(Aus dem Zoologischen Institut der Universität München und der Zoologischen Station Neapel.)

ANATOMISCHE UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE SEITEN-KANÄLE DER SARDINE (CLUPEA PILCHARDUS WALB.).

Von

Theodor A. Wohlfahrt.

Mit 15 Textabbildungen (17 Einzelbildern).

(Eingegangen am 28. Mai 1937.)

Inhaltsübersicht. Seite
Einleitung und Historisches
Material und Technik
Das Dermatocranium
Knochen der Schädelkapsel
Knochen des Kiefer-Kiemengebietes
Knochen aus dem Bereich des Schultergürtels und Schuppen 390
Die Seitenkanäle und ihre Sinnesorgane
Der Recessus lateralis
Der Opercularkanal
Der Lateralkanal
Der Occipitalkanal
Der Praeoperculo-Mandibularkanal
Der Infraorbitalkanal
Der Supraorbitalkanal
Der accessorische Temporalkanal
Das supratemporale System
Die Ethmoidalkommissur
Die Innervation der Kanalorgane
Histologische Anmerkungen
Ergebnisse
Zusammenfassung
Schriftenverzeichnis 410

Einleitung und Historisches.

Als bezeichnendes Sinnesorgan für das Leben im Wasser finden wir bei Fischen und Amphibien die Seitenlinie. Sie kann aus mehr oder weniger frei in der Haut liegenden Sinnesorganen oder aus eingesenkten Kanälen bestehen, immer befindet sie sich am Kopf und besonders auffallend an den Seiten des Rumpfes. Nach Dykgraaf (8) dient sie als Ferntastsinn, ihre Organe werden von schwachen Strömungs- und Druckreizen erregt, die bei der Bewegung und Annäherung fester Körper entstehen. Demnach wäre anzunehmen, daß gute Schwimmer ein besonders ausgeprägtes Seitenliniensystem besitzen. Während die Kopfkanäle aller Formen verhältnismäßig einheitlich entwickelt sind (4), treffen wir in der Ausbildung der eigentlichen Seitenlinie am Rumpf

eine sehr große Verschiedenheit an. Es ist nun eigenartig, daß gerade die Heringsfische, die doch vorzügliche Schwimmer sind, nach der Literatur kein Seitenliniensystem haben (BOEKE, 4), während nach Plate (19) bei Clupeiden Kopfkanäle vorhanden sein sollen. Im Zusammenhang mit anderen Untersuchungen (Wohlfahrt, 35) hat sich aber gezeigt, daß bei der Sardine ein äußerst verwickeltes Kanalsystem am Kopf vorhanden ist, wodurch die vorliegende Arbeit angeregt wurde.

Entgegen den vorsichtigen Äußerungen aus neuerer Zeit wurden die Kopfkanäle der Clupeiden schon seit langem gelegentlich beachtet und darauf hingewiesen, aber sie wurden nie genauer bearbeitet. Schon 1838 ging Breschet (5) kurz auf ihre Verteilung ein. Bei seinen Untersuchungen über das Labvrinth der Fische stieß er bei Clupea alosa auf den Recessus lateralis des Schädels und die von ihm ausgehenden Seitenkanäle, welche er als sekretorische, schleimbergende Kanäle beschreibt, wie man sie am Kopf vieler Fische finde. Nach seiner Schilderung sieht man am Kiemendeckel ein System von verzweigten Gängen, die sich zu einem einzigen Gang über dem Kiemendeckel vereinigen, welcher in eine seitliche Erweiterung im Schädel führt. Zwei andere Systeme verzweigter Kanäle, von denen der eine nach der vorderen Kopfhälfte und der andere nach dem Körper des Fisches geht, kommen durch den vorderen und hinteren Zuführungsgang. Die hierfür gegebene Abbildung verdient besonders erwähnt zu werden, da sie von allen früheren Arbeiten als einzige die Verhältnisse einigermaßen richtig wiedergibt. Breschet war der Meinung, die Trennungsmembran zwischen dem Recessus lateralis und dem perilymphatischen Raum (35) diene zur Übertragung von Schwingungen, welche den "exkretorischen Apparat" von außen her treffen, nach dem Gehörorgan.

Als nächste beschreiben Heckel und Knee (1858, 11) die Kopfkanäle der Alse als eine Unzahl dendritisch verästelter Röhrchen, die sich in der Fetthaut ausbreiten, welche Kiemendeckel und Wangen bedeckt, und die sich weiter nach oben am Scheitel und am Suborbitalring in die Knochensubstanz einsenken und vor allem am Operculum in einer tiefen Rinne verlaufen. Besonders wichtig ist ihre Darstellung von der Beschuppung der Schwanzflosse, welche abgesehen von einer Bemerkung Plates (19) die einzige Beobachtung von seitenkanalartigen Bildungen außerhalb der Kopfdecke bei Clupeiden darstellt. "Ihre mittleren Strahlen sind bis nahe zu ihrer Spitze von größeren Schuppen bedeckt, von denen die eine dem oberen, die andere dem unteren Lappen angehörige schmal, verlängert und an der Oberfläche selbst wieder von 3-4 kleineren Schuppen bedeckt ist. Jede dieser langen Schuppen sitzt mit einem Stiel in der Haut fest und mahnt in der Struktur an einen Insektenflügel oder mehr noch an ein Dicotyledonenblatt. Wie bei letzterem setzt sich der Stiel als Hauptrippe der Länge nach durch die Mitte der Schuppe fort und sendet beiderseits zahlreiche Nebenäste ab, die sich auf der Fläche der Schuppe ausbreiten. Die Mitte der Schwanzflosse halten zwei kürzere Schuppen besetzt, auf denen ebenfalls sich feine Kanäle verzweigen." Leider fehlen sorgfältigere Abbildungen. Smitt (1895, 29) kennt ebenfalls die umfangreiche Entwicklung des Seitenliniensystems in der Fetthaut der Clupeiden, dagegen stellt er das Fehlen einer eigentlichen Seitenlinie am Körper fest. Allein bei Clupea harengus sollen mitunter die ersten 3-5 Schuppen einer Reihe in der gewöhnlichen Weise durchbrochen sein, seine Kopfkanäle sind jedoch weniger ausgeprägt als diejenigen der Alsen. Bei Clupea pilchardus granulieren die Poren förmlich die obere Fläche des Kopfes. Engraulis encrasicholus hat ebenfalls ein verzweigtes Kopfkanalsystem. Im selben Jahr fordert Leydig in einer zusammenfassenden Schrift über Integument und Hautsinnesorgane der Knochenfische (1895, 14) eine genaue Untersuchung der Heringseitenlinie unter Hinweis auf die Abbildung Brechets, doch scheint er den Text dieser Arbeit nicht sehr genau gekannt zu haben, denn er findet darin keine

Bezugnahme auf diese Abbildung. Über die Alse kann er nicht aus eigener Anschauung berichten und verweist deshalb auf die Ausführungen von Heckel und Kner. Nach Bashford Dean (7) hat Ryder (28) eine kurze Mitteilung über die Seitenlinienorgane und die Kopfdecke der Alse gemacht, die mir nicht zugänglich geworden ist. Kyle und Ehrenbaum (1927, 13) erklären die weitgehende Rückbildung der Seitenlinie bei den Clupeiden aus der Entstehung der Schwimmblasen-Labyrinthverbindung, welche dem austretenden Nervus lateralis den Weg verlegt haben soll.

Eine allgemeine Zusammenfassung über die Seitenlinie hat Boeke (1934, 4) gegeben, die zugeordneten Schleimkanalknochen an der Schädeloberfläche wurden zuletzt von Holmgren und Stensiö (1936, 12) zusammenfassend bearbeitet, nachdem sie früher unter anderem auch für einige Clupeiden von Ridewood (26, 27) und Allis (2) beschrieben worden waren.

Material und Methoden.

Als Material dienten erwachsene Sardinen (Clupea pilchardus Walb. bzw. Sardina pilchardus sardina Regan, 25) von 10—12 cm Länge (Schnauzenspitze bis Schwanzwurzel) aus der Umgebung des Golfes von Neapel, die entweder frisch zur Untersuchung kamen oder in Formol 10% oder Alkohol 70% fixiert waren.

Zur Präparation der Schädelkapsel sowie des Dermatocranium wurden die Köpfe frischer oder bis zur Verarbeitung in Kochsalz konservierter Tiere mehrmals in kochendes Wasser getaucht und dann zum Teil unter der binokularen Lupe die Weichteile sorgfältig abgelöst (34). Die einzelnen Knochenstücke wurden in situ gezeichnet, darauf einzeln in Ammoniakwasser völlig sauber mazeriert, in destilliertem Wasser genauer untersucht und in Alkohol aufgehoben. Die Schädelkapseln wurden nach der Präparation gebleicht, entfettet und trocken aufbewahrt. Ergänzende Untersuchungen über den Verlauf tiefer liegender Kanäle und Artikulationen wurden an Alkoholmaterial angestellt. Sehr schwierig war die genaue Feststellung der Lage und Zahl der in Frage stehenden Schuppen, da die Schuppen der Sardine leicht ausfallen. Sie wurden an besonders sorgfältig konservierten Alkoholtieren unter der Lupe an verschiedenen Exemplaren in bestimmter Richtung einzeln abgelöst und nach Säuberung trocken zwischen Objektträger und Deckglas aufbewahrt.

Eine besondere Frage ist das Sichtbarmachen der Seitenlinienverzweigungen. Das Schnittpräparat kann hier wegen der großen Menge der jeweils angeschnittenen Kanäle nur zur Ergänzung und Einzeluntersuchung herangezogen werden, am frischen Tier ist die Kopfdecke aber völlig durchsichtig, so daß es unmöglich ist, die Seitenlinie zu verfolgen. Ein gutes Bild der oberflächlichen Poren gibt Einlegen in 1% Chromsäure, von wo das Objekt nach einiger Zeit in Formol 10% übergeführt wurde. Hierbei wird aber die Kopfdecke so trüb, daß man die Kanälchen nicht in die Tiefe verfolgen kann. Bei Alkoholfixierung findet keine so starke Trübung statt, umgekehrt bleibt hier meist die obere Schicht zu durchsichtig, so daß man wohl die tieferen Kanäle infolge des durchschimmernden Guanins deutlich sieht, aber ihre Verästelungen zweiten und dritten Grades nicht mehr feststellen kann. Deshalb wurde die früher beschriebene Kapillarinjektion (34) angewendet und an frischen Köpfen jedesmal von einem anderen Hauptkanal aus in fließendem Wasser so lange verdünnte schwarze Tusche zugeführt, bis aus sämtlichen Poren Tuschewolken abzogen, dann der Kopf schnell aus dem Wasser genommen, in Alkohol 70% fixiert, in steigendem Alkohol entwässert und in Terpineol aufgehellt. Als Nachteil stellte sich heraus, daß die Tusche häufig auf dem Wege vom Wasser zum Alkohol wieder herausdiffundierte, außerdem waren die Kanäle häufig durch Gerinnsel verstopft, so daß immer nur zufällige Injektionen bestimmter Gebiete gelangen, die nichtinjizierten wurden aber im Terpineol wieder durchsichtig und später übersehen. Injektionen an ausgewaschenem Formolmaterial lieferten ebenfalls nur Teilbilder und versagten vollends bei den dorsalen Kanälen infolge der Pigmentierung des Fisches. Deshalb schien es zweckmäßig, die Köpfe vorher zu bleichen. In der Folge dieser Behandlung ergab sich eine ausgezeichnete Darstellungsweise für Seitenkanäle einschließlich ihrer feinsten Verzweigungen.

Formolfixierte Köpfe werden unausgewaschen in 1—2% Wasserstoffsuperoxyd so lange gebleicht, bis das Pigment einen hellbraunen Ton annimmt. Während dieser Zeit hat sich das ganze Seitenkanalsystem infolge der Zersetzungen im Wasserstoffsuperoxyd mit Gasblasen gefüllt. Die so vorbereiteten Köpfe werden einige Stunden kräftig evakuiert, dabei werden mit dem Ausperlen der Gasfüllung alle verstopfenden Teilchen mit hinausgetrieben. Anschließend erfolgt Überführung in 1—2% Formol. Alle Gasblasen, die sich weiterhin bilden, werden erneut evakuiert.



Abb. 1. Clupea pilchardus. Kopf gebleicht und mit verdünnter Tusche injiziert, 3mal vergr.
Beschreibung im Text.

Nach einigen Tagen ist der Kopf völlig farblos geworden. Nun wird er zur Untersuchung aus der Flüssigkeit genommen und an der Luft einige Tropfen verdünnte Tusche darauf geträufelt. Infolge der Kapillaranziehung der Poren sowie des Konzentrationsunterschiedes gegen die Flüssigkeit in den Kanälen wird die Tusche sofort vom Seitenkanalsystem aufgesogen, welches sich so von selbst injiziert. Überflüssige Tusche an der Oberfläche des Kopfes wird mit destilliertem Wasser abgewaschen. Diese Art der Darstellung (Abb. 1) ist sehr dauerhaft und kann jederzeit weiter ergänzt und verbessert werden. Die injizierten Köpfe werden zweckmäßig in Formol 1—2% aufbewahrt. Zur Untersuchung des supratemporalen Systems wurde ein gebleichter Kopf mediansagittal halbiert, das Gehirn entfernt und nun die Kopfdecke von innen durch das Foramen temporale injiziert.

Sobald die Verteilung der Seitenkanäle geklärt war, wurden frisch in Formol 10% fixierte Köpfe sehr aufschlußreich, die noch einige Wochen in Formol 2% aufbewahrt worden waren. Bei ihnen ist die Kopfdecke so durchsichtig, daß die Sinnesknospen in verschiedenen Kanälen deutlich sichtbar sind (Abb. 8), aber doch gleichmäßig schwach getrübt, so daß man mit etwas Übung ein eindrucksvolles Bild auch von den Seitenkanälen und ihren Verzweigungen erhält.

Aus technischen Gründen wurde bei allen diesen Untersuchungen die rechte Kopfseite bevorzugt.

Zur Ergänzung der Totalpräparate sowie zur genaueren Untersuchung der Kanalorgane und ihrer Innervation wurde ein formolfixierter Sardinenkopf durch den ganzen Bereich der Seitenkanalverzweigungen nach vorhergegangener Entkalkung in salpetersauerem Alkohol (35) in Celloidin mit Härtung in alkohol- und wasserfreiem Chloroform in eine lückenlose Serie von 50 μ dicken Transversalschnitten zerlegt, mit Hämatein-Ide und Erythrosin gefärbt und jeder Schnitt nach Lietnik aufgehellt. Nebenbei wurden früher hergestellte Schnittserien (35) herangezogen.

Das Dermatocranium.

Eine Darstellung der verzweigten Seitenkanäle am Kopf der Sardine setzt genaue Kenntnis der knöchernen Außenflächen des Schädels voraus (Dermatocranium, Marinelli, 16). Da sich die Deckknochen am Kopf der Fische vielfach in Anlehnung an Seitenkanäle entwickeln (2, 17), wird allgemein zwischen Knochen unterschieden, die in Beziehung zum Seitensystem stehen und solchen, die keine Beziehungen dazu aufweisen (12). Die ersteren sogenannten Schleimkanalknochen bilden Hüllen und Röhren um die Hauptkanäle aus, sie wurden für Alosa sapidissima von Allis (2) abgebildet. Bei Betrachtung des Sardinenkopfes zeigt sich aber, daß die Seitenlinie mit ihren Verzweigungen beinahe seine ganze Oberfläche bedeckt und teilweise in engster Beziehung zur Oberflächengestaltung der Schädelknochen steht. Deshalb erscheint es an dieser Stelle zweckmäßiger, die Bestandteile des Dermatocranium der Lage nach anzusehen und zwischen Knochen, die fest mit der Schädelkapsel verwachsen sind, Knochen des Kiefer-Kiemengebietes sowie Knochen des Schultergürtels zu unterscheiden.

Knochen der Schädelkapsel (Abb. 2, 3).

Die größten und zugleich für die Ausbreitung der Seitenlinie wichtigsten Knochen am Schädeldach sind die paarig vorhandenen Frontalia. Das Frontale jeder Seite läuft nach vorn spitz aus und zeigt zwei nach oben gerichtete Lamellen, zwischen denen eine Öffnung in einen im Knochen verlaufenden Kanal führt, welcher den Supraorbitalast der Seitenlinie enthält und ihn nach vorn zum Nasale weitergibt. Rückwärts weist der Kanal eine weitere Öffnung nach dem flachen und etwas eingesenkten Schädeldach auf, von dort wendet er sich nach hinten unten und erreicht das anschließende Sphen- und Pteroticum. Das hintere Ende des Frontale ist flach verbreitert und mit Wülsten und Rinnen versehen, die zur Aufnahme von Seitenlinienästen dienen. Dort schließt sich das Parietale und in der Mitte das obere Ende des Supraoccipitale an, die miteinander bis zum Supraoccipitalkamm eine tiefe Knochenrinne bilden, welche in Zusammenhang mit den Vertiefungen des seitlichen Frontale steht und ebenfalls einen Seitenkanal enthält. Nach hinten außen ist dem Parietale eine kurze, gebogene Knochenröhre aufgesetzt, durch welche der Occipitalkanal der Seitenlinie verläuft, doch ist dieser Bestandteil sicher ein mit dem Parietale verwachsenes Extrascapulare (2, 12). Nach seitlich unten schließt sich dem Parietale das Pteroticum an, dessen Seitenlinienanteil nach Holmgren-Stensiö (12) bei Fischen allgemein als Deckknochenkomponente aufzufassen ist (Supratemporo-Intertemporale). Die Verbindung nach vorn wird zum

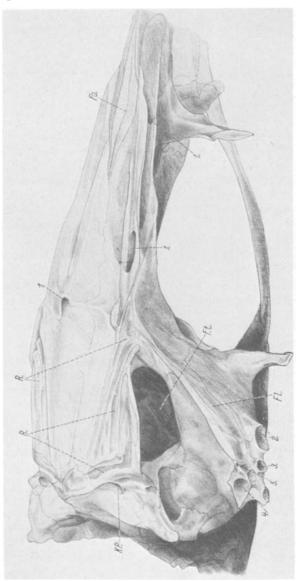
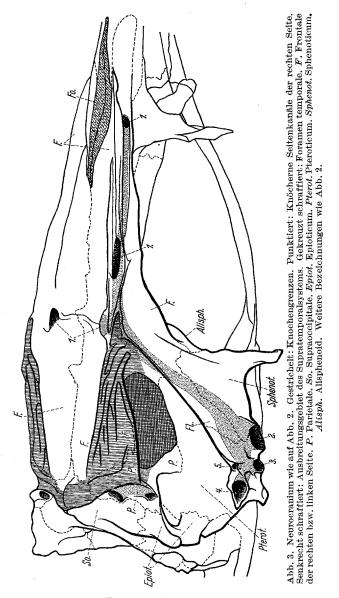


Abb. 2. Neurocranium von rechts und schräg seitlich oben. F. t. Foramen temporale. R. Knochenrinnen für die Zweige des Supratemporalsystems. KP. Knochenkanal auf dem Parietale (für den Occipitalkanal). Fl. Seitenflügel des Frontale. Fo. Knorpelige Fontanelle. Zahlen: Öffnungen zum Austritt der Seitenkanäle. 1. Supraorbitalkanal. 2. Infraorbitalkanal. 3. Praeopercularkanal. 4. Occipital., Lateral- und Opercularkanal.

Teil durch den seitlichen Flügel des Frontale (35) und außerdem durch das Sphenoticum (Autosphenoticum, 12) hergestellt. Zwischen Frontale, Parietale und Pteroticum befindet sich eine große Öffnung im Schädel, das Foramen temporale.

Im Pteroticum liegen drei Öffnungen für austretende Seitenlinienäste, eine vierte wird nach vorn zu von Pter- und Sphenoticum gemeinsam



umschlossen. Alle diese Öffnungen vereinigen sich innen mit dem vom Frontale herunterkommenden Knochenkanal zu dem geräumigen Recessus lateralis (31, 35), einem seitlichen Hohlraum, welcher mit der eigent-

lichen Schädelhöhle nur durch eine weite Öffnung zwischen Pteroticum und Prooticum in Verbindung steht. Er liegt größtenteils im Pteroticum, seine Vorderwand wird vom Sphenoticum gebildet, vorn medial ist an seinem Boden auch das Prooticum beteiligt (35).

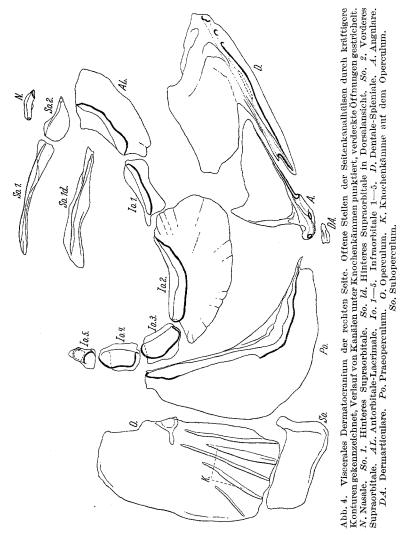
Vorn schließt sich an die Frontalia nach einer knorpeligen Fontanelle das Mesethmoid an, nach Holmgren-Stensiö (12) bei Clupeiden ein Komplexknochen, dessen Hautkomponente phylogenetisch in Beziehung zur Ethmoidalkommissur der Seitenlinie entstanden sein soll. Bei der Sardine ist keine tiefgreifende Beziehung zum Seitenliniensystem zu erkennen, obgleich sich darüber in der Haut ein Kanalstück befindet, das als Rest einer Ethmoidalkommissur angesehen werden darf (Abb. 10, 11). Zuletzt ist an dieser Stelle das Nasale zu erwähnen, das zwar nicht fest mit dem Schädel verwachsen ist, aber doch zu den Verknöcherungen des supraorbitalen Kanales gehört. Es soll bei Clupea alosa fehlen (12), ist aber bei der Sardine vorhanden und übernimmt nach vorn vom Frontale den Supraorbitalkanal der Seitenlinie. Es ist ein kleiner, gebogener, röhrenförmiger Knochen und enthält keine Poren wie bei anderen Fischen, nur eine vordere und hintere Öffnung (Abb. 4).

Knochen des Kiefer-Kiemengebietes (Abb. 4).

An die erste seitlich hinter der Orbita liegende Öffnung, die vom Sphen- und Pteroticum gemeinsam gebildet wird, schließen sich die Infraorbitalknochen an, welche vorn zwischen Auge und Nase umbiegen, sich wieder zurückwenden und in zwei Supraorbitalia fortsetzen. Das hintere Supraorbitale ist ein langer, gebogener Knochen mit einem nach oben stehenden Kamm und einer medial daran anschließenden Rinne, der völlig von Seitenkanälen bedeckt ist. Das vordere Supraorbitale legt sich schalenförmig von unten an die Nasenhöhle und hat keinerlei Rinnen oder Röhren ausgebildet, obwohl auf ihm ein Kanalorgan liegt. Ihm folgt nach unten ein großes Antorbitale-Lacrimale, daran schließen sich die in der Form etwas verschiedenen 5 Infraorbitalia, von denen das vorderste länglich und kleiner und das nächstfolgende flach und sehr groß ist, während die 3 weiter rückwärts liegenden wieder kleiner werden. Antorbitale und Infraorbitalia tragen eine nach unten offene Knochenscheide zur Aufnahme des infraorbitalen Seitenlinienkanales. Nur beim letzten Infraorbitale unmittelbar am Recessus lateralis schließt sich diese Rinne zu einem kurzen Rohr, das in der Richtung nach dem Auge eine Öffnung zum Austritt eines Seitenlinienastes aufweist.

Suprapraeopercularia sind bei der Sardine nicht vorhanden, so daß hinter und unterhalb des 2.—4. Infraorbitale allein das große Praeoperculum folgt. Seine Gestalt ist sichelförmig, wobei sich an der inneren Krümmung ein nach unten verlaufender, geschlossener Knochenkanal für den Praeopercularast der Seitenlinie befindet. Er zeigt keine Poren, dagegen ist seine obere Öffnung sehr weit und hülsenförmig ausgezogen.

Seine untere Öffnung mündet in eine unten offene Rinne, die nach vorn unten führt, wo sie in eine stabförmige Verlängerung ausläuft, die in der Richtung des Unterkiefergelenkes zeigt.



Der Unterkiefer besteht in seinen dem Seitenkanal zugehörenden Teilen aus dem Angulare, dem sich nach unten ein kleines Dermarticulare anlegt, sowie aus dem großen Dentale-Spleniale. Das Angulare trägt an seinem vordersten Ende eine Öffnung, mit der es den Mandibularkanal vom Praeoperculum übernimmt und in einer Röhre nach dem Dentale-Spleniale weiterführt. In der Mitte befindet sich eine weitere

Öffnung nach unten in eine Rinne, der sich nach oben eine weitere Rinne anschließt, welche ihre Fortsetzung auf dem Spleniale findet. Zwischen Angulare und Dentale-Spleniale bleibt eine längsovale Öffnung frei, während das Spleniale vorn kurz hintereinander 3 Poren und außerdem eine langgestreckte Öffnung in die schon erwähnte nach unten geöffnete Rinne zum Austritt von Seitenlinienästen besitzt.

Rückwärts folgt auf das Praeoperculum das Operculum und Suboperculum, auf denen sich sekundär reiche Seitenlinienverästelungen

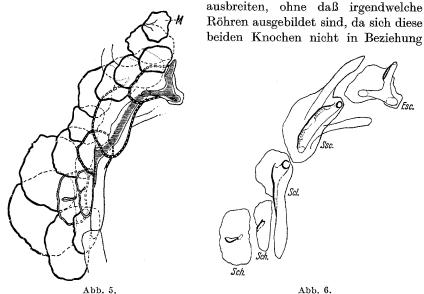


Abb. 5. Deckknochen des Schultergürtels und von Seitenkanälen bedeckte Körperschuppen der rechten Seite in situ (halbschematisch). Abwechselnd schwarzweiße Umrisse: In die Haut eingelagerte schuppenartige Flächen der Deckknochen des Schultergürtels, vgl. Abb. 6. Doppelte Umrisse: Die beiden Schuppen des Lateralkanales, auf denen sich Seitenorgane befinden. Kräftige schwarze Umrisse: Schuppen mit Verzweigungen ersten und zweiten Grades. Unterbrochene Linien: Umrisse der Schuppen an Stellen, wo sie von anderen bedeckt sind. Schraffiert: Knöchenn Seitenkanäle. M. Erste mittlere Rückenschuppe. Abb. 6. An der Umhülung von Seitenkanälen beteiligte Deckknochen des Schultergürtels und Körperschuppen der rechten Seite im selben Maßstab wie Abb. 4. Esc. Extrascapulare. Sec. Suprascapulare. Sec. Suprascapulare. Sec. Schuppen. Weitere Einzelheiten wie Abb. 4.

zu Seitenkanälen entwickeln (26). Das Operculum zeigt in seiner vorderen unteren Hälfte eine senkrechte Streifung infolge von Rinnen, die durch Knochengrate voneinander getrennt sind. Sie werden schon von Smitt (29) erwähnt und gewinnen auf die Verteilung der Seitenlinienäste Einfluß. Das Interoperculum hat keinerlei Beziehung zur Seitenlinie.

Knochen aus dem Bereich des Schultergürtels und Schuppen (Abb. 5, 6). Nach hinten schließt sich an das Cranium der Schultergürtel an, in dessen oberflächlichen Deckknochen die Seitenlinie nach hinten verläuft. Zunächst sind dem Schädel die Extrascapularia aufgelagert, von denen das eine äußere mit dem von allen Autoren beschriebenen V-förmigen Kanal die hintere Öffnung des Pteroticum mit der unteren Öffnung des Kanales verbindet, der dem Parietale aufgesetzt ist. Daß in diesem Kanalstück sicher ein weiteres Extrascapulare mit dem Parietale verschmolzen ist, wurde schon erwähnt. Das freie Extrascapulare bedeckt mit seinem Hinterende das Suprascapulare, dessen Knochenkanal nach hinten drei weite Öffnungen besitzt, durch welche die Seitenlinienverzweigungen die Schuppen erreichen können. Weiter unten schließt sich das Supraclaviculare an. Es enthält auch einen kurzen Knochenkanal, der sich weit trichterförmig nach hinten unten öffnet.

Auf die Reihe der Deckknochen des Schultergürtels folgen rückwärts die Schuppen des Körpers, die in der ersten und teilweise zweiten und dritten Reihe von den Ästen der Seitenlinie bedeckt werden. Während Smitt bei Clupea harengus mitunter die ersten 3-5 Schuppen in einer Reihe in der gewöhnlichen Weise durchbohrt sah (29), sind bei pilchardus nur die ersten beiden Schuppen, die unmittelbar an die Einbuchtung des Supraclaviculare anschließen, regelmäßig von der Seitenlinie beeinflußt. Jede von ihnen trägt eine Knochenscheide, die nach hinten bzw. unten in der Art geöffnet ist, wie es die Infraorbitalia zeigen. Die andern Schuppen lassen keinerlei Veränderung erkennen, sie liegen mit ihrer Wurzel teils über und teils unter den schuppenförmigen Verbreiterungen der Schultergürtelknochen, welche Smitt deshalb als besonders ursprünglich ansieht (29). Ohne die beiden besonders beschriebenen waren es bei den untersuchten Sardinen 11 Schuppen von sehr verschiedener Größe. jederseits von unten nach oben gezählt, auf denen sich die Seitenlinie ausbreitet, dazu kommt noch die kleine mittlere Rückenschuppe, die einen sehr deutlichen mittleren Grat aufweist, der nach hinten in eine Spitze ausläuft.

Die Seitenkanäle und ihre Sinnesorgane.

Eine allgemeine Betrachtung der Seitenlinie der Sardine zeigt, daß sie an den Seiten des Rumpfes fehlt, was von den meisten früheren Autoren festgestellt wurde, daß sie aber in hervorragender Ausbildung am Kopf sowie auf den ersten Körperschuppen vorhanden ist. Hier verteilt sie sich mit einer Unzahl dendritisch verästelter Röhrchen, die auf etwas erhöhten Poren ausmünden, so daß die ganze Oberfläche des Kopfes fein granuliert erscheint (Abb. 7). Auf Flachschnitten erweckt die Kopfdecke den Eindruck einer Siebplatte. Genaueres Verfolgen der Nebenröhrchen nach innen ergibt, daß die Hauptseitenkanäle Verzweigungen aussenden, die sich wiederum in Äste zweiten Grades und häufig noch weiter aufspalten. Dieser zunächst regellos erscheinenden Verteilung liegt offensichtlich der Plan zugrunde, jedem Hauptkanal der Seitenlinie einen möglichst weitgehenden Anteil an derjenigen Fläche des

Kopfes zukommen zu lassen, an der er sich auf Grund seiner Entwicklung befindet (Abb. 9). Völlig frei von Seitenlinienverzweigungen sind nur das Praemaxillare, Maxillare und Interoperculum sowie die tiefer liegenden Knochen des Kiemengebietes und des Schultergürtels.

Die Sinnesorgane befinden sich wie immer nur in den zum Teil sehr geräumigen Hauptkanälen. Sie sind auffallend groß und meist durch

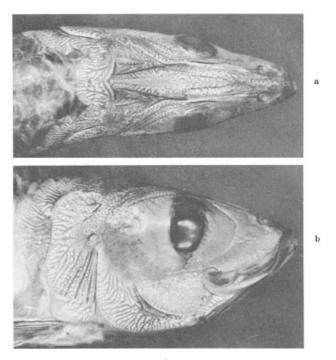
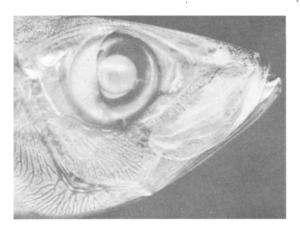


Abb. 7. Kopf einer mit Chromsäure 1 % behandelten Sardine. a von oben, b von der rechten Seite.

Knochenrinnen oder Hülsen geschützt. Der ursprüngliche Zustand, daß zwischen je zwei Organen ein Ausführgang zur Hautoberfläche führt, ist mit der umfangreichen Weiterbildung verwischt worden, ebenso ist die für Kopfkanäle oft so bezeichnende Knochenpanzerung nicht in so weitgehendem Maße vorhanden, wie bei vielen anderen Fischen, einige Organe liegen sogar ohne Knochenschutz in Hautkanälen und haben durch benachbarte Nebenröhrchen unmittelbar Verbindung nach außen. Die Zahl von jederseits 42 Organen scheint für das gesamte Seitenkanalsystem der Sardine die Regel zu sein. Die Größe der einzelnen Organe ist nicht immer ganz konstant. Häufig sind die in der glashellen Kopfdecke liegenden Organe durch einen besonderen Pigmentmantel abgeschirmt, der auffallend ihre Lage verrät, auch sonst sind sie wegen

ihrer Größe gut sichtbar und der Präparation verhältnismäßig leicht zugänglich (Abb. 8).

Die Abzweigungen ersten und zweiten Grades liegen zusammen mit nicht in Knochen eingebetteten Hauptkanälen in der sogenannten



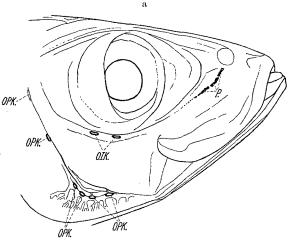


Abb. 8a und b. Vordere Hälfte des Kopfes einer in Formol 10 % fixierten Sardine, 3mal vergr. Die dunkeln Punkte an der Stirn des Fisches sind Melanophoren im Corium. OPK. Organe des Praeopercularkanales, zum Teil mit hinzutretenden Nerven. OIK. Organe des Infraorbitalkanales. P. Pigmentanhäufung an Organen des vorderen Infraorbitalkanales.

Fetthaut des Kopfes, über die noch ausführlich zu berichten sein wird. Hier zeigt sich wie in der ganzen Ausbildung der Verästelung eine sehr große Variabilität, so daß selbst linke und rechte Seite am selben Tier beinahe immer verschieden ausgebildet sind. Während die Hauptkanäle stets denselben Verlauf zeigen, ist bei den Verzweigungen

ersten Grades nur noch Richtung und Ausdehnungsfeld einigermaßen gleichbleibend. Die feineren Verzweigungen begeben sich in beliebiger Zahl nach der Hautoberfläche, um dort in den erwähnten Poren auszumünden, welche einen Durchmesser von $400-700\,\mu$ haben und stets kreisrund sind. Bei der Ausmündung wird eine bestimmte Richtung entgegen anderen Beobachtungen (18, 20) von den Endkanälchen nicht bevorzugt. Mitunter finden sich auch weitgehende Anastomosen der

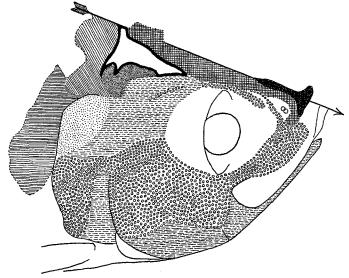


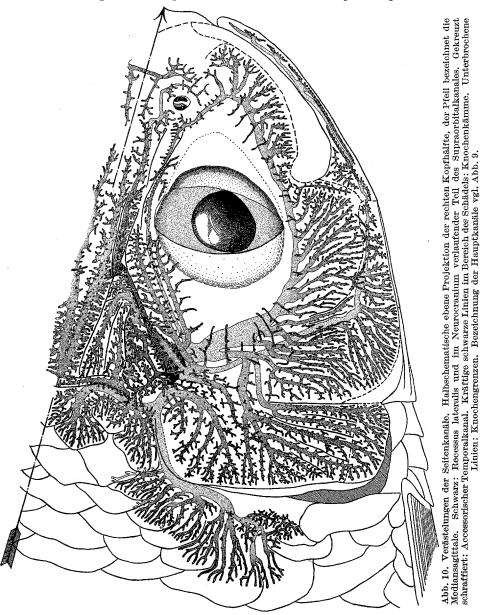
Abb. 9. Ausbreitung der Hauptkanäle nach den Mündungsgebieten ihrer Verzweigungen an der Oberfläche des Kopfes. Schematische ebene Projektion der rechten Kopfhälfte, der Pfeil bezeichnet die Mediansagittale. Waagrecht schraffiert: Lateralkanal. Schräg: Occipitalkanal. Weit punktiert: Opercularkanal. Eng punktiert: Accessorischer Temporalkanal. Waagrecht gestrichelt: Praeoperculo-Mandibularkanal. Kleine Kreise: Infraorbitalkanal. Gekreuzt: Supraorbitalkanal. Kräftig schwarz umrandet: Supratemporalsystem. Weiß punktiert: Ethmoidalkommissur.

Nebenäste ersten und zweiten Grades, jedoch hauptsächlich im Verteilungsgebiet ein und desselben Hauptkanales, Verbindungen zwischen Nebenästen verschiedener Kanäle wurden nur ganz vereinzelt angetroffen.

Obgleich die Hauptkanäle grundsätzlich den für *Teleostier* allgemein bezeichnenden Verlauf beibehalten, sind sie doch in verschiedener Hinsicht abweichend ausgebildet, dazu sind noch einige besondere Kanalsysteme vorhanden, die sich zum Teil abgetrennt haben und zu einer gewissen Selbständigkeit gelangt sind. Für die folgende Beschreibung der Kanäle und ihrer Ausbreitungsgebiete sei auf Abb. 9—11 verwiesen.

Der Recessus lateralis.

Wenn der Seitenkanal in den Schädel eingetreten ist, wird er nach seiner Lage von den meisten Bearbeitern zunächst Temporal- und dann Postorbitalkanal genannt. Diese beiden Kanalstücke vereinigen sich bei den Clupeiden in engerem Sinn zu einem kurzen geräumigen Sinus,



der den knöchernen Recessus lateralis beinahe vollständig ausfüllt und in dem sich alle Kanäle mit Ausnahme des supratemporalen Systems

treffen. Nach innen wird er nur durch eine dünne Membran von den perilymphatischen Räumen abgetrennt, welche das Labyrinth und besonders die Vorderwand des Recessus utriculi umgeben und die mit der Gegenseite durch den perilymphatischen vorderen subcerebralen Querkanal in Verbindung stehen. Die genaueren Einzelheiten sind an anderer Stelle ausführlich behandelt (35), hier ist nur das eine wichtig. daß die Seitenlinie wahrscheinlich eine funktionelle Verbindung mit dem Ohrlabyrinth eingegangen ist, deren Vorhandensein die Umbildung des ursprünglichen Temporal- und Postorbitalkanales erklärt. finden im Recessus lateralis der Seitenlinie keine Sinnesorgane bzw. sind sie an die Austrittsstellen der übrigen Kopfkanäle gerückt, im Zusammenhang mit welchen sie jeweils dargestellt werden sollen. Mit dem Fehlen eigener Sinnesorgane und mit der offensichtlich erweiterten Funktion hat der Recessus lateralis auch jede unmittelbare Verbindung nach außen verloren, wenn man nicht den accessorischen Temporalkanal als solche ansehen will.

Der Opercularkanal.

Am hintersten Ende des Recessus lateralis eben noch auf dem Pteroticum liegt ein Organ, das nach Lage und Innervation als ein Rest der Sinnesorgane des Temporalkanales anzusehen ist. Es liegt aber unmittelbar vor einem größeren besonderen Seitenlinienzweig, der sich auf dem oberen hinteren Drittel des Operculum mit seinen Verästelungen ausbreitet und steht sicher zu diesem Opercularkanal in funktioneller Beziehung, weshalb es zunächst hierher gerechnet werden soll. Ein Opercularkanal in derartiger Ausbildung ist wohl für alle Clupeinae bezeichnend, soweit sich aus den Abbildungen systematischer Arbeiten ersehen läßt (5, 25, 29). Die meisten anderen Fische zeigen auf dem Operculum keine Seitenkanäle, auch wenn sie verzweigte Seitenlinien aufzuweisen haben.

Der Lateralkanal.

Nach hinten verlängert sich der Recessus lateralis über den Austritt des Opercularkanales hinaus in den eigentlichen Seitenkanal, welcher im allgemeinen an der Flanke des Fischkörpers weit nach hinten führt. Bei den Heringsarten ist er stark verkürzt und als Hauptkanal nur noch auf der zweiten Schuppe nach dem Supraclaviculare anzusprechen. Seine Verästelungen breiten sich noch über einige Schuppen nach unten sowie über die nächstfolgende Schuppenreihe aus, wobei die flachen Platten des Supraclaviculare und Suprascapulare ebenfalls im Sinn von Schuppen in die Haut eingereiht sind. Nach oben werden sie von den Ästen des Occipitalkanales abgelöst. Der Hauptlateralkanal beginnt im Extrascapulare und verläuft im Suprascapulare und Supraclaviculare weiterhin in einer Knochenscheide, welche große Öffnungen für den

Austritt der Nebenäste nach hinten frei läßt. Außerdem finden sich auf den beiden Schuppen des Hauptkanales jeweils ein vorspringender Kamm, in dessen Schutz die Sinnespolster liegen. Im ganzen sind im Lateralkanal 6 Organe vorhanden, eines im Extrascapulare unmittelbar nach der Abzweigung des Occipitalkanales, eines im Suprascapulare, zwei auf dem Supraclaviculare und je eines auf der ersten und zweiten entsprechenden Schuppe. Auch die Ausdehnung dieses Seitenliniengebietes ist auf den meisten systematischen Abbildungen richtig angedeutet.

Der Occipitalkanal.

Das Extrascapulare erhält seine bezeichnende Gestalt durch den V-förmigen Knochenkanal, der durch die Abzweigung des Occipitalkanales nach oben entsteht. Diese von Manigk (15) gebrauchte Bezeichnung ist sehr zweckmäßig, um eine Verwechslung mit dem supratemporalen System sowie mit dem accessorischen Temporalkanal zu vermeiden. Der Occipitalkanal trennt sich vom Lateralkanal unmittelbar nach dessen Austritt aus dem verlängerten Recessus lateralis und verläuft nach dorsal zunächst im Extrascapulare und dann in einer Knochenröhre, welche dem Parietale aufgesetzt ist (vgl. "Knochen der Schädelkapsel"), um sich zuletzt rückwärts vom Supraoccipitalkamm der ersten mittleren Rückenschuppe zuzuwenden. Seine Verästelungen breiten sich nach rückwärts auf der ersten Schuppenreihe im Anschluß an die Verzweigungen des Lateralkanales bis auf den Rücken aus, wo der gratartige Vorsprung auf der ersten Rückenschuppe rechte und linke Körperhälfte trennt. Eine Verbindung von rechts nach links wurde hier nie beobachtet. Im Occipitalkanal sind zwei Sinnesorgane vorhanden, die beide im Extrascapulare liegen, wobei wohl angenommen werden darf, daß das eine ursprünglich der Knochenscheide auf dem Parietale zugehört hat, die kein Organ mehr enthält. Außerdem bleibt die Möglichkeit, daß das Extrascapulare aus zwei Bestandteilen zusammengesetzt ist und das Organ der parietalen Hülse nicht mehr entwickelt wird, was in Betracht der weitgehenden Verschmelzungen gerade in diesem Gebiet ebenfalls nicht unwahrscheinlich ist (2, 12).

Der Praeoperculo-Mandibularkanal.

Nach vorn vom Opercularkanal verläßt als nächster der Praeopercularkanal den Recessus lateralis durch eine Öffnung im Pteroticum. Er verläuft als solcher wie bei anderen Fischen hauptsächlich auf dem Praeoperculum und setzt sich nach vorn unten in den Mandibularkanal fort. Das Ausbreitungsgebiet seiner Verästelungen ist sehr ausgedehnt, es gibt keine Fläche an der Seite des Kopfes, welcher seine Mündungsporen fehlen, und zwar sind alle diese Felder mit großer Regelmäßigkeit bei jeder Sardine zu finden. Sofort nach seinem Austritt aus der Schädel-

kapsel gibt er einen Zweig ab, der sich in derselben Richtung wie der Opercularkanal nach hinten auf das Operculum wendet (Opercularast), ein zweiter Ast geht nach vorn oben und verteilt sich in der Schläfengegend (Temporalast). Ein weiterer Zweig zieht über den Infraorbitalkanal hinweg und breitet sich nach mehrfacher Aufteilung über dem hinteren oberen Augenrand aus (Supraorbitalast), einige kleinere Äste überqueren den Infraorbitalkanal in der Richtung auf das Auge, ein letzter kräftiger Ast verläßt den Hauptkanal weiter unten und verteilt sich zwischen die Längskämme des Operculum, um schließlich das Suboperculum zu erreichen, wo er sich reich verzweigt (Subopercularast). Auf dem Praeoperculum selbst wird der Kanal weitgehend vom Infraorbitalkanal verdrängt, nur in der unteren Hälfte dehnt er sich mit vielen Verzweigungen aus. Der Mandibularkanal erfüllt außer dem Dreieck auf dem Angulare unmittelbar hinter dem Maxillare nur die vom Angulare und Dentale-Spleniale gebildeten Rinnen an der Unterseite des Unterkiefers. Da keine Suprapraeopercularia entwickelt sind, verläuft der Praeopercularkanal zuerst für ein kurzes Stück in der Kopfdecke, die hier besonders mächtig entwickelt ist. Nach der Einmündung des subopercularen Astes tritt er in die Knochenröhre des Praeoperculum ein, um sich nach unten vorn in der Knochenrinne dem Unterkiefer zuzuwenden. Hier zieht er wiederum in Knochenkanälen des Angulare und Dentale-Spleniale bis zum vordersten Ende des Unterkiefers, ohne sich mit der anderen Seite zu verbinden. Der Seitenzweig für das Dreieck auf dem Angulare verläßt den Hauptkanal an der Grenze von Angulare und Spleniale, Im Praeoperculo-Mandibularkanal liegen insgesamt 14 Sinnesorgane, von denen das erste sehr wahrscheinlich seiner Herkunft nach zum Temporalkanal gehört, aber mit der Entstehung des Recessus lateralis in den Praeopercularkanal gedrängt wurde. Ein zweiter, sehr langer Sinneshügel befindet sich am Beginn der Knochenröhre in einer langen Hülse dort, wo der Subopercularast einmündet, ein dritter im Innern des knöchernen Kanals. Die nächsten 5 Organe sitzen unter der Knochenfalte, welche in der unteren Hälfte des Praeoperculum beinahe wagrecht nach vorn zieht. 6 weitere Seitenorgane liegen im Unterkiefer, und zwar 2 im Angulare und 4 im Dentale-Spleniale, davon 3 ganz nahe der Unterkiefersymphyse am vorderen Ende zusammengerückt.

Der Infraorbitalkanal.

Der Infraorbitalkanal entspringt aus dem Recessus lateralis nach vorn unten und verläuft wie immer in der Reihe der Infraorbitalknochen. Er weist in seinen Verzweigungen eine ähnliche Verteilung über die ganze Kopfseite auf wie der Praeopercularkanal, den er in der Größe der Mündungsfläche noch übertrifft. Unmittelbar nach seinem Austritt gibt er einen supraorbitalen Ast ab, der sich mit einigen Poren unter die Zweige des Praeopercularkanales mischt, dann aber weiter nach vorn dringt und

sich über dem Auge ausbreitet. Die andern Äste ziehen alle dicht gedrängt gleichmäßig nach unten, wo die Knochenhülse des Hauptkanales nicht geschlossen ist, und nehmen außer dem Infraorbitalbereich auch die mittlere Fläche des vorderen Kiemendeckels ein, indem sie über den Praeopercularkanal hinübergreifen, was schon Breschet bei der Alse abbildet (5). Von dem ersten Praeopercularast zweigt ein weiterer kräftiger Ast nach hinten ab. Er verteilt sich über den ganzen hinteren Kiemendeckel, sofern dieser nicht schon vom Opercularkanal und vom subopercularen Ast des Praeopercularkanales besetzt ist. Vorn fällt noch das Antorbitale-Lacrimale in den Bereich des Infraorbitalkanales, dann wendet er sich unter der Nasenöffnung rückwärts und zieht über den vorderen in einer Rinne des hinteren Supraorbitalknochens zurück bis zum oberen Augenrand, ohne sich hier mit dem von hinten kommenden supraorbitalen Ast zu vereinigen, da ein Kamm des entsprechenden Supraorbitalknochens dazwischen geschoben ist. Um die Ausdehnung der Kopfdecke soweit als möglich auszunützen, laufen von allen Seitenästen Kanäle zweiten Grades in der Richtung nach dem Auge über den Hauptkanal zurück. Eine geschlossene Knochenhülle ist um den Infraorbitalkanal nur unmittelbar am Recessus lateralis vorhanden, in der sich eine eigene Öffnung zum Austritt des supraorbitalen Astes befindet. Am vorderen Supraorbitale ist gar kein Knochenschutz entwickelt, hier verläuft der Hauptkanal allein in der Kopfdecke. Im Infraorbitalkanal sind zusammen 11 Sinnesorgane enthalten, nach dem Recessus in jedem Infraorbitale je eines, im 4. und 5. je zwei, drei im Antorbitale und eines außen auf dem vorderen Supraorbitale.

Der Supraorbitalkanal.

Nach vorn oben verlängert sich der Recessus lateralis ohne deutliche Grenze innerhalb des Schädels (Pteroticum, Sphenoticum, Frontale) zum Supraorbitalkanal, dessen Verzweigungen sich allein auf der dorsalen Schädelfläche befinden. Entsprechend den Austrittsöffnungen im Knochen sind auch hier verschiedene regelmäßig vorhandene Nebenäste zu unterscheiden. Sobald der Kanal im Frontale unter dem Schädeldach angekommen ist, tritt von jeder Seite ein kräftiger Ast nach medial auf die Grube aus, zu der sich das Cranium dorsal einsenkt (Abb. 2, 3) und wendet sich mit je einem sehr geräumigen Kanal nach vorn und nach hinten, wo er sich mit dem der andern Seite vor dem medialen Supraoccipitalkamm trifft. Bei diesen Verzweigungen tritt besonders schön die große Unregelmäßigkeit hervor, in der die Ausmündungsröhrchen und Poren angelegt werden. Ein zweiter Ast steigt etwas weiter vorn nach oben in eine schmale Rinne auf, die aus Knochenlamellen des Frontale gebildet wird, wo er sich vor allem nach vorn medial bis in die Gegend der Nasenhöhle ausdehnt. Der Hauptsupraorbitalkanal verläuft weiter im Frontale zunächst in einem Knochenkanal, dann in einer

seitlichen Rinne und tritt zuletzt in das Knochenröhrchen des Nasale über. Vorher und nachher sendet er Seitenzweige aus, welche sich um die Nasenöffnungen verteilen. Im Supraorbitalkanal finden sich 4 langgestreckte Sinnesorgane, 3 im Frontale und eines im Nasale. Von den 3 Organen im Frontale liegt das hintere vor der ersten, medialen Öffnung, das zweite unmittelbar danach vor der senkrechten Öffnung, das vorderste ehe der Kanal das Frontale verläßt.

Der accessorische Temporalkanal.

Gegenüber der Austrittstelle des Praeopercularkanales verläßt ein kleiner Kanal den Recessus lateralis steil nach oben und verteilt sich über die Schläfengegend in dem Winkel zwischen Occipitalkanal und dem temporalen Ast des Praeopercularkanales. Er ist auffallend dünn und erweckt den Eindruck einer Abzweigung ersten Grades, ein Sinnesorgan kommt ihm nicht zu. Über seine Bedeutung im Zusammenhang mit den übrigen Kanälen soll später gesprochen werden.

Das supratemporale System.

Zwischen dem accessorischen Temporalkanal und den hinteren Ästen des Supraorbitalkanales findet sich eine verzweigte Reihe von Seitenlinienkanälen, die vor allem zwischen den seitlichen, von Parietale und Frontale gebildeten Knochenwülsten verlaufen und sich in der tiefen Knochenrinne sammeln, welche am Supraoccipitale und Parietale als hintere Begrenzung des Schädeldaches herunterzieht (Abb. 3). Dann verschwinden sie in der sehr dicken Kopfdecke, entsenden vereinzelte Poren und Nebenröhrchen zwischen die Ausführungsgänge des accessorischen Temporalkanales hinein, um vorn in dem spitzen Winkel aufzuhören, den der Seitenflügelkamm des Frontale mit der Begrenzungslinie des eigentlichen Schädeldaches bildet. Die rückwärtigen Äste sammeln sich zu einem kurzen Hauptkanal, welcher in einer Grube seitlich unter dem Parietale ein wohlentwickeltes Sinnesorgan aufweist und dann in den Sinus temporalis mündet. Der Sinus temporalis wird schon von Tracy erwähnt (31), es handelt sich dabei um einen großen Seitenliniensack, der das Foramen temporale des Schädels vollständig ausfüllt und sich auch noch ziemlich weit nach oben unterhalb des Schädeldaches ausdehnt. Von ihm führen auch einige wenige dünne Ausführgänge zweiten Grades unmittelbar nach außen, nach vorn setzt er sich in einen sekundären Kanal fort, der bald aufhört. Für die dargestellten Kanäle bildet der Sinus temporalis ebenso den Mittelpunkt, wie der Recessus lateralis für die übrigen Seitenkanäle. Dieser ganze Kanalbereich sei als supratemporales System zusammengefaßt.

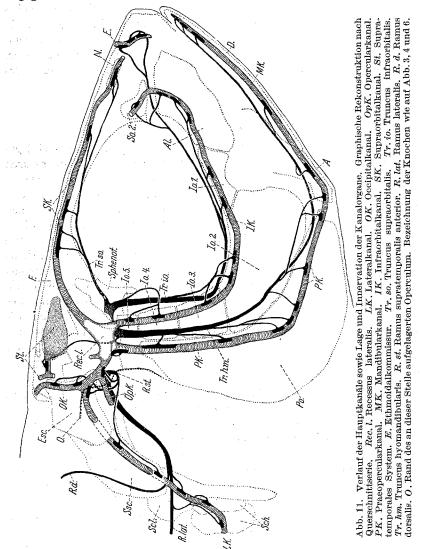
Die Ethmoidalkommissur.

Ein letztes abgetrenntes Seitenliniensystem liegt medial vom vordersten Gebiet des Supraorbitalkanales quer über die Ethmoidalregion aus-

gebreitet. Es hinterläßt keinerlei Spuren am Cranium, besitzt aber in einem deutlichen Hauptkanal für jede Seite des Fisches drei bezeichnende Kanalorgane. Seine Ausführgänge erstrecken sich links und rechts in je einem Stamm zwischen die Ausläufer des Supraorbitalkanales hinein und nach unten bis in die Gegend des Infraorbitalkanales auf dem Antorbitale. Es sei zunächst, ohne auf seine weiteren Beziehungen einzugehen, Ethmoidalkommissur genannt, obwohl keine Verbindung zu den supraoder infraorbitalen Kanälen vorhanden ist.

Die Innervation der Kanalorgane (Abb. 11).

An Hand einer umfassenden Literaturübersicht hat Manigk (15) gezeigt, daß die Innervation der Seitenorgane bei den Fischen immer durch Lateralisfasern geschieht, die sich in ihrem Verlauf verschiedenen Nervenstämmen anschließen. Allgemein läßt sich eine Lateralis anterior und eine L. posterior-Wurzel unterscheiden. Die Fasern der ersteren kommen in der Wurzel des Facialis zusammen und treten mit dem Trigeminus und Facialis aus, die Wurzel des Lateralis posterior liegt im Bereich des Vagus. Bei der Sardine werden durch den Lateralis anterior sämtliche Organe des Supra- und Infraorbitalkanales, des Praeoperculo-Mandibularkanales, der Ethmoidalkommissur sowie das Organ des Supratemporalsystems innerviert, während der Lateralis posterior die Organe des Opercular-, Occipital- und Lateralkanales versorgt. Dabei ziehen die Fasern für den Supraorbitalkanal mit dem Truncus supraorbitalis, diejenigen für die Ethmoidalkommissur und für den Infraorbitalkanal mit dem Truncus infraorbitalis und diejenigen für den Praeoperculo-Mandibularkanal mit Ausnahme des ersten Organs mit dem Truncus hvomandibularis. Die Fasern für das erste Organ des Praeopercularkanales sowie für das Organ des supratemporalen Systems treten sogleich zusammen aus der Facialiswurzel aus und wenden sich nach hinten oben, wo sie sich bald trennen und zu den betreffenden Organen hinführen. Bei Tracys Schilderung eines Seitenliniennerven, der quer über den Boden des Recessus lateralis von Pomolobus pseudoharengus verläuft, handelt es sich um eben diesen Ast für das erste Organ des Praeopercularkanales. Die beiden Organe des Occipitalkanales, das Organ des Opercularkanales sowie die drei ersten Organe des Lateralkanales erhalten ihre Innervation von einer vorderen Wurzel des Lateralis posterior, die ein eigenes Ganglion besitzt (Ramus supratemporalis anterior, 15), die drei übrigen Organe des Lateralkanales werden wie bei allen Fischen vom gewöhnlichen Lateralis posterior (Ramus lateralis vagi) innerviert. Von besonderer Wichtigkeit ist außerdem, daß der Ramus lateralis nicht nur selbst erhalten bleibt und noch auf Schnitten durch die hintere Körperhälfte zu verfolgen ist, obgleich der Seitenkanal längst aufgehört hat, sondern daß er auch zu Anfang einen wohlentwickelten Ramus dorsalis abgibt, was schon von PLATE (19) angegeben wird.



Histologische Anmerkungen.

Die Organe im Seitenkanalsystem der Sardine sind bezeichnende Seitenorgane, bei denen das umgebende Epithel allmählich bis zur Höhe der Sinneszellen anwächst, die als große, birnförmige Zellen von länglichen Stützzellen mit basalen Kernen umgeben werden. Auf ihrer Oberfläche befindet sich eine je nach der Fixierung mehr oder weniger deutlich erhaltene Cupula. Wegen ihrer Größe zeigen sie auffallende Ähnlichkeit mit den Sinnesendstellen im Labyrinth, was wohl Evans dazu veranlaßt hat, sie als "akustische Papillen" anzuführen. Aus seinen Abbildungen und Beschreibungen der Lage geht jedoch einwandfrei hervor, daß es sich dabei um das jeweils dem Recessus nächstgelegene Organ des Infraorbital-, Praeopercular- und Opercularkanales handelt (9, 35). Durch die Raumverhältnisse in den Kanälen sind die Organe meist sehr schmal und lang. Die Breite des gesamten Organs beträgt oft nur 150 und selten über 200 μ , gemessen als Sehne des vom verdickten Epi-

thel dargestellten Bogens, die Länge mancher Organe erreicht dagegen bis zu 1 mm. Man hat häufig den Eindruck, daß es sich eigentlich um zwei Organe handelt, die sich nicht voneinander getrennt haben, zumal besonders lange Organe mitunter von zwei Nervenästen versorgt werden. Die Höhe des Sinnesepithels betrug einschließlich Stützzellen recht einheitlich um $30~\mu$.

Alle Verzweigungen und zum Teil die Hauptkanäle selbst verlaufen in der von den Autoren als Fetthaut (adipose membran) bezeichneten Kopfdecke, die nach rückwärts auch noch die ersten Schuppen bedeckt, und zwar so weit, als die Verzweigungen der Seitenkanäle reichen. Es

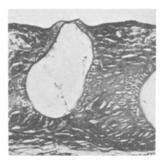


Abb. 12. Sehnitt durch die Kopfdecke. Epidermis nicht erhalten. Bouin-Hollande. Ölcelloidinparaffin 5 μ , Hämatox.-Delaf., Erythr. Zeiß 20 (0,40), Photo-Ok. Winkel-Zeiß 6mal, Vergr. 150mal. Beschreibung im Text.

handelt sich dabei um ein sehr widerstandsfähiges, glasklares, fettloses Gewebe, welches nur für die Augen einen länglichen Schlitz frei läßt (Fettlid, 13). Das histologische Bild zeigt eine ungeheure Entwicklung des Stratum laxum (21) im Corium, welches hier seinen Namen sehr zu Unrecht führt, da seine Zellen zwischen sich mehr oder weniger kompaktes kollagenes Material abgeschieden haben. Die stets vorhandenen Fibrillen können so zart sein, daß die Bindesu bstanz weitgehend homogen aussieht, vor allem in der Umgebung von Seitenkanälen, wo ihre Verfestigung Ähnlichkeit mit Knorpel zur Folge hat. Hier sind die reichlich vorhandenen Zellen beinahe epithelartig nebeneinandergereiht und häufig durch Fortsätze miteinander verbunden (Abb. 12). An der dorsalen Kopfhälfte tritt allgemein die fibrilläre Natur stärker hervor (Abb. 12, 13). Häufig macht sich eine gewisse Auflockerung geltend, doch nirgends nach Art eines gallertigen Bindegewebes mit vielen Kernen und davon ausgehenden feinen Netzen, wie es Leydig von der Kopfdecke des Karpfens beschreibt (14) oder RABL bei der Elritze sah (21). Seitlich nach unten vor allem auf dem Kiemendeckel und auf den flachen Knochen unter dem Auge nimmt die Bindesubstanz an Ausdehnung zu und wird gleichmäßiger, während die Kerne eingeengt erscheinen, spärlicher

werden und lange, spindelförmige Gestalt annehmen, so daß gewisse Ähnlichkeit mit dem Spindelknorpel am Ohrlabyrinth (35) entsteht (Abb. 14). Auch hier ordnen sich die Zellen um die Kanäle und Ausführporen ebenso an, wie oben geschildert wurde. Nach oben hebt sich deutlich eine 5 μ starke, homogene Grenzlamelle zur Epidermis ab, nach unten erfolgt in verschiedenem Umfang eine Auflockerung des gesamten Gewebes. Die Bindesubstanz selbst wird dabei dichter, während sich zwischen den Gewebsbündeln weite Spalträume öffnen und auch die Zahl der Kerne ähnlich wie in der Nähe von Kanälen zunimmt. Hier legt sich das Corium an den Knochen an, ein inneres Stratum compactum (21) fehlt, was Rauther für die Kopfdecke aller Fische vermutet, sofern sie an Schädelknochen grenzt (Abb. 13). Offensichtliche Beziehungen

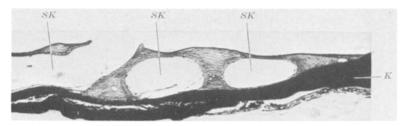


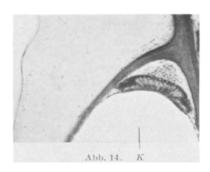
Abb. 13. Schnitt durch die Kopfdecke am oberen Schädeldach. Epidermis nicht erhalten. Technik wie Abb. 12. Zeiß 10 (0,30), Photo-Ok, Winkel-Zeiß 6mal, Vergr. 74mal. K. Knöchernes Schädeldach. SK. Verzweigungen von Seitenkanälen. Weitere Beschreibung im Text.

zwischen dem Corium und den Seitenlinien-Hautknochen (Schleimkanalknochen) bestehen an den flachen, verhältnismäßig locker eingefügten Deckplatten des visceralen Dermatocranium, welche teilweise unmittelbar in der subepidermalen Schicht liegen, was zusammen mit ihrer schuppenartigen Beschaffenheit auf die Verwandtschaft mit den Körperschuppen hinweist. Häufig dringt auch das Bindegewebe des Corium in die Knochenkanäle der Seitenlinie mit ein. Liegt unter der Kopfdecke Muskulatur, so erscheint unter der subepidermalen Schicht (23) ein Stratum compactum (Hauptschicht, 23) deutlich abgesetzt. Machte sich im subepidermalen Gewebe nach unten bereits eine gewisse Auflockerung sowie eine Anordnung zu gestreckten Faserzügen geltend, so tritt jetzt deutlich fibrilläre Struktur auf, die stellenweise reichlich elastische Fasern enthält, aber allgemein gegenüber der mächtigen, festgefügten subepidermalen Schicht nur sehr dürftig entwickelt ist (Abb. 15). Das Stratum "laxum" kann je nach dem Durchmesser der darin verlaufenden Kanäle eine Mächtigkeit bis zu 700 μ aufweisen, das Stratum compactum ist, wenn überhaupt vorhanden, nur 50-60 µ dick.

Zwischen Corium und Muskulatur befindet sich eine dünne Schicht von subcutanem Gewebe, vom Corium durch eine ausgedehnte schwarze Pigmentlage getrennt (Abb. 15). Im Bereich des Foramen temporale folgt das Pigment der Muskulatur in die Tiefe und wird dort durch das perineurale Pigment um das Gehirn abgelöst, welches sich nach oben fortsetzt und das Schädeldach von innen auskleidet. Sonst findet sich vor allem dorsal reichlich Pigment in der subepidermalen Schicht.

Im Innern des Foramen temporale sind beide Schichten nur schwach entwickelt. Die Hauptschicht scheint noch mit dem subcutanen Gewebe der Muskulatur nach innen zu folgen, verliert sich aber bald in derben

kollagenen Bündeln. Das subepidermale Gewebe schließt auch den Sinus am Foramen temporale ein und gibt zur inneren Begrenzung dieses Seitenliniensackes eine ganz dünne Schicht in die Tiefe ab, die sich medial an die Ektomeninx anlegt. Ein Übergang dieser beiden Gewebe ineinander war nirgends festzustellen, weiter nach innen folgt lockeres, fettreiches Intermeningealgewebe. Elastische Fasern konnten wie in



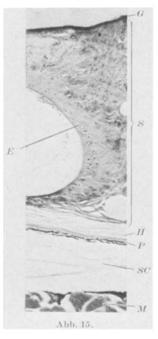


Abb. 14. Schnitt durch die Kopfdecke am Infraorbitalring. Formol 10 %. Celloidin 50 μ , Hämatein-Ide, Erythr. Optik wie Abb. 12. Vergr. 150mal. K. Infraorbitalkanal mit Organ. Weitere Beschreibung im Text. Abb. auf 4/5 verkleinert.

Abb. 15. Querschnitt durch die Kopfdecke über Muskulatur. Epidermis nicht erhalten. Technik und Optik wie Abb. 12. Vergr. 150mal. G. Grenzlamelle. S. Subepidermale Schicht. E. Epithelartige Anordnung der Zellen um einen Seitenlinienkanal. H. Hauptschicht. P. Pigment an der Grenze vom Corium. SC. Subeutanes Gewebe. M. Muskulatur.

der ganzen subepidermalen Schicht nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden und scheinen nicht vorhanden zu sein. Am oberen Rand des Foramen temporale setzt die derbe Subepidermalschicht mit vor allem innen besonders kräftigen Bindegewebszügen in der ganzen Dicke des Knochens an, so daß sie als der eigentliche Verschluß dieser eigentümlichen Öffnung der Schädelhöhle anzusehen ist. Nach hinten nimmt sie mit dem Aufhören der Seitenkanäle auf den Schuppen sehr schnell an Höhe ab und erscheint als dünnes Häutchen, während die Hauptschicht

an Mächtigkeit zunimmt, so daß am Rumpf dieselben Verhältnisse wie bei normal beschuppten Fischen (21) vorliegen.

Ergebnisse.

Nach Holmgren und Stensiö (12) ist das Schleimkanalsystem der Knochenfische im Verhältnis zu dem der Ganoiden als rückgebildet zu betrachten, da wesentliche Teile der vorderen Abschnitte fehlen. So ist bei Teleostiern vor dem Auge keine Verbindung zwischen Supra- und Infraorbitalkanal vorhanden, ebenso fehlt eine Ethmoidalkommissur als geschlossener Kanal. An Stelle der Kanalstrecken treten häufig Reihen freistehender oder eingesenkter Seitenorgane (Pitlinien, 2). Bei der Sardine besteht ebenfalls keine Verbindung zwischen Supra- und Infraorbitalkanal vor dem Auge und auch der Supraorbitalast des Infraorbitalkanales verbindet sich nicht mit dem von vorn oben zurücklaufenden Ende desselben Kanales, doch finden wir eine wohlentwickelte Ethmoidalkommissur, die allerdings ohne äußerlich sichtbaren Einfluß auf die Knochenausbildung geblieben ist und auch keinen Anschluß an die anderen Kanäle aufweist. Die Innervation ihrer Organe von demselben Nervenzug, welcher den Infraorbitalkanal versorgt, spricht aber für Zugehörigkeit zu diesem Kanal, auch bei Amia und den anderen Ganoiden verbinden sich die Infraorbitalkanäle jeder Seite vor der Nase durch die Ethmiodalkommissur (1). Sehr wahrscheinlich hat sich der ethmoidale Querkanal bei der Sardine, einem Knochenfisch, neu entwickelt, trotzdem ist es nach den bestehenden Tatsachen durchaus berechtigt, von einer Ethmoidalkommissur zu sprechen bzw. vom Rest einer Ethmoidalkommissur, welcher hier wieder auftritt, sich unabhängig von den Infraorbitalkanälen ausbildet und deshalb keinen Anschluß an diese findet. So besteht auch Holmgren-Stensiös Anschauung über die phylogenetische Entstehung des Mesethmoid bei Clupea sicher zu Recht (12). Von der bei Teleostiern häufigen Frontal- und Occipitalkommissur fehlt bei allen untersuchten Sardinen die Occipitalkommissur gänzlich, auch die Verzweigungen des Occipitalkanales treten nie von einer Körperseite auf die andere über, dagegen darf die Verbindung der rücklaufenden Äste des Supraorbitalkanales, die am hinteren Ende der flachen Mulde des Schädeldaches schon im Bereich der Occipitalregion liegt, als Frontalkommissur angesprochen werden.

Das supratemporale System hat sich wohl vom Supraorbitalkanal losgelöst und ist zu einer gewissen Selbständigkeit gelangt. Dafür spricht neben dem gelegentlichen Auftreten einer Kommunikation seines in der hinteren Knochenrinne nach oben ziehenden Astes mit der Frontalkommissur des Supraorbitalkanales auch die Innervation seines Sinnesorgans von einem Nervenstamm, der unmittelbar an der Wurzel des Truncus hyomandibularis nach oben seitlich austritt und mit dem Ramus oticus der Elritze (15) verglichen werden kann, welcher außer Organen

des Temporalkanales auch noch die hinteren Organe des Supraorbitalkanales versorgt.

Während der postorbitale Abschnitt des Seitenkanalsystems vollständig im Recessus lateralis aufgeht und dabei seine Sinnesorgane eingebüßt hat, wurde der Temporalkanal zwar weitgehend durch den Recessus umgebildet, ist aber als solcher noch deutlich erkennbar und gibt das Verständnis für die neu auftretenden Kanäle in der Schläfengegend und am oberen Kiemendeckel: Er folgt in der Ausbildung seiner Verzweigungen den übrigen Hauptkanälen, wobei er sich jedoch an die wenigen Öffnungen im Schädel halten muß. Die vorderste in Frage kommende Öffnung ist diejenige für den Praeopercularkanal, in welche aus Platzmangel im Recessus das erste Organ des Temporalkanales hineingedrängt wurde, wo es nun die Lage eines ersten Praeopercularorgans einnimmt. Während sich alle übrigen Organe des Praeoperculo-Mandibularkanales an der vorderen bzw. oberen Wand befinden, liegt dieses eine Organ an der Innenwand und zieht sich nach hinten in den Recessus hinein. Daß es ursprünglich zum Temporalkanal gehört, geht außer dieser Lagebeziehung auch aus seiner Innervation durch den genannten Ramus oticus hervor. Nach außen erscheinen in seiner unmittelbaren Nähe als erste der operculare, temporale und der supraorbitale Ast des Praeopercularkanales, welche demnach besser als Ausbreitungsgebiete des Temporalkanales anzusehen sind. Die andere dem Temporalkanal zur Verfügung stehende Öffnung ist die Austrittstelle des Lateral- und Occipitalkanales. Hier drängt sich zwischen Pteroticum und Extrascapulare der Opercularkanal heraus, dessen Organ am Boden der hinteren Verlängerung des Recessus der Lage nach ebenfalls zum Temporalkanal zu ziehen ist. Seine Innervation durch eine getrennte Wurzel des Lateralis posterior spricht nicht dagegen, da die hintere Hälfte des Temporalkanales auch bei anderen Fischen vom Lateralis posterior innerviert wird (15). Demnach ist der Opercularkanal als zweites peripheres Ausbreitungsgebiet des Temporalkanales zu betrachten. Als drittes schließt sich ihm der accessorische Temporalkanal an, welcher durch eine eigene Öffnung im Pteroticum den Recessus nach oben außen verläßt, aber als Nebenkanal kein Sinnesorgan aufzuweisen hat.

Nach Plate (19) gibt der Praeopercularkanal mitunter einen Ast nach hinten ab. Nimmt man dessen Entstehung weit oben an, so ergibt sich der suboperculare Ast der Sardine. Dagegen scheint die weite Ausbreitung des Infraorbitalkanales nach hinten auf den Kiemendeckel eine Eigenart der Heringsfische zu sein, sie ist für die Alse schon aus der einfachen Abbildung Breschets (5) zu ersehen und findet sich nach eigenen Präparaten ebenso beim Hering. Die Ausbreitung der Nebenröhrchen auf den Nackenschuppen kommt auch bei anderen Fischen mit verzweigter Seitenlinie vor (Spariden, 29).

Da zu der vorliegenden Untersuchung nur erwachsene Tiere verwendet wurden, kann über die Entstehung der Verzweigungen sowie über die Bildung der Poren nichts Bestimmtes gesagt werden. Es liegt aber kein Grund vor, eine andere Entwicklung anzunehmen als die, welche Allis für die Verästelungen von Amia ausführlich geschildert hat (1).

Wenn Boeke schreibt, daß Heringe kein Seitenliniensystem besitzen, und etwas später bemerkt, daß die Kopflinien meist sehr konstant seien, die Seitenlinie des Rumpfes aber fehlen kann wie bei den Heringen, so hat er wahrscheinlich bei seiner ersten Bemerkung über die Clupeiden ebenfalls nur die Körperseitenlinie in Betracht gezogen, denn die Kopfkanäle sind schon häufig von früheren Autoren erwähnt worden. Ihre hohe Entwicklung entspricht vollkommen den Anforderungen, die man bei einem derart schnell schwimmenden Fisch an die Seitenlinie stellen kann. Zugleich ergibt sich eine Bestätigung der Annahme RAUTHERS, daß das Kanalsystem bei raschen Schwimmern reicher entwickelt sei (22), auch für die Größe der Kanalorgane trifft seine Vorhersage zu. RAUTHER führt als Beispiel für einen schnellen Schwimmer mit verästelter Seitenlinie Trachurus trachurus an, freie Endhügel scheinen hier durchaus zu fehlen. Demgegenüber läßt sich mit Sicherheit sagen, daß die Sardine am Kopf, vor allem in der Nasengegend, aber auch seitlich unter dem Auge in größerer Zahl freie Sinnesorgane aufzuweisen hat, die bedeutend kleiner als die Organe in den Kanälen sind (40-60 \u03c4), aber teilweise ganz auffallend von denselben Nervenästen versorgt werden, und zwar derart, daß sich ein Nervenast in viele Zweige aufspaltet, von denen einer zu einem Kanalorgan und alle übrigen zu freien Sinnesorganen hinziehen. Daß es sich dabei um Geschmacksorgane handelt, ist sicher nicht der Fall, da sie sowohl dem Bau nach Lateralorgane sind als auch häufig in kleine Grübehen des Corium eingesenkt liegen. Sehr wahrscheinlich sind freie Seitenorgane auch am Körper der Sardine vorhanden und ersetzen hier den Seitenkanal, die gute Ausbildung des Ramus lateralis und seines Ramus dorsalis ist kaum anders zu verstehen. Sie sind wegen ihrer Kleinheit sicher bisher übersehen worden, zumal die Epidermis der Clupeiden äußerst hinfällig ist und noch einer eigenen Untersuchung bedarf.

Was die Ausbildung der verwickelten Kopfkanäle betrifft, so stellt sie keine Sonderbildung der Clupeiden dar. Wir finden reich verzweigte Kopfkanäle außer bei dem ebenfalls schnell schwimmenden *Trachurus* (22, 24) auch bei Spariden (Sargus), unter den Ganoiden bei Amia (1), und bei anderen Arten. Abgesehen davon sind viele Fische bekannt, deren Seitenkanal am Körper reich verästelt ausmündet (3, 6, 20, 29, 30).

Nach Popovici (20) weicht die Seitenlinie allen regelmäßig den Fischkörper streifenden Wasserbewegungen aus (Atemwasser, Schlag der Brustflosse: Platesche Regel). Bei der Sardine berührt der Schlag-

bereich der Brustflosse die Seitenlinie in keinem Punkt, aber sicher kann das Aufhören der Verzweigungen hinter dem Kiemendeckel nach unten mit dem Ausströmen des Atemwassers in Zusammenhang gebracht werden. Vielleicht ist die Rückbildung des Seitenkanales am Körper der Clupeiden mehr oder weniger eine Folge ihres Schwarmlebens. Da die Tiere dichtgedrängt und dabei sehr schnell schwimmen, wird es von größerem Vorteil sein, nach vorn Fühlung zu erhalten, weshalb hier das Kanalsystem besonders entwickelt ist. Kyle und Ehrenbaum (13) fassen das Fehlen der Seitenlinie als Rückwirkung der Schwimmblasen-Labyrinthverbindung auf, welche dem austretenden Lateralis den Weg verlegt haben soll. Daß diese Neubildung nicht der Grund für ihr Fehlen sein kann, geht schon daraus hervor, daß der Ramus lateralis trotzdem wohlentwickelt ist. Dieselben Autoren verlegen die große Empfindlichkeit der Heringsfische gegenüber geringfügigen Störungen und leisen Wellenbewegungen in den Utriculus des Labyrinthes und sehen in ihr die Wirkung der Verbindung mit der Schwimmblase. Dagegen kann mit Sicherheit gesagt werden, daß diese Verbindung anderen Zwecken dient (35) und daß die Empfindlichkeit gegen Wasserströmungen einzig dem hochentwickelten Seitenkanalsystem zuzuschreiben ist, dem nach Dykgraaf (8) die Funktion eines Ferntastsinns zukommt.

Aus dem histologischen Bild ist zu erkennen, daß die Kopfdecke der Sardine weitgehend knorpelartige Beschaffenheit aufweist und somit zum Schutz des Kopfes beiträgt, sie wird auch durch ihre Festigkeit bei raschem Wechsel des Wasserdruckes (schnelles Tauchen) die Funktion der Seitenkanäle sicherstellen. Die Einlagerung des Sinus in das Foramen temporale bedeutet einen weiteren mechanischen Schutz für die Schädelhöhle. Daß hierfür ein Seitenkanal herangezogen wurde, liegt allein an den topographischen Beziehungen, eine besondere Aufgabe des Supratemporalsystems ist demnach in diesem Zusammenhang nicht anzunehmen.

Seitenkanäle an der Schwanzflosse, wie sie bei der Alse vorhanden sein sollen (11), konnten bei keiner der untersuchten Sardinen festgestellt werden.

Zusammenfassung.

- 1. Clupea pilchardus besitzt am Kopf ein hoch entwickeltes Seitenkanalsystem.
- 2. Die einzelnen Kanäle sind weitgehend dendritisch verästelt und bedecken alle Knochen des Dermatoeranium mit Ausnahme des Praemaxillare, Maxillare und Interoperculum.
- 3. Diese Verzweigungen sind in ihren Ausbreitungsgebieten sehr konstant, innerhalb derselben aber größeren Schwankungen unterworfen.

- 4. Die Kopfkanäle setzen sich nach hinten in den eigentlichen Seitenkanal des Körpers fort, der nach zwei Schuppen plötzlich aufhört. Die Sardine hat also am Körper keinen Seitenkanal.
- 5. Die Hauptkanäle des Kopfes treffen sich im Recessus lateralis, einer buchtförmigen Erweiterung des Postorbital- und Temporalkanales, die in Beziehung zum Ohrlabyrinth steht.
- 6. Infolge der Ausbildung des Recessus lateralis ist der Postorbitalkanal völlig rückgebildet und der Temporalkanal in seiner Ausdehnung weitgehend verändert. Er tritt in Gestalt eines Opercularkanales, einiger temporaler Äste des Praeopercularkanales und eines accessorischen Temporalkanales peripher in Erscheinung.
- 7. Vom Supraorbitalkanal hat sich ein besonders supratemporales System jederseits losgelöst, welches ein scharf umgrenztes Gebiet am seitlichen hinteren Schädeldach ausfüllt und dessen Mittelpunkt eine Erweiterung im Foramen temporale darstellt.
- 8. Neben der Frontalkommissur der Supraorbitalkanäle ist eine unvollständige Ethmoidalkommissur vorhanden, ein kleines, abgetrenntes Kanalsystem, welches phylogenetisch sicher wie die Ethmoidalkommissur der Ganoiden in den Bereich des Infraorbitalkanales gehört.
- 9. Auf jeder Seite des Kopfes sind einschließlich Lateralkanal insgesamt 42 zum Teil sehr große Kanalorgane vorhanden.
- 10. Ihre Innervation geschieht durch eine vordere (Trigeminus-Facialis) und durch eine hintere (Vagus) Wurzel des Nervus lateralis. Obgleich am Körper kein Seitenkanal vorhanden ist, findet sich ein wohlentwickelter Ramus lateralis und ein kräftiger Ramus dorsalis.
- 11. Sofern die Hauptkanäle nicht im Knochen liegen, sind sie wie alle Verästelungen in die Kopfdecke eingebettet. Diese wird von der gewaltig entwickelten subepidermalen Schicht des Corium gebildet.
- 12. Außer den Seitenkanälen liegen am Kopf der Sardine eine Anzahl freier Seitenorgane.

Schriftenverzeichnis.

1. Allis, E. Ph.: The anatomy and development of the lateral line system in Amia calva. J. Morph. a. Physiol. 2, 463—566 (1889). — 2. Allis, E. Ph.: The laterosensory canals and related bones in fishes. Internat. Mschr. Anat. u. Physiol. 21, 401—503 (1905). — 3. Bianconi, B. G.: Specimina zoologica Mosambicana X. De piscibus. Mem. Acad. Sci. Ist. Bologna 8, 451—464 (1857). — 4. Boeke, J.: Organe mit Endknospen und Endhügeln nebst eingesenkten Organen. Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Bd. 2, II. Berlin 1934. — 5. Breschet, G.: Recherches anatomiques et physiologiques sur l'organe de l'oûie des poissons. Mem. Acad. Sci. Inst. France 1838. — 6. Collinge, W. E.: On the sensory canal system of fishes. Teleostei — suborder a: Physostomi. Proc. zool. Soc. Lond. 1895, 274—299. — 7. Dean, Bashford: A Bibliography of fishes. New York 1916—1923. — 8. Dykgraaf, Sven: Untersuchungen über die Funktion der Seitenorgane an Fischen.

Z. vergl. Physiol. 20, 162—214 (1933). — 9. Evans, H. M.: Further observations on the Medulla oblongata of Cyprinoids, and a comparative study of the Medulla of Clupeoids and Cyprinoids with spezial reference to the acoustic tubercles. Proc. roy. Soc. Lond. B 111, 247—280 (1932). — 10. Hasse, C.: Beobachtungen über die Schwimmblase der Fische. Anat. Stud. 1873, H. 4, 583-608. - 11. Heckel, J. u. R. Kner: Die Süßwasserfische der österreichischen Monarchie. Leipzig 1858. – 12. Holmgren, Nils u. Erik Stensiö: Cranium und Visceralskelett. B. Cranium und Visceralskelett der Acranier, Cyclostomen und Fische. Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Bd. 4. Berlin 1936. — 13. Kyle, H. M. u. E. Ehrenbaum: Teleostei Physostomi. 1. Clupeiformes. Die Tierwelt der Nord- und Ostsee von Grimpe und Wagler. Leipzig 1927. — 14. Leydig, F.: Integument und Hautsinnesorgane der Knochenfische. Zool. Jb., Abt. Anat. 8, 1—152 (1895). — 15. Manigk, Wolfg.: Der Trigemino-Facialis-Komplex und die Innervation der Kopfseitenorgane der Efritze (Phoxinus laevis). Z. Morph. u. Ökol. Tiere 28, 64—106 (1933). — 16. Marinelli, W.: Cranium und Visceralskelett. A. Allgemeine Probleme. Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Bd. 4. Berlin 1936. — 17. Moodie, Roy L.: The influence of the lateral line system on the peripheral osseous elements of fishes and amphibia. J. comp. Neur. 34, 319—335 (1922). — 18. Pfüller, A.: Beiträge zur Kenntnis der Seitensinnesorgane und Kopfanatomie der Macruriden. Jena Z. Naturwiss. 52, N. F. 45, 1—134 (1914). — 19. Plate, L.: Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre II. Die Sinnesorgane der Tiere. Jena 1924. — 20. Popovici, Z.: Untersuchungen über die Seitenlinie der Knochenfische. Jena. Z. Naturwiss. 65, 1—244 (1930). — 21. Rabl, H.: Integument der Anamnier. Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Bd. 1. Berlin 1931. — 22. Rauther, M.: Die Syngnathiden des Golfs von Neapel. Fauna und Flora des Golfs von Neapel. 36. Monographie, 1925. — 23. Rauther, M.: Echte Fische. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 6 I, 2. 1. Organologie. Leipzig 1927. — 24. Rauther, M.: Fische. Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Bd. 4. Jena 1934. — 25. Regan, M. A. Tate: The British fishes of the subfamily Clupeinae and related species in other seas. Ann. Mag. nat. History Lond. VIII. s. 18, 1—19 (1916). 26. Ridewood, W. G.: On the cranial osteology of the fishes of the families Elopidae and Albulidae, with remarks on the morphology of the skull in the lower Teleostean Fishes generally. Proc. zool. Soc. Lond. 1904, 35—81. — 27. Ridewood, W. G.: On the cranial osteology of the Clupeoid fishes. Proc. zool. Soc. Lond. 1904, 448-493. — 28. Ryder, I. A.: The lateral line organs and the hyaline tissues of the head of the shad. Trans. amer. Fish. Soc. 1889, 20—22 (1890). (Nicht zugänglich.)— 29. Smitt, F. A.: A History of Scandinavian Fishes. Stockholm 1895. — 30. Solger. B.: Neue Untersuchungen zur Anatomie der Seitenorgane der Fische. 3. Die Seitenorgane der Knochenfische. Arch. mikrosk. Anat. 18, 364—390 (1880). — 31. Tracy, H. C.: The clupeoid cranium in its relation to the swimbladder diverticulum and the membranous labyrinth. J. Morph. a. Physiol. 33, 439—483 (1920). — 32. Tracy. H. C.: The membranous labyrinth and its relation to the precoelomatic diverticulum of the swimbladder in Clupeoids. J. comp. Neur. 31, 219-257 (1920). - 33. Weber. E. H.: De aure et auditu hominis et animalium, I. Lipsiae 1820. — 34. Wohlfahrt, Th. A.: Anatomische Untersuchungen über das Labyrinth der Elritze (Phoxinus laevis L.). Z. vergl. Physiol. 17, 659—685 (1932). — 35. Wohlfahrt, Th. A.: Das Ohrlabyrinth der Sardine (Clupea pilchardus Walb.) und seine Beziehungen zur Schwimmblase und Seitenlinie. Z. Morph, u. Ökol. Tiere 31, 371—410 (1936).