- (2) Der M. levator operculi setzt dorsal an der Medialseite und dorsal an der Lateralseite des Operculare an. (*Atherina boyeri*)

Nerven32. Merkmal: Die Gestalt des Truncus maxillaris infraorbitalis trigemini.

- (0) Der Truncus maxillaris infraorbitalis trigemini verzweigt sich kurz vor oder nach dem Austritt aus dem Neurocranium in den Ramus mandibularis trigemini und den Ramus maxillaris trigemini. Der Ramus mandibularis trigemini bedeckt dorsal des posterioren Suspensorium den Ramus maxillaris trigemini lateral. (*Perca fluviatilis* / *Rhinomugil corsula* / *Atherina boyeri* / *Aplocheilus lineatus*)
- (1) Der Truncus maxillaris infraorbitalis trigemini verzweigt sich erst etwa auf der Höhe des Kiefergelenkes in den Ramus mandibularis trigemini und den Ramus maxillaris trigemini. (*Oryzias latipes* / *Parexocoetus brachypterus* / *Dermogenys pussilus*)
- (2) Der Truncus maxillaris infraorbitalis trigemini verzweigt sich noch im Neurocranium in den Ramus mandibularis trigemini und den Ramus maxillaris trigemini. Der Ramus maxillaris trigemini spaltet sich gleich darauf in zwei Äste, die sich dorsal des posterioren Suspensorium medial und lateral des Ramus mandibularis trigemini anlagern. Auf Höhe des Kiefergelenkes führen die Äste des Ramus maxillaris trigemini dann gemeinsam anterodorsad zum Oberkiefer. Der Ramus mandibularis trigemini führt anteroventrad zum Unterkiefer. (*Belone belone* / *Scomberesox saurus*)

33. Merkmal: Die Gestalt des Ramus mandibularis facialis.

- (0) Der Ramus mandibularis facialis verzweigt sich auffällig nach dem Austritt aus dem Hyomandibulare lateral des Suspensorium, um zweiästig zur Medialseite des Suspensorium zu führen. (*Atherina boyeri* / *Aplocheilus lineatus* / *Belone belone* / *Scomberesox saurus*)
- (1) Der Ramus mandibularis facialis verzweigt sich nicht so. (*Perca fluviatilis* / *Rhinomugil corsula* / *Oryzias latipes* / *Parexocoetus brachypterus* / *Dermogenys pussilus*)

Ligementi und bandartige Bindegewebsstrukturen34. Merkmal: Das Lig. praemaxillo-maxillare.

- (0) Das Lig. praemaxillo-maxillare verläuft flächig zwischen Praemaxillare und Maxillare entlang. (*Belone belone* / *Scomberesox saurus*)
- (1) Das Lig. praemaxillo-maxillare befindet sich nur zwischen den proximalen Enden des Praemaxillare und Maxillare. (alle außer: *Belone belone* / *Scomberesox saurus*)

35. Merkmal: Ausprägung des Primordiallygamentes.

- (0) Das Primordiallygament ist als Lig. maxillo-anguloarticulare zwischen Maxillare und Anguloarticulare vorhanden. (*Perca fluviatilis* / *Atherina boyeri*)
- (1) Ein Primordiallygament ist nicht vorhanden. (*Rhinomugil corsula* / *Aplocheilus lineatus* / *Oryzias latipes* / *Parexocoetus brachypterus* / *Dermogenys pussilus* / *Belone belone* / *Scomberesox saurus*)

36. Merkmal: Ein Ligament, das das Palatinum mit dem Oberkiefer verbindet.

- (0) Ein Lig. palato-maxillare zwischen Palatinum und Maxillare ist vorhanden. (*Atherina boyeri* / *Aplocheilus lineatus* / *Oryzias latipes* / *Parexocoetus brachypterus*)
- (1) Ein Lig. palato-praemaxillare zwischen Palatinum und Praemaxillare ist vorhanden. (*Perca fluviatilis*)
- (2) Es wird kein Ligament vom Palatinum zum Oberkiefer ausgebildet. (*Rhinomugil corsula* / *Dermogenys pussilus* / *Belone belone* / *Scomberesox saurus*)

Im 36. Merkmal sind vereinfacht zwei Merkmalskomplexe vereinigt worden (Merkmal A: Ist ein Ligament vorhanden?; Merkmal B: Ansatz am Maxillare / Praemaxillare)

Als autapomorphes Merkmal darf hier im Grundmuster der Atherinomorpha das Vorhandensein des Lig. palato-maxillare gelten. Es wurde gegenüber dem plesiomorphen Zustand bei *Perca fluviatilis* verändert, indem wahrscheinlich der Ansatz vom Praemaxillare zum Maxillare versetzt wurde.

37. Merkmal: Das Lig. parasphenoido-suspensorium.

- (0) Ein Lig. parasphenoido-suspensorium ist vorhanden. (*Perca fluviatilis* / *Atherina boyeri* / *Scomberesox saurus*)
- (1) Ein Lig. parasphenoido-suspensorium ist nicht vorhanden. (*Rhinomugil corsula* / *Aplodcheilus lineatus* / *Oryzias latipes* / *Parexocoetus brachypterus* / *Dermogenys pussilus* / *Dermogenys pussilus* / *Belone belone*)

Osse (1969) beschreibt für *Perca fluviatilis* zwei Bänder (dort Nr. XVII und XVIII), die am Parasphenoid entspringen und am dorsalen Rand des Suspensorium ansetzen. Diese Differenzierung der Bandstruktur konnte bei der eigenen Präparation von *Perca fluviatilis* nicht nachvollzogen werden. Auch bei *Atherina boyeri* und *Scomberesox saurus* war nur ein einheitliches Ligament zu erkennen, das hier Lig. parasphenoido-suspensorium genannt wird.

4.2. Character Mapping

Auf Grundlage der kodierten Merkmale und Merkmalsausprägungen (Anhang 9.4.) wurden drei *Character Mappings* erstellt (Abb. 91 bis 93; vgl. Kapitel 2.9.). Sie orientieren sich an den Topologien von Rosen (1964), Rosen & Parenti (1981) und Lovejoy *et al.* (2004), die im Kapitel 1.2. näher erläutert sind (vgl. dort Abb. 2 bis 5).

In den Tabelle 3 bis 10 werden die Verwandtschaftsverhältnisse und die jeweils unterstützenden Merkmale (vgl. dazu Kapitel 4.1.) zusammengefaßt.

Atherinomorpha

Atherina boyeri / *Aplocheilus lineatus* / *Oryzias latipes* / *Parexocoetus brachypterus* / *Dermogenys pussilus* / *Belone belone* / *Scomberesox saurus*)

Tabelle 3: Merkmale, die *Atherina boyeri* / *Aplocheilus lineatus* / *Oryzias latipes* / *Parexocoetus brachypterus* / *Dermogenys pussilus* / *Belone belone* / *Scomberesox saurus* als Repräsentanten größerer Gruppen (vgl. Kapitel 2.1.) gemeinsam als Monophylum charakterisieren.

Nr.	Bezug auf Topologie(n)	Character (Character State)	Form der Unterstützung
1.)	Merkmale, die die Atherinomorpha (<i>sensu</i> Rosen, 1964; Rosen & Parenti, 1981; Lovejoy <i>et al.</i> , 2004) unterstützen (Abb. 91 bis 93).	2 (2 oder 3)	apomorph
		3 (2)	apomorph
1.1.)	Merkmale, die nur die Atherinomorpha (<i>sensu</i> Rosen, 1964) unterstützen (Abb. 91).	8 (2 oder 3)	apomorph
1.2.)	Merkmale, die nur die Atherinomorpha (<i>sensu</i> Rosen & Parenti, 1981; Lovejoy <i>et al.</i> , 2004) unterstützen (Abb. 91 und 93).	36 (0)	apomorph

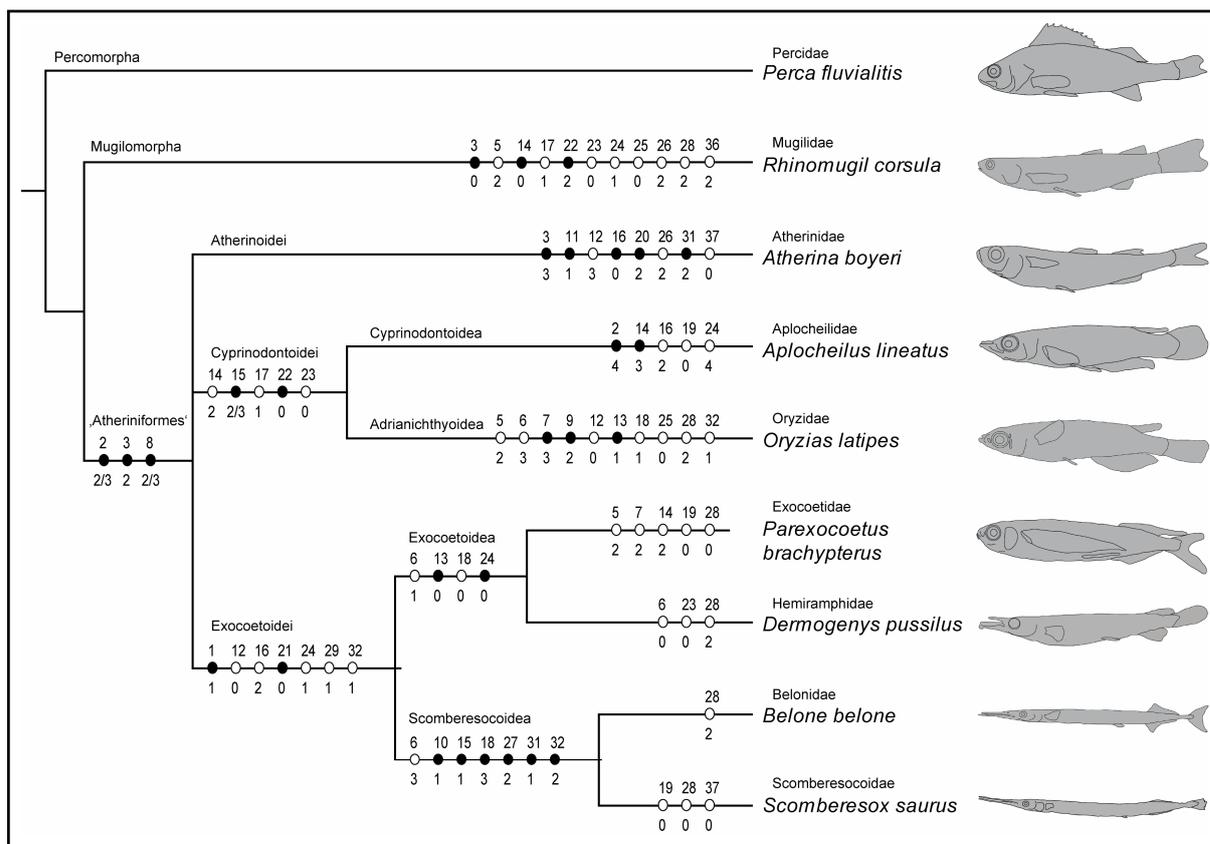


Abb. 91: *Character Mapping* - Nomenklatur der Großgruppen und Topologie *sensu* Rosen (1964) (vgl. Abb. 2) - Ausgefüllte Kreise: Autapomorphien; unausgefüllte Kreise: Homoplasien; Zahlen über den Kreisen: Merkmale (*Characters*); Zahlen unter den Kreisen: Merkmalsausprägungen (*Character States*). Bei zwei angegebenen *Character States* unter einem *Character* ist die Entstehung beider Merkmalsausprägungen als gleich wahrscheinlich anzunehmen (hier: *Character 2* mit den *Character States 2* und *3*). Zur Illustration: vgl. Anhang 9.2.

Cyprinodontea

(*Aplocheilus lineatus* + (*Oryzias latipes* / *Parexocoetus brachypterus* / *Dermogenys pussilus* / *Belone belone* / *Scomberesox saurus*))

Tabelle 4: Merkmalsausprägungen, die das Schwestergruppenverhältnis von *Aplocheilus lineatus* + (*Oryzias latipes* / *Parexocoetus brachypterus* / *Dermogenys pussilus* / *Belone belone* / *Scomberesox saurus*) charakterisieren.

Nr.	Bezug auf Topologie(n)	Character (Character State)	Form der Unterstützung
1.)	Merkmale, die nur die Cyprinodontea (<i>sensu</i> Rosen & Parenti, 1981) unterstützen (Abb. 92).	15 (1 oder 2)	apomorph
2.)	Merkmale, die nur die Cyprinodontea (<i>sensu</i> Lovejoy <i>et al.</i> , 2004) unterstützen (Abb. 93).	14 (2)	apomorph

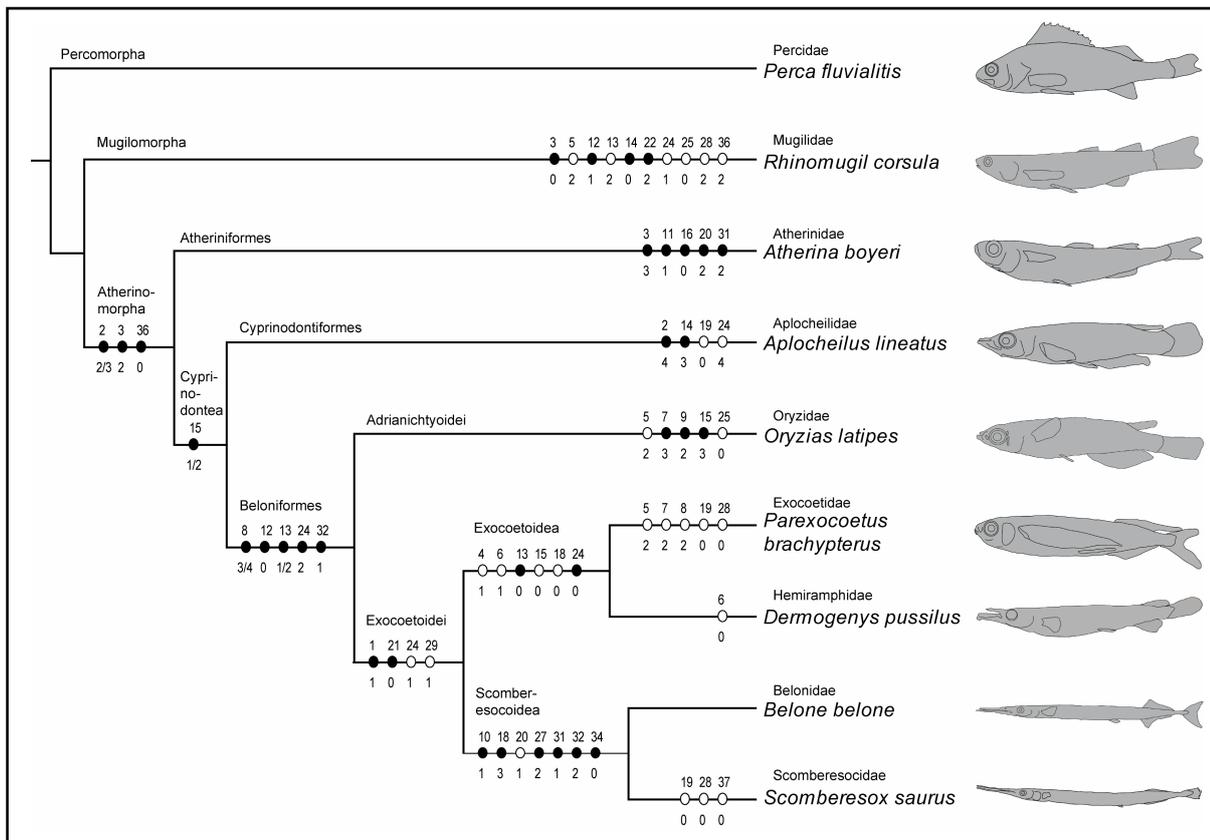


Abb. 92: Character Mapping - Nomenklatur der Großgruppen und Topologie *sensu* Rosen & Parenti (1981) - Zur Erläuterung vgl. Abb. 91.

Cyprinontoidei

(*Aplocheilus lineatus* + *Oryzias latipes*)

Tabelle 5: Merkmalsausprägungen, die *Aplocheilus lineatus* und *Oryzias latipes* als Schwesterguppen charakterisieren.

Nr.	Bezug auf Topologie(n)	Character (Character State)	Form der Unterstützung
1.)	Merkmale, die die Cyprinontoidei (<i>sensu</i> Rosen, 1964) unterstützen (Abb. 91).	14 (2)	homoplastisch
		15 (2)	apomorph
		17 (1)	homoplastisch
		22 (0)	apomorph
		23 (0)	homoplastisch

Beloniformes

(*Oryzias latipes* + (*Parexocoetus brachypterus* /
Dermogenys pussilus / *Belone belone* / *Scomberesox saurus*))

Tabelle 6: Merkmalsausprägungen, die das Schwestergruppenverhältnis von *Oryzias latipes* zu *Parexocoetus brachypterus* / *Dermogenys pussilus* / *Belone belone* / *Scomberesox saurus* charakterisieren.

Nr.	Bezug auf Topologie(n)	Character (Character State)	Form der Unterstützung
1.)	Merkmale, die die Beloniformes (<i>sensu</i> Rosen & Parenti, 1981) wie auch die Beloniformes (<i>sensu</i> Lovejoy <i>et al.</i> , 2004) unterstützen (Abb. 92 und 93).	12 (0)	apomorph
		24 (2)	apomorph
		32 (1)	apomorph
1.1.)	Merkmale, die nur die Beloniformes (<i>sensu</i> Rosen & Parenti, 1981) unterstützen (Abb. 92).	8 (3 oder 4)	apomorph
		13 (1 oder 2)	apomorph / homoplastisch
1.2.)	Merkmale, die nur die Beloniformes (<i>sensu</i> Lovejoy <i>et al.</i> , 2004) unterstützen (Abb. 93).	13 (1)	apomorph
		18 (1)	homoplastisch

Exocoetoidei

(*Parexocoetus brachypterus* / *Dermogenys pussilus* /
Belone belone / *Scomberesox saurus*)

Tabelle 7: Merkmalsausprägungen, die *Parexocoetus brachypterus* / *Dermogenys pussilus* / *Belone belone* / *Scomberesox saurus* als Repräsentanten größerer Gruppen gemeinsam als Monophylum charakterisieren.

Nr.	Bezug auf Topologie(n)	Character (Character State)	Art der Unterstützung
1.)	Merkmale, die die Exocoetoidei (<i>sensu</i> : Rosen, 1964; Rosen & Parenti, 1981) wie auch die Topologie von Lovejoy <i>et al.</i> (2004) unterstützen (Abb. 91 bis 93).	1 (1)	apomorph
		29 (1)	homoplastisch
1.1.)	Merkmale, die die Exocoetoidei (<i>sensu</i> Rosen, 1964) wie auch die Exocoetoidei (<i>sensu</i> Rosen & Parenti, 1981) unterstützen (Abb. 91 und 92).	24 (1)	homoplastisch
		21 (0)	apomorph
1.1.1.)	Merkmale, die nur die Exocoetoidei (<i>sensu</i> Rosen, 1964) unterstützen (Abb. 91).	12 (0)	homoplastisch
		16 (2)	homoplastisch
		32 (1)	homoplastisch
1.2.)	Merkmale, die nur die Topologie nach Lovejoy <i>et al.</i> (2004) unterstützen (Abb. 93).	24 (1 oder 2)	apomorph

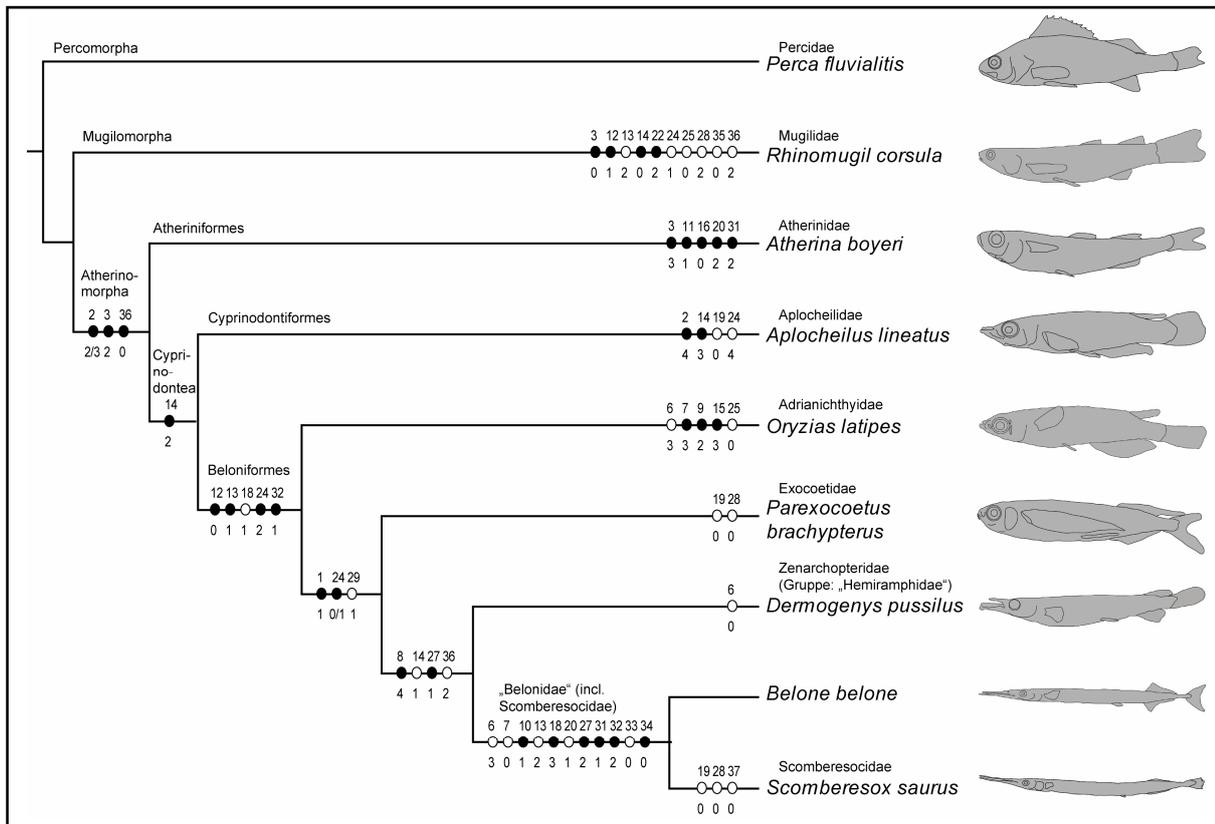


Abb. 93: *Character Mapping* - Nomenklatur der Großgruppen und Topologie *sensu* Lovejoy *et al.* (2004) - Zur Erläuterung vgl. Abb. 91.

**Zenarchopteridae (Gruppe: „Hemiramphidae“) + „Belonidae“
 ((*Dermogenys pussilus* + (*Belone belone* + *Scomberesox saurus*)))**

Tabelle 8: Merkmalsausprägungen, die *Dermogenys pussilus* als Schwestergruppe zu *Belone belone* / *Scomberesox saurus* charakterisieren.

Nr.	Bezug auf Topologie(n)	Character (Character State)	Form der Unterstützung
1.)	Merkmale, die die Topologie nach Lovejoy <i>et al.</i> (2004) unterstützen (Abb. 93).	8 (4)	apomorph
		14 (1)	homoplastisch
		27 (1)	apomorph
		36 (2)	homoplastisch

Exocoetoidea**(*Parexocoetus brachypterus* + *Dermogenys pussilus*)**Tabelle 9: Merkmalsausprägungen, die *Parexocoetus brachypterus* und *Dermogenys pussilus* als Schwestertaxa charakterisieren.

Nr.	Bezug auf Topologie(n)	Character (Character State)	Form der Unterstützung
1.)	Merkmale, die die Exocoetidae (<i>sensu</i> Rosen, 1964; Rosen & Parenti, 1981) unterstützen (Abb. 91 und 92).	13 (0)	apomorph
		18 (0)	homoplastisch
		24 (0)	apomorph
1.1.)	Merkmale, die nur die Exocoetoidea (<i>sensu</i> Rosen, 1964) unterstützen (Abb. 91).	6 (1)	homoplastisch
1.2.)	Merkmale, die nur die Exocoetoidea (<i>sensu</i> Rosen & Parenti, 1981) unterstützen (Abb. 92).	4 (1)	homoplastisch
		6 (1)	homoplastisch
		15 (0)	homoplastisch

Scomberesocoidaea**(*Belone belone* + *Scomberesox saurus*)**Tabelle 10: Merkmalsausprägungen, die *Belone belone* und *Scomberesox saurus* als Schwestertaxa charakterisieren.

Nr.	Bezug auf Topologie(n)	Character (Character State)	Form der Unterstützung
1.)	Merkmale, die die Scomberesocidea (<i>sensu</i> Rosen, 1964; Rosen & Parenti, 1981) wie auch die Topologie von Lovejoy et al. (2004) unterstützen (Abb. 91 bis 93).	10 (1)	apomorph
		18 (3)	apomorph
		27 (2)	apomorph
		31 (1)	apomorph
		32 (2)	apomorph
		34 (0)	apomorph
1.1.)	Merkmale, die nur die Scomberesocidea (<i>sensu</i> Rosen, 1964) und die Topologie nach Lovejoy et al. (2004) unterstützen (Abb. 91 und 93)	6 (3)	homoplastisch
1.2.)	Merkmale, die nur die Scomberesocidea (<i>sensu</i> Rosen & Parenti, 1981) und die Topologie nach Lovejoy et al. (2004) unterstützen (Abb. 92 und 93)	20 (1)	homoplastisch
1.3.)	Merkmale, die nur die Scomberesocidea (<i>sensu</i> Rosen, 1964) unterstützen (Abb. 91).	15 (1)	apomorph
1.4.)	Merkmale, die nur die Verwandtschaft in der Topologie nach Lovejoy et al. (2004) unterstützen (Abb. 93)	7 (0)	homoplastisch
		13 (2)	homoplastisch
		33 (0)	homoplastisch

5. Diskussion

Das Ziel der vorliegenden Arbeit bestand darin, Merkmalszustände verschiedener Muskeln, Nerven und Bänder des Kieferapparates miteinander zu vergleichen und deren Informationsgehalt für die Rekonstruktion der Phylogenie der Atherinomorpha und der Beloniformes zu untersuchen. Dazu wurden drei *Character Mappings* erstellt, miteinander verglichen und gemeinsam unterstützende Merkmale für die einzelnen Gruppen herausgestellt (Kapitel 4.2.). Dabei weisen die Resultate auf ein heterogenes phylogenetisches Signal der Kiefermuskulatur hin.

Viele der untersuchten Strukturen zeigen kaum Variationen in den untersuchten Arten und haben womöglich keine Aussagekraft für die phylogenetische Analyse der Atherinomorpha oder Beloniformes (z.B. *M. intermandibularis*). 18 der 37 definierten Merkmalskomplexe sind innerhalb der Atherinomorpha im Sinne autapomorpher Merkmale phylogenetisch informativ (*M. adductor mandibulae*, *M. levator arcus palatini*, *M. protractor hyoidei*, *Truncus maxillaris infraorbitalis trigemini*, Maxillare-Ligamente). Die restlichen Merkmale weisen einen hohen Homoplasie-Grad auf (Abb. 91 bis 93), der darauf hindeutet, daß die Merkmale innerhalb der verschiedenen Gruppen mehrfach konvergent erworben bzw. reduziert wurden. In Rekonstruktionen von Verwandtschaftsverhältnissen treten relativ wenige Homoplasien auf, wenn - wie in der vorliegenden Arbeit - nur eine geringe Anzahl von Arten untersucht wird. Je mehr Arten in eine Analysen einbezogen werden, desto klarer zeigt sich die Verteilung homoplastischer Merkmale. Auch die Auswahl der verwendeten Taxa beeinflusst das Ergebnis einer Untersuchung (Bininda-Emonds *et al.*, 1998). Überdies haben die stets subjektive Wahl der Merkmale und die Definition ihrer Zustände einen bedeutenden Einfluß auf die Merkmalsverteilung und das Auftreten von Homoplasien (Winterbottom, 1974; Gosline, 1986). So weisen bestimmte Merkmalen, die möglicherweise im Dienste der Nahrungsaufnahme stehen und dadurch raschen evolutiven Veränderungen unterliegen, einen hohen Homoplasie-Grad auf. Diese Merkmale wurden aus dieser Untersuchung nicht entfernt, obwohl die Verwendung sogenannter adaptiver Merkmale in der phylogenetischen Systematik kritisch diskutiert wird (Haszprunar, 1998). Jedes Merkmal kann - abhängig von der Fragestellung - phylogenetisch informativ sein. So zeigten De Pinna (1991) und Haas (2003), daß ein global homoplastisches Merkmal auf anderen hierarchischen Ebenen lokal informativ sein kann. Ist in einem Datensatz ein robustes phylogenetisches Signal enthalten, sollte es sich gegen Störungen durchsetzen können, die durch homoplastische Merkmale verursacht werden (Swofford *et al.*, 1996).

Beim Vergleich der hier erstellten *Character Mappings* für die drei Verwandtschaftshypothesen der Atherinomorpha-Gruppen ergab sich folgende Verteilung autapomorpher Merkmale (zusammengefaßt in Abb. 94). Anhand der untersuchten Arten und definierten Merkmalszustände wird die Topologie *sensu* Lovejoy *et al.* (2004) insgesamt in sechs Verzweigungen und mit 15 autapomorphen Merkmalen unterstützt. Fünf Verzweigungen und 17 autapomorphe Merkmale unterstützen die Topologie *sensu* Rosen & Parenti (1981). Die Verwandtschaftshypothese *sensu* Rosen (1964) erhält in fünf Verzweigungen und mit 14 Merkmalen Unterstützung. Damit sind die Verzweigungen für die Atherinomorpha in der Verwandtschaftshypothese *sensu* Lovejoy *et al.* (2004) am besten begründet. Die Beloniformes und ihre Teilgruppen hingegen sind in der Topologie *sensu* Rosen & Parenti (1981) mit den meisten Autapomorphien begründet. Die vorliegende Arbeit hatte bei der Wahl der Arten ihren Fokus auf die Beloniformes gelegt und die vier weiteren Arten der Acanthopterygii dienten als Außengruppenvertreter (vgl. Kapitel 2.1). Daher muß die Topologie *sensu* Rosen & Parenti (1981) für die vorliegende Untersuchung über die Beloniformes als am besten unterstützt gelten (vgl. dazu Abb. 3, 5 und 92).

Die verwandtschaftlichen Verhältnisse innerhalb der Acanthopterygii werden kontrovers diskutiert (u.a. Johnson & Patterson, 1993; Parenti, 1993; Wu & Shen, 2004). In der vorliegenden Arbeit orientierte sich an der Arbeit von Stiassny (1991), wonach die Percomorpha den (Mugilomorpha + Atherinomorpha) gegenüberstehen. Dementsprechend wird eine Interpretation der Lesrichtung der Merkmale vorgegeben.

Als Außengruppe der Atherinomorpha verwendete Hertwig (2005) allein *Perca fluviatilis*. Sein Merkmal, „der A1 steht in Horizontalebene neben dem A2/3“, muß als Argument für die Monophylie der Atherinomorpha verworfen werden, da der hier untersuchte *Rhinomugil corsula* auch die solche Konfiguration des Adduktorenkomplexes aufweist. Ein gemeinsames Merkmal der (Atherinomorpha + Mugilomorpha) wird hier hinzugefügt: Die (zumindest teilweise) Vereinigung des M. protractor hyoidei mit seinem kontralateralen Muskel [20(0)]. Erst innerhalb der Beloniformes, bei *Belone belone* und bei *Scomberesox saurus*, ist der Zustand zweier getrennter Muskeln [20(1)] als Konvergenz zu *Perca fluviatilis* entstanden. Die beiden hier aufgeführten Autapomorphien der (Mugilomorpha + Atherinomorpha) können nur mit *Perca fluviatilis* als Außengruppenvertreter gelten. Bei einer breiteren Taxa-Auswahl oder falls eine andere Schwestergruppe der Atherinomorpha in Betracht gezogen wird (z.B. Johnson & Patterson, 1993: Smegmamorpha), werden sich wahrscheinlich andere Merkmalsverteilungen herausstellen.

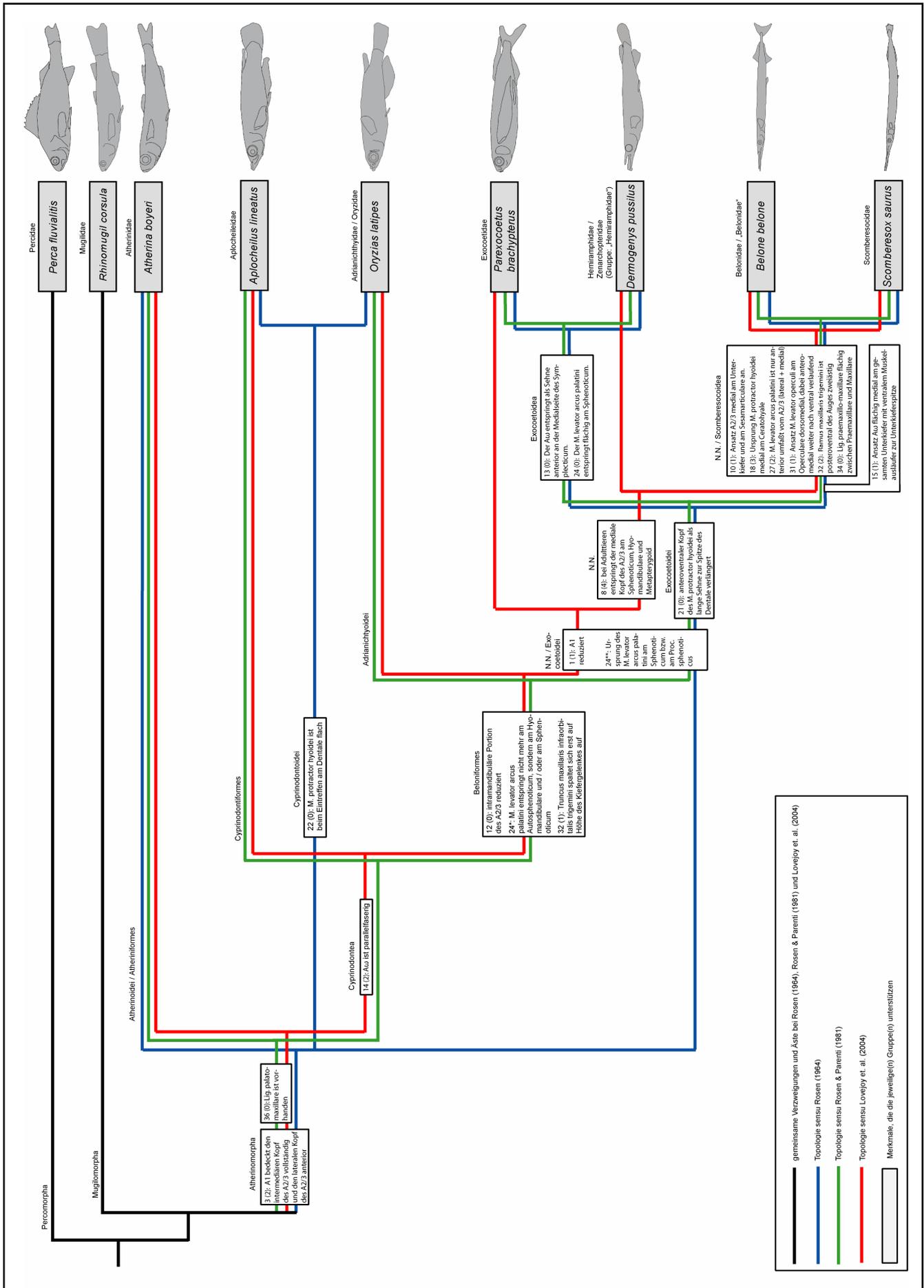


Abb. 94: Zusammenfassung der drei diskutierten Topologien mit den hier beschriebenen *autapomorph*en Merkmalen der Großgruppen. Zweideutige und homoplastische Merkmale sind nicht aufgeführt (vgl. Abb. 91 bis 93). Die Nomenklaturen der Großgruppen entsprechen denen der drei Artikel (Rosen, 1964; Rosen & Parenti, 1981; Lovejoy *et al.*, 2004). Zur Erläuterung: vgl. Legende in dieser Abbildung, vgl. auch Abb. 91. Zur Illustration: vgl. Anhang 9.2.

Die Monophylie der **Atherinomorpha** wird gegenwärtig nicht angezweifelt und wird durch zahlreiche morphologische Merkmale unterstützt (Alexander 1967, Dyer & Chernoff, 1996; Moser, 1984; Hertwig, 2005; Parenti 1993; Rosen, 1964; Rosen & Parenti, 1981; Stiassny, 1990).

Für die Atherinomorpha (*Atherina boyeri* / *Aplocheilus lineatus* / *Oryzias latipes* / *Parexocoetus brachypterus* / *Dermogenys pussilus* / *Belone belone* / *Scomberesox saurus*) können entsprechend der Hypothese von Rosen & Parenti (1981) folgende zwei Apomorphien hinzugefügt werden: Der A1 liegt vollständig lateral des intermediären Kopfes der internen Sektion vom M. adductor mandibulae (A2/3) und der laterale Kopf (A2/3, lateral) wird vom A1 nur in seinem anterioren Abschnitt bedeckt [3 (2)]. Ein Lig. palato-maxillare zwischen Palatinum und Maxillare ist vorhanden [36 (0)].

Die **Cyprinodontea** (Cyprinodontiformes + Beloniformes) werden in mehreren Arbeiten als natürliche Gruppe innerhalb der Atherinomorpha vorgeschlagen (Hertwig, 2005; Parenti, 1993; Rosen & Parenti, 1981; White *et al.*, 1984). Die hier untersuchten Merkmale unterstützen die Cyprinodontea ((*Aplocheilus lineatus* + (*Oryzias latipes* / *Parexocoetus brachypterus* / *Dermogenys pussilus* / *Belone belone* / *Scomberesox saurus*)) nach der Topologie *sensu* Rosen & Parenti (1981) nicht. Hertwig (2005) nennt als autapomorphes Argument für das Schwestergruppenverhältnis die Reduktion des Primordiallygaments zwischen Anguloarticulare und Maxillare. Dieses Merkmal muß nach der vorliegenden Untersuchung als homoplastisch zwischen den Mugilomorpha und den Cyprinodontea angesehen werden [35 (1)].

Die **Beloniformes** werden in zahlreichen Analysen als monophyletische Gruppe beschrieben (Collette *et al.* 1984; Hertwig, 2005; Lovejoy, 2000; Lovejoy *et al.* 2004; Parin & Astakhov, 1982; Rosen & Parenti, 1981). In der vorliegenden Arbeit wurde aus allen fünf Teilgruppen der Beloniformes je eine Art untersucht. In der Topologie *sensu* Rosen & Parenti (1981) werden die Beloniformes ((*Oryzias latipes* + (*Parexocoetus brachypterus* / *Dermogenys pussilus* / *Belone belone* / *Scomberesox saurus*)) mit den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit durch drei apomorphe Merkmale unterstützt: Eine intramandibuläre Portion des A2/3 ist nicht vorhanden [12 (0)]. Der Ursprung des M. levator arcus palatini wurde vom Autosphenoticum verlagert und setzt nun am Hyomandibulare und / oder am Sphenoticum an [24*]. Der Truncus maxillaris infraorbitalis trigemini verzweigt sich erst etwa auf der Höhe des Kiefergelenkes in den Ramus mandibularis trigemini und den Ramus maxillaris trigemini [32 (1)].

Das Oryzias-Problem: An der Basis der Beloniformes stehen die Adrianichthyidae, aus denen *Oryzias latipes* gewählt wurde. Bereits Hertwig (2005) erkannte zahlreiche abgeleitete Merkmale dieser Art, die bestätigt werden konnten. Durch diese einzigartigen Merkmale ergibt sich aber ein Problem bei der Rekonstruktion der Kiefermuskulatur im Grundmuster der Beloniformes. Zahlreiche Merkmale wurden im *Character Mapping* für die Beloniformes vorgeschlagen, die sich aber allein auf deren Konfiguration bei *Oryzias latipes* gründen [vgl. z.B. Merkmale 13 (1), 15 (2/3), 18 (1), 24(2)]. Für das Merkmal 24 (Ursprung M. levator arcus palatini) war es möglich eine neue Homologiehypothese aufzustellen, da die Konfiguration des Muskels innerhalb der Beloniformes vergleichbar war. An diesem Beispiel zeigt sich, daß die Definition von Merkmalszuständen einen entscheidenden Einfluß auf die Merkmalsverteilung hat [Das „*Oryzias*-Problem“ findet z.B. sich auch im *Character Mapping sensu* Lovejoy *et al.* 2004 für *Dermogenys*: vgl. 27 (1)].

Oryzias scheint zusätzlich zu seinen zahlreichen abgeleiteten Merkmalen mehrere plesiomorphe Merkmale der Cyprinodontea zu besitzen, was Rosen (1964) oder Si-Zhong (2001) dazu bewogen hat, ein Schwestergruppenverhältnis aus (Adrianichthyidae + Cyprinodontiformes) gemeinsam als Cyprinodontoiden zu postulieren. Mit der vorliegenden Arten- und Merkmalsauswahl konnten die Cyprinodontoiden neben mehreren homoplastischen Merkmalen nur durch ein autapomorphes Merkmal gestützt werden: Der am Dentale eintreffende M. protractor hyoidei ist flach ausgeprägt [22(0)].

Die **Beloniformia** (= Synentognathi) umfassen nach Collette *et al.* (1984), Collette, 2004b, Rosen (1964) oder Rosen & Parenti (1981) die (Exocoetidae + Scomberesocidae). Die Verwandtschaftshypothese nach Rosen & Parenti (1981) ((*Parexocoetus brachypterus* + *Dermogenys pussilus*) + (*Belone belone* + *Scomberesox saurus*)) wird durch zwei Merkmale gestützt: Der A1 ist nicht vorhanden [1 (1)]. Der M. levator arcus palatini entspringt ausschließlich am Sphenoticum bzw. am Proc. sphenoticus [24**].

Die (Exocoetidae + Hemiramphidae) werden als **Exocoetoidea** zusammengefaßt. Die Verwandtschaft zwischen (*Parexocoetus brachypterus* + *Dermogenys pussilus*) konnte in der Verwandtschaftshypothese *sensu* Rosen & Parenti (1981) durch zwei autapomorphe Merkmale unterstützt werden: Der A ω entspringt als Sehne anterior an der Medialseite des Symplecticum [13 (0)]. Der M. levator arcus palatini entspringt flächig am Sphenoticum [24 (0)].

Lovejoy (2000) und Lovejoy *et al.* (2004) gehen davon aus, daß die monophyletischen Scomberesocidae in den paraphyletischen „Belonidae“ aufgehen. Innerhalb der „Belonidae“

stehen sich dabei die Scomberesocidae und „*Belone*“ als Schwestertaxa gegenüber. Die Konfiguration der Merkmale von (*Belone belone* + *Scomberesox saurus*) war tatsächlich oft nicht unterscheidbar. Die vorliegende Arbeit war aber nicht darauf ausgerichtet, die Verwandtschaft der Scomberesocoidea innerhalb der „Belonidae“ zu untersuchen. Mehrere Taxa der Scomberesocoidea müssen untersucht werden, um die Hypothese von Lovejoy *et al.* (2004) zu untermauern.

Das Schwestergruppenverhältnis der (Belonidae + Scomberesocidae) als **Scomberesocoidea** wird hingegen in mehreren Arbeiten angenommen. Im Rahmen der vorliegenden Ergebnisse konnten sie in der Verwandtschaftshypothese *sensu* Rosen & Parenti (1981) durch sechs autapomorphe Merkmale unterstützt werden: Der A2/3 setzt an der Medialseite des Unterkiefer sowie an einem Sesamarticulare an [10 (1)]. Der M. protractor hyoidei entspringt medial am Ceratohyale [18 (3)]. Der M. levator arcus palatini wird nur anterior vom lateralen und vom medialen Kopf des A2/3 umfaßt [27 (2)]. Der M. levator operculi setzt an der Medialseite des Operculare dorsal an, dabei verläuft er im anterioren Bereich weiter nach ventral [31 (1)]. Der Ramus maxillaris trigemini ist posteroventral des Auges zweiästig [32 (2)]. Das Lig. praemaxillo-maxillare verläuft flächig zwischen Praemaxillare und Maxillare entlang [34 (0)].

Die Evolution der externen Sektion des M. adductor mandibulae (A1)

Die externe Sektion des M. adductor mandibulae (A1) ist verantwortlich für das Senken des Oberkiefers (vgl. Kapitel 1.4.). Mickoleit (2004) nennt als Autapomorphie für die Beloniformes die Unbeweglichkeit der Oberkieferknochen gegeneinander. Hertwig (2005) geht davon aus, daß die Unbeweglichkeit der Oberkieferknochen gegeneinander bei den Beloniformes möglicherweise an den Verlust des A1 gekoppelt ist bzw. an die Verlagerung des A1-Ansatzes vom Oberkiefer weg. In der vorliegenden Arbeit wurde aber bei *Oryzias latipes* ein Ansatz des A1 am Oberkiefer identifiziert, was die Möglichkeit eines funktionellen Zusammenhangs der Merkmale (gegeneinander unbeweglich Oberkieferknochen / A1 nicht mehr am Oberkiefer) in Frage stellt. Außerdem wurde bei *Parexocoetus brachypterus*, der keinen A1 besitzt, ein protrusibler Kiefer mit gegeneinander beweglichen Oberkieferknochen entdeckt.

Das Heben des Oberkiefers ist über Ligamentverbindungen an das Senken des Unterkiefers

gekoppelt. Eine vollständige Kopplung der Bewegung des Oberkiefers an die Bewegung des Unterkiefers über Ligamente ist für die Beloniformes anzunehmen. So besitzt *Dermogenys pussilus* keinen A1, ist aber als Oberflächenjäger in der Lage seinen kurzen Oberkiefer zu bewegen. Auch für *Potamorhamphus eigenmannii* (Belonidae) konnte in der vorliegenden Untersuchung eine gute Beweglichkeit des Oberkiefers *in vivo* beobachtet werden. Die Beweglichkeit des protrusiblen Oberkiefers von *Parexocoetus brachypterus* spricht auch für die Annahme. Für *Belone belone* und *Scomberesox saurus* könnte man vermuten, daß der Verlust des A1 mit dem fest am Cranium verbundenen Oberkiefer zusammenhängt (Lig. prae-maxillo-frontale). Ob aber *in vivo* der Oberkiefer der Scomberesocoidea vielleicht doch beweglich ist, ist nicht bekannt.

Die Reduktion des A1 wurde in der vorliegenden Arbeit als Autapomorphie der Exocoetoidei ((Exocoetidae + Hemiramphidae) + (Belonidae + Scomberesocidae)) *sensu* Rosen & Parenti (1981) identifiziert [1(1)]. Hertwig (2005) zeigte bei *Hyporhamphus unifasciatus*, daß ein dünn ausgebildeter A1 innerhalb der Hemiramphidae vorhanden ist. Aschliman *et al.* (2005) stellten *Hyporhamphus* mit anderen Gattungen paraphyletisch an die „Basis“ der Hemiramphidae. Der hier untersuchte *Dermogenys pussilus* (kein A1) wird innerhalb der Hemiramphidae in den Zenarchopteridae (lebendgebärende Hemiramphidae im Indo-West-Pazifik) vermutet (Anderson & Collette, 1991; Collette, 1995; Lovejoy 2000; Lovejoy *et al.*, 2004; Meisner, 2001).

Ausgehend von der Annahme, daß die übrigen „basalen“ Hemiramphidae (Aschliman *et al.*, 2005) wie *Hyporhamphus unifasciatus* auch einen A1 besitzen [1(0)], ist im Grundmuster der Hemiramphidae ein A1 vorhanden. Für die Exocoetoidei ist dann aber trotzdem die Reduktion des A1 autapomorph im Grundmuster anzunehmen. Die Reduktion des A1 bei den Zenarchopteridae (*Dermogenys*) muß dann als plesiomorph innerhalb der Exocoetoidei gelten.

Falls der A1 in den Hemiramphidae nur bei *Hyporhamphus unifasciatus* vorhanden ist, kann davon ausgegangen werden, daß der A1 im Grundmuster der Hemiramphidae wie bei den Exocoetoidei reduziert ist [1(1)].

Lovejoy *et al.* (2004) gehen davon aus, daß die „Hemiramphidae“ paraphyletisch sind. Die Autoren definieren ein Schwestergruppenverhältnis aus (einem „Hemiramphidae“-Ast + Exocoetidae). Dieser Gruppe stehen ein ((„*Hyporhamphus*-Ast“ + („*Dermogenys*-Ast“ + „Belonidae“)) gegenüber (vgl. dazu Abb. 4).

Für das Grundmuster von Lovejoys Verwandtschaftsgruppe (((*Parexocoetus brachypterus* +

((*Dermogenys pussilus* + (*Belone belone* + *Scomberesox saurus*))) muß der Verlust des A1 angenommen werden [1(1)] (vgl. Abb. 92), denn der A1 ist beim „basal“ stehenden *Parexocoetus brachypterus* und bei *Belone belone* / *Scomberesox saurus* reduziert. Für die „Hemiramphidae“ gilt hier: Das Vorhandensein des A1 auf dem „*Hyporhamphus*-Ast“ wäre als plesiomorpher Zustand zu interpretieren [1(0)]. Die Zenarchopteridae („*Dermogenys*-Ast“) als Schwestergruppe der „Belonidae“ hätten keinen A1 [1(1)].

Die Evolution der intramandibulären Muskulatur

Intramandibuläre Muskeln sind wahrscheinlich für Stellbewegungen des Kiefers verantwortlich (Karrer, 1967). Hertwig (2005) geht auf die Reduktion intramandibulärer Muskeln ein und stellt fest, daß mit dem Verlust von intramandibulärer Muskulatur eine Reduzierung der Beweglichkeit einzelner Knochenelemente verbunden ist. Für *Empetrichthys latos* (Cyprinodontiformes) stellt er eine ontogenetische Reduktion von intramandibulären Muskeln fest. Für die Beloniformes ist die Unbeweglichkeit der Oberkieferknochen gegeneinander bekannt (Mickoleit, 2004). Sie sind möglicherweise an die Bewegung des Unterkiefers gekoppelt (siehe oben) und somit größeren Kräften ausgesetzt. Um diesen Kräften stand zu halten, könnten die Knochen des Unterkiefers bei den Beloniformes stärker miteinander verschmolzen sein.

Als intramandibuläre Portion des A2/3 wird eine Muskelgruppe bezeichnet, die mit einer Aponeurose oder der Sehne des A2/3 assoziiert ist. In der vorliegenden Arbeit stellte sich als Autapomorphie der Beloniformes heraus, daß eine intramandibuläre Portion des A2/3 nicht vorhanden ist [12(0)]. Dabei wird, wie bei Hertwig (2005), davon ausgegangen, daß bei dem Außengruppenvertreter *Perca fluviatilis* eine intramandibuläre Portion des A2/3 existiert.

Die Konfiguration der intramandibulären Muskulatur bei *Perca fluviatilis* kann aber verschieden interpretiert werden. In der vorliegenden Arbeit werden für *Perca fluviatilis* zwei intramandibuläre Muskeln unterschieden. Zunächst gibt es eine intramandibuläre Portion des A2/3, die mit wenigen Fasern ihren Ursprung an der Sehne des A2/3 besitzt und schmal an der Medialseite des Anguloarticulare ansetzt. Überdies wird hier als zweiter Muskel ein intramandibulärer M. adductor mandibulae (A ω) definiert, der seinen sehnigen Ursprung am Praeoperculare und am Quadratum besitzt und flächig medial am Dentale, Cartilago Meckeli und am Anguloarticulare ansetzt (Abb. 16; Tabelle 1). Osse (1969) hingegen geht von nur

einem intramandibulären Muskel aus. Dieser Muskel, Osse „A ω “, hat seinen Ursprung an der A2/3-Sehne. Dieser „A ω “ besitzt einen schmalen Ansatz am Anguloarticulare, einen sehnigen Ansatz am Praeoperculare / Quadratum und einen flächigen Ansatz an der Medialseite des Unterkiefers. Osse integriert also den in der vorliegenden Arbeit beschriebenen A ω in seine intramandibuläre Portion des A2/3 („A ω “). Dabei berücksichtigt er den unterschiedlichen Faserverlauf der Muskeln nicht. - Die Fasern der hier beschriebenen intramandibulären Portion des A2/3 verlaufen anteroventrad. Die Fasern des hier beschriebenen A ω entspringen doppelt gefiedert an der Sehne, die vom Praeoperculare / Quadratum kommt. Einige Fasern allerdings entspringen auch an der A2/3-Sehne, welche teilweise mit der Sehne des A ω verschmilzt. Bei der Verschmelzung dieser Sehnen wird der Verlauf der A ω -Sehne aber nicht „verwischt“ (Abb. 16). Diese verschmolzenen Sehnen und der Ursprung einiger Fasern des A ω an der A2/3-Sehne haben Osse dazu bewogen, bei *Perca fluviatilis* nur einen intramandibulären Muskel anzunehmen.

Eine andere Interpretation zur Konfiguration der intramandibulären Muskulatur ist möglich. Befindet sich der sehnige Ansatz des A2/3 an der A ω -Sehne, dann ist der Ursprung einiger Fasern des A ω auf die A2/3-Sehne verlagert worden. Es gibt in diesem Fall keine intramandibuläre Portion des A2/3 bei *Perca fluviatilis*. Wäre diese Konfiguration ein plesiomorphen Zustand der Acanthopterygii, dann wäre das Merkmal [12(0)] bei den Beloniformes als plesiomorph anzunehmen. Würde man aber die Reduktion der intramandibulären Portion des A2/3 hingegen allein bei *Perca fluviatilis* (Percomorpha) annehmen, müßte das Merkmal [12(0)] als homoplastisch für *Perca fluviatilis* (Percomorpha) und die Beloniformes angesehen werden. Um diese Kontroverse zu klären, müssen mehr Arten der Percomorpha und Acanthopterygii untersucht werden.

6. Zusammenfassung und Ausblick

Bei acht Arten der Atherinomorpha wurden erstmals morphologische Beschreibungen und Zeichnungen der Kiefermuskulatur durchgeführt. In der Arbeit wurde besondere Rücksicht auf die Gestalt der Kiefermuskulatur der Beloniformes gelegt. Für *Oryzias latipes* (Adrianichthyidae) wurde zusätzlich eine 3D-Rekonstruktion des Kopfes erstellt. Es wurden 37 Merkmale der Muskulatur, der Ligamente und des Nervenverlaufes phylogenetisch kodiert und in einem *Character Mapping* auf drei Topologien (Rosen, 1964; Rosen & Parenti, 1981; Lovejoy *et al.*, 2004) geplottet. Anhand der untersuchten Arten und kodierten Merkmale ergab sich, daß die Beloniformes *sensu* Rosen & Parenti (1981) am besten unterstützt werden. Demnach stehen die Adrianichthyidae an der Basis der Beloniformes den Exocoetoidei gegenüber. Die Exocoetoidei spalten sich in die Exocoetoidea (Exocoetidae + Hemiramphidae) und die Scomberesocidea (Belonidae + Scomberesocidae).

Es wurden nur wenige Arten exemplarisch untersucht wurden. Die morphologischen Beschreibungen und Zeichnungen sollen vor allem als Grundlage für umfassendere Analysen der Kiefermuskulatur innerhalb der Atherinomorpha dienen. Die Monophylie der Hemiramphidae und Belonidae wird gegenwärtig angezweifelt (Lovejoy *et al.*, 2004). Die vorliegende Arbeit war nicht dafür konzipiert, diese Fragen zu klären, es wird aber auf kritische Merkmalskomplexe der Gruppen hingewiesen (M. adductor mandibulae-Komplex).

7. Danksagung

Zuerst möchte ich mich bei meinem Betreuer Dr. Stefan T. Hertwig bedanken. Er führte mich in die herrliche Morphologie des Fischkopfes ein. Seine Dissertationsschrift war wichtige Grundlage und Stütze für meine Arbeit. Dr. Hertwig war stets für anregende Diskussionen bereit. Seine Erfahrung schulte mein Auge bei der Präparation. Seine bestechende Offenheit und sein Engagement verhalfen dem Gelingen meiner Diplomarbeit.

Prof. Dr. Martin S. Fischer und Prof. Dr. Lennart Olsson und möchte ich dafür danken, daß sie meine Arbeit begutachtet haben. Prof. Fischer bewahrte mich überdies vor einem „bärenschweren“ Fehler ... Im Labor „Olsson“ konnte ich, gern gesehen, ein und aus gehen.

Bedanken möchte ich mich bei Dr. Christian Wirkner. Er nahm sich viel Zeit, mich in die 3D-Rekonstruktion mit Imaris 4.2 einzuführen. Er half mir mit den Ergebnissen kritisch umzugehen. Die Technischen Angestellten Rommy Petersohn, Ingrid Weiß und Katja Felbel gaben nützliche Hilfestellungen beim histologischen Arbeiten.

Folgenden Kommilitonen möchte ich danken: Dipl. Biol. Janine Ziermann für anregende Gespräche und konstruktive Kritik während der Arbeit, sowie Unterstützungen bei der Tierzucht. Mag. Sci. Heiko Starck, Dipl. Biol. Frank Friedrich und meinem Bruder Sören Werneburg danke ich für die Hilfe bei Computerproblemen. Dipl. Biol. Bettina Hesse wies mich in das Programm *analySIS* ein. Cand. Biol. Martin Groß bedruckte die CDs.

Für angenehme und motivierende Gespräche sind die bereits Genannten zu erwähnen, sowie Cand. Biol. Kathrin Streitberger, Cand. Biol. Marina Steuernagel, Cand. Biol. Alexander Stöbel und andere mehr.

Ein besonderer Dank gilt meinen Eltern, Heike und Joachim Werneburg, die mich während des gesamten Studiums und während der Diplomphase moralisch und finanziell unterstützten. Morphologie braucht Mut! Außerdem danke ich meiner Freundin Martina Ziehl, die stets für mich da war.

Zuletzt möchte ich den Kuratoren Lynne Parenti (Smithsonian Museum Washington) und Rolf Beutel (Phyletisches Museum Jena) danken. Durch die Bereitstellung der Fische wurde meine Arbeit erst möglich.

8. Literaturverzeichnis

- Akster, H., & Osse, J. (1978). Muscle fibre types in head muscles of the perch *Perca fluviatilis*, Teleostei. *Netherlands Journal of Zoology*, 28(1), 94-110.
- Alexander, R. M. (1967). Mechanisms of the jaws of some atheriniform fish. *J.Zool., Lond.*, 151, 233-255.
- Alexander, R. M. (1970). Mechanics of the feeding action of various teleost fishes. *J.Zool., Lond.*, 162, 145-156.
- Allis, E. (1897). The cranial muscles and cranial and first spinal nerves of *Amia calva*. *Journal of Morphology*, 12, 487-808.
- Allis, E. (1903). The Skull, and the cranial and first spinal muscles and nerves in *Scomer scomber*. *Journal of Morphology*, 18, 45-328.
- Anderson, W., III, & Collette, B. (1991). Revision of the freshwater viviparous halfbeaks of the genus *Hemiramphodon* (Teleostei: Hemiramphidae). *Ichthyol. Explor. Freshwaters*, 2, 151-176.
- Aschliman, N., Tibbetts, I., & Collette, B. (2005). Relationships of sauries and needlefishes (Teleostei: Scomberesocidae) to the internally fertilizing halfbeaks (Zenarchopteridae) based on the pharyngeal jaw apparatus. *Proceedings of the biological society of Washington*, 118, 416-427.
- Banford, H., Bermingham, E., & Collette, B. (2004). Molecular phylogenetics and biogeography of transisthmian and amphi-Atlantic needlefishes (Belontiidae: *Strongylura* and *Tylosurus*): perspectives on New World marine speciation. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31, 833-851.
- Barends, P. (1978). The relation between fiber type composition and function in the jaw adductor muscle of the perch (*Perca fluviatilis*, L.). *Functional Anatomy*, 148-164.
- Belyanina, T. (1994). Early Stages of Ontogeny of *Hirudichthys speciliger* and *H. affinis* (Exocoetidae) from Atlantic Ocean. *Journal of Ichthyology*, 34, 60-74.
- Berg, L. (1958). *System der rezenten und fossilen Fischartigen und Fische*. Berlin: VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften.
- Bininda-Emonds, O. R. P., Bryant, H. N., & Russell, A. P. (1998). Supraspecific taxa as terminals in cladistic analysis: implicit assumptions of monophyly and a comparison of methods. *Biol. J. Linnean Society*, 64, 101-133.
- BITPLANE-AG. (2000). *Autoaligner 2.0 - Manual Version 1.0 (Windows NTTM)*. Bitplane AG Zürich.
- BITPLANE-AG. (2004). *IMARIS 4.1 - Manual Version 1.9*. Bitplane AG, Zürich.
- Boughton, D., Collette, B., & McCune, A. (1991). Heterochrony in Jaw Morphology of Needlefishes (Teleostei: Belontiiformes). *Systematic Zoology*, 40, 329-354.
- Brunn, A. (1933). On the value of the number of vertebrae in the classification of the Exocoetidae. *Vidensk.Medd.Dansk Naturh.Foren.*, 94, 375-384.
- Brunn, A. (1935). *Flying-Fishes (Exocoetidae) of the Atlantic - systematic and biological studies* (Dana-Report ed.). Copenhagen, London: C. A. Reitzels Forlag, Oxford University Press.
- Carroll, R. (1988). *Vertebrate paleontology and evolution*. New York.
- Chapman, W. (1943). The osteology of the Pacific Saury, *Cololabis saira*. *Copeia*, 1943, 171-182.
- Clemen, G., Wanninger, A., & Greven, H. (1997). The development of the dentigerous bones and teeth in the hemiramphid fish *Dermogenys pusillus* (Atheriniformes, Teleostei). *Ann.Anat.*, 179, 165-174.

- Collette, B. (2003). Family Belonidae Bonaparte 1832, needlefishes. *California Academy of Science - Annotated checklists of fishes*, 16, 1-22.
- Collette, B. (2004a). Family Scomberesocidae Müller 1843. *California Academy of Science - Annotated checklists of fishes*, 21, 1-6.
- Collette, B. (2004b, 2004//2004b). Family Hemiramphidae Gill 1859 - halfbeaks. *California Academy of Science - Annotated checklists of fishes*, 22, 1-35.
- Collette, B., McGowen, Parin, N., & Mito, S. (1984). Beloniformes: development and relationships. In M. HG & et.al. (Eds.), *Ontogeny and systematics of fishes* (pp. 335-354): Am. Soc. Ichthyol. Herpetol. Spec. Publ. No. 1.
- Dasilao, J., Rossiter, A., & Yamaoka, K. (2002). Adaptive ontogenetic shape change in flyingfish *Parexocoetus mento mento*. *Fisheries Science*, 68, 71-76.
- Dasilao, J., Sasaki, J., & Sasaki, K. (1998a). Phylogeny of the flyingfish family Exocoetidae (Teleostei, Beloniformes). *Ichthyological Research*, 45, 347-353.
- Dasilao, J., Sasaki, K., & Okamura, O. (1997). The hemiramphid, *Oxyporhamphus*, is a flyingfish (Exocoetidae). *Ichthyological Research*, 44, 101-107.
- Dasilao, J., Umeda, S., & Yamaoka, K. (1998b). Early Morphogenesis of flyingfish, *Cypselurus heterurus doederleini* (Teleostei: Exocoetidae). *Bull.Mar.Sci.Fish., Kochi Univ.*, 18, 1-11.
- Dasilao, J., & Yamaoka, K. (1998). Osteological and functional development of the flyingfish, *Cypselurus heterurus doederleini* (Teleostei: Exocoetidae). *Bull.Mar.Sci.Fish., Kochi Univ.*, 18, 13-26.
- Davenport, J. (1994). How and why do flying fish fly? *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 4, 184-214.
- Davenport, J. (2003). Allometric constraints on stability and maximum size in flying fishes: implications for their evolution. *Journal of Fish Biology*, 62, 455-463.
- De Pinna, M. C. C. (1991). Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*, 7, 367-394.
- Dietz, P. (1914). Beiträge zur Kenntnis der Kiefer- und Kiemenbogenmuskulatur der Teleostier. I. Die Kiefer- und Kiemenbogenmuskulatur der Acanthopterygier. *Mitteilungen der Zoologischen Station Neapel*, 22 (99).
- Dietz, P. (1921). Beiträge zur Kenntnis der Kiefer- und Kiemenbogenmuskulatur der Teleostier. II. *Mitteilungen der Zoologischen Station Neapel*, 31.
- Dyer, B., & Chernoff, B. (1996). Phylogenetic relationships among atheriniform fishes (Teleostei: Atherinomorpha). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 117, 1-69.
- Edgeworth, F. (1935). *The Cranial Muscles of Vertebrates*. London: Cambridge at the university press.
- Focant, B., Jacob, M., & Huriaux, F. (1981). Electrophoretic comparison some perch (*Perca fluviatilis* of the proteins of L.) head muscles. *Journal of Muscle Research an Cell Motility*, 2, 295-305.
- Friel, J., & Wainwright, P. (1998). Evolution of Motor Patterns in Tetraodontiform Fishes: Does Muscle Duplication Lead to Functional Diversification? *Brain Behav Evol*, 52, 159-170.
- Friel, J., & Wainwright, P. (1999). Evolution of complexity in motot patterns and jaw musculature of tetraodontiform fishes. *The Journal of Experimental Biology*, 202, 867-880.
- Gill, A. (1993). Monophyly of the Grammatidae and the Notograptidae, with evidence for their phylogenetic positions among perciforms. *Bulletin of Marine Sciences*, 51, 327-350.

- Gosline, W. (1965). Teleostean Phylogeny. *Copeia*, 1965, 186-194.
- Gosline, W. (1981). The evolution of the premaxillary protrusion system in some teleostean fish groups. *J.Zool., Lond*, 193, 11-23.
- Gosline, W. (1986). Jaw muscle configuration in some higher Teleostean fishes. *Copeia*, 3, 705-713.
- Gosline, W. (1989). Two patterns of differentiation in the jaw musculature of teleostean fishes. *J.Zool., Lond*, 218, 649-661.
- Greenwood, P. H., Rosen, D., Weitzman, S., & Myers, G. (1966). Phyletic studies of the teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 131, 341-455.
- Greven, H., Wanninger, A., & Clemen, G. (1997). Dentigerous bones and dentition in the hemiramphid fish *Dermogenys pusillus* (Atheriniformes, Teleostei). *Ann.Anat.*, 179, 21-32.
- Haas, A. (2003). Phylogeny of frogs as inferred from primarily larval characters (Amphibia: Anura). *Cladistics*, 12, 23-89.
- Haszprunar, G. (1998). Parsimony analysis as a specific kind of homology estimation and the implications for character weighting. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 9(3), 333-339.
- Helfman, G., Collette, B., & Facey, D. (1999). *The Diversity of Fishes* (4 ed.): Blackwell Science, Inc.
- Hertwig, S. (2005). *Die Evolution der Kiefermuskulatur der Cyprinodontiformes (Teleostei, Acanthopterygii) unter phylogenetischen und funktionsmorphologischen Aspekten*. Unpublished PhD, Friedrich-Schiller-Universität Jena, Jena.
- Holje, L., Hildebrand, C., & Fried, K. (1986). On Nerves and Teeth in the Lower Jaw of the Cichlid *Tilapia mariae*. *The Anatomical Record*, 214, 304-311.
- Howes, G. (1976). The cranial musculature and taxonomy of characoid fishes of the tribes Cynodontini and Characini. *Bulletin of the British Museum of Natural History*, 29, 203-248.
- Howes, G. (1978). The anatomy and relationship of the cyprinid fish *Luciobrama macrocephalus*. *Bulletin of the British Museum of Natural History*, 34, 1-64.
- Howes, G. (1985). Cranial muscles of the loricarioid catfishes, their homologies and value as taxonomic characters. *Bulletin of the British Museum of Natural History*, 49, 273-303.
- Howes, G. (1988). The cranial muscles and ligaments of macrouroid fishes (Teleostei: Gadiformes). *Bulletin of the British Museum of Natural History*, 54, 1-62.
- Howes, G. (1989). Phylogenetic Relationships of Macrouroid and Gadoid Fishes Based on Cranial Myology and Arthrology. *Natural History Museum of Los Angeles County Science*, 32, 114-128.
- Hubbs, C. (1918). The Flight of the California Flying-Fish (*Cypselurus californicus*). *Copeia*, 62, 85-88.
- Hubbs, C., & Wisner, R. (1980). Revision of the sauries (Pisces, Scomberesocidae) with descriptions of two new genera and one new species. *U. S. Natl. Mar. Fish. Serv. Fish. Bull.*, 77(3), 521-566.
- Johnson, G. and C. Patterson (1993). "Percomorph phylogeny: A survey of acanthomorphs and a new proposal." *Bulletin of Marine Sciences* 52: 554-626.
- Jordan, D., & Snyder, J. (1906). A review of the Poeciliidae or killifishes of Japan. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 31, 287-290.

- Karrer, C. (1967). Funktionell-anatomische und vergleichende Untersuchung des Schädels vom Hecht-kärpfling, *Belonesox belizanus* KNER (Teleostei, Cyprinodontiformes, Poeciliidae). *Zool.Jb.Anat.*, 84, 191-248.
- Kesteven, H. (1943). The evolution of the Skull and cephalic muscles. Fishes. *Memoirs of the Australian Museum*, 8(2), 65-132.
- Khachaturov, V. (1983). The Digestive System of Flying Fishes (Exocoetidae, Beloniformes). *Journal of Ichthyology (Voprosy Ikhtiologii)*, 25, 287-293.
- Kovalevskaya, N. (1975). The Larvae and Fry of *Cheilopogon (Ptenichthys) intermedius* (Exocoetidae, Beloniformes, Pisces). *Journal of Ichthyology (Voprosy Ikhtiologii)*, 15, 747-749.
- Kulkarni, C. (1948). The osteology of Indian cyprinodonts. Part. I.comparative study of the head skeleton of *Aplocheilus*, *Oryzias* and *Horaichthys*. *Proc.Natl.Inst.Sci.India*, 14, 65-119.
- Lovejoy, N. (2000). Reinterpreting recapitulation: Systematics of needlefishes and their allies (Teleostei: Beloniformes). *Evolution*, 54, 1349-1362.
- Lovejoy, N., & Collette, B. (2001). Phylogenetic Relationships of New World Needlefishes (Teleostei: Belonidae) and the Biogeography of Transitions between Marine and Freshwater Habitats. *Copeia*, 2, 324-338.
- Lovejoy, N., & De Araujo, M. (2000). Molecular systematics, biogeography and population structure of Neotropical freshwater needlefishes of the genus *Potamorhaphis*. *Molecular Ecology*, 9, 259-268.
- Lovejoy, N., Iranpour, M., & Collette, B. (2004). Phylogeny and Jaw Ontogeny of Beloniform Fishes. *Intergr.Comp.Biol.*, 44, 366-377.
- Lovtrup, S. (1978). On von Bearian and Haeckelian Recapitulation. *Systematic Zoology*, 27, 348-352.
- Meisner, A. (2001). Phylogenetic systematics of the viviparous halfbeak genera *Dermogenys* and *Nomorhamphus* (Teleostei: Hemiramphidae: Zenarchopterinae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 133, 199-283.
- Mickoleit, G. (2004). *Phylogenetische Systematik der Wirbeltiere*. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil.
- Moser, H., & et.al. (1984). *Ontogeny and Systematics of Fishes: The American Society of Ichthyologists and Herpetologists*.
- Motta, P. (1984). Mechanics of Jaw Protusion in Teleost Fishes: A Review. *Copeia*, 1, 1-18.
- Müller, A. (1985). *Lehrbuch der Paläozoologie - Fische im weiteren Sinne und Amphibien; Bd.3: Vertebraten; Teil 1*. Jena: Gustav-Fischer-Verlag.
- Myers, G. (1950). Flying of the Halfbeak, *Euleptorhamphus*. *Copeia*, 1950, 320.
- Naruse, K. (1996). Classification and phylogeny of fishes of the genus *Oryzias* and its relatives. *Fish Biol.J.Medaka*, 8, 1-9.
- Naruse, K., Shima, A., Matsuda, M., Sakaizumi, M., Iwamatsu, T., Soeroto, B., & Uwa, H. (1993). Distribution and phylogeny of rice fish and their relatives belonging to the suborder Adrianichthyoidei in Sulawesi, Indonesia, 5, 15.
- Nelson. (1994). *The Fishes of the World*. New York: John Wiley and Sons.

- Nelson, G. (1973). Relationships of clupeomorphs, with remarks on the structure of the lower jaw in fishes. In P. H. Greenwood & R. S. Miles & C. Patterson (Eds.), *Interrelationships of fishes* (Vol. 53, pp. 333-349): Zool. J. Linn. Soc.
- Nixon, K. C. (2002). WinClada (Version 1.00.08). Ithaca, NY: Nixon, K. C.
- Osse, J. (1969). Funktional morphology of the head of the perch (*Perca fluviatilis* L.): An Electromyographic study. *Netherlands Journal of Zoology*, 19, 289-392.
- Paredes, L. (Cartographer). (1997). *Aztec calendar or the sun stone*, Ediciones Alducin, Merida (Mexico)
- Parenti, L. (1993). Relationships in Atherinomorph fishes (Teleostei). *Bulletin of Marine Science*, 52, 170-196.
- Parenti, L. and H. Grier (2004). "Evolution and Phylogeny of Gonad Morphology in Bony Fishes." *Integr. Comp. Biol.* 44: 333-348.
- Parin, N. (1961). The basis for the classification of the flying-fishes (Families Oxyporhamphidae and Exocoetidae) (in Russian). *Inst. Okeanol. Akad. Nauk SSSR*, 43, 92-183.
- Parin, N. (1996). On the Species Composition of Flying Fishes (Exocoetidae) in the West-Central Part of Tropical Pacific. *Journal of Ichthyology*, 36(5), 357-364.
- Parin, N., & Astakhov, D. (1982). Studies on the Acoustico-Lateralis System of Beloniform Fishes in Connection with Their Systematics. *Copeia*, 1982, 276-291.
- Parin, N., & Belyanina, T. (2002). Flying Fishes of the Genus *Fodiator* (Exocoetidae): Systematics and Distribution. *Journal of Ichthyology*, 42, 357-367.
- Radcliffe, L. (1922). Leaping of a Hemiramphid. *Copeia*, 80.
- Regan, C. (1911). The osteology and classification of the teleostean fishes of the Microcyprini. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 7, 320-327.
- Remane, A. (1950). Der Homologiebegriff und die Homologiekriterien. Die Grundlagen des natürlichen Systems der vergleichenden Anatomie und Phylogenetik. Leipzig, Geest & Porlig: 28-61.
- Romeis, B. (1989). *Romeis Mikroskopische Technik* (17 ed.). München, Wien, Baltimore: Urban und Schwarzenberg.
- Rosen, D. (1964). The relationships and taxonomic position of the halfbeaks, killifishes, silversides, and their relatives. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 127, 217-268.
- Rosen, D., & Parenti, L. (1981). Relationships of *Oryzias*, and the groups of atherinimorph fishes. *American Museum Novitates*, 2719, 1-25.
- Scapolo, P., Luprano, S., Biscotto, A., Veggetti, A., & Mascarello, F. (1989). The Adductor Mandibulae Muscle in Teleost Fish with Protrusible or non Protrusible Jaws: A Histochemical and Immunohistochemical Study. *Anat. Anz., Jena*, 168, 205-221.
- Schele, L. and F. Freidel (1999). Die unbekannte Welt der Maya. München, Orbis Verlag für Publizistik, in der Verlagsgruppe Bertelsmann GmbH.

- Shakhovskoi, I. (2002). Cranial Morphology of a Freshwater Halfbeak *Dermogenys siamensis* (Hemiramphidae). *Journal of Ichthyology (Voprosy Ikhtiologii)*, 42, 565-574.
- Shakhovskoi, I. (2004). Skull Morphology in the Flying Fish *Cheilopogon papilio* (Exocoetidae). *Journal of Ichthyology*, 44, 358-365.
- Si-Zhong, L. (2001, 2001///). On the position of the suborder Adrianichthyoidei. *Acta Zootaxonomica Sinica*, 26, 583-588.
- Song, J., & Parenti, L. (1995). Clearing and Staining Whole Fish Specimens for Simultaneous Demonstration of Bone, Cartilage, and Nerves. *Copeia*, 1995, 114-118.
- Stiassny, M. (1981). The phyletic status of the family Cichlidae (Pisces, Perciformes) a comparative anatomical investigation. *Netherlands Journal of Zoology*, 31(2), 275-314.
- Stiassny, M. (1982). The relationships of the neotropical genus *Cichla* (Perciformes, Cichlidae): a phyletic analysis including some functional considerations. *Journal of Zoology*, 197, 427-453.
- Stiassny, M. (1990). Notes on the Anatomy and Relationships of the Bedotiid Fishes of Madagascar, with a Taxonomic Revision of the Genus *Rheocles* (Atherinomorpha: Bedotiidae). *American Museum Novitates*, 2979, 1-33.
- Swofford, D. L., Olsen, G. J., Waddell, P. J., & Hillis, D. M. (1996). Phylogeny inference. In D. M. Hillis & C. M. u. B.K. & e. Mable (Eds.), *Molecular Systematics*. Massachusetts.: Sinauer, Sunderland.
- Takahasi, N. (1925). On the homology of the cranial muscles of the cypriniform fishes. *Journal of Morphology and Physiology*, 40(1), 1-109.
- Taylor, W., & van Dyke, G. (1985). Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. *Cybium (Cybium)*, 9, 107-119.
- Thomson, J. (1954). The organs of feeding and the food of some Australian mullet. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 5, 469-485.
- Tibbetts, I. (1992). *The Trophic Ecology, Functional Morphology and Phylogeny of the Hemiramphidae (Beloniformes)*. Unpublished PhD, The University of Queensland, St. Lucia, Queensland.
- Tibbetts, I., & Carseldine, L. (2004). Anatomy of the Pharyngeal Jaw Apparatus of *Zenarchopterus* (Gill) (Teleostei: Beloniformes). *Mol.Biol.Evol.*, 262, 750-759.
- Tigano, C., & Parenti, L. (1988). Homology of the Median Ethmoid Ossifications of *Aphanius fasciatus* and Other Atherinomorph Fishes. *Copeia*, 1988, 866-870.
- Uschmann, G. (1959). *Geschichte der Zoologie und der Zoolgischen Anstalten in Jena 1779-1919*. Jena: Gustav Fischer Verlag
- Vandewalle, P., Lambert, V., & Parmentier, E. (2002). Particularities of the bucco-pharyngeal apparatus in *Zenarchopterus kampeni* (Pisces: Hemiramphidae) and their probable significance in feeding. *Belg.J.Zool.*, 132, 125-132.
- Wainwright, P., & Friel, J. (2000). Effects of prey type on motor pattern variance in tetraodontiform fishes. *Journal of Experimental Zoology*, 286(6), 563-571.
- Watson, W. (1999). Early life history stages of the whitetip flyingfish, *Cheilopogon xenopterus* (Gilbert, 1890) (Pisces: Exocoetidae). *Fish. Bull.*, 97, 1031-1042.

-
- Weitzman, S. (1962). The osteology of *Brycon meeki*, a generalized characid fish, with an osteological definition of the family. *Stanford Ichthyological Bulletin*, 8, 1-77.
- Vetter, B. (1878). Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische, 2. Teil." *Jenaer Zeitschrift der Naturwissenschaften* 12: 431.
- White, B., Lavenberg, R., & McGowen, G. (1984). Atheriniformes: development and relationships. In H. G. Moser, ed. (Ed.), *Ontogeny and systematics of fishes* (Vol. Special Publication Bo. 1, Supplement to *Copeia*).
- Winterbottom, R. (1974). A descriptive synonymy of the striated muscles of the Teleostei. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 125, 225-317.
- Wittbrodt, J., Shima, A., & Scharl, M. (2002). Medaka - A model organism from the far east. *Nature Reviews*, 3, 53-64.
- Wu, K.-y., & Shen, S.-c. (2004). Review of the Teleostean Adductor Mandibulae and Its Significance to the Systematic Positions of the Polymixiiformes, Lampridiformes, and Triacanthoidei. *Zoological Studies*, 43, 712-736.
- Yamamoto, T. (1975). Systematics and Zoogeography. *Medaka, Biology and Strains*, 17-29.
- Yeates, D. (1995). Groundplans and exemplars: paths to the tree of life. *Cladistics*, 11, 345-357.

9. Anhang

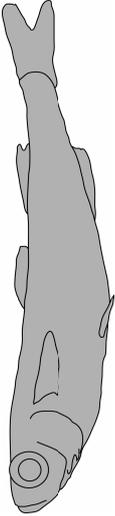
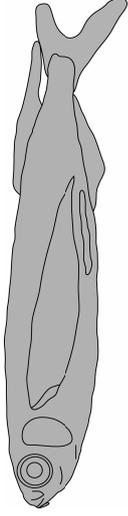
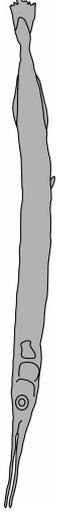
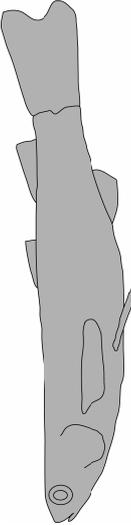
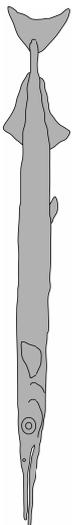
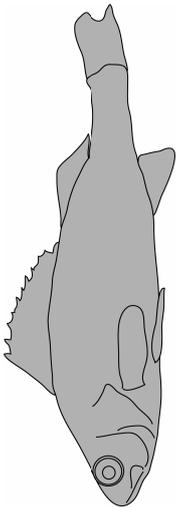
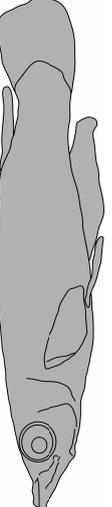
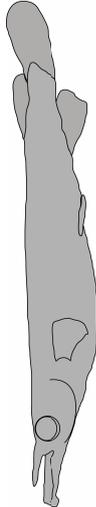
9.1. Artenliste und Herkunft des Tiermaterials

Tabelle 11: Artenliste, Autor, Sammlung und Herkunft der untersuchten Arten.

Gruppe und Art	Autor	Sammlung	Herkunft
Perciformes			
Percidae			
<i>Perca fluviatilis</i>	Linnaeus, 1758	ISZE N.N.	Jena, Thüringen, Deutschland
Mugilidae			
<i>Rhinomugil corsula</i>	Hamilton, 1822	Hertwig, privat	Aquarienhandel
Atheriniformes			
Atherinidae			
<i>Atherina boyeri</i>	Risso, 1810	Hertwig, privat	Villasimius, östl. Cagliari, Sardinien
Cyprinodontiformes			
Aplocheilidae			
<i>Aplocheilus lineatus</i>	Valenciennes, 1846	Hertwig, privat	Aquarienhandel
Beloniformes			
Hemiramphidae			
<i>Dermogenys pussilus</i>	Kuhl & van Hasselt, 1823	Hertwig, privat	Aquarienhandel
Exocoetidae			
<i>Parexocoetus brachypterus</i>	Richardson, 1846	USNM 299385	North Carolina / Atlantik USA
Adrianichthyidae			
<i>Oryzias latipes</i>	Temminck & Schlegel, 1846	Hertwig, privat	Zuchtstamm Universität Würzburg
Belonidae			
<i>Belone belone</i>	Linnaeus, 1761	Hertwig, privat	Speisefischhandel
Scomberesocidae			
<i>Scomberesox saurus</i> (adult)	Walbaum, 1792	ISZE Pisc. 1077	Rovigno, Italien
<i>Scomberesox saurus</i> (juvenil)	Walbaum, 1792	ISZE Pisc. 140	o. A.

9.2. Umrisse der untersuchten Fische

Tabelle 12: Umrisszeichnungen der präparierten Fischarten, unterschiedliche Maßstäbe, metrische Daten siehe Anhang 9.3.

	<p>Abb. 97.: Umriss <i>Atherina boyeri</i></p>		<p>Abb. 100: Umriss <i>Parexocoetus brachypterus</i></p>		<p>Abb. 103: Umriss <i>Scomberesox saurus</i></p>
	<p>Abb. 96: Umriss <i>Rhinomugil corsula</i></p>		<p>Abb. 99: Umriss <i>Oryzias latipes</i></p>		<p>Abb. 102: Umriss <i>Belone belone</i></p>
	<p>Abb. 95: Umriss <i>Perca fluviatilis</i></p>		<p>Abb. 98: Umriss <i>Aplocheilichthys lineatus</i></p>		<p>Abb. 101: Umriss <i>Dermogenys pussilus</i></p>

9.3. Metrische Daten der untersuchten Fische

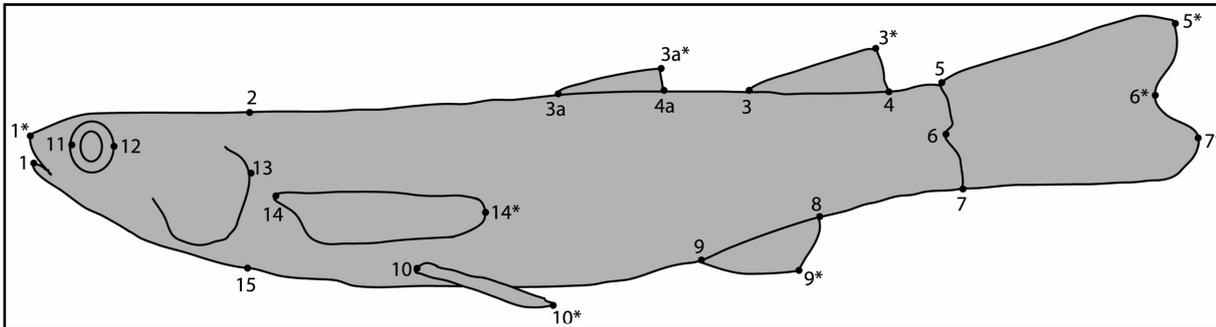


Abb. 104: Meßpunkte am Beispiel von *Rhinomugil corsula* (vgl. Kapitel 8.2.), in Anlehnung an Dasilao (2002)

Tabelle 13: Meßstrecken der präparierten Fischarten in mm. In Anlehnung an Dasilao (2002). „X“ bedeutet: Die Meßstrecke war nicht meßbar. „-“ bedeutet: Die Flosse ist bei dieser Art nicht vorhanden.

Artnamen	<i>Perca fluviatilis</i>	<i>Rhino- mugil corsula</i>	<i>Atherina boyeri</i>	<i>Aplo- cheilus lineatus</i>	<i>Oryzias latipes</i>	<i>Parexo- coetus brachy- pterus</i>	<i>Dermo- genys pussilus</i>	<i>Belone belone</i>	<i>Scomber- esox sau- rus (adult)</i>
1-6	129,36	55,00	49,71	48,02	21,33	57,10	43,02	550,00	23,60
1-10	42,46	23,80	21,68	22,72	9,31	29,68	26,30	358,00	152,7
1-3	82,39	42,00	33,71	36,51	16,5	38,33	35,50	427,00	187
1-9	84,63	39,10	33,21	27,21	12,57	39,39	34,30	415,00	180
1-13	39,15	15,00	12,77	14,87	5,90	13,26	13,05	167,00	74,56
12-13	21,42	7,00	5,09	5,86	2,63	5,19	4,00	39,00	15,9
11-12	10,04	3,00	4,54	3,63	1,82	4,65	2,37	14,00	7,86
1-11	10,97	2,60	4,25	5,51	1,40	3,77	6,82	11,50	50,17
14-10	11,19	11,00	10,06	9,68	4,400	15,50	12,8	184,00	73,85
14-9	49,72	23,80	21,91	13,63	7,15	25,39	20,33	248,00	106,53
3-4	22,75	5,50	6,69	4,80	1,10	11,33	4,02	66,00	27,94
8-9	14,05	6,50	8,44	10,77	5,71	10,68	5,77	74,00	29,73
4-5	23,68	7,70	8,79	4,64	3,40	4,39	2,80	37,00	16,05
7-8	29,24	11,80	8,48	7,01	1,90	4,40	2,80	32,00	16,03
3-3*	18,51	9,20	8,45	8,69	3,30	18,32	6,00	27,00	10,83
2-15	29,92	9,90	9,66	8,25	3,71	9,63	5,30	29,00	12,47
9-9*	15,55	9,40	9,50	7,00	3,40	6,79	5,19	3,00	12,12
3-9	25,88	11,00	7,57	13,66	6,10	8,46	4,78	35,00	13,71
6-6*	13,31	11,20	5,54	7,73	4,80	3,12	5,33	13,00	8,35
5-7	11,21	6,80	3,31	6,11	2,26	4,01	2,64	14,00	6,45
14-14*	22,98	13,60	9,80	10,13	2,40	29,24	6,72	37,00	10,63
10-10*	23,66	8,30	7,23	8,21	2,40	10,13	3,27	22,00	8,90
5-5*	18,42	14,00	9,68	Rundung	Rundung	8,36	Rundung	50,50	X
7-7*	18,65	14,00	10,94	Rundung	Rundung	12,11	Rundung	58,00	X
3a-4a	40,13	2,85	4,71	-	-	-	-	-	-
3a-3a*	24,15	9,40	6,48	-	-	-	-	-	-
13-13	15,44	8,90	7,15	7,75	3,42	5,89	2,87	21,40	9,72
1*-11	8,89	15,00	3,47	5,13	0,20	2,61	4,76	103,50	50,17
3a-3	46,14	11,56	10,07	-	-	-	-	-	-

9.4. Liste der Merkmalszustände

Tabelle 14: Liste der Merkmalszustände. Die Kodierung der aufgelisteten Merkmale und Merkmalszustände sind unter Kapitel 4.1. erläutert. „X“ bedeutet: Das Merkmal kann nicht auf die Art angewandt werden.

Merkmal	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	
<i>Perca fluviatilis</i>	0	0	1	0	0	0	2	0	X	0	0	0	4	1	0	1	0	0	2	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	
<i>Rhinomigil corsula</i>	0	1	0	1	2	2	0	1	0	0	1	2	2	0	X	1	1	2	2	0	1	2	0	1	0	2	0	0	0	0	0	1	1	2	1	2	1	0
<i>Atherina boyeri</i>	0	3	3	-	X	X	X	X	X	0	1	3	3	1	0	0	0	2	1	2	1	1	1	3	1	2	1	0	2	0	2	0	1	0	0	0	0	0
<i>Aplocheilichthys lineatus</i>	0	4	2	1	0	2	0	2	1	0	0	2	3	3	2	2	1	2	0	0	X	0	0	4	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1
<i>Oryzias latipes</i>	0	2	2	1	2	3	3	3	2	0	0	0	1	2	3	1	1	1	2	0	1	0	2	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1
<i>Parexocoetus brachypterus</i>	1	X	X	0	2	1	2	2	X	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	X	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1
<i>Dermogenys pussilus</i>	1	X	X	0	0	0	1	4	X	0	0	0	0	1	0	2	0	0	2	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	2	1	2	1	1
<i>Belone belone</i>	1	X	X	1	0	3	0	4	1	1	0	0	2	1	1	2	0	3	2	1	0	1	1	1	1	0	2	1	0	1	2	0	1	2	1	2	1	1
<i>Scorpaenopsis scorpaenoides</i>	1	X	X	1	0	3	0	4	1	1	0	0	2	1	1	2	0	3	0	1	X	1	1	1	1	1	0	2	1	0	1	2	0	1	2	1	2	0

9.5. Abkürzungen

Tabelle 15: Liste der verwendeten Abkürzungen. Für die Terminologie siehe Kapitel 2.10.

Abkürzung	Erklärung
O, 1, 2, 3 oder 4	Bezieht sich auf die Merkmalsausprägungen der kodierten Merkmale (vgl. Kapitel 4.1.)
A1	Externe Sektion des M. adductor mandibulae
A2/3	Interne Sektion des M. adductor mandibulae - wenn in Klammern geschrieben, dann mit Angabe des A2/3-Kopfes
A ω	Intramandibulärer M. adductor mandibulae - nicht mit der intramandibulären Portion der internen Sektion vom M. adductor mandibulae (A2/3) zu verwechseln
A, B, C oder D	Bezeichnet die etwaige Lage der Querschnitte, die in den letzten vier Abbildungen der einzelnen morphologischen Beschreibungen aufgeführt sind
Lig.	Ligament
M.	Musculus
N.	Nervus
N. V	N. trigeminus, der fünfte Hirnnerv
N. VII	N. facialis, der siebente Hirnnerv
Proc.	Processus

10. Erklärung

Hiermit erkläre ich, daß die vorliegende Arbeit nur von mir und ohne unzulässige Hilfsmittel angefertigt wurde. Die aus anderen Arbeiten übernommenen Daten sind unter Angabe der Quellen gekennzeichnet.

Jena, den 5. März 2007

Ingmar Werneburg

11. Verzeichnis der Abbildungen und Tabellen

Abb. 1:	Sonnenstein der Azteken	Seite 7
Abb. 2:	<i>Atherinomorpha</i> sensu Rosen (1964)	Seite 10
Abb. 3:	<i>Atherinomorpha</i> sensu Rosen & Parenti (1981)	Seite 10
Abb. 4:	Beloniformes sensu Lovejoy <i>et al.</i> (2004)	Seite 10
Abb. 5:	Gegenüberstellung der drei Verwandtschaftshypothesen der <i>Atherinomorpha</i> und <i>Beloniformes</i>	Seite 11
Abb. 6:	<i>Oryzias latipes</i> - 3D-Vektorpunkte, Nervensystem	Seite 24
Abb. 7:	<i>Oryzias latipes</i> - 3D-Oberfläche, Nervensystem	Seite 24
Abb. 8:	<i>Oryzias latipes</i> - 3D-Unterkiefer von caudal	Seite 24
Abb. 9:	Terminologie der Muskelverläufe	Seite 27
Abb. 10:	Terminologie der Muskeltypen	Seite 28
Abb. 11:	Nervenverläufe (N. V und N. VII)	Seite 29
Abb. 12:	<i>Perca fluviatilis</i> - Lateralansicht des Kopfes	Seite 31
Abb. 13:	<i>Perca fluviatilis</i> - Präparation 1 - Lateralansicht, Integument und Auge entfernt	Seite 33
Abb. 14:	<i>Perca fluviatilis</i> - Präparation 2 - Lateralansicht, externe Sektion des M. adductor mandibulae (A1) entfernt	Seite 33
Abb. 15:	<i>Perca fluviatilis</i> - Präparation 3 - Lateralansicht, posteriores Suspensorium	Seite 35
Abb. 16:	<i>Perca fluviatilis</i> - Präparation 4 - Medialansicht, Kiefer und Suspensorium	Seite 35
Abb. 17:	<i>Rhinomugil corsula</i> - Lateralansicht des Kopfes	Seite 37
Abb. 18:	<i>Rhinomugil corsula</i> - Präparation 1 - Lateralansicht, Integument entfernt	Seite 38
Abb. 19:	<i>Rhinomugil corsula</i> - Präparation 2 - Lateralansicht, Auge und Lacrimale entfernt	Seite 39
Abb. 20:	<i>Rhinomugil corsula</i> - Präparation 3 - Lateralansicht Suspensorium	Seite 40
Abb. 21:	<i>Rhinomugil corsula</i> - Präparation 4 - Lateralansicht, posteriores Suspensorium, ohne Kiefer-Adduktoren	Seite 41
Abb. 22:	<i>Rhinomugil corsula</i> - Präparation 5 - Medialansicht, Unterkiefer und anteriores Suspensorium	Seite 42
Abb. 23:	<i>Rhinomugil corsula</i> - Querschnitt A	Seite 44
Abb. 24:	<i>Rhinomugil corsula</i> - Querschnitt B	Seite 44
Abb. 25:	<i>Rhinomugil corsula</i> - Querschnitt C	Seite 45
Abb. 26:	<i>Rhinomugil corsula</i> - Querschnitt D	Seite 45
Abb. 27:	<i>Atherina boyeri</i> - Lateralansicht des Kopfes	Seite 47
Abb. 28:	<i>Atherina boyeri</i> - Präparation 1 - Lateralansicht, Integument und Auge entfernt	Seite 48
Abb. 29:	<i>Atherina boyeri</i> - Präparation 2 - Lateralansicht, Kiefer in protrudierter Stellung	Seite 49
Abb. 30:	<i>Atherina boyeri</i> - Präparation 3 - Lateralansicht, posteriores Suspensorium	Seite 50
Abb. 31:	<i>Atherina boyeri</i> - Präparation 4 - Lateralansicht, posteriores Suspensorium ohne Kiefer-Adduktoren	Seite 51
Abb. 32:	<i>Atherina boyeri</i> - Präparation 5 - Medialansicht, Kiefer und Suspensorium	Seite 52
Abb. 33:	<i>Atherina boyeri</i> - Querschnitt A	Seite 54
Abb. 34:	<i>Atherina boyeri</i> - Querschnitt B	Seite 54
Abb. 35:	<i>Atherina boyeri</i> - Querschnitt C	Seite 55
Abb. 36:	<i>Atherina boyeri</i> - Querschnitt D	Seite 55
Abb. 37:	<i>Aplocheilus lineatus</i> - Lateralansicht des Kopfes	Seite 57
Abb. 38:	<i>Aplocheilus lineatus</i> - Präparation 1 - Lateralansicht, Integument und Auge entfernt	Seite 58
Abb. 39:	<i>Aplocheilus lineatus</i> - Präparation 2 - Lateralansicht, Lacrimale und A1 entfernt	Seite 59
Abb. 40:	<i>Aplocheilus lineatus</i> - Präparation 3 - Lateralansicht, posteriores Suspensorium	Seite 60
Abb. 41:	<i>Aplocheilus lineatus</i> - Präparation 4 - Medialansicht, Kiefer und Suspensorium	Seite 61
Abb. 42:	<i>Aplocheilus lineatus</i> - Querschnitt A	Seite 64
Abb. 43:	<i>Aplocheilus lineatus</i> - Querschnitt B	Seite 64
Abb. 44:	<i>Aplocheilus lineatus</i> - Querschnitt C	Seite 65
Abb. 45:	<i>Aplocheilus lineatus</i> - Querschnitt D	Seite 65
Abb. 46:	<i>Oryzias latipes</i> - 3D-Ansicht, Oberfläche	Seite 66
Abb. 47:	<i>Oryzias latipes</i> - Lateralansicht des Kopfes	Seite 66
Abb. 48:	<i>Oryzias latipes</i> - 3D-Ansicht, Kopf frontal	Seite 67
Abb. 49:	<i>Oryzias latipes</i> - Präparation 1 - Lateralansicht, Integument und Auge entfernt	Seite 68
Abb. 50:	<i>Oryzias latipes</i> - 3D-Ansicht, Kopf lateral	Seite 69
Abb. 51:	<i>Oryzias latipes</i> - 3D-Ansicht, Suspensorium	Seite 69
Abb. 52:	<i>Oryzias latipes</i> - Präparation 2 - Lateralansicht, posteriores Suspensorium	Seite 70
Abb. 53:	<i>Oryzias latipes</i> - Präparation 3 - Medialansicht, Kiefer und Suspensorium	Seite 71
Abb. 54:	<i>Oryzias latipes</i> - 3D-Ansicht, Kopf caudal	Seite 72
Abb. 55:	<i>Oryzias latipes</i> - 3D-Ansicht, frontal ins Maul	Seite 72
Abb. 56:	<i>Oryzias latipes</i> - Querschnitt A	Seite 74
Abb. 57:	<i>Oryzias latipes</i> - Querschnitt B	Seite 74
Abb. 58:	<i>Oryzias latipes</i> - Querschnitt C	Seite 75
Abb. 59:	<i>Oryzias latipes</i> - Querschnitt D	Seite 75
Abb. 60:	<i>Paraxocoetus brachypterus</i> - Lateralansicht des Kopfes	Seite 79
Abb. 61:	<i>Paraxocoetus brachypterus</i> - Präparation 1 - Lateralansicht, Integument und Auge entfernt	Seite 80

Abb. 62:	<i>Parexocoetus brachypterus</i> - Präparation 2 - Lateralansicht, Kiefer in protrudierter Stellung	Seite 81
Abb. 63:	<i>Parexocoetus brachypterus</i> - Präparation 3 - Lateralansicht, posteriores Suspensorium	Seite 82
Abb. 64:	<i>Parexocoetus brachypterus</i> - Präparation 4 - Medialansicht, Kiefer und Suspensorium	Seite 84
Abb. 65:	<i>Parexocoetus brachypterus</i> - Querschnitt A	Seite 86
Abb. 66:	<i>Parexocoetus brachypterus</i> - Querschnitt B	Seite 86
Abb. 67:	<i>Parexocoetus brachypterus</i> - Querschnitt C	Seite 87
Abb. 68:	<i>Parexocoetus brachypterus</i> - Querschnitt D	Seite 87
Abb. 69:	<i>Dermogenys pussilus</i> - Lateralansicht des Kopfes	Seite 89
Abb. 70:	<i>Dermogenys pussilus</i> - Präparation 1 - Lateralansicht, Integument und Auge entfernt	Seite 90
Abb. 71:	<i>Dermogenys pussilus</i> - Präparation 2 - Lateralansicht, Suspensorium	Seite 91
Abb. 72:	<i>Dermogenys pussilus</i> - Präparation 3 - Medialansicht, Kiefer und anteriores Suspensorium	Seite 92
Abb. 73:	<i>Dermogenys pussilus</i> - Querschnitt A	Seite 94
Abb. 74:	<i>Dermogenys pussilus</i> - Querschnitt B	Seite 94
Abb. 75:	<i>Dermogenys pussilus</i> - Querschnitt C	Seite 95
Abb. 76:	<i>Dermogenys pussilus</i> - Querschnitt D	Seite 95
Abb. 77:	<i>Belone belone</i> - Lateralansicht des Kopfes	Seite 97
Abb. 78:	<i>Belone belone</i> - Präparation 1 - Lateralansicht, Integument und Auge entfernt	Seite 98
Abb. 79:	<i>Belone belone</i> - Präparation 2 - Lateralansicht, A2/3 entfernt	Seite 100
Abb. 80:	<i>Belone belone</i> - Präparation 3 - Medialansicht Kiefer und Suspensorium	Seite 102
Abb. 81:	<i>Scomberesox saurus</i> - Lateralansicht, Kopf Juvenil-Tier	Seite 104
Abb. 82:	<i>Scomberesox saurus</i> - Lateralansicht, Kopf Adult-Tier	Seite 104
Abb. 83:	<i>Scomberesox saurus</i> - Präparation 1 - Lateralansicht, Integument und Auge entfernt	Seite 105
Abb. 84:	<i>Scomberesox saurus</i> - Präparation 2 - Lateralansicht, posteriorer Kieferbereich, Lacrimale entfernt	Seite 106
Abb. 85:	<i>Scomberesox saurus</i> - Präparation 3 - Lateralansicht, posteriores Suspensorium	Seite 107
Abb. 86:	<i>Scomberesox saurus</i> - Präparation 4 - Medialansicht Kiefer und Suspensorium	Seite 108
Abb. 87:	<i>Scomberesox saurus</i> - Querschnitt A (juvenil)	Seite 110
Abb. 88:	<i>Scomberesox saurus</i> - Querschnitt B (juvenil)	Seite 110
Abb. 89:	<i>Scomberesox saurus</i> - Querschnitt C (juvenil)	Seite 111
Abb. 90:	<i>Scomberesox saurus</i> - Querschnitt D (juvenil)	Seite 111
Abb. 91:	Character Mapping auf die Topologie von Rosen (1964)	Seite 137
Abb. 92:	Character Mapping auf die Topologie von Rosen & Parenti (1981)	Seite 138
Abb. 93:	Character Mapping auf die Topologie von Lovejoy <i>et al.</i> (2004)	Seite 140
Abb. 94:	Autapomorphien für die drei diskutierten Topologien	Seite 144
Abb. 95:	Umriß <i>Perca fluviatilis</i>	Seite 161
Abb. 96:	Umriß <i>Rhinomugil corsula</i>	Seite 161
Abb. 97:	Umriß <i>Atherina boyeri</i>	Seite 161
Abb. 98:	Umriß <i>Aplocheilichthys lineatus</i>	Seite 161
Abb. 99:	Umriß <i>Oryzias latipes</i>	Seite 161
Abb. 100:	Umriß <i>Parexocoetus brachypterus</i>	Seite 161
Abb. 101:	Umriß <i>Dermogenys pussilus</i>	Seite 161
Abb. 102:	Umriß <i>Belone belone</i>	Seite 161
Abb. 103:	Umriß <i>Scomberesox saurus</i>	Seite 161
Abb. 104:	Meßpunkte am Beispiel von <i>Rhinomugil corsula</i>	Seite 162
Abb. 105:	Weltenbaum (Maisstaude) der mittelamerikanischen Maya	Seite 170
Tabelle 1:	<i>Perca fluviatilis</i> - Zusammenfassung Morphologie	Seite 31
Tabelle 2:	<i>Oryzias latipes</i> - Beschreibung des Films der Beilage	Seite 77
Tabelle 3:	Ergebnisse: Merkmaleverteilung Atherinomorpha	Seite 136
Tabelle 4:	Ergebnisse: Merkmaleverteilung Cyprinodonta	Seite 137
Tabelle 5:	Ergebnisse: Merkmaleverteilung Cyprinodontoidei	Seite 138
Tabelle 6:	Ergebnisse: Merkmaleverteilung Beloniformes	Seite 139
Tabelle 7:	Ergebnisse: Merkmaleverteilung Exocoetoidei	Seite 139
Tabelle 8:	Ergebnisse: Merkmaleverteilung Zenarchopteridae + „Belonidae“	Seite 140
Tabelle 9:	Ergebnisse: Merkmaleverteilung Exocoetoidea	Seite 141
Tabelle 10:	Ergebnisse: Merkmaleverteilung Scomberesocoida	Seite 141
Tabelle 11:	Artennachweis	Seite 160
Tabelle 12:	Umrißzeichnungen der präparierten Fischarten	Seite 161
Tabelle 13:	Meßstrecken der präparierten Fischarten	Seite 162
Tabelle 14:	Liste der kodierten Merkmalszustände	Seite 163
Tabelle 15:	Liste der verwendeten Abkürzungen	Seite 164
Tabelle 16:	Dateiauflistung der beigelegten CD-Rom	Seite 168

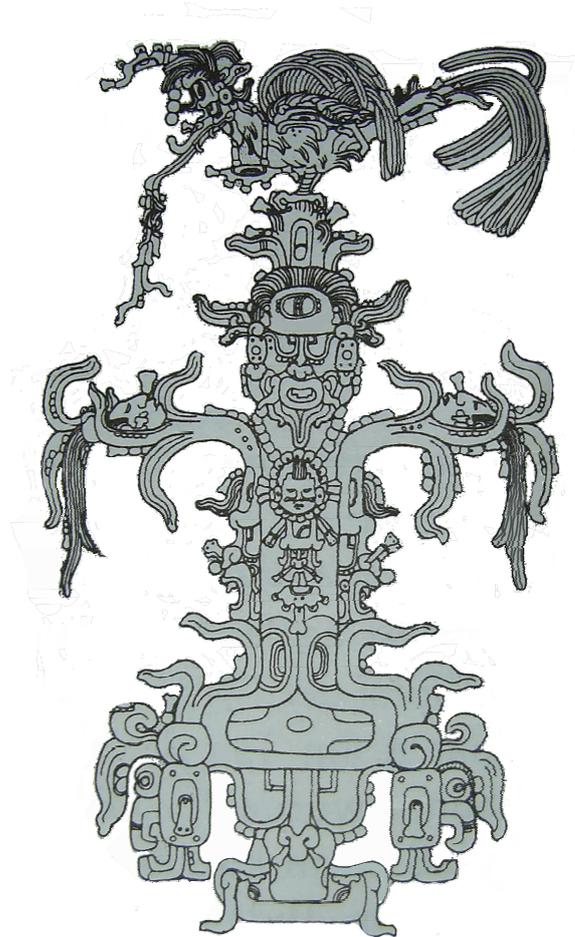
12. Beilage

Der vorliegenden Arbeit ist eine CD-Rom beigelegt. Sie befindet sich in einem Plastikkuvert, das auf der Innenseite des Einbandes befestigt wurde. Erläuterungen zur Beilage sind unter Kapitel „2.7. Zur 3D-Rekonstruktion und Beilage“ und unter Kapitel „3.5. *Oryzias latipes* (Beloniformes, Adrianichthyidae)“ zu finden. Die Auflistung der Dateien befindet sich in Tabelle 16.

Tabelle 16: Auf der beigelegten CD-Rom enthaltene Dateien mit Name und Format.

Name der Datei	Format
Animation - <i>Oryzias latipes</i>	mov
Video 1 - <i>Oryzias latipes</i> - alle Elemente	avi
Video 2 - <i>Oryzias latipes</i> - Knochen, Bänder, Knorpel, Muskeln, Nervensystem	avi
Video 3 - <i>Oryzias latipes</i> - Knochen, Bänder, Knorpel, Muskeln	avi
Video 4 - <i>Oryzias latipes</i> - Knochen, Bänder Knorpel	avi
Video 5 - <i>Oryzias latipes</i> - Muskeln	avi
Werneburg, I (2007) - Vergleichende Morphologie der Kiefermuskulatur der Beloniformes (Teleostei, Atherinomorpha)	pdf

Abbildung 105: auf der Rückseite der Arbeit (nach Schele & Freidel, 1999); Der Weltenbaum (Maisstaude) der mittelamerikanischen Maya aus dem Tempel des Blattkreuzes (Templo de la Cruz Foliada) in Palenqué / Mexiko, Darstellung etwa um 690 n. Chr. (Maya-Kultur: 500 v. Chr. - etwa 1550 n. Chr.); Gedicht auf der Rückseite: von Ingmar Werneburg



Lichtere Tage

... und der gefiederte Fisch, er schnellt aus der finsternen Flut
Froh seiner Sonne entgegen. Hell glänzt sein grünendes Kleid,
Da es die Lüfte beißend zerreißt. Und so küßt er zuletzt
Schneidend das goldne Gestirn. Den beiden Gespielen entquillt
Perlend von Lippen das Blut, das sich eint als zitternder Tropf.
Brüllend der Jaguar fordert mit zuckender Zunge den Saft.

Tanzend da sinkt der purpurne Tropfen hinab und er legt
Still sich auf lechzenden Zahn - bald erfaßt von der wirbelnden Zunge. -
Aber dem Maul des Gefleckten entspringt da ein wuchernder Sproß,
Reckende Ranken verbreiten ihr Grün über's Land. Und der *Mais*
Steht mit brechendem Kolben: Daraus lacht das Menschengesicht:
„Fliegender Freund, setzt herab dich, mit mir zu erfinden das Wort!“