

Morphologisch-systematische Untersuchungen am
vorderen Axialskelett der Stomiidae
(Stomiiformes, Teleostei)

der Fakultät für Biologie
der EBERHARD KARLS UNIVERSITÄT TÜBINGEN

zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

von

Nalani K. Schnell
aus Nürtingen
vorgelegte

D i s s e r t a t i o n

2010

Tag der mündlichen Prüfung:	16. April 2010
Dekan:	Prof. Dr. H.A. Mallot
1. Berichterstatter:	Prof. Dr. W. Maier
2. Berichterstatter:	PD Dr. M. Maisch

„The great difficulty in writing about deep-sea fishes is to call them by any terms intelligible....“

(William Beebe 1932)



Photostomis sp. (oben links), *Leptostomias bilobatus* (oben rechts), *Idiacanthus atlanticus* ♀ (längliches Individuum darunter) und *Idiacanthus fasciola* ♂ (larvengroßes Individuum darunter), *Malacosteus niger* (drittes Tier von oben, links), *Chauliodus sloani* (viertes Tier von oben, links), *Thysanactis dentex* (viertes Tier von oben, mitte), *Echiostoma barbatum* (fünftes Tier von oben), *Astronesthes chrysophekadion* (Zweites Tier von unten, rechts), *Eustomias simplex* (unten links), *Stomias brevibarbatum* (unten rechts).

Danksagung

Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. W. Maier für die Ermunterung dazu, dieses Thema im Rahmen einer Dissertation zu bearbeiten, sowie die Bereitstellung des Arbeitsplatzes. Darüber hinaus danke ich ihm für die kritische Durchsicht des Manuskriptes und für hilfreiche Korrekturen und Ratschläge, welche zu wesentlichen Verbesserungen am Text dieser Arbeit beigetragen haben.

Meinen herzlichen Dank möchte ich PD Dr. Michael Maisch für die Erstellung des Zweitgutachtens aussprechen.

Spezieller Dank gebührt Dr. K. Eisler, der mich während meiner Zeit am Lehrstuhl in praktischen und technischen Belangen immer sehr unterstützt hat.

Ich danke Dr. G. D. Johnson sehr für seine Hilfe beim Beantragen der Förderung durch das Smithsonian Institution, die außerordentlich lehrreichen Monate und den angenehmen Aufenthalt am NMNH in Washington, DC. Dr. Ralf Britz danke ich für die praktischen Erfahrungen, die ich in seiner Arbeitsgruppe am NHM in London sammeln durfte. Für hilfreiche Diskussionen über die occipitalen Myosepten und einige Anleitungen bei der Arbeit danke ich Dr. G. D. Johnson und Dr. R. Britz.

Für die großzügigen Leihgaben zahlreicher adulter und larvaler Stomiiformes wie auch für die Aufnahme einiger Röntgenbilder bedanke ich mich herzlich bei Dr. C. Klepadlo und Dr. S. Charter (SIO), J. Maclaine (BMNH), Dr. K. Hartel and A. Williston (MCZ), Dr. G. Shinohara (NSMT), Dr. T. Sutton und Dr. E. Hilton (VIMS), S. Raredon (USNM).

Zu großem Dank bin ich auch Frau M. Meinert für die Anfertigung der Schnittserien verpflichtet. Sie stand mir darüber hinaus in technischen Angelegenheiten oft mit Rat und Tat zur Seite.

Für zahlreiche Diskussionen, kritisches Interesse an diesem Thema und Anregungen während der Entstehung dieser Arbeit danke ich Prof. Dr. J. Olney (VIMS), R. Aurahs, Dr. P. Bernstein, J. Prochel (Universität Tübingen), P. Konstantinidis (NHM) und A. Nonaka (USNM).

Ich bin sehr dankbar für die Gewährung finanzieller Unterstützung im Rahmen eines Smithsonian Predoctoral Fellowship am NMNH, Washington, DC durch die Smithsonian Institution, sowie für ein SYNTHESYS Stipendium am NHM, London.

Einen besonders herzliches Dankeschön möchte ich der Reinhold-und-Maria-Teufel-Stiftung aussprechen, welche verschiedene Kongressbesuche und fachliche Weiterbildungen finanziell unterstütz hat, die es mir erst ermöglicht haben, wertvolle internationale Kontakte und Freundschaften zu knüpfen.

Inhaltsverzeichnis:

1. Einleitung	1
1.1. Die Stomiidae.....	1
1.2. Fossilbericht und Systematik der Stomiidae.....	2
1.3. Morphologie des Axialskeletts.....	5
1.4. Die Occipitalregion der Teleostei.....	7
1.5. Das vordere Axialskelett der Stomiidae.....	9
- Occipitale und vertebrale Myosepten.....	10
- Spino-occipitale Nerven.....	10
- Der erste Spinalnerv.....	11
1.6. Zielsetzung der Arbeit	11
2. Material und Methoden	13
2.1. Material.....	13
2.2. Methoden.....	17
2.3. Abkürzungsverzeichnis.....	20
3. Ergebnisse	21
3.1. Plesiomorpher Zustand der Teleostei.....	21
3.2. Vorderes Axialskelett Teil I: Stomiidae ohne Wirbelreduktion.....	21
3.2.a. Die occipitalen Myosepten	21
3.2.b. Der Verlauf der Spinalnerven.....	28
3.2.c. Anzahl und Verlauf der spino-occipitalen Nerven.....	28
3.2.d. Zur Morphologie des Axialskeletts.....	33
- Aufbau des Axialskeletts.....	33
- Die larvale Ontogenese des ersten Neuralbogens bei <i>Stomias</i>	34
- Das „Pseudo-Kopfgelenk“ bei <i>Aristostomias</i>	37
3.3. Vorderes Axialskelett Teil II: Stomiidae mit Wirbelreduktion.....	39
3.3.a. Die Gattung <i>Chauliodus</i>	39
- Wirbelreduktion.....	39
- Occipitale Myosepten.....	44
- Spino-occipitale Nerven.....	44
- Entwicklung der Wirbelsäule in der larvalen Ontogenese.....	47

- Larvale Ontogenese der Basidorsalia, Basiventralia und des ersten Epineurale.....	47
- Bindegewebsknorpel.....	49
3.3.b. Die Gattung <i>Leptostomias</i>	51
- Wirbelreduktion.....	51
- Occipitale Myosepten.....	51
- Spino-occipitale Nerven.....	55
- Bindegewebsknorpel.....	55
3.3.c. Die Gattung <i>Eustomias</i>	55
- Wirbelreduktion.....	56
- Abweichungen bei <i>Eustomias obscurus</i>	59
- Occipitale und vertebrale Myosepten.....	59
- Spino-occipitale Nerven und erster Spinalnerv.....	61
- Larvale Ontogenese.....	63
3.4. Das „sekundäre Kopfgelenk“ bei <i>Bathophilus</i> , <i>Eustomias</i> , <i>Pachystomias</i> , <i>Malacosteus</i> , <i>Aristostomias</i> und <i>Photostomias</i>	65
4. Diskussion	70
4.1. Teil I: Stomiidae ohne Wirbelreduktion.....	70
4.2. Segmentale Strukturen zur Bestimmung von Wirbelreduktionen.....	71
4.2.a Occipitale Myosepten.....	71
4.2.b Spino-occipitale Nerven.....	73
4.3. Teil II: Stomiidae mit Wirbelreduktion mit Bezug auf bestehende Literatur... 75	
4.4. Bindegewebsknorpel und ANA (Akzessorischer Neuralbogen).....	78
4.5. Ossifikationssequenz der Wirbelzentren in der Ontogenese der Stomiidae....	79
4.6. Auto- und Chordazentren.....	80
4.7. Funktionsmorphologie des vorderen Axialskeletts.....	81
4.7.a Das „Pseudo-Kopfgelenk“	81
4.7.b „Sekundäres Kopfgelenk“	83
4.8. Ökomorphologie der Stomiidae und Hypothesen zur Funktionsmorphologie des vorderen Axialskeletts.....	85
4.9. Wirbelreduktion und phylogenetisch-systematische Folgerungen.....	87
5. Zusammenfassung	93

6. Literaturverzeichnis.....96

Anhang: Materialliste in tabellarischer Form.....106

1. Einleitung

1.1 Die Stomiidae

Die Tiefseefisch-Familie der Stomiidae (Schuppendrachenfische) zählt 281 Arten in 28 Gattungen. Ihre Vertreter sind im Meso- und Bathypelagial aller Weltmeere der gemäßigten, tropischen und subtropischen Zonen beheimatet, einschließlich des europäischen Mittelmeers (Nelson 2006). Zusammen mit den Diplophidae, den Gonostomatidae (Borstenmäulern), den Sternoptychidae (Tiefsee-Beilfischen) und den Phosichthyidae (Leuchtfischen) bilden sie die Ordnung der Stomiiformes (Maulstachler), welche derzeit als Schwestergruppe zu allen übrigen Neoteleostei angesehen wird (Rosen 1973; Nelson 2006). Die Stomiidae gelten als hochspezialisierte Lauerjäger und sind, gemeinsam mit den Gonostomatidae, den Sternoptychidae, den Aulopiformes (Eidechsenfischverwandte) und den Myctophidae (Laternenfische), eine der individuenstärksten Gruppen mesopelagischer Predatoren (Hopkins & Lancraft 1984; Sutton & Hopkins 1996). Der bräunlich bis schwarze, langgestreckte Körper der Stomiidae ist ventral mit Reihen glandulärer Photophorenzellen ausgestattet, deren Anzahl als Bestimmungsmerkmal auf Artniveau dient (Brauer 1908; Bassot 1966). Es können bis zu drei größere Leuchtorgane unter, vor und hinter dem Auge vorkommen, von welchen die suborbitale Photophore in den Gattungen *Pachystomias*, *Malacosteus* und *Aristostomias*, rotes Licht ausstrahlt (Douglas & Partridge 1997; Douglas *et al.* 1998, 2000; Herring & Cope 2005). Jegliche in der Tiefsee vorkommende Biolumineszenz emittiert Licht im blauen oder blau-grünem Bereich (Brauer 1908; Douglas & Partridge 1997; Douglas *et al.* 1998, 2000; Herring & Cope 2005). In der Restlichtzone noch ankommendes Licht liegt in eben diesem Wellenlängenbereich (474- 490 nm) und entspricht der Wellenlänge des Lichts, für welche die Photorezeptoren der meisten Tiefseelebewesen sensitiv sind. Die Besitzer einer Photophore, die rotes Licht aussendet, verfügen somit über eine Art Nachtsichtgerät - was ihnen bei der Beutejagd vermutlich einen Vorteil verschafft. Die Fähigkeit, rote Biolumineszenz zu erzeugen und wahrzunehmen macht die Stomiidae einzigartig unter den Teleostei.

Die Körper von *Stomias* und *Chauliodus* sind im lebenden Zustand von einer dicken Schleimschicht bedeckt. Bassot (1966) vermutete, dass diese nicht nur als Schutzschicht gegen Infektionen oder Parasiten dient, sondern auch von den Photophoren am Körper angeleuchtet wird und den Fisch somit größer erscheinen lässt.

Mit Ausnahme einiger weniger Gattungen besitzen alle Stomiidae ventral am Unterkiefer eine Leuchtbarbel, die vermutlich dem Anlocken von Beute dient und deren Länge und Komplexität innerhalb der Stomiidae erheblich variiert (Brauer 1908; Regan & Trewavas 1930; Gibbs 1969, 1971; Sutton & Hopkins 1996). Sie ist bei der großen Mehrzahl der Fischprädatoren vorhanden, fehlt aber bei den sich von Crustaceen ernährenden Stomiidae (Clarke 1982). Das augenfälligste äußerliche Merkmal der Stomiidae sind die riesigen Mundspalten, welche mit langen dolchartigen Zähnen versehen sind und bis weit hinter das Auge reichen. *Malacosteus niger* hat mit einer Unterkieferlänge, die einem Viertel seiner Standardlänge entspricht, unter allen Teleostei eines der größten Mäuler relativ zur Körperlänge (Sutton 2005). Ihre hoch spezialisierten Strukturanpassungen an einen Lebensraum, dessen Weite das Aufspüren von Beute erschwert, erschließen den Stomiidae ein breites Beutespektrum. Analysen ihres Mageninhalts ergaben außerdem, dass sie für bestimmte Fischgruppen (Myctophidae) besonders gefährliche Predatoren darstellen (Clarke 1982; Sutton & Hopkins 1996).

1.2. Fossilbericht und Systematik der Stomiidae

Chauliodus sloani (Vipernfisch) wurde 1801 als erste Art aus dieser Familie von Bloch und Schneider (1801) beschrieben. Nach den ersten Tiefsee-Expeditionen in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts wurden bis 1950 bereits 163 weitere Arten beschrieben. Davon gehen alleine 51 neue Arten, welche bei der Dana- Expedition 1920-22 gefangen wurden, auf Regan und Trewavas (1929, 1930) zurück. In den vergangenen zehn Jahren wurden im Durchschnitt drei neue Stomiiden Arten pro Jahr beschrieben (<http://www.fishbase.org>, Stand Dezember 2009).

Der eher spärliche Fossilbericht der Stomiidae ist auf nur sieben Taxa aus dem mittleren Eozän bis oberen Pliozän beschränkt (*Chauliodus cf. macouni*, *Chauliodus sloani*, *Stomias affinis*, *Stomias boa*, *Azemiolestes praeivius*, *Chauliodus eximius*, *Abruzzoichthys erminioi*); davon sind noch die ersten vier Taxa rezent (Crane 1966; Landini & Menesini 1978; Fink & Fink 1986; Ohe 1993; Sorbini 1999; Prokofiev 2001; Carnevale 2002). Als älteste fossile Art der Stomiidae ist *Astronesthes praeivius* (Daniltshenko 1962) beschrieben. Zwei unvollständige Skelette von *A. praeivius* wurden in der Dabaxanskaya Formation aus dem mittleren Eozän (Lutet) gefunden. Prokofiev (2001) gliederte diese Art später in die ausgestorbene Gattung *Azemiolestes* ein. Bis ins mittlere Miozän sind keine weiteren fossilen Stomiidae beschrieben. Dies ist insofern interessant,

als dass die Gattung *Astronesthes* eine der am basalsten stehenden Gattungen innerhalb der Stomiidae darstellt (sensu Fink 1985).

Der Fossilbefund der *Chauliodus* Arten wird für die spätere Diskussion in dieser Arbeit von Bedeutung sein und soll hier gesondert erwähnt werden. Ohe (1993) beschreibt einige wenige Fossilfunde aus dem mittleren Miozän (Yamami Formation, Präfektur Aichi, Zentral-Japan) und ordnet sie der Art *C. cf. macouni* zu. Zwei Funde aus Süditalien sind als *C. sloani* beschrieben, von denen der eine aus dem oberen Pliozän bei Vrica (Landini & Menesini 1978), der andere aus dem oberen Pliozän bei Stuni (Sorbinini 1999) stammt. Ein weiterer Fossilfund aus dem Miozän (Kalifornien, USA) wurde von Jordan (1925) als *Eostomias eximius* bestimmt. David (1943) bestimmte dieses Exemplar als einen Vertreter aus der Gattung *Chauliodus* und benannte ihn in *C. eximius* um. Er beschrieb eine weitere Art, *C. barbatus frazeri*, aus dem Miozän (Kalifornien), welche später von Crane (1966) mit der Art *C. eximius* homologisiert wird. Diese Homologisierung ist jedoch fraglich und wird von Carnevale (2002) angezweifelt.

Von den drei fossil beschriebenen *Chauliodus* Arten, *C. eximius*, *C. macouni* und *C. sloani* sind damit nur die letzteren beiden noch rezent, wobei *C. macouni* die Ältere ist (zw. 7 und 15 Millionen Jahre). Aufgrund der wenigen und zeitlich weit verteilten fossilen Funde existieren allerdings keine Abstammungshypothesen für die Stomiidae.

Die erste systematische Arbeit, basierend auf skelettalen Merkmalen, stammt von Regan (1923), in welcher er die bis dato bekannten Gattungen der Stomiidae in vier separate Familien (*Astronesthidae*, *Chauliodontidae*, *Stomiatidae*, *Malacosteidae*) unterteilte. Ihre Einteilung in verschiedene Familien galt bis 1985, wobei sich allerdings die Familienzugehörigkeit einiger Gattungen immer wieder änderte und die Anzahl der Familien bis auf sechs (*Astronesthidae*, *Idiacanthidae*, *Malacosteidae*, *Melanostomiatidae*, *Stomiatidae*, *Chauliodontidae*) anstieg (Regan & Trewavas 1929, 1930; Parr 1927, 1930; Beebe 1934; Beebe & Crane 1939; Morrow 1964a-c; Morrow & Gibbs 1964; Gibbs 1964; Bassot 1970; Weitzman 1974). Greenwood *et al.* (1966) stellten die sechs Stomiiden Familien in die Ordnung der Salmoniformes. Rosen (1973) jedoch stellte sie aufgrund acht gemeinsamer Synapomorphien basal innerhalb der Neoteleostei als Schwestergruppe zu allen übrigen Neoteleostei (siehe auch Fink & Weitzman 1982). Johnson (1992) zeigte überzeugend, dass davon nur folgende vier Merkmale (das letzte führte Rosen, 1973 nicht auf) für eine Monophylie der Neoteleostei sprechen:

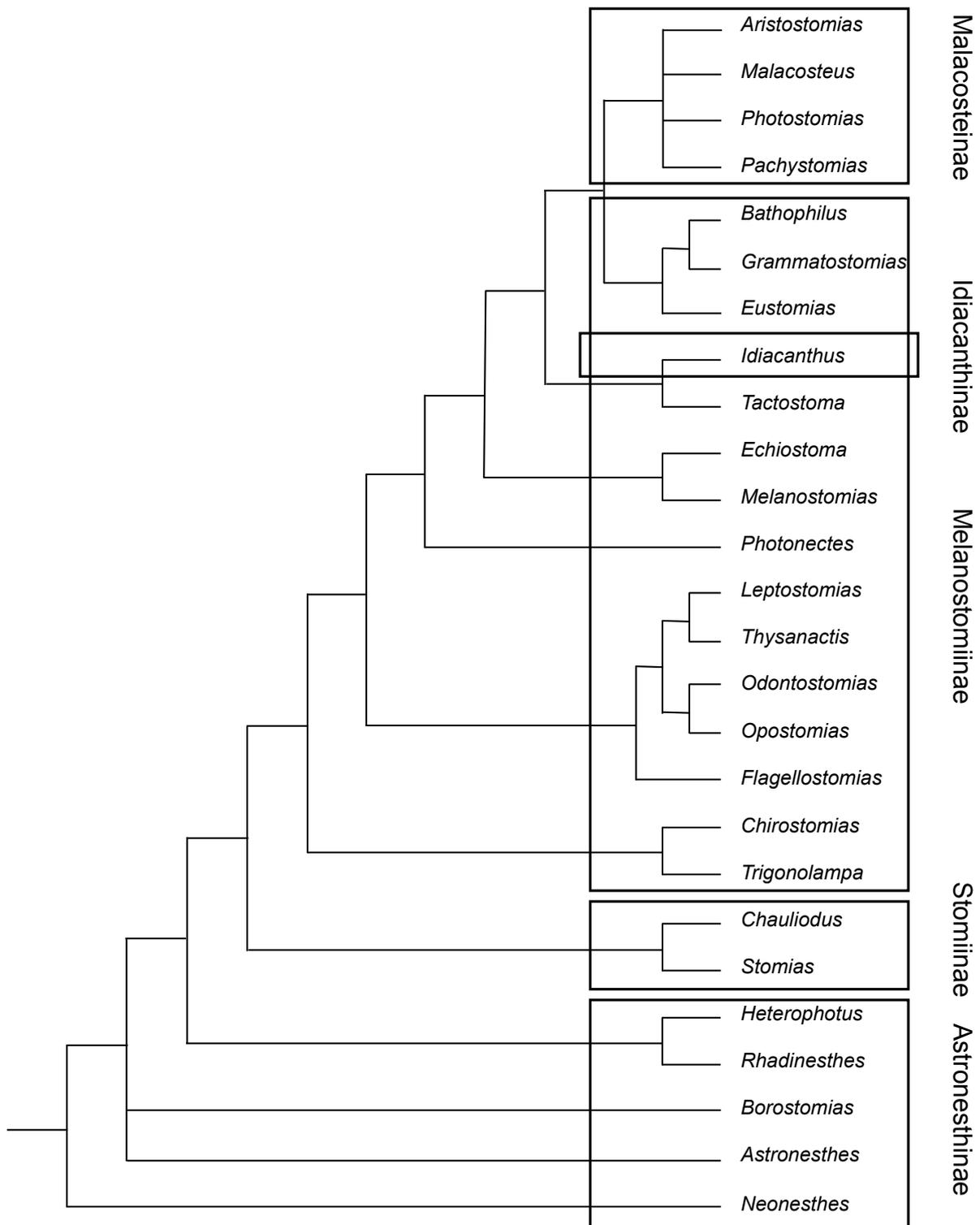


Abb. 1:
 Verwandtschaftsbeziehungen der Stomiidae nach Fink (1985). Die Einteilung in Unterfamilien erfolgt nach Nelson (2006). Zwei weitere Gattungen sind bei Fink noch nicht aufgeführt: *Eupogonesthes* (Astronesthinae nach Nelson) und *Parabathophilus* (Melanostomiinae nach Nelson). Eschmeyer (2008) stellt die Gattung *Chauliodus* in eine eigene Unterfamilie Chauliodontinae (hier nicht übernommen). Das vorliegende Cladogramm von Fink (1985) liefert als Arbeitshypothese das phylogenetisch-systematische Bezugssystem für die nachstehenden morphologischen Untersuchungen.

1. Die *Exoccipitalia* und das *Basioccipitale* sind nach posterior verlängert und durch eine umgekehrt Y-förmige Naht miteinander verbunden (Rosen 1973, 1985; Johnson 1992)
2. Zahnbefestigungstyp 4 (Fink 1981; Fink & Weitzman 1982; Johnson 1992)
3. Der *Musculus retractor dorsalis* (Nelson 1967, 1969; Rosen 1973, 1985; Fink & Weitzman 1982; Lauder & Liem 1983; Johnson 1992)
4. Verlagerung der Insertion des dritten internen Kiemenbogenlevators vom Pharyngobranchiale vier auf die vierte oder die fünfte obere Zahnplatte (Johnson 1992; und verändert in Schnell & Johnson work in progress).

Eine von Fink (1985) angefertigte ausführliche, morphologische Arbeit über das Skelett, die Muskeln und die Anordnung der Photophoren begründet die Monophylie der bisher sechs separaten Familien der Stomiatoidea und stellt sie zusammen in eine große Familie, die Stomiidae (Abb. 1). Dieser Auffassung von einer einzigen Familie war zwar schon Brauer (1906), jedoch fehlten seiner Arbeit explizite systematische Merkmale und konnte sich somit nicht behaupten.

Ohne jegliche Begründung unterteilte Nelson (2006) die Stomiidae wieder in fünf Unterfamilien und auch in Eschmeyers „catalogue of fishes“ (2008) wird Fink's Arbeit ignoriert. Hier werden sechs Unterfamilien aufgeführt, welche den ehemaligen Familien auf Gattungsebene entsprechen. Der hohe Grad an Homoplasien in den morphologischen Daten lassen diese Unterfamilien nicht monophyletisch erscheinen und werden folgerichtig in der vorliegenden Arbeit nicht als solche anerkannt und zur Kennzeichnung in Anführungszeichen gestellt. Auf Artebene ist bis dato noch keine phylogenetische Systematik der Stomiidae erstellt worden.

1.3. Morphologie des Axialskeletts

Nach der klassischen Aufteilung der Wirbelsäule wird zwischen einem präcaudalen und einem caudalen Wirbelbereich unterschieden (Remane 1936). Die präcaudalen Wirbel befinden sich im Bereich der Leibeshöhle und die Parapophysen tragen in diesem Bereich Rippen, welche in der Peritonealmembran verlaufen (Patterson & Johnson 1995; Britz & Bartsch 2003). Der Wirbelsäulenbereich caudal des Anus' zeichnet sich durch Parapophysen aus, welche sich ventralwärts zu Hämalfortsätzen zusammenschließen (Remane 1936). Die Wirbelkörper der Teleostei sind amphicoel aufgebaut, das bedeutet, ihre Wirbelflächen sind cranial und caudal konkav (Remane 1936; François 1966). Bei adulten Tieren ist die Chorda dorsalis im Bereich

der Wirbelkörper auf einen dünnen axialen Chordastrang reduziert. Sie bleibt somit über die gesamte Länge der Wirbelsäule bestehen und bildet zwischen zwei Wirbelkörpern sogenannte Zwischenwirbelscheiben (Schauinsland 1906; Remane 1936). Ein Wirbel setzt sich aus einem Wirbelzentrum und daran ansetzenden dorsalen und ventralen Bogenelementen (welche ihrerseits wieder Fortsätze tragen) zusammen. Die dorsalen Bogenelemente werden in ihrer knorpeligen Vorstufe Basidorsalia und erst als Verknöcherungen Neuralbögen genannt.

Bei den Stomiiformes kommt es nicht zu einer medianen Fusion der Neuralbögen. Sie wachsen beiderseits des Rückenmarkskanals in die Länge und bilden paarige Neuralfortsätze, welche distal über ein Ligament verbunden sind (Fink & Weitzman 1982). Im Gegensatz zu diesem plesiomorphen Zustand der Euteleostei verschmelzen in höher abgeleitet stehenden Teleostei die Neuralbögen medial miteinander (Stiassny 1996). Dadurch entsteht ein geschlossener Rückenmarkskanal und man spricht von einem unpaaren Neuralfortsatz. Die ventralen Bogenelemente werden in ihrer knorpeligen Vorstufe Basiventralia und erst als Verknöcherungen im präcaudalen Bereich Parapophysen, im caudalen Bereich Hämalbögen genannt. Die Neuralbögen können über einen cranialen und einen caudalen Fortsatz miteinander verbunden sein; diese Zygapophysen treten innerhalb der Teleostei unregelmäßig auf. Sie sind nicht homolog mit den Prä- und Postzygapophysen der Tetrapoden und möglicherweise mehrmals konvergent entstanden (Remane 1936).

Innerhalb der Myosepten kann es bei den Teleostei zu seriell homologen Verknöcherungen kommen, unter denen man, je nach Lage im Myoseptum und Ansatzstelle am Wirbel, zwischen Epineurale, Epicentrale und Epipleurale unterscheidet (Patterson & Johnson 1995). Die Epineuralia setzen meist am Neuralbogen oder Neuralfortsatz an; die Epipleuralia haben Verbindung zu einer Rippe, Parapophyse oder einem Hämalfortsatz und die Epicentralia liegen im horizontalen Myoseptum (Patterson & Johnson 1995).

Wirbelzentren können sich aus verschiedenen Elementen zusammensetzen. Schultze und Arratia (1986) unterscheiden zwischen Chorda-, Auto-, und Arcozentren. Bei einigen Teleostei konnten mineralisierte Abschnitte innerhalb der Faserscheide der Chorda dorsalis beobachtet werden (Kamel 1953; François 1966; Laerm 1982), welche als „Chordazentren“ bezeichnet wurden. Im Gegensatz zu den Chondrichthyes, bei denen die Chordazentren durch Mesenchymzellen gebildet werden, welche über die *Elastica externa* in die darunterliegende Faserscheide der Chorda dorsalis einwandern (Schauinsland 1906; Remane 1936), konnte in den Teleostei keine Einwanderung von

Zellen beobachtet werden und somit auch keine knorpelige Vorstufe (Mookerjee 1936; Kamel 1953). Mithilfe einer Alizarinfärbung können die mineralisierten Abschnitte in der Faserscheide rot angefärbt werden, eine Ossifikation ist damit jedoch nicht bewiesen (siehe dazu auch Kamel 1953; Arratia *et al.* 2001). Die Homologie zu den Chordazentren der Chondrichthyes bleibt offen und somit wird in der vorliegenden Arbeit das „Chordazentrum“ in Anführungszeichen gestellt.

Die perichordale Knochenlamelle der Autozentren lagert sich als desmale Ossifikation außerhalb der *Elastica externa* um die Chordascheide herum auf. Die Autozentren sind eine Neubildung der Actinopterygier (Laerm 1976; Arratia *et al.* 2001).

Bei Arcozentren handelt es sich um paarige enchondrale Ossifikationen, welche dorso- und ventrolateral an der *Chorda dorsalis* gebildet werden. Sie entsprechen dem verknöcherten basalen Teil der *Arcualia*.

1.4. Die Occipitalregion der Teleostei

Nach Patterson (1975) bildet sich die Occipitalregion der Teleostei aus acht Ossifikationszentren: dem median gelegenen *Basioccipitale* und *Supraoccipitale*, sowie dem paarigen *Exoccipitale*, *Intercalare* und *Epioticum* (Pattersons' *Epioccipitale*). Die Occipitalregion bildet den hintersten Teil des Schädels und umschließt das *Foramen magnum*.

Im Zuge der erwachenden Homologieforschung gegen Ende des 18. Jahrhunderts entwarfen Goethe (1790; erst 1820 veröffentlicht) und Oken (1807) die Wirbeltheorie des Schädels, basierend auf einer von ihnen beobachteten Ähnlichkeit zwischen den Schädelknochen und den nachfolgenden Wirbeln beim Schaf. Die Meinungen über die Anzahl der Wirbel, die den Schädel bilden sollten, gingen jedoch weit auseinander und reichten von drei bis hin zu sieben (Oken 1807; Geoffroy St. Hillaire 1818; Goethe 1820; Owen 1846).

Die Gegner dieser Theorie waren sich einig, dass der Schädel selbst nicht aus Wirbeln aufgebaut war, vielmehr zeigte Huxley (1858), dass der Vorläufer des knöchernen Schädels aller Vertebraten ein unsegmentiertes *Chondrocranium* ist und dass die Annahme, modifizierte Wirbel seien am Aufbau des Schädels beteiligt, mindestens genauso ungerechtfertigt ist, wie die, dass die Wirbelsäule ein modifizierter Schädel sei (siehe dazu auch de Beer 1937). Schon bald entwickelten sich aus der ursprünglichen Wirbeltheorie zwei neue Theorien, von der die eine die Unterteilung des Kopfmesoderms in Somiten postuliert, während sich die andere auf die Metamerie der Occipitalregion bezieht.

Segmentalisten postulierten seither eine unterschiedliche Anzahl mesodermaler Kopfsegmente (Balfour 1878; van Wijhe 1882; Goodrich 1918, 1930). Bis heute ist die Frage der Kopfsegmentierung zu Teilen ungeklärt. Für die neusten Revisionen zu diesem Thema siehe Kuratani (2008), Kuratani und Schilling (2008), sowie Northcutt (2008).

Unter der Theorie der Metamerie der Occipitalregion unterscheiden ihre Befürworter einen unsegmentierten Vorder- und segmentierten Hinterbereich des Schädels. (Gegenbauer 1872, 1887; Frieriep 1882; Sagemehl 1884; Fürbringer 1897). Sagemehl (1884, 1891) beschreibt bei den Teleostomi und Amniota drei an den Schädel angeschmolzene Wirbelelemente, wodurch deren Occipitalregion entsteht. Er führte die Begriffe des protometameren und auximetameren Schädels ein. Der protometamere Teil bezieht sich auf den vorderen Bereich des Schädels, welcher unsegmentiert und keine angeschmolzenen Wirbel enthält, während der auximetamere Teil den hinteren Bereich des Schädels bezeichnet, in welchen drei ursprünglich freie Wirbelsegmente eingeschmolzen sein sollen.

Neueste Studien über die Assimilation von Wirbelsegmenten in die Occipitalregion des Schädels liefern Britz und Johnson (in press) und Johnson und Britz (in press). Diese Studien stellen den Unterschied zwischen einer evolutiven und einer ontogenetischen Inkorporation von Wirbelsegmenten in den Vordergrund. In frühen Ontogenesestadien von *Acipenser* beschreiben sie drei Myosepten, die bereits bei der Bildung des Occiputs an ebendiesem ansetzen. Das vierte Myoseptum setzt am ersten Basidorsale an. Erst im späteren Verlauf der Ontogenese ist eine Verschmelzung weiterer postoccipitaler Segmente mit dem Occiput zu beobachten. Die Autoren schließen daraus, dass sich sowohl bei *Acipenser* wie auch bei *Polypterus*, *Amia*, *Lepisosteus* und Teleostei das Occiput aus der gleichen Anzahl, evolutiv in den Schädel, eingeschmolzener Wirbelsegmente (nämlich drei) zusammensetzt. Sie sehen die Begründung hierin in den drei occipitalen Myosepten.

Zudem kommt es zu einer evolutiven Aufnahme der zugehörigen Nerven in die Schädelkapsel – die sogenannten spino-occipitalen Nerven, welche im plesiomorphen Zustand durch Foramina in der Schädelseitenwand heraustreten (Fürbringer 1897; Allis 1897, 1898, 1903; Herrick 1899).

1.5. Das vordere Axialskelett der Stomiidae

Morphologische Studien aus dem frühen 20. Jahrhundert dokumentieren im vorderen Wirbelsäulenabschnitt der Stomiidae ein bis zehn reduzierte Wirbel, ein Merkmal, welches die Stomiidae einzigartig unter den Tiefsee-Prädatoren und den Knochenfischen macht (Sell 1916; Regan & Trewavas 1930; Beebe 1934; Tchernavin 1953; Günther & Deckert 1955, 1959; Morrow 1964a, 1964c; Morrow & Gibbs 1964; Crane 1966). Anstelle der Wirbel überbrückt hier nur die Chorda dorsalis den Bereich zwischen Occiput und erstem existierenden Wirbel; als flexibler Stützstab ermöglicht sie eine verbesserte Beweglichkeit zwischen Kopf und Rumpf in der Vertikalebene (Regan & Trewavas 1930; Günther & Deckert 1955, 1959; Schnell *et al.* 2008). Es wird angenommen, dass mit Hilfe der epaxialen Muskulatur der Schädel zusammen mit dem Oberkiefer angehoben, und dadurch die Mundöffnung in dorsoventraler Richtung vergrößert wird (Tchernavin 1948, 1953; Günther & Deckert 1955, 1959).

Innerhalb der Knochenfische wird außerdem für *Lepidogalaxias salamandroides* (Osmeriformes; Berra & Allen 1989) und für *Rhaphiodon vulpinus* (Characiformes; Lesiuk & Lindsey 1978) eine Beweglichkeit zwischen Kopf und Rumpf beschrieben: breite Zwischenwirbelscheiben im Bereich der vorderen Wirbel und ein Spalt zwischen Exoccipitale und erstem Wirbel sorgen bei *L. salamandroides* für die Fähigkeit, den Kopf während des Fressens abzuwinkeln. Dies wird von Berra und Allen (1989) zusätzlich als Anpassung an eine grabende Lebensweise gedeutet. Lesiuk und Lindsey (1978) beschreiben für *R. vulpinus* eine in horizontaler Richtung verbreiterte Gelenkfläche zwischen dem vierten und fünften Wirbel, die ein Anheben des Kopfes bis zu einem 45° Winkel ermöglicht.

In früheren morphologischen Studien über die Stomiidae wurden nur 14 der insgesamt 28 heute gültigen Gattungen hinsichtlich einer Wirbelreduktion untersucht. Das bisher angenommene Ausmaß der Wirbelreduktion basiert größtenteils auf der Arbeit von Regan und Trewavas (1930). Anhand der persistierenden Neuralbögen und Parapophysen wie auch durch Zählen der Spinalnerven bestimmten sie die Anzahl der komplett oder nur teilweise rückgebildeten Wirbel.

Um die bestehende Literatur über Wirbelreduktion bei den Stomiidae (Sell 1916; Regan & Trewavas 1930; Beebe 1934; Tchernavin 1953; Günther & Deckert 1955, 1959; Morrow 1964a, 1964c; Morrow & Gibbs 1964; Crane 1966) zu überarbeiten und um die exakte Anzahl reduzierter Wirbel bestimmen zu können, benötigt man jedoch zusätzliche segmentale Strukturen, die trotz

Wirbelreduktion bestehen bleiben. Diese, für die vorliegende Arbeit gewählte Strukturen, werden im Folgenden näher erläutert und definiert:

Occipitale und vertebrale Myosepten

Myosepten sind segmental angeordnete Bindegewebsstrukturen die zwei benachbarte Myomere voneinander trennen. Es handelt sich hierbei um dreidimensionale Kegelstrukturen, welche sich zwischen Integument und Wirbelzentrum aufspannen. Von lateral betrachtet gleicht ein Myoseptum einem liegenden, nach cranial geöffneten 'W'. Das Septum horizontale unterteilt ein Myoseptum in einen epaxialen und einen hypaxialen Bereich. Myosepten setzen im vorderen Bereich eines Wirbelzentrums an (z.B. Gemballa & Röder 2004) und persistieren auch wenn Wirbel reduziert sind; in diesem Fall setzen sie an der Chorda dorsalis an. Der Grundplan der Teleostei beinhaltet drei occipitale Myosepten, die dem Occiput angehören und auch an diesem ansetzen (Allis 1898; Patterson & Johnson 1995; Britz & Johnson in press; Johnson & Britz in press).

Das vierte Myoseptum, oder erste vertebrale Myoseptum, setzt am ersten Wirbel an (Abb. 2a-d im Ergebnisteil). In ihm liegt, wenn vorhanden, das erste Epineurale. Das fünfte Myoseptum setzt am zweiten Wirbel an, das sechste am dritten Wirbel usw. Das vierte Myoseptum dient somit als Indikator für den ersten Wirbel, steht es in keiner Verbindung mit einem Wirbel, gilt dieser als reduziert.

Spino-occipitale Nerven

Spino-occipitale Nerven treten zwischen dem letzten Hirnnerv (X. Nervus vagus) und dem ersten Spinalnerv aus dem Rückenmark aus. Sie können ein bis mehrere Foramina der Schädelseitenwand perforieren (Bemis & Forey 2001) (Abb. 2a) oder durch die Membran zwischen Occiput und erstem Neuralbogen verlaufen (Abb. 2b-d). Sie haben ihre Zugehörigkeit zum Cranium durch die evolutive Aufnahme von skelettalen Elementen in den Schädel erworben. Im Grundplan der Teleostei gibt es drei spino-occipitale Nerven, deren Anzahl jedoch aufgrund von Verschmelzungen und möglichen Reduktionen zwischen eins und drei variieren kann (siehe Fürbringer 1897; Allis 1898, 1903; Herrick 1899; Sagemehl 1884; Sewertzoff 1895; Parenti & Song 1996; Nakae & Sasaki 2007).

Der erste spino-occipitale Nerv besteht nur aus einer ventralen Wurzel (Radix ventralis), während die beiden nachfolgenden sowohl eine Radix ventralis als auch eine Radix dorsalis (dorsale Wurzel) besitzen (Froriep 1882; Allis 1903). Beide Wurzeln vereinigen sich nach ihrem Austritt aus dem Rückenmark in einen gemeinsamen Stamm, um sich daraufhin in vier Äste aufzuzweigen.

Mit vier Hauptästen (einem Ramus dorsalis, einem Ramus ventralis, einem Ramus lateralis und einem Ramus communicans) sind sie in ihrem Aufbau dem der Spinalnerven ähnlich (Allis 1897, 1903). Der erste spino-occipitale Nerv innerviert das zweite Myomer, für das erste Myomer kann kein eigener Nerv identifiziert werden (Allis 1903, S. 294). Jedoch zieht der Ramus communicans des ersten spino-occipitalen Nerven in das erste Myomer (Allis 1903). Seine rostrale Begrenzung wird von Allis (1903) auch als „septum zero“ bezeichnet.

Der erste Spinalnerv

Der erste Spinalnerv innerviert das fünfte Myomer (Abb. 2b-d), welches zwischen dem vierten und fünften Myoseptum liegt (Definition nach Allis 1903). Eine weitere Definition für den ersten Spinalnerv kann man bei Parenti und Song (1996) lesen, dort ist der Nerv, der aus dem ersten freien Wirbel austritt, der erste Spinalnerv (Abb. 2a). Im Rahmen dieser Studie habe ich die von Parenti und Song (1996) verwendeten Tiere nachuntersucht und befand sowohl die Definition von Allis' (1903) erstem Spinalnerv wie auch die von Parenti und Song (1996) miteinander übereinstimmend. Folglich ist der Nerv, der aus dem ersten Wirbel austritt (Parenti & Song 1996) derselbe, der das fünfte Myomer innerviert (Allis 1903) und beides somit die Definition für den ersten Spinalnerv.

1.6. Zielsetzung der Arbeit

Die Phylogenie der Stomiidae ist aufgrund eines hohen Grades an Homoplasien in den morphologischen Daten umstritten. Das Merkmal der reduzierten Wirbel wurde bisher nicht in phylogenetische Studien einbezogen. Darüber hinaus wurden nur 14 der heute bekannten Stomiiden Gattungen auf dieses Merkmal untersucht.

Mit einer Überarbeitung der von Regan und Trewavas (1930) angefertigten Studie und unter Hinzunahme aller weiteren Stomiiden Gattungen, soll in der vorliegenden Arbeit das Merkmal der reduzierten Wirbel als neues phylogenetisches Merkmal untersucht werden. Eine Voraussetzung hierfür ist eine segmentale Struktur die sich von den von Regan und Trewavas (1930) verwendeten Strukturen (persistierende Neuralbögen und Parapophysen, so wie Spinalnerven) unterscheidet. Da man sowohl an den occipitalen als auch an den vertebralen Myosepten die Existenz einer Wirbelreduktion erkennen kann, bieten sich diese als eine solche Struktur an.

Nach einer Revision des Verlaufs der Spinalnerven und der spino-occipitalen Nerven könnten diese anschließend zur Verifizierung einer, über die Myosepten abgeleiteten, Wirbelreduktion herangezogen werden. Außerdem soll die Entwicklung des stark abgeleiteten vorderen Axialskeletts anhand von Ontogenesestadien beschrieben werden.

Des Weiteren liefert die vorliegende Arbeit die Beschreibung eines sogenannten „sekundären Kopfgelenks“, eine bisher im Reich der Teleostier einzigartige Struktur an der Verbindung zwischen Schädel und Wirbelsäule. Sie ermöglicht in seinen Besitzern eine zusätzliche vertikale Beweglichkeit zwischen Kopf und Rumpf.

Die Ergebnisse sollen vergleichend und darüber hinaus in einem funktionsmorphologischen wie auch systematischen Kontext diskutiert werden.

2. Material und Methoden

2.1. Material

In die Untersuchung konnten bis auf zwei sehr seltene Gattungen (*Eupogonesthes*, *Parabathophilus*) alle Gattungen der Stomiidae eingeschlossen werden. Desweiteren wurden einzelne Vertreter aus Schwesterfamilien innerhalb der Stomiiformes zum Vergleich hinzugezogen.

Alle Längen beziehen sich auf die Standardlänge (SL) eines Tieres, es sei denn es wird anders angegeben. TL= Gesamtlänge; clearing und staining (C&S) = Aufhellpräparate; clearing und triple staining (C&triple staining) = Aufhellpräparate zusätzlich mit Sudan Schwarz angefärbt). BMNH = Natural History Museum, London UK. MCZ = Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, MA, USA. NSMT = National Science Museum, Tokyo, Japan. SIO = Scripps Institution of Oceanography, La Jolla, CA, USA. USNM = Smithsonian Institution, National Museum of Natural History, Washington, DC, USA. VIMS = Virginia Institute of Marine Science, Gloucester Point, VA, USA. Im Anhang ist folgende Liste auch tabellarische aufgeführt (Tab.2).

DIPLOPHIDAE

Diplophos sp.: NSMT-PL 643, 1 sp. (C&S: 38 mm); *Manducus maderensis*: MCZ 82192, 1 sp. (C&S: TL= 18 mm); MCZ 82180, 1 sp. (C&S: TL= 44 mm); MCZ 82189, 1 sp. (C&S: TL= 10 mm); MCZ 144440, 3 spp. (C&S: TL= 23 mm, 24 mm, 26 mm).

GONOSTOMATIDAE

Cyclothone atraria: SIO 67-102, 1 sp. (Histologie: 68 mm); NSMT-PL 690, 3 spp. (C&S: 9 mm, 14 mm, 15 mm); *Cyclothone braueri*: uncat., 2 spp. (C&S: 20 mm, 22 mm); *Gonostoma* sp.: USNM 325548, 1 sp. (C&triple staining: 120 mm).

STERNOPTYCHIDAE

Argyropelecus affinis: SIO 72-71, 1 sp. (C&S: 56 mm); SIO 97-97, 2 spp. (C&S: 11 mm, 12 mm); *Danaphos oculatus*: SIO uncat., 1 sp. (C&S: 25 mm); *Sternoptyx diaphana*: SIO 67-122, 1 sp. (C&S: TL= 43 mm).

PHOSICHTHYIDAE

Ichthyococcus irregularis: SIO 93-183, 2 spp. (C&S: 42 mm, 27 mm); *Vinciguerrria lucetia*: SIO 95-123, 2 spp. (C&S: 54 mm, 45 mm); SIO 84-142, 1 sp. (C&S: 14 mm); *Vinciguerrria* sp.: NSMT-PL 691, 3 spp. (C&S: 11 mm, 13 mm, 14 mm).

STOMIIDAE

Aristostomias xenostoma: USNM 296715, 3 spp. (C&S: 83 mm; Röntgenaufnahme: 123 mm, 140 mm); *Astronesthes niger*: MCZ 133101, 4 spp. (C&S: 26 mm, 37 mm, 48 mm; Histologie: 62 mm); MCZ 147083, 1 sp. (C&S: 29 mm); *Astronesthes indicus*: SIO 92-61, 2 spp. (C&S: 82 mm; Präparation: 98 mm); *Bathophilus filifer*: SIO 76-42, 1 sp. (C&S: TL= 75 mm); SIO 03-189, 2 spp. (Histologie: 80 mm; Präparation: 89 mm); *Bathophilus* sp.: USNM 325530, 1 sp. (C&S: 73 mm); *Bathophilus vaillanti*: USNM 234150, 1 sp. (C&S: 101 mm); *Borostomias panamensis*: SIO 76-54, 2 spp. (C&S: 170 mm; Präparation: 150 mm); SIO 65-188, 1 sp. (Histologie: 125 mm); *Borostomias mononema*: USNM 301093, 1 sp. (Röntgenaufnahme: 239 mm); *Borostomias elucens*: USNM 298939, 1 sp. (Alizarin angefärbt: 107 mm); *Chauliodus sloani*: MCZ 129389, 1 sp. (C&S: 26 mm); MCZ 129373, 2 spp. (C&S: 51 mm; Histologie: TL= 50 mm); MCZ 129952, 2 spp. (C&S: 32 mm, 45 mm); MCZ 157964, 2 spp. (C&S: TL= 165 mm; Histologie: TL= 138 mm); SIO 88-178, 3 spp. (C&S: TL= 250 mm; Histologie: TL= 150 mm; Präparation: TL= 130 mm); USNM 201005, 1 sp. (Röntgenaufnahme: TL= 213 mm); USNM 200984, 1 sp. (C&triple staining: 145 mm); USNM 028467, 2 spp. (Röntgenaufnahme: adulte Tiere); USNM 219960, 1 sp. (Röntgenaufnahme: adultes Tier); USNM 285137, 1 sp. (Röntgenaufnahme: adultes Tier); USNM uncat., 2 spp. (C&triple stained: 230 mm, 260 mm); BMNH 2002.3.1.179, 1 sp. (C&S: TL= 130 mm); *Chauliodus macouni*: SIO 88-22, 3 spp. (C&S: 28 mm, 32 mm, 33 mm); USNM 150561, 1 sp. (Röntgenaufnahme: 162 mm); USNM 270821, 2 spp. (Röntgenaufnahme: 137 mm, 215 mm); *Chauliodus danae*: BMNH 2007.10.31.63, 1 sp. (Präparation: 92 mm); USNM 200998, 2 spp. (Röntgenaufnahme: 150 mm, 155 mm); *Chauliodus barbatus*: USNM 260174-F29, 4 spp. (Röntgenaufnahme: 169 mm, 126 mm, 96 mm, 81 mm); USNM 292506, 1 sp. (Röntgenaufnahme: 175 mm); USNM uncat., 2 spp. (Röntgenaufnahme: 161 mm, 104 mm); USNM 394241, 1 sp. (C&S: 188 mm); *Chauliodus schmidti*: USNM uncat., 2 spp. (Röntgenaufnahme: 126 mm, 122 mm); *Chauliodus pammelas*: USNM 201190, 2 spp. (Röntgenaufnahme: 183 mm, 147 mm); USNM 201193, 2 spp. (Röntgenaufnahme: 218 mm, 184 mm); *Chiostomias pliopterus*: USNM 234059, 1 sp. (Röntgenaufnahme: 118 mm); *Echiostoma barbatum*: BMNH 2007.10.31.9, 1 sp. (C&S: 89 mm); *Eustomias* sp.: USNM 394242, 1 sp. (C&S: 59 mm); MCZ 62637, 4 spp. (C&S: 45 mm, 32 mm, 30 mm, 26 mm); *Eustomias arborifer*: USNM 223956, 1 sp. (Röntgenaufnahme: 259 mm); USNM 223958, 2 spp. (Röntgenaufnahme: 130 mm, 102 mm); *Eustomias bifilis*: SIO 97-89, 2 spp. (C&S:

TL= 105 mm; Präparation: TL= 108 mm); *Eustomias bigelowi*: USNM 261306, 1 sp. (Röntgenaufnahme: 153 mm); *Eustomias bimargaritus*: USNM 224105, 1 sp. (Röntgenaufnahme: 142 mm); *Eustomias brevibarbatus*: USNM 260291, 1 sp. (Röntgenaufnahme: 163 mm); *Eustomias curtatus*: USNM 224194, 1 sp. (Röntgenaufnahme: 146 mm); *Eustomias dinema*: USNM 322444, 1 sp. (Röntgenaufnahme: 97 mm); *Eustomias dubius*: USNM 222161, 1 sp. (Röntgenaufnahme: 174 mm); *Eustomias enbarbatus*: USNM 234464, 3 spp. (Röntgenaufnahme: 201 mm, 135 mm, 91 mm); USNM 379968, 1 sp. (Röntgenaufnahme: 111 mm); *Eustomias filifer*: BMNH 2007. 10.31.64, 1 sp. (Histologie: TL= 97 mm); *Eustomias fissibarbis*: USNM 270587, 1 sp. (Röntgenaufnahme: 122 mm); *Eustomias furcifer*: USNM 234388, 1 sp. (Röntgenaufnahme: 166 mm); USNM 322866, 1 sp. (Röntgenaufnahme: 149 mm); *Eustomias jimcraddocki*: USNM 323052, 1 sp. (Röntgenaufnahme: 151 mm); *Eustomias macronema*: BMNH 2007.10.31.12, 1 sp. (C&S: TL= 65 mm); *Eustomias macrurus*: USNM 322772, 2 spp. (Röntgenaufnahme: 196 mm, 169 mm); *Eustomias melanostigma*: USNM 223737, 1 sp. (Röntgenaufnahme: 136 mm); *Eustomias obscurus*: USNM 206711, 5 spp. (Röntgenaufnahme: 199 mm (und C&S), 147 mm (und C&triple staining), 179 mm, 131 mm, 135 mm); USNM 234444, 1 sp. (C&S: 59 mm); USNM 234416, 1 sp. (C&S: 71 mm); *Eustomias satterleei*: USNM 341943, 2 spp. (Röntgenaufnahme: 151 mm, 159 mm); *Eustomias schmidti*: USNM 261301, 1 sp. (Röntgenaufnahme: 195 mm); *Eustomias simplex*: USNM 372020, 1 sp. (Röntgenaufnahme: 205 mm); *Eustomias tomentosis*: USNM 322643, 1 sp. (Röntgenaufnahme: 110 mm); *Flagellostomias boureei*: BMNH 2002.8.5.786-788, 1 sp. (C&S: 161 mm); *Grammatostomias circularis*: USNM 300011, 1 sp. (Röntgenaufnahme: 90 mm); USNM 270611, 1 sp. (Röntgenaufnahme: 55 mm); *Grammatostomias dentatus*: VIMS 11846, 2 spp. (C&S: 111 mm, 117 mm); USNM 234036, 1 sp. (C&S: 76 mm); *Heterophotus ophistoma*: USNM uncat., 1 sp. (Röntgenaufnahme: 144 mm); *Idiacanthus anstrostromus*: SIO 97-85, 1 sp. (Histologie: 310 mm); SIO 60-459, 2 spp. (C&S: 320 mm; Präparation: 182 mm); SIO 70-237, 3 spp. (C&S: 135 mm, 57 mm, 75 mm); *Leptostomias sp.*: BMNH 2007.10.31.65, 1 sp. (Histologie: 70 mm); BMNH 2007.10.31.66, 1 sp. (C&S: 49 mm); USNM 257245, 3 spp. (Röntgenaufnahme: 69 mm, 74 mm, 93 mm); USNM 257231, 1 sp. (Röntgenaufnahme: 61 mm); USNM 292290, 1 sp. (C&S: 44 mm); USNM 256843, 1 sp. (Röntgenaufnahme: 240 mm); USNM 256844, 1 sp. (Röntgenaufnahme: 177 mm); USNM 301801, 1 sp. (Röntgenaufnahme und C&S: 185 mm); *Leptostomias gladiator*: BMNH 2007.10.31.8, 1 sp. (C&S: 91 mm); BMNH 1929.7.6.13, 1 sp. (Röntgenaufnahme); BMNH 1929.7.6.14, 1 sp. (Röntgenaufnahme); BMNH 1929.7.6.15, 1 sp. (Röntgenaufnahme); BMNH 1929.7.6.16, 1 sp. (Röntgenaufnahme); USNM 234490, 1 sp. (Röntgenaufnahme: 366 mm); *Leptostomias gracilis*: BMNH 1929.7.6.10, 1 sp. (Röntgenaufnahme); *Leptostomias longibarba*: BMNH 1929.7.6.11, 1 sp. (Röntgenaufnahme); *Leptostomias leptobolus*: BMNH 1929.7.6.12, 1 sp. (Röntgenaufnahme); *Leptostomias macropogon*: BMNH 1930.1.12.521, 1 sp. (Röntgenaufnahme); *Leptostomias bermudensis*: USNM 234478, 1 sp. (Röntgenaufnahme: 458 mm);

Leptostomias bilobatus: USNM 298720, 1 sp. (Röntgenaufnahme: 359 mm); *Leptostomias multifilis*: USNM 300185, 1 sp. (Röntgenaufnahme: 122 mm); *Leptostomias haplocaulus*: USNM 300546, 1 sp. (Röntgenaufnahme: 173 mm); *Leptostomias macronema*: USNM 301803, 1 sp. (Röntgenaufnahme: 64 mm); *Leptostomias robustus*: NSMT-P 63256, 1 sp. (Röntgenaufnahme: 293 mm); *Malacosteus niger*: SIO 73-25, 3 spp. (C&S: 130 mm; Histologie: 100 mm; Präparation: 135 mm); USNM 296813, 1 sp. (C&S: 74 mm); *Malacosteus australis*: USNM 296675, 1 sp. (C&S: 110 mm); *Melanostomias melanops*: BMNH 2007.10.31.10, 1 sp. (C&S: 139 mm); *Melanostomias biseriatus*: USNM 272912, 1 sp. (Alizarin gefärbt: 193 mm); *Neonesthes capensis*: USNM uncat., 1 sp. (Röntgenaufnahme: 128 mm); USNM 272906, 1 sp. (C&S: 115 mm); *Odontostomias micropogon*: USNM 343256, 1 sp. (Röntgenaufnahme: 76 mm); *Opostomias mitsuii*: USNM 200816, 1 sp. (Röntgenaufnahme: 113 mm); USNM 320488, 1 sp. (C&S: 170 mm); *Pachystomias microdon*: USNM 296708, 1 sp. (Röntgenaufnahme: 147 mm); USNM 297922, 1 sp. (C&S: 168 mm); USNM 297923, 1 sp. (Alizarin gefärbt: 156 mm); *Photonectes parvimanus*: BMNH 1998.8.9.18733, 1 sp. (Histologie: 44 mm); *Photonectes braueri*: BMNH 1998.8.9.18726, 1 sp. (C&S: 62 mm); *Photostomias guernei*: BMNH 2007.10.31.19, 1 sp. (C&S: 112 mm); BMNH 2007.10.31.6, 1 sp. (C&S: 50 mm); *Photostomias* sp.: USNM 296650, 1 sp. (C&S: 92 mm); *Rhadinesthes decimus*: BMNH 2007.10.31.13, 1 sp. (C&S: 138 mm); *Stomias boa ferox*: MCZ 42920, 1 sp. (C&S: 86 mm); MCZ 128612, 1 sp. (C&S: 63 mm); MCZ 129017, 1 sp. (C&S: TL= 52 mm); MCZ 129070, 6 spp. (C&S: TL= 37 mm, 39 mm, 40 mm, 41 mm, 43 mm; Histologie: 62 mm); USNM 219959, 1 sp. (C&triple staining: 120 mm); *Stomias atriventer*: SIO uncat., 3 spp. (C&S: 125 mm; Histologie: 185 mm; Präparation: 190 mm); *Stomias boa*: USNM 393605, 1 sp. (C&triple staining: 240 mm); *Tactostoma macropus*: SIO 89-169, 3 spp. (C&S: 175 mm; Histologie: 195 mm; Präparation: 195 mm); *Thysanactis dentex*: BMNH 1929.7.6.8-9, 2 spp. (Röntgenaufnahme); USNM 365803, 1 sp. (C&S: 76 mm); USNM uncat., 1 sp. (Röntgenaufnahme: 165 mm); *Trigonolampa miriceps*: USNM 219996, 1 sp. (Röntgenaufnahme: 107 mm).

2.2. Methoden

Den vergleichend osteologischen Untersuchungen liegen Aufhellpräparate, histologische Schnittserien und Röntgenbilder zugrunde.

Die verwendete Technik für die Aufhellung und die Knochen-Knorpel Differentialfärbung folgt verschiedenen Teilen der Protokolle von Dingerkus und Uhler (1977), Taylor und Van Dyke (1985) und Potthoff (1984). Im Folgenden werden die, für die Bearbeitung der Stomiidae, notwendig gewordenen Modifikationen dieser Protokolle aufgeführt.

Die besten Ergebnisse konnten erzielt werden, wenn die Tiere vor der Aufhellung nicht gehäutet wurden. Dieser erste Schritt ist vor allem bei Fischen mit stark verknöcherten Schuppen von Bedeutung, wird aber bei den schuppenlosen Stomiidae weitgehend hinfällig. Exemplare aus den Gattungen *Malacosteus*, *Aristostomias* und *Photostomias* wurden allerdings größtenteils gehäutet, da die Pigmentierung ihrer Haut außerordentlich stark ist, und sich darum nur schwer aufhellen und bleichen lässt. Der Magen-Darm Trakt der Stomiidae wurde vor dem ersten Aufhellsschritt herauspräpariert, da die Magenwand meist ebenfalls stark pigmentiert ist und sich nur schwer aufhellen und bleichen lässt.

Bei einer schlechten Erstfixierung der Präparate kann es zu einem sehr langsamen und schlechten Trypsin-Verdau des Muskelgewebes kommen. Durch Überführen der Präparate in KOH (Kaliumhydroxid) für ca. 1-2 Stunden kann dem Verdau etwas nachgeholfen werden. Dieser Schritt kann mehrmals wiederholt werden.

Einer der kritischsten Schritte während der Aufhellung der Stomiidae ist das Bleichen in Wasserstoffperoxid (H_2O_2). Die besten Ergebnisse konnte ich mit 20ml einer 0,5%igen KOH Lösung mit 2-3 Tropfen einer 1%igen H_2O_2 Lösung erzielen. Während dem Bleichen sollte eine Lampe auf die Lösung gerichtet sein, damit das H_2O_2 höchste Aktivität entfalten kann. Bei dem Versuch eine gesteigerte Aktivität des H_2O_2 durch Erhöhen seiner Menge zu erreichen, erhält man unerwünschte Blasen im Aufhellpräparat. Bei Larven und sehr wertvollen Exemplaren wurde statt der KOH-Lösung eine weniger aggressive 100%ige Borax-Lösung verwendet. Mit dem Benutzen von Wärmetischen oder -schränken während diesem Schritt, wie auch während dem Trypsin-Verdau, konnte ich keine guten Erfahrungen machen, da man die Aktivität der jeweiligen Lösung schlecht kontrollieren kann. Der gewünschte Grad der Aufhellung wird dabei zu schnell oder zu sprunghaft erzielt und man verpasst leicht den richtigen Zeitpunkt, das Präparat aus der jeweiligen Lösung zu nehmen, was den Zerfall des Skeletts zur Folge haben kann.

Bei einer Überfärbung der Präparate mit Alzian-Blau (Knorpelfärbung), kann überschüssige

Farbe in 70%igem Ethanol aus dem Muskelgewebe größtenteils wieder herausgelöst werden. Überschüssiges Alizarin-Rot (Knochenfärbung) kann mit einer 70%igen Borax-Lösung wieder etwas gelöst werden.

Zur Untersuchung der Nerven wurde in einigen Exemplaren der Differentialfärbung des Knorpels und Knochens ein dritter Färbeschritt angeschlossen, bei dem mit Sudan Schwarz B Nerven schwarz gefärbt werden; im Wesentlichen folgt diese Technik den Angaben bei Song und Parenti (1995).

Für die Erstellung der Sagittal- und Querschnittserien wurden die Tiere in Paraffin eingebettet und mit Azan nach Domagk (1933) gefärbt. Es wurden Sagittal- und Querschnittserien mit 10-15 µm Schnittdicke erstellt.

Von sehr seltenen Exemplaren und einer Bandbreite von Arten aus den Gattungen *Eustomias*, *Chauliodus* und *Leptostomias* wurden Röntgenbilder aufgenommen. Röntgenbilder stammen aus dem Natural History Museum (London), dem National Museum of Natural History (Washington, DC) und dem Museum of Science (Tokyo).

Die Myosepten wurden in den Aufhellpräparaten durch das Spielen mit dem Einfallswinkel des Lichtes unter dem Binokular sichtbar gemacht. Die Sichtbarkeit der Myosepten wird durch das Überführen der Aufhellpräparate in 70%igen Ethanol gesteigert. Dabei trübt sich das eigentlich durchsichtige Aufhellpräparat milchig ein. Der Verlauf der Myosepten kann zwar dabei besser beobachtet werden, jedoch ist der Blick auf ihren Ansatz an den Skelettelementen oder der Chorda dorsalis behindert. Durch die Verwendung von polarisiertem Licht können die Ansatzstellen der Myosepten wieder besser sichtbar gemacht werden.

Für die Untersuchung der Aufhellpräparate im Durchlicht ist es unerlässlich, eine Sylgard-Schicht auf dem Boden der Präparate-Schale zu verwenden. Es handelt sich hierbei um eine Siliconharzlösung, welche zu einer durchsichtigen, gummiartigen Schicht am Boden von Glasschalen oder Plastikboxen erhärtet. Darauf können die Präparate in jeglicher Lösung in einem bestimmten Winkel, in welchem z.B. die Myosepten durch den Einfall des Lichtes irisieren, festgesteckt werden.

Bilder zur Dokumentation wurden mit einer Zeiss Axiocam auf einem Zeiss SteREO Discovery V12 als Z-Stapel (Bildstapel) aufgenommen, und mit der Zeiss AxioVision Software zu einem tiefenscharfen Bild zusammengesetzt. Damit war es mir möglich, sowohl den Verlauf von Myosepten als auch Skelettelemente, welche auf einer anderen Ebene liegen, in einem Bild scharf darzustellen.

Die histologischen Schnitte wurden mit einer Digitalkamera des Typs Canon 300 D fotografiert. Die Kamera wurde dazu über einen LM-Digital Adapter sowohl an einem Binokular (Zeiss Tessovar), als auch an einem Mikroskop (Olympus) angebracht.

Die Identifikation reduzierter Wirbel basiert auf zwei Landmarken: 1) den occipitalen und vertebralem Myosepten und 2) den spino-occipitalen Nerven. Dabei stützt sich die Arbeit auf die in früheren Publikationen (Allis 1898; Patterson & Johnson 1995; Britz & Johnson in press; Johnson & Britz in press) erhobene Anzahl der occipitalen Myosepten. Im plesiomorphen Zustand der Actinopterygier sind drei Myosepten mit dem Occiput assoziiert. Das vierte Myoseptum ist das erste vertebrale Myoseptum und setzt am ersten Wirbel an. Eine fehlende Assoziation des vierten Myoseptums mit dem ersten Wirbel ist ein Indiz für eine Wirbelreduktion; in diesem Fall setzt das Myoseptum an der Chorda dorsalis an.

Im Grundplan der Teleostei gibt es drei spino-occipitalen Nerven, welche caudal des Nervus vagus das Rückenmark verlassen, der vierte Nerv ist der erste Spinalnerv.

2.3. Abkürzungsverzeichnis

ANA – Accessory neural arch (Akzessorischer Neuralbogen)

AuC – Autocentrum

Bd – Basidorsale

Boc – Basioccipitale

Bv – Basiventrale

C – Centrum, Wirbelkörper

Ch – Chorda dorsalis

ChS – Chordascheide

ChC – Chordacentrum

d – Radix dorsalis

En – Epineurale

Ec – Epicentrale

Exoc – Exoccipitale

M – Myoseptum

MD 8 – *Musculus dorsalis 8* (siehe Tchernavin 1953)

NB – Neuralbogen

Oc – Occiput

OM – Occipitales Myoseptum

SO – Spino-occipitaler Nerv

Papo – Parapophyse

Pt – Posttemporale

Pz – Präzygapophyse

R – Rippe

Rm – Rückenmark

S – Spinalnerv

SCI – Supracleithrum

Sn – Supraneurale

SnK – Supraneural Knorpel

v – Radix ventralis

X – Nervus vagus

3. Ergebnisse

3.1. Plesiomorpher Zustand der Teleostei

Im plesiomorphen Zustand der Teleostei kommt es zu einer knöchernen Gelenkung zwischen dem Basioccipitale und dem ersten Wirbel (Patterson 1975). Als Synapomorphie der Neoteleostei gilt eine dreifache Gelenkfläche des Occiput mit dem ersten Wirbel, diese besteht aus den paarigen Exoccipitalia und dem medialen Basioccipitale (Rosen 1985; Johnson 1992). Drei occipitale Myosepten setzten am Occiput an: das erste am Vorderrand des Exoccipitale, häufig mit Verbindung zum ventralen Rand des Posttemporale; das zweite in der Mitte des Exoccipitale und das dritte am hinteren Rand des Exoccipitale (Abb. 2a) (Allis 1897, 1903; Patterson & Johnson 1995; Britz & Johnson in press). Das erste Myomer setzt rostral an der Faszie der epaxialen Muskulatur an. Diese wird in der vorliegenden Arbeit nicht zu den Myosepten gezählt, wobei sie im weitesten Sinne das nullte occipitale Myoseptum („septum zero“ nach Allis 1903) darstellt.

3.2. Vorderes Axialskelett Teil I: Stomiidae ohne Wirbelreduktion

Bei den Stomiidae besteht zwischen Schädelhinterrand und erstem Wirbelkörper keine direkte Gelenkung, vielmehr verbleibt im vorderen Axialbereich zeitlebens eine Lücke, die von der flexiblen Chorda dorsalis überbrückt wird (Abb. 2b-d, 3, 4).

3.2.a. Die occipitalen Myosepten

In der epaxialen Muskulatur befinden sich bei den Gattungen *Neonesthes*, *Astronesthes*, *Borostomias*, *Rhadinesthes*, *Heterophotus*, *Stomias*, *Trigonolampa*, *Chirostomias*, *Flagellostomias*, *Opostomias*, *Odontostomias*, *Thysanactis*, *Photonectes*, *Melanostomias*, *Echiostoma*, *Tactostoma*, *Idiacanthus*, *Grammatostomias*, *Bathophilus*, *Pachystomias*, *Photostomias*, *Malacosteus*, und *Aristostomias* drei occipitale Myosepten, die sowohl in der Occipitalregion des Schädels als auch an der Chordascheide ansetzen (die Reihenfolge der Gattungen ist der im Stammbaum in Abb. 1 entsprechend). Das erste epaxiale occipitale Myoseptum setzt am vorderen Rand des Exoccipitale an, das zweite am hinteren Rand des Exoccipitale und das dritte an der Chordascheide (Abb. 2b, c, 3, 4, 5). In der hypaxialen Muskulatur ist das erste occipitale Myoseptum vollständig reduziert; es finden sich nur das zweite und dritte occipitale Myoseptum, welche nach dorsal kontinuierlich in

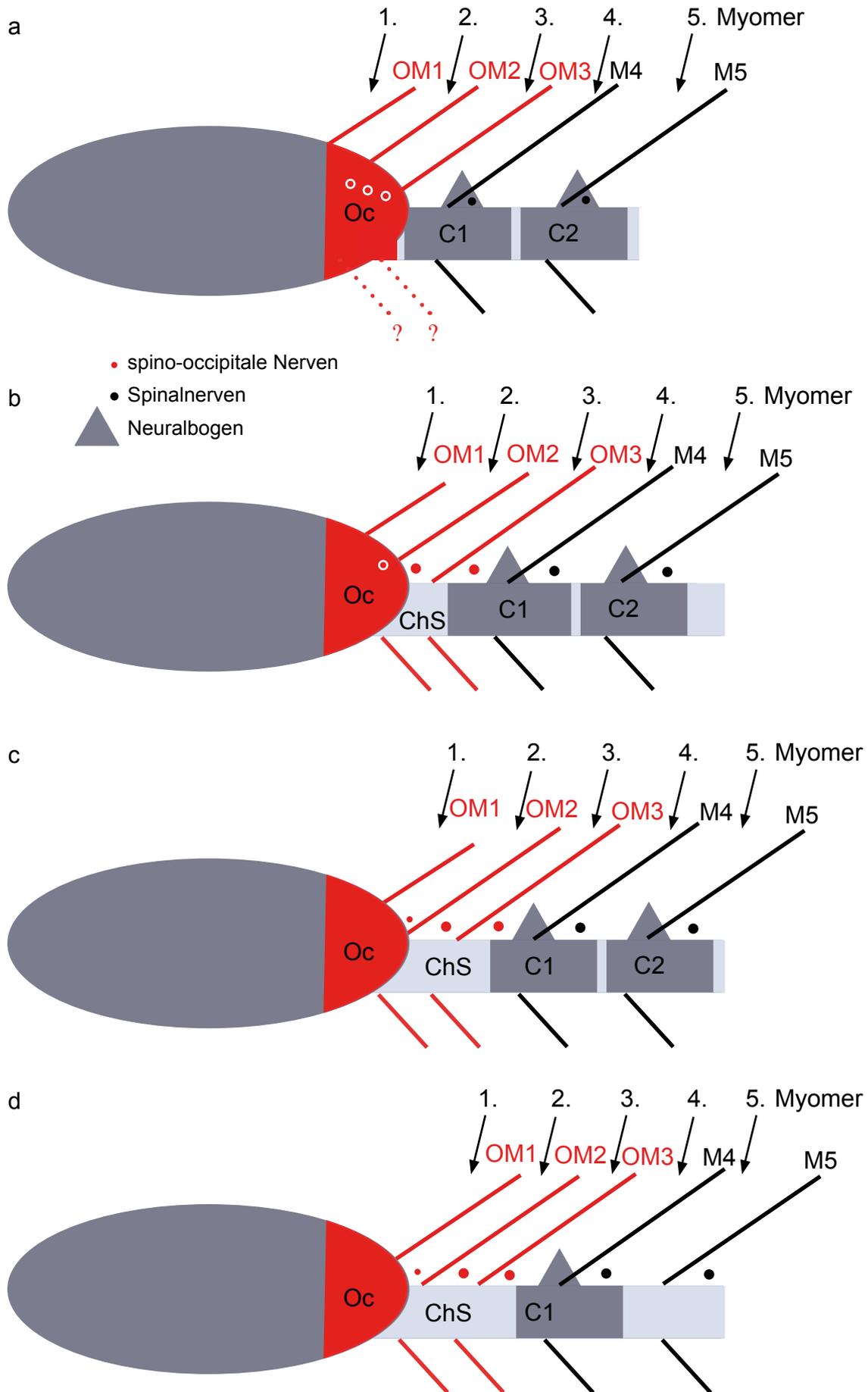


Abb. 2:

Generalisiertes Schema der occipitalen (OM1-3) und vertebralen Myosepten (M4-) und ihrer Ansatzstellen am Occiput (Oc) bzw. an der Chordascheide (ChS) und an den vorderen Rumpfwirbeln (C1/C2). **a.** Repräsentiert den Grundplan der Teleostei in Anlehnung an Johnson & Britz (in press). Unterschieden werden dorsale Myosepten der epaxialen und ventrale Myosepten der hypaxialen Rumpfmuskulatur. Die ventralen occipitalen Myosepten fanden bisher noch keine Erwähnung in der Literatur, somit sind sie noch hypothetisch und hier gestrichelt eingezeichnet und mit Fragezeichen versehen. Das rostralste hypaxiale Myomer plus Myoseptum fehlt vermutlich ebenso wie bei den Stomiidae. Ein bis drei spino-occipitale Nerven treten durch Foramina in der Schädelseitenwand aus. Der erste Spinalnerv, der hinter dem ersten Neuralbogen (NB1) austritt, versorgt das fünfte Myomer, welches zwischen dem vierten und fünften Myoseptum (M4-5) liegt. Das vierte Myoseptum (M4) definiert immer den ersten Wirbel (C1). **b.** Dieses Schema vertritt den Zustand eines basal stehenden Stomiiden (orientiert am Bsp. von *Astronesthes*). Durch die mäßige Streckung der vorderen occipito-zervikalen Region sind die Myomere etwas nach caudal verlagert, dadurch inseriert das dorsale OM3 sowie die ventralen OM2 und OM3 an der exponierten Chordascheide (ChS). Die Austritte der beiden hinteren spino-occipitalen Nerven liegen außerhalb des Cranium. Der nach caudal verlagerte erste Rumpfwirbel ist dem 4. Myoseptum (M4) zugeordnet. **c.** Schema der stärker abgeleitet stehenden Stomiidae: Die Streckung des vorderen Axialskeletts ist stark ausgeprägt, so dass alle drei spino-occipitalen Nerven hinter dem Occiput austreten. **d.** Dieses Schema vertritt den Zustand bei *Eustomias*; Die Streckung des vorderen Axialskeletts ist so ausgeprägt, dass die occipitalen Myosepten OM2 und OM3 auf der noch gestreckteren Chordascheide inserieren.

die entsprechenden epaxialen Myosepten übergehen (Abb. 3f, 4). Das vierte Myoseptum, welches das erste vertebrale Myoseptum der Rumpfmuskulatur darstellt, setzt bei den oben genannten Stomiidae im vorderen Drittel des ersten Wirbelkörpers an. Die Lagebeziehung des vordersten Wirbels zum vierten Myoseptum kennzeichnet diesen als den ersten Wirbel (Abb. 3-5).

Das Fehlen einer knöchernen Gelenkung zwischen Schädelhinterrand und dem ersten Wirbel und die Überbrückung der entstehenden Lücke ist somit auf eine Verlängerung der Chorda dorsalis zurückzuführen und nicht auf den Verlust von Wirbelkörpern. Die Länge dieses chordalen Abschnitts variiert allerdings innerhalb dieser Gattungen. Weniger abgeleitete Gattungen wie *Astronesthes* (Abb. 4a), *Borostomias* (Abb. 3a, 4b), *Tactostoma* (Abb. 4d) und *Idiacanthus* (Abb. 4e) weisen nur einen relativ kurzen chordalen Abschnitt zwischen Occiput und erstem Wirbel auf, während stärker abgeleitete Gattungen wie *Grammatostomias*, *Photostomias*, *Aristostomias* (Abb. 11b) und *Malacosteus* (Abb. 4g) in diesem Bereich einen deutlich verlängerten chordalen Abschnitt zeigen. Diese Lücke kann bei *Malacosteus* einer Länge von zwei bis drei Wirbeln entsprechen.

Bei *Borostomias* (Abb. 3a, 4b) und *Echiostoma* (Abb. 3c) artikulieren die Exoccipitalia mit dem ersten Neuralbogen, während das Basioccipitale verkürzt und nicht an der Gelenkung beteiligt ist. Die Verkürzung des Basioccipitale trägt auch bei anderen Gattungen wie *Astronesthes* (Abb.

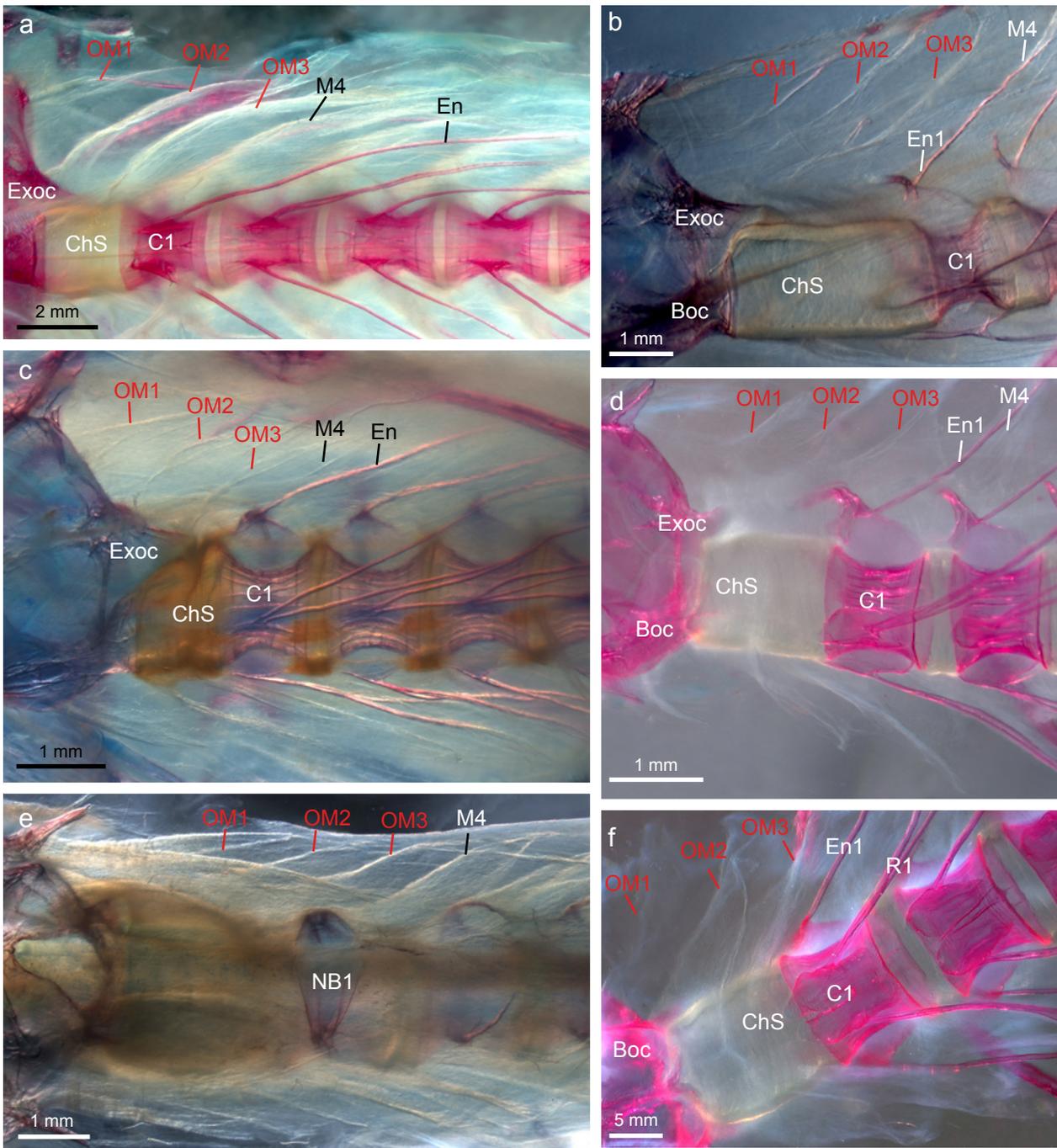


Abb. 3:

Anordnung der occipitalen und vertebralen Myosepten und ihre Beziehung zum Occiput und der Wirbelsäule. Die occipitalen Myosepten (OM1-3) sind durch geeignete Beleuchtung sichtbar gemacht. Der erste Wirbel, von dem nur das Wirbelzentrum (C1) beschriftet ist, liegt im vierten Myoseptum (M4). Die Chordascheide zwischen dem ersten Wirbel und dem Occiput ist unterschiedlich stark exponiert. **a.** Lateralansicht von *Borostomias panamensis* (SIO 76-54, 170 mm). **b.** Lateralansicht von *Flagellostomias boureei* (BMNH 2002.8.5.786-788, 161 mm). **c.** Lateralansicht von *Echiostoma barbatum* (BMNH 2007.10.31.9, 89 mm). **d.** Lateralansicht von *Bathophilus filifer* (SIO 76-42, TL= 75 mm). **e.** Dorsalansicht von *Photostomias guernei* (BMNH 2007.10.31.19, 112 mm). **f.** Ventralansicht von *Bathophilus filifer* (SIO 76-42; TL= 75 mm). Boc: Basioccipitale; ChS: Chordascheide; En: Epineurale; Exoc: Exoccipitale; NB: Neuralbogen; R: Rippe.

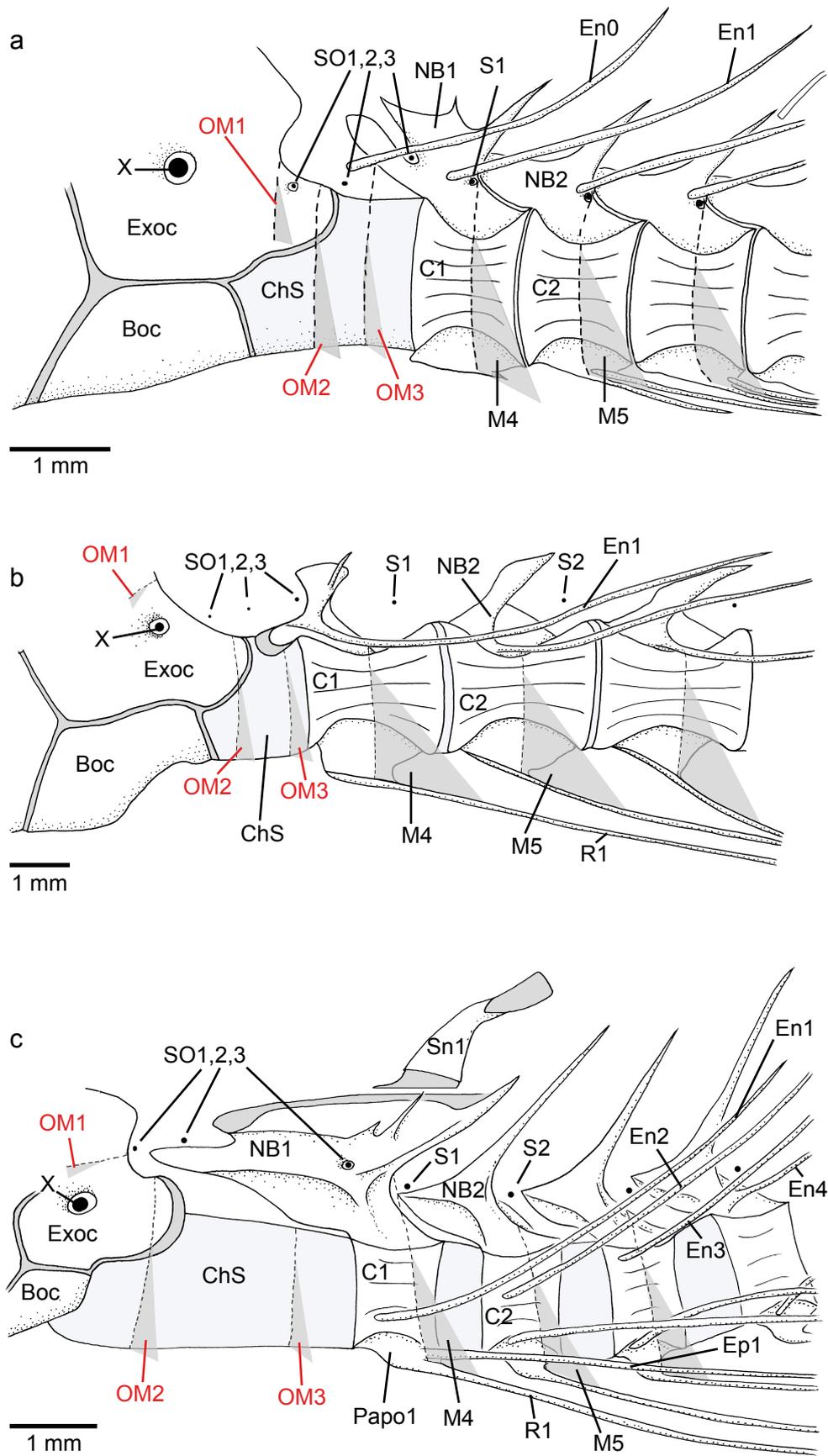


Abb. 4:

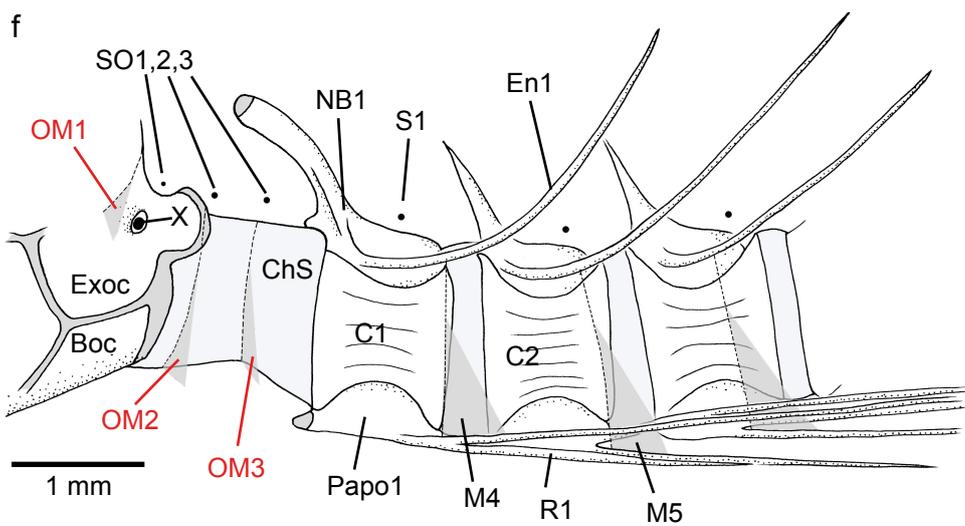
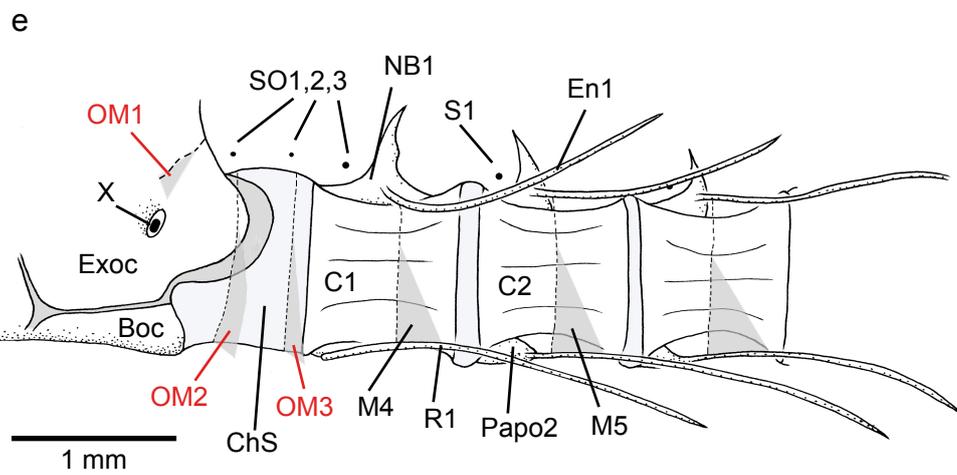
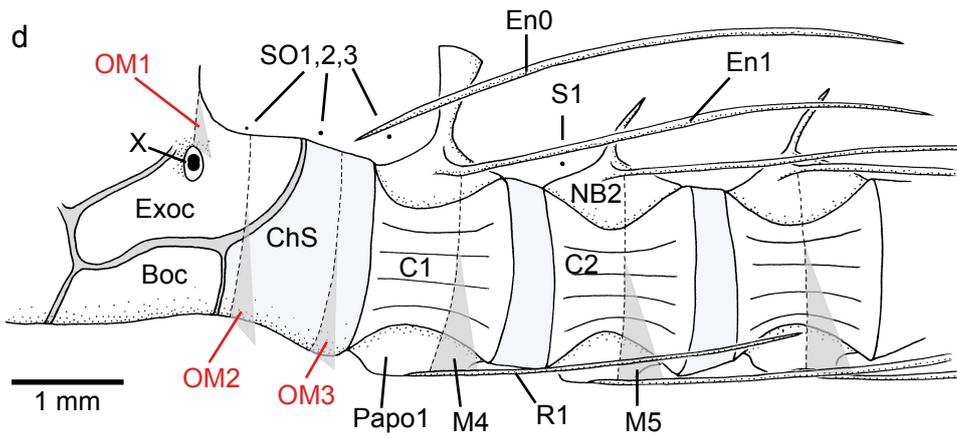


Abb. 4:

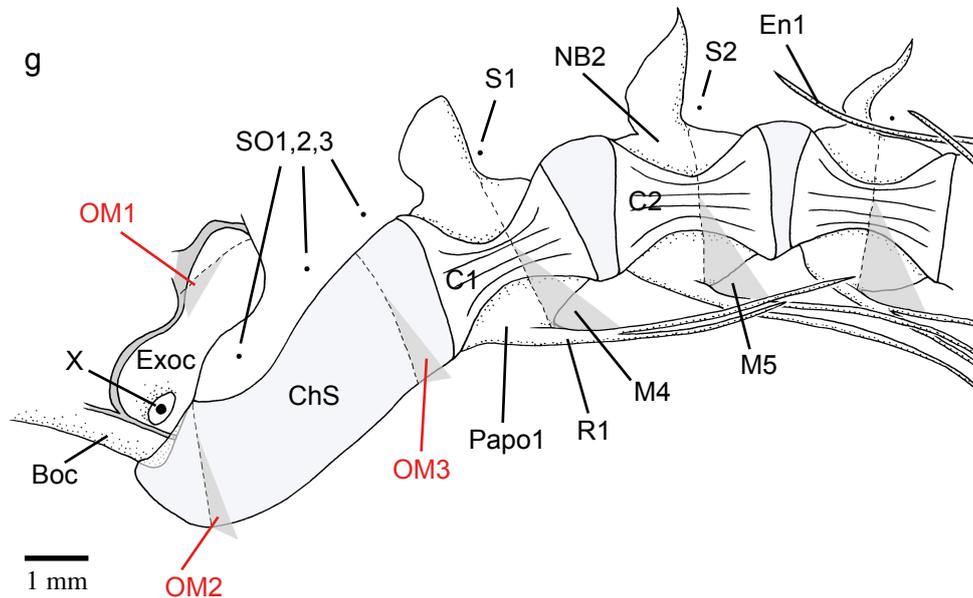


Abb. 4:

Halbschematische Zeichnungen der Occipitalregion und des vorderen Axialskeletts in der Lateralansicht. Nur ein ventraler Ausschnitt der Myosepten ist dargestellt; ihr Ansatz ist schematisch durch gestrichelte Linien verdeutlicht. Der erste Wirbel (C1) liegt im vierten Myoseptum (M4), cranial inserieren drei occipitale Myosepten (OM1-3) teilweise auf der exponierten Chordascheide (ChS). **a.** *Astronesthes indicus* (SIO 92-61, 82 mm): der dritte spino-occipitale Nerv (SO3) wird im Adultstadium vom ersten Neuralbogen (NB1) umfasst. **b.** *Borostomias panamensis* (SIO 76-54, 170 mm): die Exposition der Chordascheide ist relativ gering, trotzdem inserieren OM2 und OM3 in typischer Weise. Alle drei spino-occipitalen Nerven liegen außerhalb des Occiput. **c.** *Stomias atriventer* (SIO uncat., 125 mm): die Exposition der Chordascheide ist relativ umfangreich der dritte spino-occipitale Nerv verläuft durch den ersten, nach cranial verlängerte Neuralbogen. **d.** *Tactostoma macropus* (SIO 89-169, 175 mm): die freie Chordascheide ist relativ kurz. Im dritten occipitalen Myoseptum liegt ein Epineurale (En0). **e.** *Idiacanthus anastrostomus* (SIO 70-237, 135 mm): relativ kurze Chordascheide. Die occipito-vertebrale Lücke kommt hauptsächlich durch das verkürzte Basioccipitale (Boc) zustande. **f.** *Bathophilus filifer* (SIO 76-42, TL= 75 mm): Chordascheide relativ lang; auffallend ist der nach cranial gerichtete erste Neuralbogen und die große Parapophyse (Papo) an C1. **g.** *Malacosteus niger* (SIO 73-25, 130 mm): die Chordascheide ist stark verlängert; es kommt jedoch zu keiner Wirbelreduktion, wie sich aus den Lagebeziehungen der Myosepten und der spino-occipitalen Nerven ergibt. Der erste Wirbel liegt im vierten Myoseptum. Ep: Epipleurale; Exoc: Exoccipitale; R: Rippe; S: Spinalnerv; Sn: Supraneurale; X: N. vagus.

4a), *Stomias* (Abb. 4c), *Bathophilus* (Abb. 4f) und *Flagellostomias* (Abb. 3b) ventral zu einer zusätzlichen Verlängerung des chordalen Abschnitts bei.

3.2.b. Der Verlauf der Spinalnerven

Rostral des ersten Wirbels und des vierten Myoseptums (erstes vertebrales Myoseptum) befinden sich vier Myomere (Abb. 2). Das fünfte Myomer liegt zwischen dem vierten und fünften Myoseptum und somit zwischen dem ersten und zweiten Wirbel (Abb. 2, 4); dieses fünfte Myomer wird vom ersten Spinalnerv versorgt (siehe Abb. 2). Bei keiner der untersuchten Gattungen befinden sich Foramina in den Neuralbögen, durch welche die jeweiligen Spinalnerven hindurchtreten könnten. Vielmehr verlaufen diese frei vom Rückenmark in das zu innervierende Myomer, wobei sie immer hinter den zugehörigen Neuralbögen nach außen treten (Abb. 2b-d, 4, 16, 25).

3.2.c. Anzahl und Verlauf der spino-occipitalen Nerven

Zwischen dem ersten Spinalnerv und dem zehnten Hirnnerv, dem Nervus vagus, treten drei separate Nerven aus dem Rückenmark aus, die spino-occipitalen Nerven. Der erste spino-occipitale Nerv ist im Vergleich zu den nachfolgenden sehr dünn (Abb. 6, 7); besonders sein Ramus ventralis ist sehr fein und konnte nur auf einer verhältnismäßig kurzen Strecke verfolgt werden. Er besteht nur aus einer Radix ventralis (ventrale Wurzel), die Radix dorsalis (dorsale Wurzel) konnte bei den vorliegenden Exemplaren nie nachgewiesen werden.

Die beiden nachfolgenden spino-occipitalen Nerven, wie auch die Spinalnerven besitzen sowohl eine Radix dorsalis als auch eine Radix ventralis, wobei die dorsale Wurzel einen deutlich geringeren Durchmesser als die ventrale zeigt (Abb. 7). Die Dicke der zweiten und dritten spino-occipitalen Nerven entspricht etwa der der nachfolgenden Spinalnerven.

Bei *Astronesthes* tritt der erste spino-occipitale Nerv durch ein Foramen im Exoccipitale hindurch (Abb. 2b, 4a). Bei allen übrigen Gattungen sind diese Foramina nicht vorhanden, dort verlaufen die Nerven durch die Membran zwischen dem Exoccipitale und dem ersten Wirbel (Abb. 2c, d, 4b, 4d-g).

Der dritte spino-occipitale Nerv verläuft bei *Stomias* und *Astronesthes* durch den ersten Neuralbogen; dieser ist hier nach rostral verlängert und besitzt bei *Stomias* ein Foramen für den

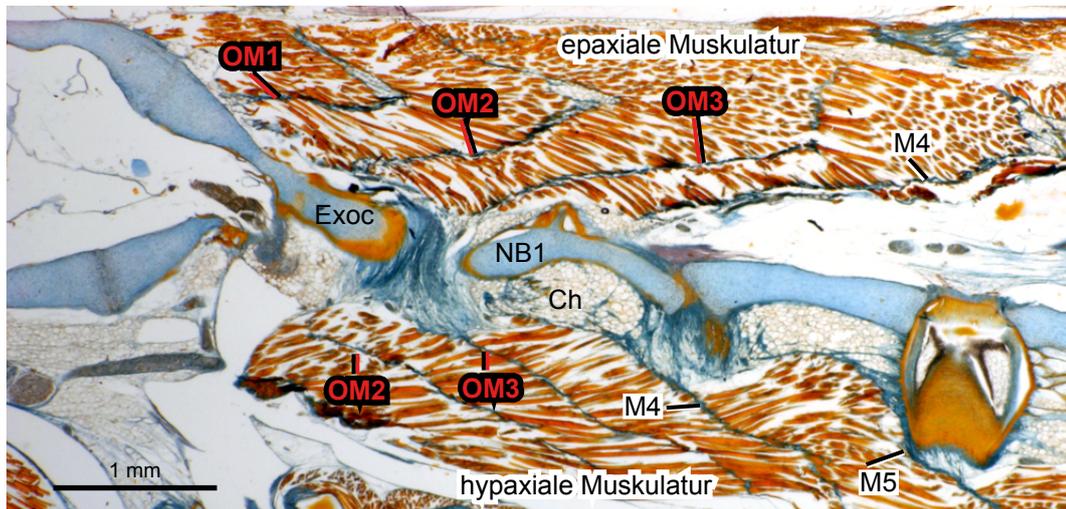


Abb. 5:
Sagittalschnitt durch die Occipitalregion und das vordere Axialskelett von *Tactostoma macropus* (SIO 89-169, 195 mm). Dargestellt sind die Ansatzstellen der drei occipitalen Myosepten am Exoccipitale (OM1 und OM2) und an der Chordascheide (OM3). Ventral ist das erste occipitale Myoseptum reduziert, nur das zweite und dritte occipitale Myoseptum (OM2 und OM3) sind vorhanden, welche an der Chordascheide ansetzen. Ch: Chorda dorsalis; Exoc: Exoccipitale; M: Myoseptum; NB: Neuralbogen.

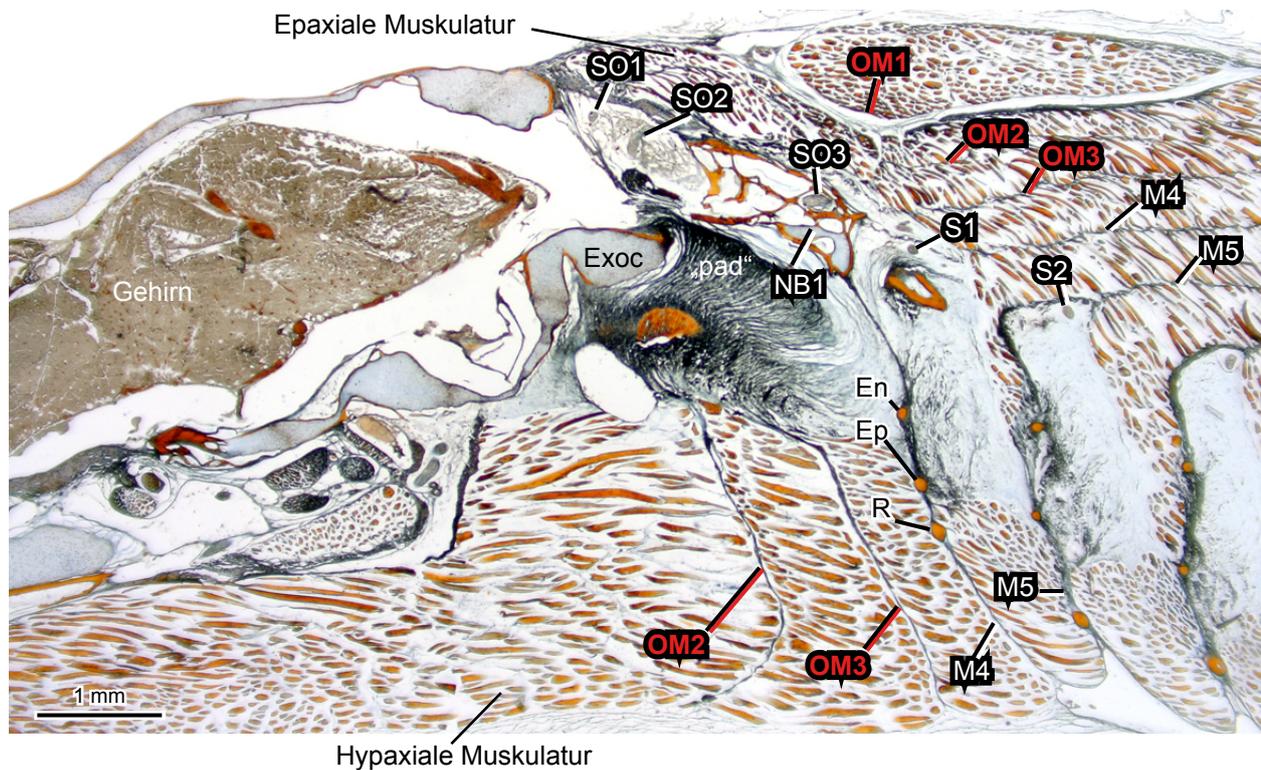


Abb. 6:

Sagittalschnitt durch die Occipitalregion und das vordere Axialskelett von *Stomias boa* (nicht katalogisiert, TL= 188 mm). Angeschnitten sind die drei spino-occipitalen Nerven (SO1-3), welche hinter dem Occiput aus dem Rückenmark austreten; zu beachten ist der kleinere Durchmesser des ersten spino-occipitalen Nerven im Vergleich zu den folgenden. Der dritte spino-occipitale Nerv verläuft durch den ersten Neuralbogen (NB1). Der erste Spinalnerv (S1) verlässt den Rückenmarkskanal hinter dem ersten Neuralbogen. Sowohl in der epaxialen als auch in der hypaxialen Muskulatur sind die occipitalen (OM1-3) und die vertebralen Myosepten (M4, M5) angeschnitten. Im vierten Myoseptum sieht man NB1, das Epineurale (En), das Epipleurale (Ep) und die Rippe (R) angeschnitten. Exoc: Exoccipitale.

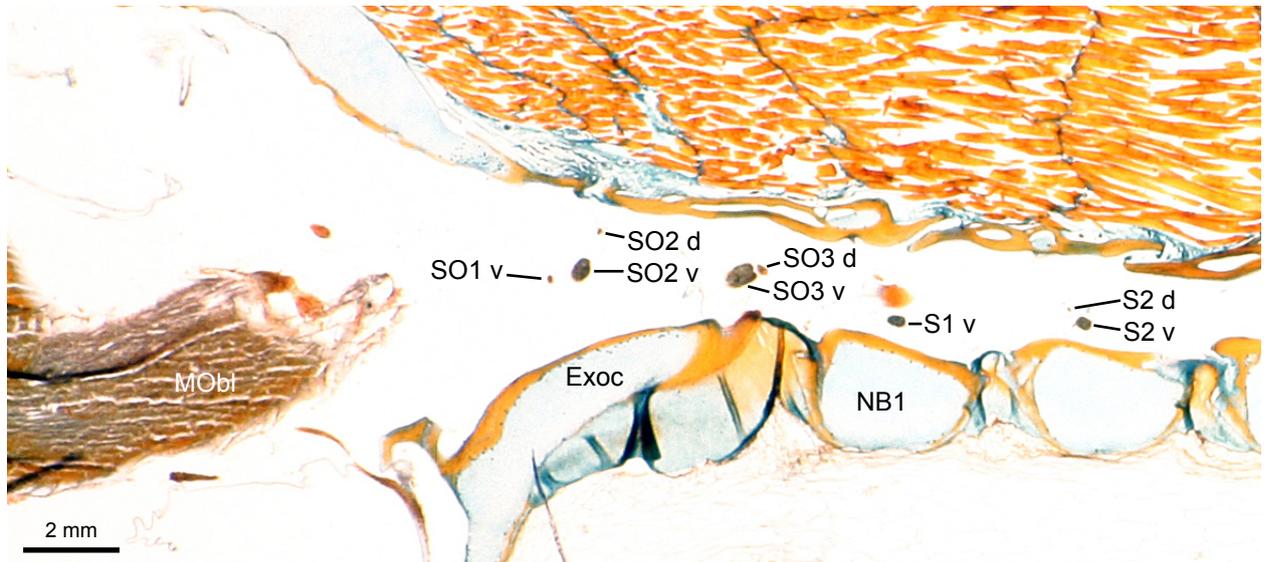


Abb. 7:

Sagittalschnitt durch die Occipitalregion und das vordere Axialskelett von *Astronesthes niger* (MCZ 133101, 62 mm) mit angeschnittenen spino-occipital- (SO) und Spinalnerven (S). Der erste spino-occipitale Nerv besteht nur aus der Radix ventralis (v), die beiden nachfolgenden spino-occipitale Nerven, wie auch die Spinalnerven haben sowohl eine Radix dorsalis (d) als auch eine Radix ventralis. Die Radix dorsalis hat einen kleineren Durchmesser als die Radix ventralis. Im Bereich der Radix dorsalis des ersten Spinalnerven zeigt der Schnitt ein Artefakt, sie ist auf nachfolgenden Schnitten nachweisbar. Exoc: Exoccipitale; MObl: Medulla oblongata; NB: Neuralbogen.

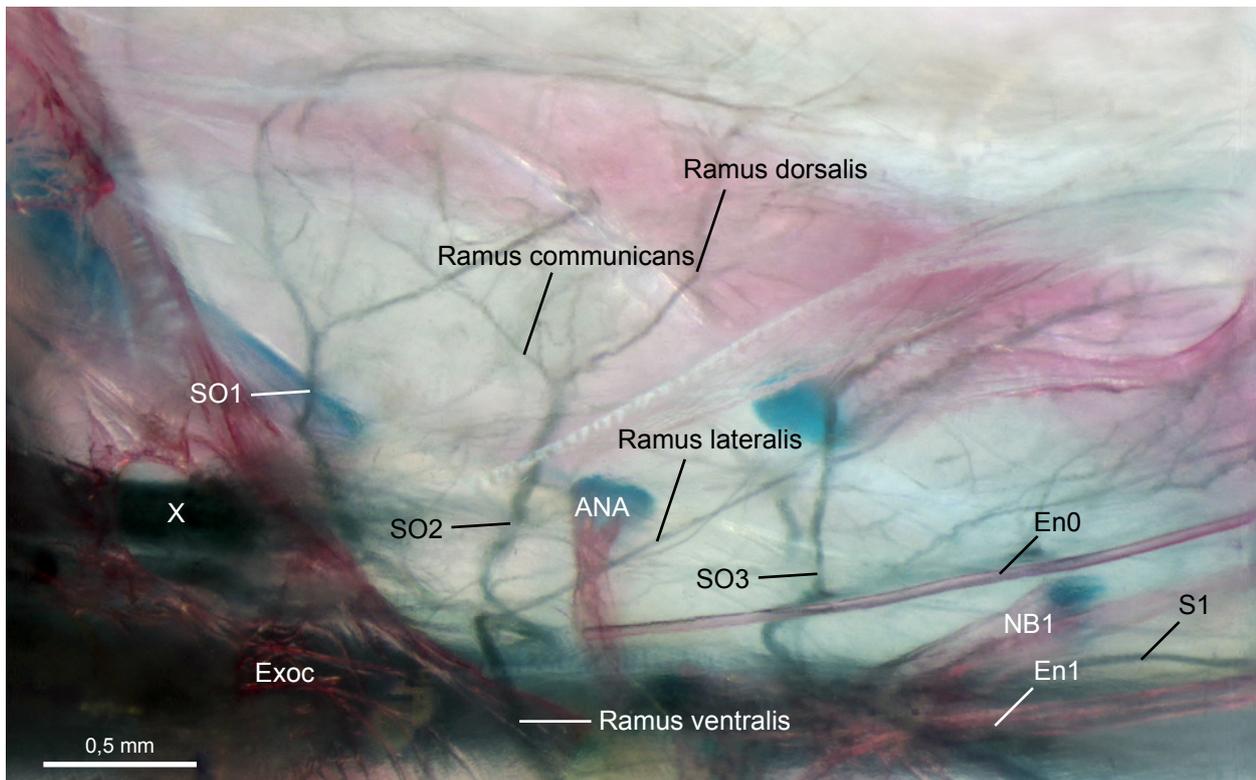


Abb. 8:

Lateralansicht eines Aufhellpräparates mit 3-facher Färbung der Art *Gonostoma* sp. (USNM 325548, 120 mm); dabei werden im letzten Färbeschritt die Nerven mit Sudan Schwarz angefärbt. Zu sehen sind der Verlauf und die Aufzweigung der spino-occipitalen Nerven (SO1-3). Vor dem ersten Neuralbogen (NB1) verlassen drei spino-occipitale Nerven das Rückenmark. Jeder teilt sich in vier Äste auf: Ramus communicans, Ramus dorsalis, Ramus lateralis, Ramus ventralis. Der Nervus vagus (X) ist direkt nach seinem Austritt aus dem Schädel durchtrennt und entfernt worden. In *Gonostoma* sp. liegt im dritten Myoseptum ein akzessorischer Neuralbogen (ANA). En: Epineurale; Exoc: Exoccipitale; S: Spinalnerv.

dritten spino-occipitalen Nerv (Abb. 4c, 6, 10). Bei der Gattung *Astronesthes* ist der Neuralbogen von dorsal eingebuchtet und durch diese Einbuchtung tritt der dritte spino-occipitale Nerv hindurch (Abb. 4a).

Alle vier Rami (Ramus anterioris, Ramus dorsalis, Ramus lateralis und Ramus ventralis) eines spino-occipitalen Nerves konnten stellvertretend für die übrigen Stomiidae bei *Gonostoma* sp. (Gonostomatidae) übersichtlich dargestellt werden (Abb. 8).

3.2.d. Zur Morphologie des Axialskeletts

Aufbau des Axialskeletts

Bei den Stomiidae bilden die Neuralbögen keinen median miteinander verschmolzenen Neuralfortsatz aus, sondern es handelt sich hierbei um paarige Neuralfortsätze, die nie miteinander verschmelzen und somit auch keinen geschlossenen Rückenmarkskanal bilden.

An jedem Neuralbogen setzt ein Epineurale an, welches in dem zu diesem Wirbelsegment gehörendem Myoseptum liegt. Bei *Stomias* setzen die vordersten Epineuralia ventrolateral am Wirbelzentrum an (Abb. 4c), wandern aber mit jedem weiteren Wirbel sukzessiv nach dorsal. Ab dem vierten Wirbelsegment artikulieren die Epineuralia dann mit den Neuralbögen.

Bei *Astronesthes* (Abb. 4a), *Tactostoma* (Abb. 4d) und auch bei *Gonostoma* (Gonostomatidae) (Abb. 8) bildet sich ein Epineurale (mit Ep0 beschriftet) im dritten occipitalen Myoseptum, welches kein entsprechendes Wirbelsegment besitzt. Bei *Malacosteus* haben die Epineuralia keine Verbindung zu den Neuralbögen und liegen frei in den jeweiligen Myosepten (Abb. 4g). Bei *Aristostomias* (Abb. 11b) ist nur das erste Epineurale ohne Verbindung zum Neuralbogen; bei *Photostomias* fehlt das erste Epineurale gänzlich; die nachfolgenden Epineuralia sind jedoch vorhanden.

Die Form des ersten Neuralbogens kann sich stark von der seiner nachfolgenden unterscheiden. Bei den Gattungen *Stomias* (Abb. 4c, 10), *Astronesthes* (Abb. 4a), *Chauliodus* (Abb. 12, 16), und *Eustomias* (Abb. 22, 23) ist der erste Neuralbogen stark nach cranial bzw. nach dorsal vergrößert, wobei es dabei Unterschiede zwischen den einzelnen Gattungen gibt (siehe nähere Beschreibungen weiter unten im Text). Bei den Gattungen *Flagellostomias* (Abb. 3b), *Leptostomias* (Abb. 19a), *Thysanactis* (Abb. 21a), *Opostomias*, *Odontostomias*, *Tactostoma* (Abb. 4d), *Melanostomias*,

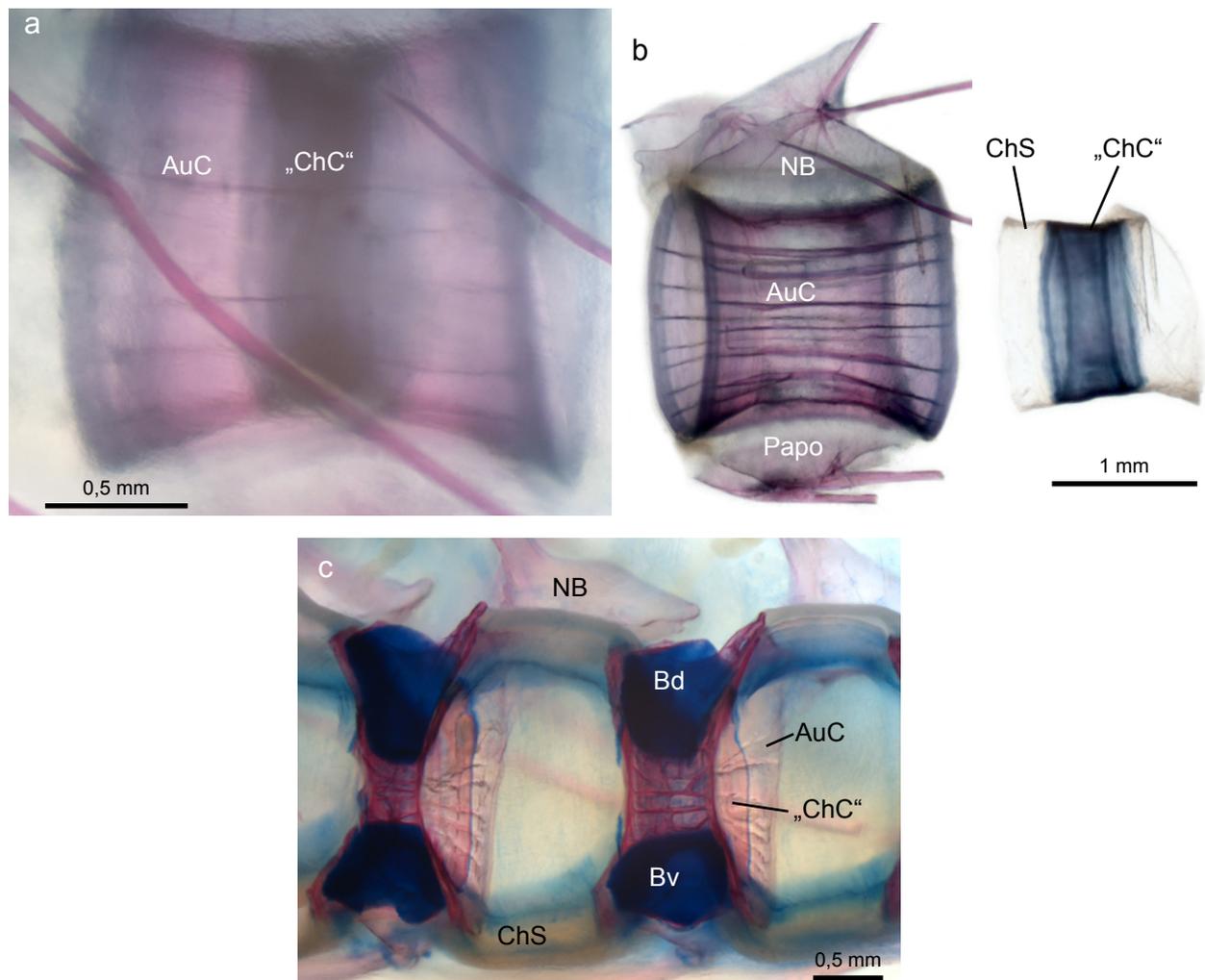


Abb. 9:

Aufbau der Wirbelzentren bei *Chauliodus sloani* (USNM uncat., 230 mm) und *Stomias boa* (USNM 393605, 240 mm). In einem Aufhellpräparat mit 3-facher Färbung, wurde das Tier mit Sudan Schwarz überfärbt (3. Färbeschritt zur Nervenfärbung). Dabei färbte das Sudan Schwarz die Mineralisation in der Chordascheide an (a, b). **a.** *Chauliodus sloani*: das Autozentrum (AuC), welches perichordal entsteht, ist pink angefärbt; in seiner Mitte ist ein dunkler Streifen erkennbar, das sog. „Chordazentrum“ („ChC“). **b.** *Chauliodus sloani*: Ein Wirbel wurde aus der Wirbelsäule herausgeschnitten, danach war es möglich, die innerhalb des Autozentrums verlaufende Chordascheide aus ebendiesem herauszulösen. Links im Bild: Autozentrum mit Neuralbogen (NB) und Parapophyse (Papo). Rechts im Bild: separierte Chordascheide (ChS), welche eine Mineralisation zeigt („ChC“). **c.** *Stomias boa*: parasagittaler Schnitt durch die Wirbelsäule; zu unterscheiden ist das auf der Chordascheide außen aufliegende Autozentrum, und das in der Chordascheide mineralisierte „Chordazentrum“.

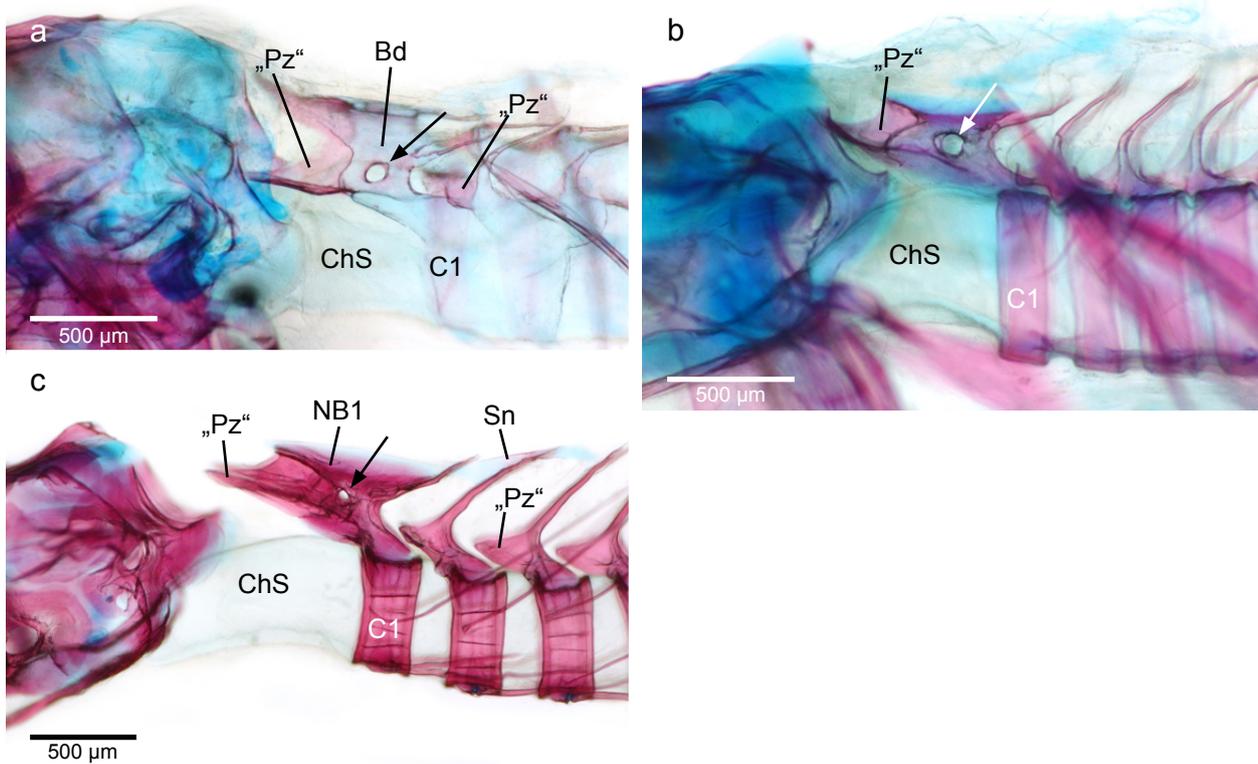


Abb. 10:

Gezeigt ist die Entwicklung des ersten Neuralbogens bei *Stomias boa ferox* an Hand von Aufhellpräparaten. **a.** *Stomias boa ferox* (MCZ 129070, TL= 37 mm): das knorpelige 1. Basidorsale (Bd) ist im Vergleich zu den nachfolgenden Basidorsalia stark nach dorsal und cranial vergrößert, ebenso die knöcherne „Präzygapophyse“ („Pz“). Der Pfeil deutet auf das Foramen durch welches der dritte spino-occipitale Nerv verläuft. **b.** *Stomias boa ferox* (MCZ 129070, TL= 43 mm): die Ossifikation der Wirbel nimmt in diesem Stadium zu; das Foramen für den SO3 bleibt relativ groß. **c.** *Stomias boa ferox* (MCZ 128612, 63 mm): die Wirbelsäule ist vollständig verknöchert; der erste Neuralbogen (NB1) überdacht die relativ lange Chordascheide (ChS) und das Foramen für SO3 ist klein. C: Zentrum; Sn: Supraneurale.

Bathophilus (Abb. 4f), *Grammatostomias*, *Aristostomias* (Abb. 11b), *Photostomias* (Abb. 3e) ist der erste Neuralbogen etwas nach dorsal vergrößert und beide Seiten laufen stumpf aufeinander zu; an ihren Enden verbleiben sie knorpelig. Alle nachfolgenden Neuralbögen sind kleiner ausgebildet, laufen in den meisten Fällen spitz aus und bilden kurze paarige Neuralfortsätze.

Ab dem ersten Wirbel trägt die Parapophyse eine Rippe (Abb. 4b-g). Eine Ausnahme stellt die Gattung *Astronesthes* dar, bei der die erste Rippe nicht ausgebildet ist (Abb. 4a). Die Rippen liegen an der Insertion der vertebralen Myosepten am Peritoneum (laterales Myoseptum). Sie sind nicht nach ventral orientiert, sondern nach lateral und caudal (Abb. 4). Es handelt sich um dünne Verknöcherungen, die an ihren distalen Enden oft knorpelig bleiben.

Die Wirbelzentren bestehen aus einer Mineralisation in der Chordascheide („Chordazentren“) und Autozentren (Abb. 9). Innerhalb der Faserschicht der Chordascheide (Abb. 9b, 9c) bilden sich dorsale und ventrale Mineralisationszentren, welche aufeinander zuwachsen, zuerst einen sanduhrförmigen Ring bilden und etwas später gleichmäßig breit mineralisieren (Abb. 17a). Diese Mineralisation in der Chordascheide tritt zeitlich vor der Bildung der Autozentren auf, welche sich als direkte Verknöcherungen außerhalb der Chordascheide um das sogenannte „Chordazentrum“ herum bilden (Abb. 9a-c, 17d). Das „Chordazentrum“ ist wesentlich schmaler als das Autozentrum, Abbildung 17d zeigt das Verhältnis zwischen der Breite eines „Chordazentrums“ (hell rosa in der transversalen Mitte eines Wirbelzentrums) und eines Autozentrums (dunkleres rosa, ca. dreimal so breit wie ein „Chordazentrum“). Auch bei adulten Tieren bleibt das „Chordazentrum“ Bestandteil eines Wirbelzentrums (Abb. 9).

Die larvale Ontogenese des ersten Neuralbogens bei *Stomias*

Bei der Gattung *Stomias* ist der erste Neuralbogen stark nach cranial und dorsal ausgezogen; zusätzlich ist er nach lateral verbreitert und überdacht somit den vorderen chordalen Teil der Wirbelsäule (Abb. 4c, 10). Seine Ventralseite dient als Ansatzfläche für bindegewebige Fasern, welche sich verdichten und als eine Art „pad“ (Polster) die nach posterior ausgezogenen Exoccipitalia umfassen. Diese bindegewebige Struktur bildet zusammen mit den verlängerten Exoccipitalia zu beiden Seiten der Chorda dorsalis eine Art „Pseudo-Kopf-Gelenk“ (Abb. 11a). Vermutlich stabilisiert dieses den flexiblen vorderen Wirbelsäulenabschnitt und vermindert Bewegungen außerhalb der Vertikalebene. Durch die „pads“ werden vermutlich Kräfte abgefangen, welche beim Anheben des Neurocraniums in dorso-caudaler Richtung entstehen (Schnell *et al.* 2008).

Betrachtet man den ersten Neuralbogen ontogenetisch, fällt auf, dass dieser durch die Größenzunahme in cranialer und dorsaler Richtung ein Foramen für den dritten spino-occipitalen Nerv ausbildet (Abb. 10). Dieses Foramen ist in den 37 und 43 mm (Abb. 10a, 10b) langen Tieren relativ groß und kleiner in einem 65 mm (Abb. 10c) langen Tier. Das knorpelige erste Basidorsale ist in dem 37 mm großen Tier im Vergleich zu den nachfolgenden Basidorsalia stark nach dorsal und cranial vergrößert. Die stark vergrößerte knöcherne „Präzygapophyse“ des ersten Wirbels trägt zur Vergrößerung des ersten Neuralbogens bei (Abb. 10a). Bei einem 43 mm langen Exemplar ist der erste Neuralbogen beinahe vollständig ossifiziert, das Foramen für den dritten spino-occipitalen Nerv ist noch relativ groß (Abb. 10b). Erst mit der vollständigen Verknöcherung des Neuralbogens mit 63 mm erreicht das Foramen seine endgültige Größe (Abb. 10c).

Das „Pseudo-Kopfgelenk“ bei *Aristostomias*

In verschiedenen Gattungen der Stomiidae konnte dichtes Bindegewebe caudal der Exoccipitalia festgestellt werden, wobei die Ausprägungsweise variiert (siehe Beschreibung für *Chauliodus*, *Leptostomias*, *Thysanactis*, *Opostomias*, *Odontostomias* weiter unten). Im Fall von *Aristostomias* handelt es sich bei dem dichten Bindegewebe, ähnlich wie auch schon für die Gattung *Stomias* beschrieben (Schnell *et al.* 2008), um ein eindeutig ausgeprägtes „pad“, das sich um die Exoccipitalia schließt (Abb. 11a, 11b). Die bindegewebigen Fasern des „pad“ setzten dorsal und ventral an den posterior verlängerten Exoccipitalia an (Abb. 11b). Medial gehen die Fasern des „pad“ in die Fasern der Chordascheide über. Das „pad“ erstreckt sich über die gesamte Länge des chordalen Wirbelsäulenabschnitts. Ein auffälliger Unterschied zu *Stomias* besteht in der Größe und Form des ersten Neuralbogens (Abb. 11a): Dieser ist bei *Aristostomias* nach dorsal verlängert und im Vergleich zu den folgenden nicht spitz zulaufend. Er ist nicht nach cranial ausgezogen wie bei *Stomias* und überdacht auch nicht den vorderen flexiblen, chordalen Teil des Axialskeletts. Er bietet folglich mit seiner Ventralseite auch keine Ansatzstelle für die Fasern des bindegewebigen „pad“.

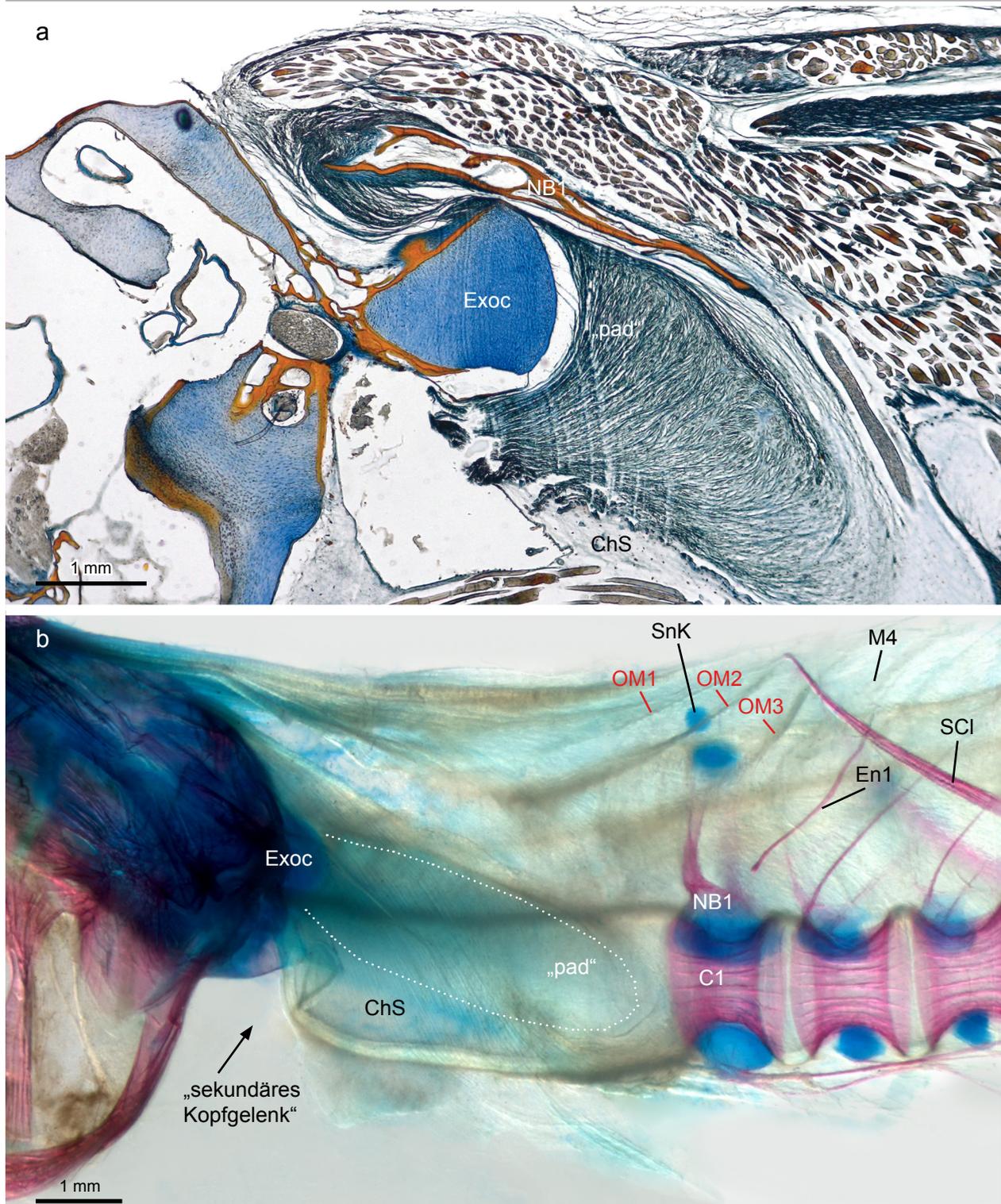


Abb. 11:

a. Zeigt einen Sagittalschnitt durch das Occiput und das vordere Axialskelett von *Stomias boa* (nicht katalogisiert, TL= 188 mm). Der bindegewebige „pad“ umhüllt das nach caudal verlängerte Exoccipitale (Exoc); zusammen bilden sie eine Art „Pseudo-Kopfgelenk“. Die Fasern des „pad“ setzen ventral am vergrößerten ersten Neuralbogen (NB1) an und ziehen ventral in die Chordascheide (ChS). **b.** Zeigt die Lateralansicht eines Aufhellpräparates der Art *Aristostomias xenostoma* (USNM 296715, 83 mm): die gepunktete weiße Linie zeigt den Umriss des „pad“. Seine Fasern setzen dorsal und ventral an den Exoccipitalia an. Damit unterscheidet es sich wesentlich von dem „pad“ und seinen Insertionen bei *Stomias boa*. Zu beachten sind auch die drei occipitalen Myosepten (OM1-3) in der epaxialen Muskulatur. Der Pfeil zeigt auf die ventrale Tasche der Chorda dorsalis, in welche der aus Basi- und Exoccipitale gebildete Condylus hineinragt („sekundäres Kopfgelenk“). C: Zentrum; En: Epineurale; M: Myoseptum; SCI: Supracleithrum; SnK: Supraneural Knorpel.

3.3. Vorderes Axialskelett Teil II: Stomiidae mit Wirbelreduktion

3.3.a. Die Gattung *Chauliodus*

Sechs der insgesamt neun *Chauliodus* Arten wurden im Rahmen dieser Arbeit untersucht (*C. sloani*, *C. barbatus*, *C. danae*, *C. macouni*, *C. pammelas*, *C. schmidti*); *C. dentatus*, *C. minimus*, *C. vasnetzoui* konnten bisher nicht untersucht werden.

Wirbelreduktion

Mehrere Vertreter einer Art wurden zur Untersuchung herangezogen. Vertreter der Arten *C. sloani*, *C. danae*, *C. pammelas*, *C. schmidti* zeigten in den meisten Fällen sechs reduzierte Wirbelzentren (Abb. 12, 13a). Die jeweils zugehörigen Neuralbögen und Parapophysen aller sechs Wirbelsegmente sind dagegen vollständig ausgebildet. An Neuralbögen und Parapophysen, sowie an der Chordascheide setzen die Myosepten vier bis neun an, in welchen das Epineurale des jeweiligen Neuralbogens verläuft (Abb. 12). Der erste Neuralbogen und die erste Parapophyse sind auffallend vergrößert. Die nachfolgenden Neuralbögen und Parapophysen gleichen sich untereinander und sind deutlich kürzer (Abb. 12, 13d, 18a, b, d). Im sechsten Wirbelsegment zeigen einige Vertreter von *C. sloani* Reduktions-Varianten: bei ihnen tritt eine partielle ventrale (Abb. 13b) oder dorsale (Abb. 13c) Ossifikation des Wirbelzentrums auf. Ein weiteres Tier aus dieser Art sowie ein Vertreter von *C. danae* haben im adulten Zustand sieben reduzierte Zentren (Abb. 13d), wobei im Falle von *C. danae* eine partielle dorsale Ossifikation des Wirbelzentrums festgestellt werden konnte. Solche partiellen Ossifikationen der Zentren konnten ventral auch bei *C. schmidti* im sechsten Wirbelzentrum beobachtet werden.

C. macouni und *C. barbatus* weichen dagegen in der Reduktion der Wirbel signifikant von den oben beschriebenen vier Arten ab. Im Gegensatz zu sechs reduzierten Wirbelzentren haben diese beiden Arten nur zwei reduzierte Wirbelzentren (Abb. 14a, 14b). Bei allen drei untersuchten *C. barbatus* Arten lässt sich eine partielle ventrale Ossifikation im zweiten Wirbelzentrum feststellen (Abb. 14b). Bei keinem der untersuchten Exemplare von *C. macouni* konnte eine solche partielle Ossifikation festgestellt werden (Abb. 14a).

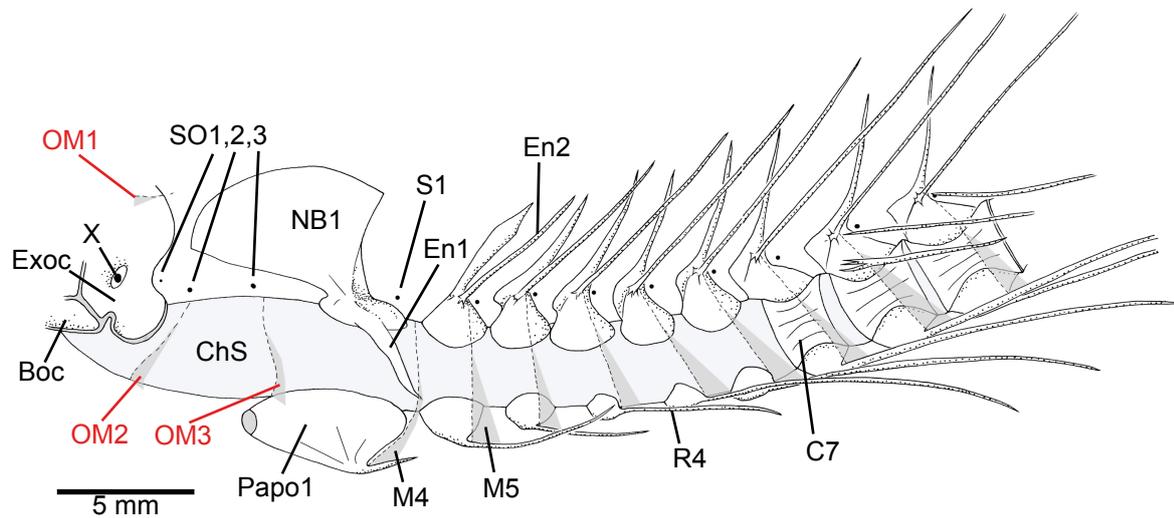


Abb. 12:

Halbschematische Zeichnung des vorderen Axialskeletts mit Wirbelreduktion von *Chauliodus sloani* (SIO 88-178, TL = 250 mm). Die ersten sechs Wirbelzentren sind vollständig reduziert, die jeweils zugehörigen Neuralbögen (NB) und Parapophysen (Papo) jedoch ausgebildet. Der erste vollständig ausgebildete Wirbel ist der siebte (C7). Das zweite und dritte occipitale Myoseptum (OM2 und OM3) setzt ventral an der Chordascheide (ChS) an und lateral am ersten vergrößerten Neuralbogen. Dieser und die erste Parapophyse liegen im vierten Myoseptum (M4). Die drei spino-occipitalen Nerven (SO1-3) treten hinter dem Occiput aus dem Rückenmark aus, bedingt durch die starke Streckung des vorderen chordalen Axialskeletts. Boc: Basioccipitale; En: Epineurale; Exoc: Exoccipitale; R: Rippe; S: Spinalnerven; X: Nervus vagus.

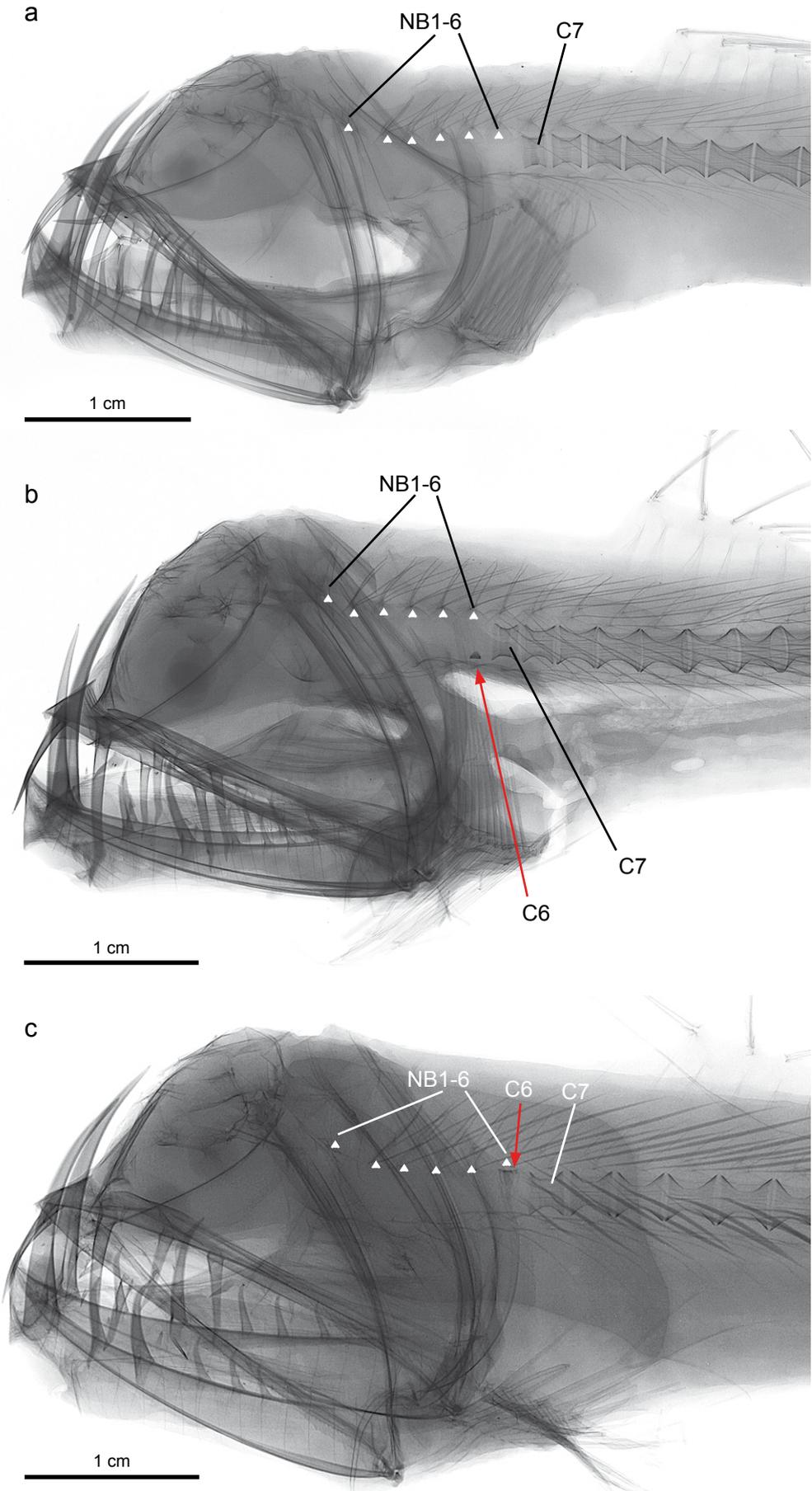


Abb. 13:

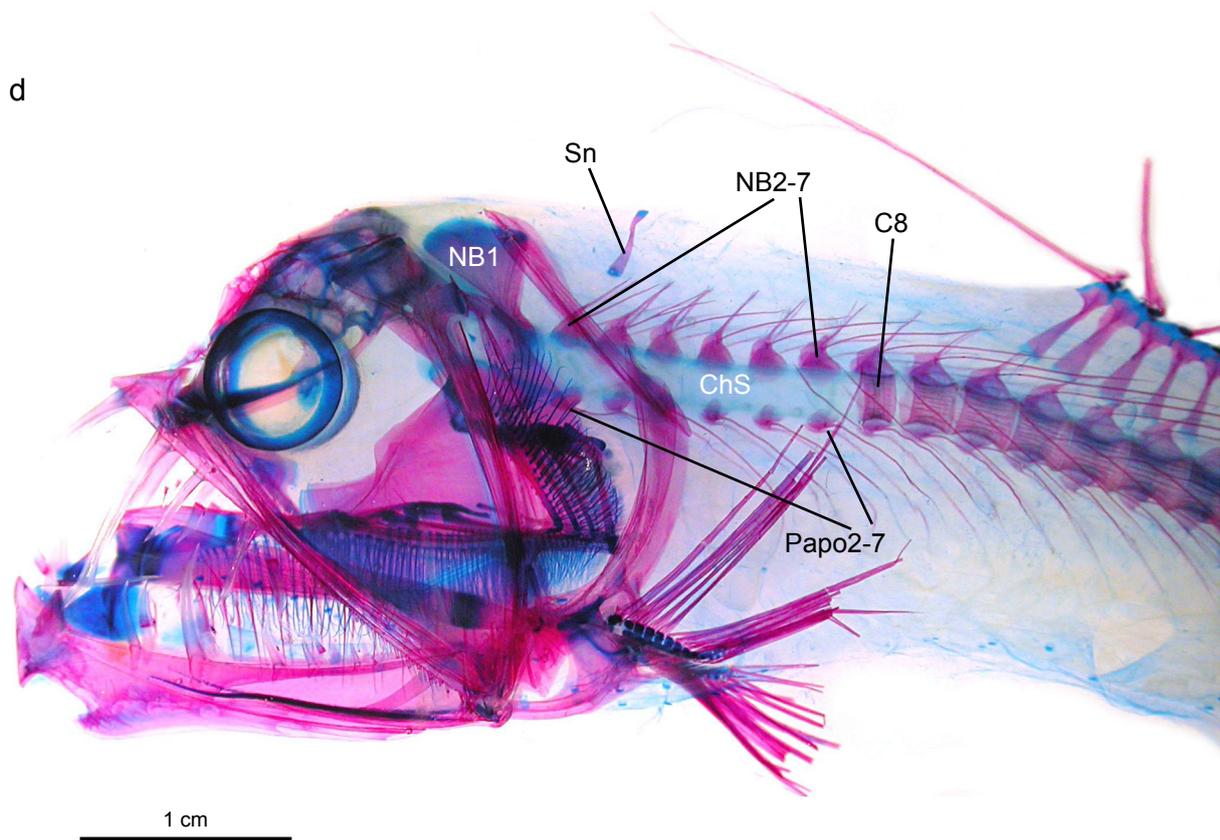


Abb. 13:

Zeigt innerartliche Variationen in der Wirbelreduktion bei *Chauliodus sloani* in invertierten Röntgenbildern und in einem Aufhellpräparat. **a.** *C. sloani* (USNM 028467, adult): die Wirbelzentren eins bis sechs sind vollständig reduziert; erster vollständig ausgebildeter Wirbel ist C7. **b.** *C. sloani* (USNM 285137, adult): die Wirbelzentren eins bis fünf sind vollständig reduziert; der Pfeil zeigt auf eine partielle ventrale Ossifikation im sechsten Wirbelsegment (C6). Erster vollständig ausgebildeter Wirbel ist C7. **c.** *C. sloani* (USNM 201005, TL= 213 mm): die Wirbelzentren eins bis fünf sind vollständig reduziert, der Pfeil zeigt auf eine partielle dorsale Ossifikation im sechsten Wirbelsegment (C6). Erster vollständig ausgebildeter Wirbel ist C7. **d.** *C. sloani* (BMNH 2002.3.1.179, TL= 130 mm): die Wirbelzentren eins bis sieben sind in diesem adulten Exemplar vollständig reduziert. Die zugehörigen Parapophysen (Papo) und Neuralbögen (NB) sind ausgebildet. Der erste vollständig ausgebildete Wirbel ist C8. Diese Aufnahme wurde freundlicherweise von James Maclaine, Natural History Museum, London, gemacht und mir zur Verfügung gestellt.

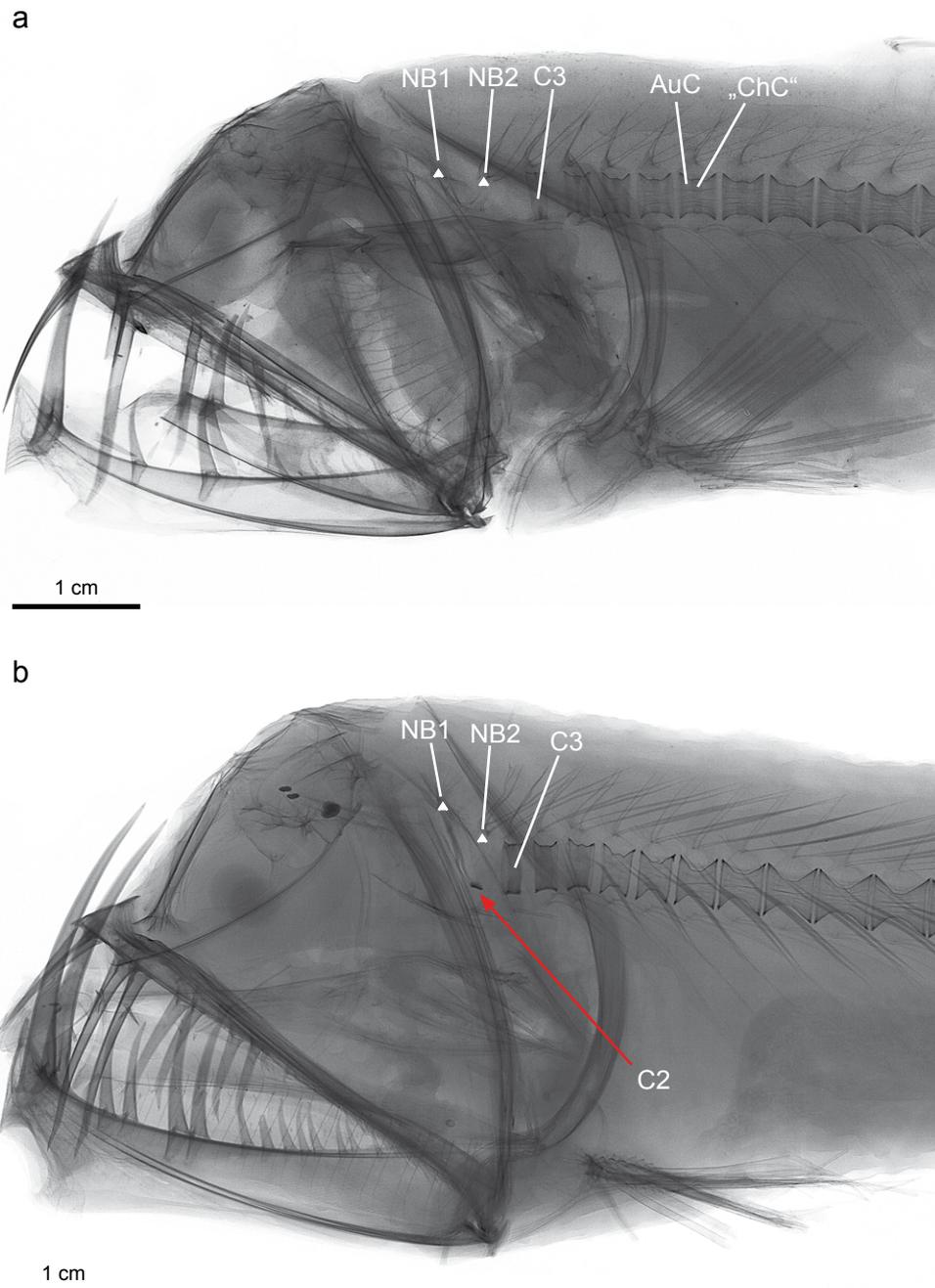


Abb. 14:

Die invertierten Röntgenbilder zeigen intragenerische Variationen der Wirbelreduktion bei der Gattung *Chauliodus*. **a.** *Chauliodus macouni* (USNM 150561, 162 mm): die Wirbelzentren eins und zwei sind vollständig reduziert, nur die zugehörigen Neuralbögen (NB1 und NB2) und Parapophysen sind ausgebildet. Der erste vollständig ossifizierte Wirbel ist C3; die Wirbelzentren bestehen aus Autozentrum (AuC) und „Chordazentrum“ („ChC“). **b.** *C. barbatus* (USNM uncat., 104 mm): das erste Wirbelzentrum ist vollständig reduziert; der rote Pfeil zeigt auf eine partielle ventrale Ossifikation des zweiten Wirbelzentrums (C2). Der erste vollständig ossifizierte Wirbel ist C3.

Occipitale Myosepten

Das erste dorsale occipitale Myoseptum konnte nicht eindeutig identifiziert werden. Jedoch ist der vorderste Teil der epaxialen Muskulatur in verschiedene kleine separate Muskelpartien unterteilt; eine dieser Muskelpartien, die Tchernavin (1953) *Musculus dorsalis 8* nennt, setzt lateral an dem ersten stark vergrößerten Neuralbogen an. Dieser Muskel ist vom Rest der epaxialen Muskulatur durch lockeres Bindegewebe getrennt. Diese Trennlinie entspricht etwa der Lage des ersten dorsalen occipitalen Myoseptums (Abb. 15). Wie schon erwähnt, gibt es in der hypaxialen Muskulatur nur zwei occipitale Myosepten. Diese konnten eindeutig identifiziert werden und sie sind mit dem zweiten und dritten occipitalen Myoseptum in der epaxialen Muskulatur durchgängig verbunden. Somit wird hier davon ausgegangen, dass es auch bei *Chauliodus* drei dorsale und zwei ventrale occipitale Myosepten gibt. Der Verbleib des ersten dorsalen occipitalen Myoseptums muss später diskutiert werden.

Das zweite und dritte occipitale Myoseptum setzten lateral an dem ersten nach cranial vergrößerten Neuralbogen und der Chordascheide an. Ventral ziehen sie an die Chordascheide vor die erste vergrößerte Parapophyse (Abb. 2d, 12).

Im vierten Myoseptum liegt das nach ventral gerichtete erste Epineurale des ersten nach cranial vergrößerten Neuralbogen wie auch die vergrößerte Parapophyse (Abb. 12). Somit wird dieses Wirbelsegment, welches sein Wirbelzentrum reduziert hat, als das erste gedeutet.

Spino-occipitale Nerven

Zwischen dem Nervus vagus und dem ersten Spinalnerv treten drei spino-occipitale Nerven aus dem Rückenmark aus (Abb. 16). Alle drei liegen rostral des ersten vergrößerten Neuralbogens. Der erste spino-occipitale Nerv ist dünner als die nachfolgenden und somit ist sein Verlauf schwierig zu verfolgen; er besitzt einen dünnen ventralen Ramus, dessen Verlauf in vorliegendem Aufhellpräparat nicht identifiziert werden konnte.

Der zweite spino-occipitale Nerv tritt rostral des zweiten occipitalen Myoseptums aus dem Rückenmarkskanal aus. Er zieht caudalwärts, perforiert dabei das zweite occipitale Myoseptum und verzweigt sich im dritten Myomer in seine vier Äste.

Einen entsprechenden Verlauf kann man für den dritten spino-occipitalen Nerv feststellen: Er

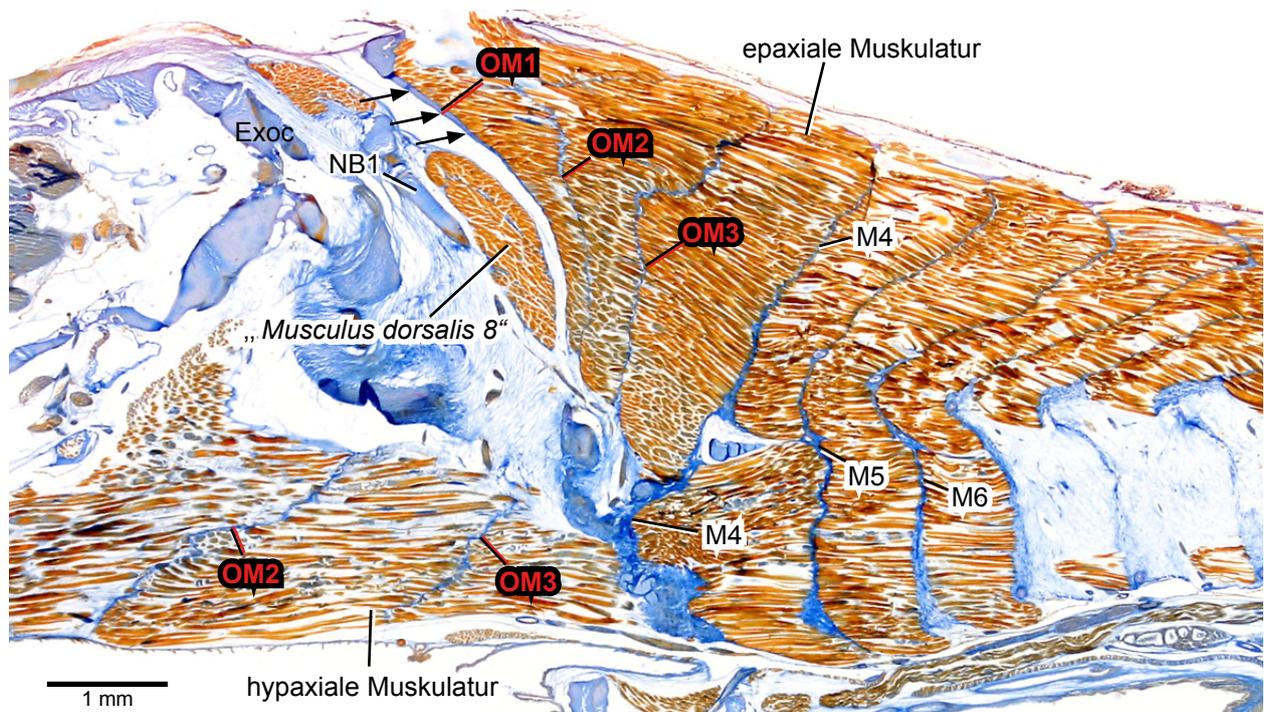


Abb. 15:

Sagittalschnitt durch den hinteren Schädelbereich und das vordere Axialskelett von *Chauliodus sloani* (MCZ 157964, TL= 138 mm): die Pfeile zeigen auf die bindegewebige Schicht, welche den „*Musculus dorsalis 8*“ (Tchernavin 1953) vom Rest der epaxialen Muskulatur trennt und welche in vorliegender Arbeit als das erste occipitale Myoseptum (OM1) gedeutet wird. Folglich hätte sich der „*Musculus dorsalis 8*“ aus dem ersten Myomer ausdifferenzieren müssen. Exoc: Exoccipitale; M: Myoseptum; NB: Neuralbogen.

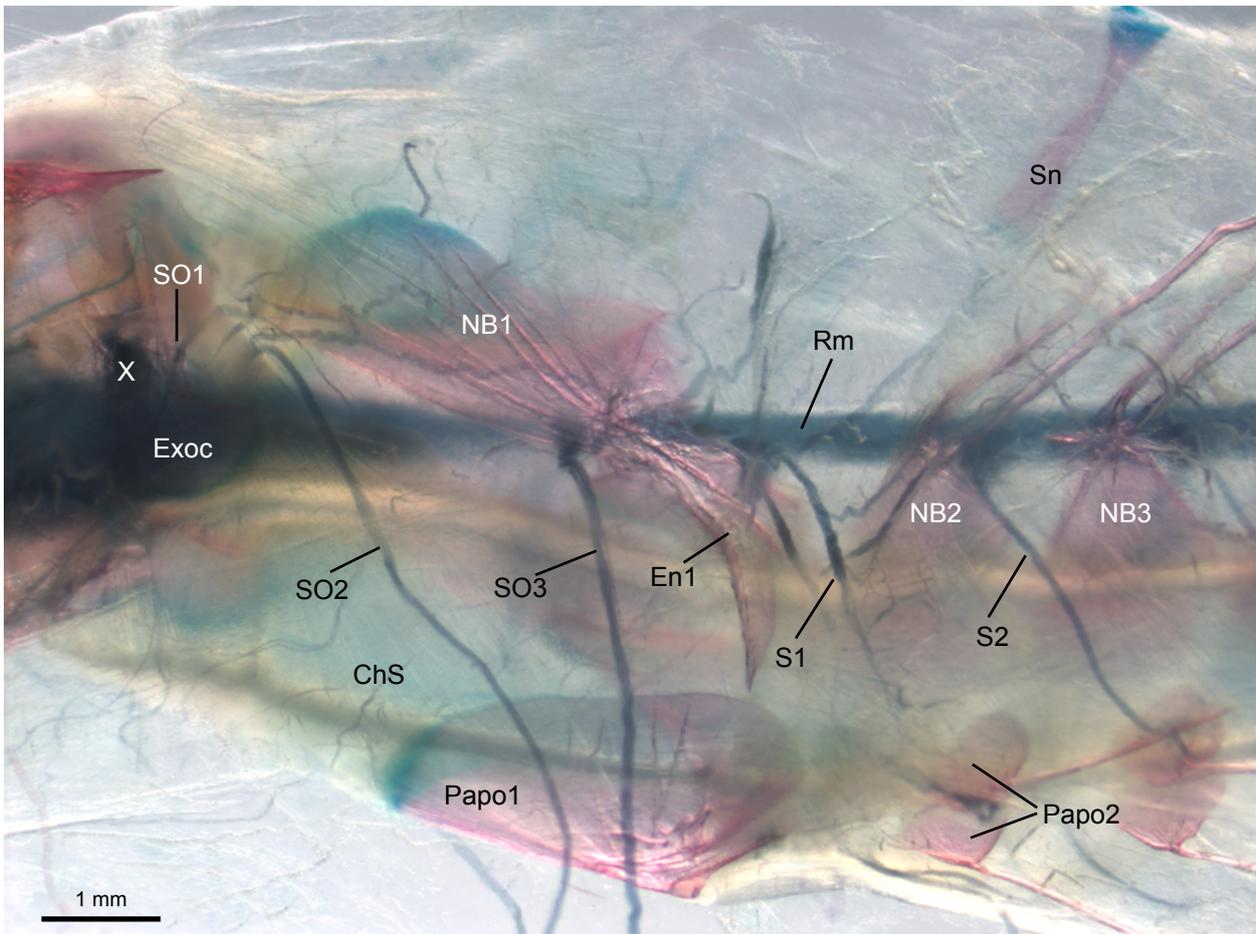


Abb. 16:

Zeigt ein Aufhellpräparat mit 3-facher Färbung von *Chauliodus sloani* (USNM 200984, 145 mm) in der Lateralansicht. Zu beachten sind die mit Sudan Schwarz angefärbten Nerven. Zwischen Occiput und erstem Neuralbogen (NB1) verlassen drei spino-occipitale Nerven (SO1-3) das Rückenmark (Rm). Nur der Ramus dorsalis des ersten spino-occipitalen Nerven (SO1) ist sichtbar gefärbt. Die Beschriftungen des zweiten und dritten spino-occipitalen Nerven (SO2 und SO3) deuten auf den jeweiligen Ramus ventralis. Die Spinalnerven (S) treten jeweils hinter dem Neuralbogen aus dem Rückenmarkskanal aus und verlaufen nicht durch Foramina. Der Nervus vagus (X) ist direkt nach Austritt aus der Schädelseitenwand durchtrennt und entfernt. ChS: Chordascheide; Exoc: Exoccipitale; En: Epineurale; Papo: Parapophyse; Sn: Supraneurale.

tritt vor dem vierten Myomer aus dem Rückenmarkskanal aus und perforiert rückläufig das dritte Myoseptum, um sich dann im vierten Myomer in seine vier Äste zu verzweigen.

Das fünfte Myomer erstreckt sich zwischen dem ersten und zweiten Wirbelsegment und wird vom ersten Spinalnerven innerviert. Dieser tritt caudal des ersten großen Neuralbogens aus dem Rückenmark aus und läuft in das fünfte Myomer.

Entwicklung der Wirbelsäule in der larvalen Ontogenese

Die Ossifikation der Wirbelzentren schreitet in den Stomiidae von caudal nach rostral voran (Abb. 17 zeigt diesen Befund bei *Leptostomias* und *Chauliodus*). Das vorderste Wirbelzentrum (im Falle einer Wirbelzentrenreduktion ist es entsprechend das dritte oder das siebte Zentrum etc.) ossifiziert als letztes.

In einem 26 mm großen Stadium von *Chauliodus sloani* sind noch keine Zentren ossifiziert (Abb. 17b). Ossifikationszentren bilden sich ab einer Länge von 35 mm dorsal wie auch ventral; sie wachsen aufeinander zu, bis sie einen durchgängigen Ring bilden (Abb. 17c). Das 18. Wirbelzentrum ossifiziert in einem 35 mm langen Stadium, d.h. dreiviertel der Wirbelsäule ist in diesem Stadium von caudal ossifiziert. Sämtliche Stadien zwischen 30 mm und 35 mm zeigen diese gleichartige Ossifikation der hinteren Wirbelzentren. Anhand des vorliegenden Materials konnte nicht genau determiniert werden, welches Wirbelzentrum zuerst ossifiziert, oder ob die hintersten Wirbelzentren gleichzeitig ossifizieren. Das 13. Wirbelzentrum ossifiziert bei einem 45 mm großen Tier von dorsal (Abb. 17d). Bei einem 51 mm großen Exemplar ist das neunte Wirbelzentrum ossifiziert (Abb. 17e). An der Bildung der Wirbelzentren sind zwei Schichten beteiligt: die eine bildet sich als Mineralisation in der Faserschicht der Chordascheide („Chordazentrum“), während die andere als Autozentrum perichordal ossifiziert (Abb. 17d).

Generell konnte bei den Stomiidae, vor allem denjenigen mit Wirbelreduktion, eine relativ späte Ossifikation der Skelettelemente beobachtet werden.

Larvale Ontogenese der Basidorsalia, Basiventralia und des ersten Epineurale

Die ersten acht und die letzten drei Basidorsalia und Basiventralia entwickeln sich zuerst (Abb. 17b). Sie sind größer als alle restlichen zeitlich später entstehenden Basidorsalia und Basiventralia (Abb. 17c); wie schon weiter oben beschrieben, übertreffen das erste Basidorsale und Basiventrale

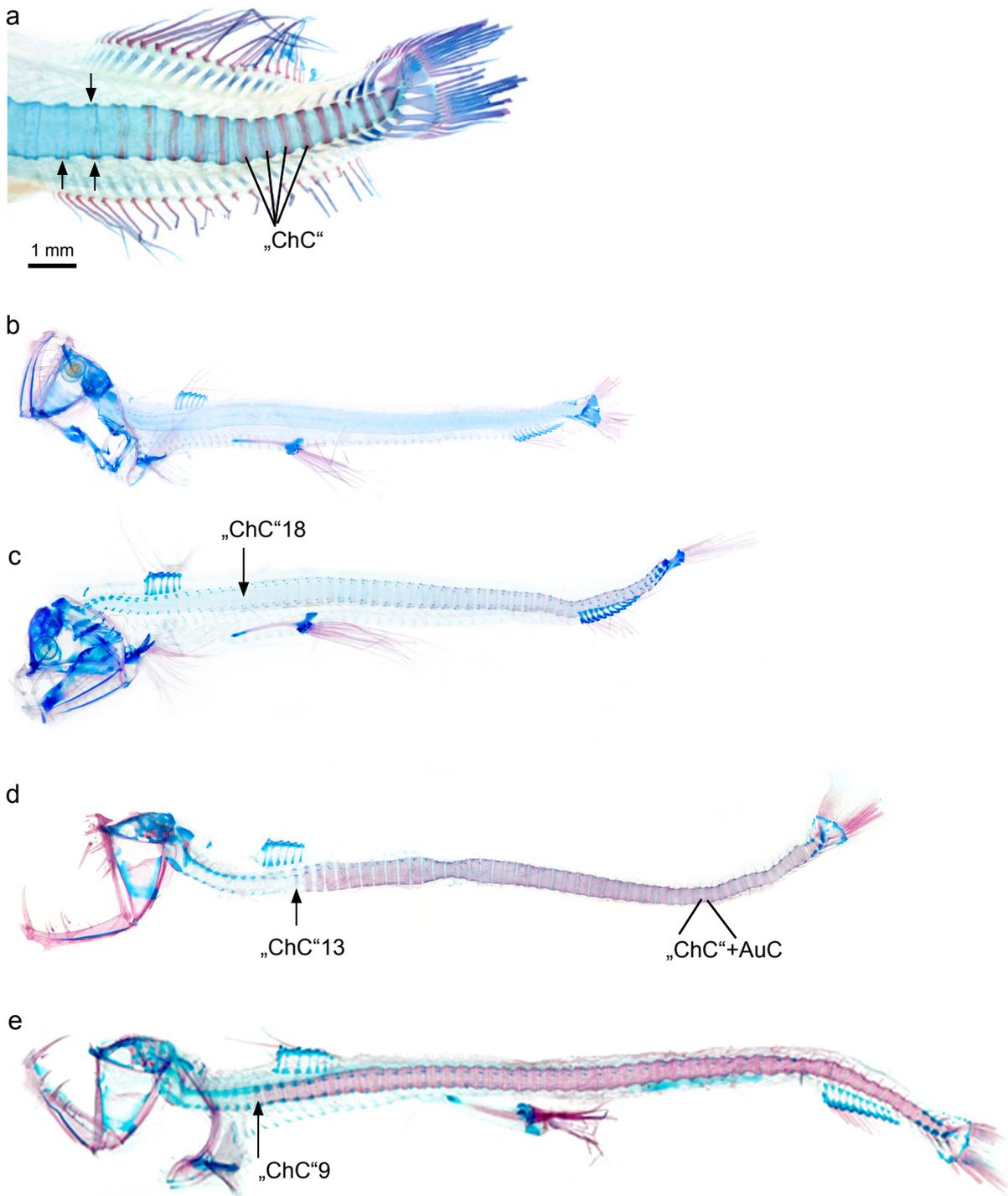


Abb. 17:

Wirbelzentrenbildung in der Ontogenese der Stomiiden. **a.** *Leptostomias* sp. (USNM 292290, 44 mm): caudo-rostrale Ossifikationssequenz der Wirbelzentren. Die Pfeile deuten auf die dorsalen und ventralen Mineralisationszentren der „Chordazentren“ („ChC“); diese wachsen aufeinander zu. **b.** *Chauliodus sloani* (MCZ 129389, 26 mm): die Ossifikation der Wirbelzentren hat noch nicht begonnen. **c.** *C. sloani* (MCZ 129952, 35 mm): die Mineralisation der „Chordazentren“ ist von caudal bis zum 18. Wirbelsegment vorangeschritten. **d.** *C. sloani* (MCZ 129952, 45 mm): die Mineralisation der „Chordazentren“ ist bis zum 13. Wirbelsegment vorangeschritten. Im caudalen Bereich bilden sich Autozentren (AuC) um die weniger breiten „Chordazentren“. **e.** *C. sloani* (MCZ 129373, 51 mm): die Mineralisation der „Chordazentren“ ist bis zum 9. Wirbelsegment vorangeschritten.

alle weiteren an Größe. Die Bildung der Basidorsalia und Basiventralia beginnt rostral und schreitet in caudaler Richtung voran. Wobei mit dem vorliegenden Material nicht eindeutig geklärt werden konnte, ob die Bildung sukzessiv voranschreitet oder gleichzeitig abläuft, da in einem 35 mm langen Stadium (Abb. 17c) alle hinteren Basidorsalia und Basiventralia gleichartig knorpelig angelegt sind.

Bei einem 28 mm großen Stadium von *C. macouni* ist das erste Epineurale an seiner Basis nach ventral gerichtet, beschreibt aber an seiner Spitze einen Bogen nach dorsal (Abb. 18a). In diesem Stadium der larvalen Ontogenese lässt es sich eindeutig in die Reihe der schon ossifizierten stabförmig schlanken Epineurale einordnen. Das erste Epineurale ist auch im Adultzustand von *C. macouni* an seiner Spitze nach dorsal gerichtet.

Bei einem 32 mm langen Stadium von *C. sloani* ist das erste Epineurale an seiner Basis ventralwärts gerichtet und an seiner Spitze nur leicht nach dorsal gebogen (Abb. 18b). Bei adulten Stadien von *C. sloani* ist die Spitze des Epineurale nach ventral gerichtet (Abb. 12, 16, 18d). Die Lage im vierten Myoseptum kennzeichnet diese Ossifikation als ein Element des ersten Wirbelsegments. Die Identifikation des ersten Epineurale, identifiziert auch das erste Wirbelsegment.

Bindegewebsknorpel

Caudal der verlängerten Exoccipitalia und dorsal der Chordascheide bildet sich dichtes Bindegewebe, in welchem sich drei paarige Knorpel entwickeln (Abb. 18c). In frühen Ontogenesestadien sind diese noch nicht entwickelt und erscheinen zeitlich nach der Entwicklung der Basidorsalia und Basiventralia (Abb. 18a, b). Sie liegen auf beiden Seiten caudal der Exoccipitalia und rostral des dritten occipitalen Myoseptum. In adulten Stadien verschmelzen sie jeweils auf beiden Seiten zu einem Element.

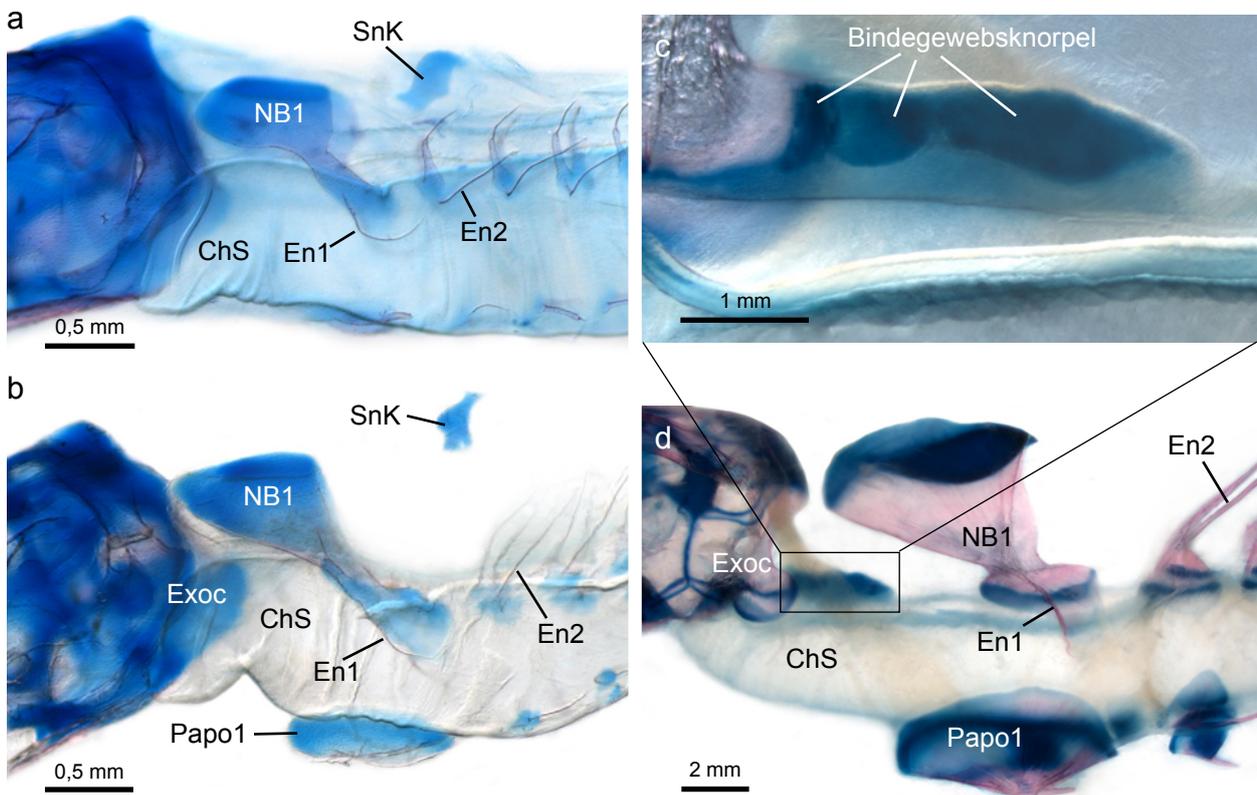


Abb. 18:

Entwicklung des ersten Epineurale und des Bindegewebsknorpel bei *Chauliodus*. **a.** *C. macouni* (SIO 88-22, 28 mm): das erste Epineurale (En1) ist an seiner Basis nach ventral und nur an seiner Spitze nach dorsal gerichtet. Alle nachfolgenden Epineuralia sind in typischer Weise ausgebildet und nach schräg hinten gerichtet. **b.** *C. sloani* (MCZ 129952, 32 mm): das erste Epineurale ist ebenfalls an seiner Basis nach ventral gerichtet; an seiner Spitze beschreibt es einen leichten Bogen und zeigt nach caudal. Auch hier sind alle nachfolgenden Epineuralia in typischer Weise ausgebildet und zeigen nach schräg hinten. **c.** und **d.** *C. sloani* (USNM uncat., 260 mm): hinter dem Exoccipitale (Exoc) bilden sich innerhalb des dichten Bindegewebes drei Knorpel-elemente, welche im Laufe der Ontogenese miteinander verschmelzen. **d.** das erste Epineurale ist im adulten Tier nach ventral gerichtet. ChS: Chordascheide; NB: Neuralbogen; Papo: Parapophyse; SnK: Supraneural Knorpel.

3.3.b. Die Gattung *Leptostomias*

Alle zwölf *Leptostomias* Arten wurden auf Reduktionen im vorderen Axialskelett untersucht (*L. gladiator*, *L. gracilis*, *L. longibarba*, *L. macropogon*, *L. leptolobus*, *L. bermudensis*, *L. bilobatus*, *L. haplocaulus*, *L. macronema*, *L. multifilis*, *L. robustus*, *L. analis*).

Wirbelreduktion

Leptostomias gladiator ist die einzige Art innerhalb der Gattung *Leptostomias*, in welcher bei Adulttieren eine Reduktion der vordersten sechs Wirbelzentren (SL: 280 mm) nachzuweisen ist; auch hier bleiben die zugehörigen Neuralbögen und Parapophysen bestehen (Abb. 19a, 20a). Die erste Parapophyse trägt ein Epicentrale, auf allen nachfolgenden Parapophysen fehlt diese Verknöcherung. Der erste Neuralbogen ist in seiner Form abweichend gegenüber den nachfolgenden, welche spitz zulaufen. Im Gegensatz dazu ist der erste Neuralbogen verlängert, leicht nach caudal geneigt und stumpf zulaufend; seine Spitzen verbleiben knorpelig.

In *L. gracilis*, *L. longibarba*, *L. macropogon*, *L. leptolobus*, *L. bermudensis*, *L. bilobatus*, *L. haplocaulus*, *L. macronema*, *L. multifilis*, *L. robustus* und *L. analis* sind die ersten sechs Wirbelzentren als sehr dünne Ringe ausgebildet (Abb. 20b, c). Die ersten drei Zentren entsprechen in etwa einem sechstel der Wirbelbreite eines sich weiter caudal befindenden Wirbels. Ab dem vierten Wirbelzentrum nimmt die Wirbelbreite stetig zu, ab dem zehnten Wirbel ist die eigentliche Wirbelbreite erreicht. Mit der Verschmälerung der Wirbelzentren kommt es zu einer Verbreiterung der chordalen Zwischenwirbelabschnitte (Abb. 20b, c). Diese Art der Wirbelzentren, welche nur als schmale Ringe ausgebildet sind, findet man außerdem in den Gattungen *Thysanactis* (Abb. 21a), *Opostomias* und *Odontostomias*.

Occipitale Myosepten

Vor dem ersten Neuralbogen befinden sich in der epaxialen Muskulatur drei occipitale Myosepten und in der hypaxialen Muskulatur zwei (Abb. 19a). Das erste occipitale Myoseptum in der epaxialen Muskulatur setzt am Vorderrand des Exoccipitale an, das zweite setzt lateral an der Chordascheide und an dem paarigen Knorpel-elementen an. Das dritte occipitale Myoseptum setzt an der Chordascheide hinter den Knorpel-elementen an. Im vierten Myoseptum liegen der erste leicht vergrößerte Neuralbogen und die erste Parapophyse bei *L. gladiator*. Bei allen anderen *Leptostomias* Arten und in *Thysanactis*, *Opostomias* und *Odontostomias* liegt der erste schmale Wirbelring im vierten Myoseptum und davor befinden sich in der epaxialen Muskulatur drei occipitale Myosepten (Abb. 21b).

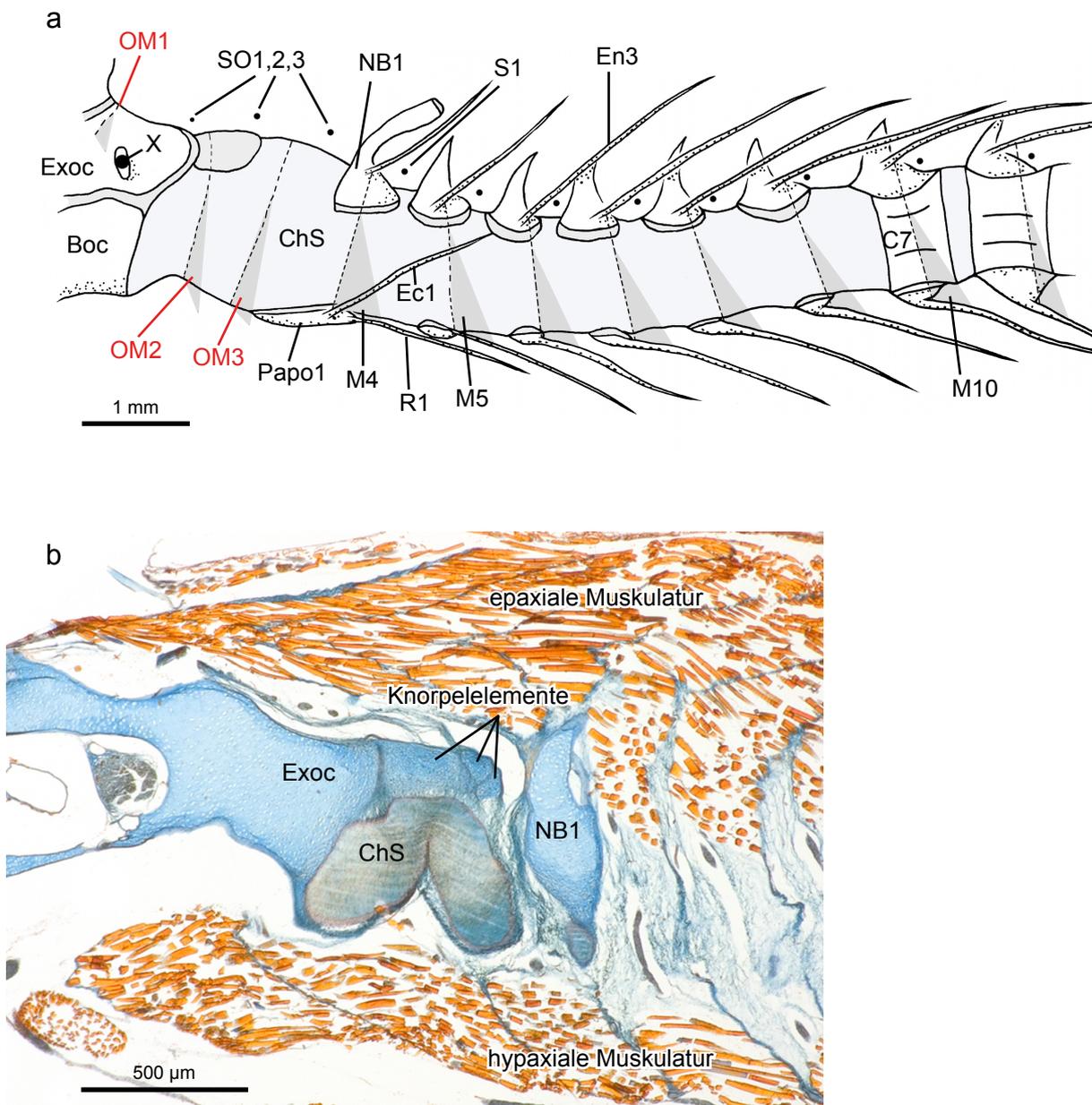


Abb. 19:

a. Halbschematische Zeichnung des vorderen Axialskeletts mit Wirbelreduktion von *Leptostomias gladiator* (BMNH 2007.10.31.8, 91 mm). Die ersten sechs Wirbelzentren sind vollständig reduziert. Die zugehörigen Neuralbögen (NB) und Parapophysen (Papo) sind ossifiziert. Der erste vollständig ossifizierte Wirbel ist C7. Der erste Neuralbogen und die erste Parapophyse liegen im vierten Myoseptum (M4). Durch die Streckung der vorderen occipito-zervikalen Region sind die Myomere etwas nach caudal verlagert, dadurch inseriert das dorsale OM3 sowie die ventralen OM2 und OM3 an der exponierten Chordascheide (ChS). OM2 setzt dorsal auf dem Bindegewebsknorpel an. Zwischen Occiput und erstem Neuralbogen verlassen drei spino-occipitale Nerven (SO1-3) den Rückenmarkskanal. **b.** *Leptostomias* sp. (BMNH 2007.10.31.65, 70 mm): der Sagittalschnitt durch das Occiput und das vordere Axialskelett zeigt die angeschnittenen Knorpel-elemente. Sie liegen zwischen dem Exoccipitale (Exoc) und dem ersten Neuralbogen. Boc: Basioccipitale; Ec: Epicentrale; En: Epineurale; R: Rippe; S: Spinalnerv; X: Nervus vagus.

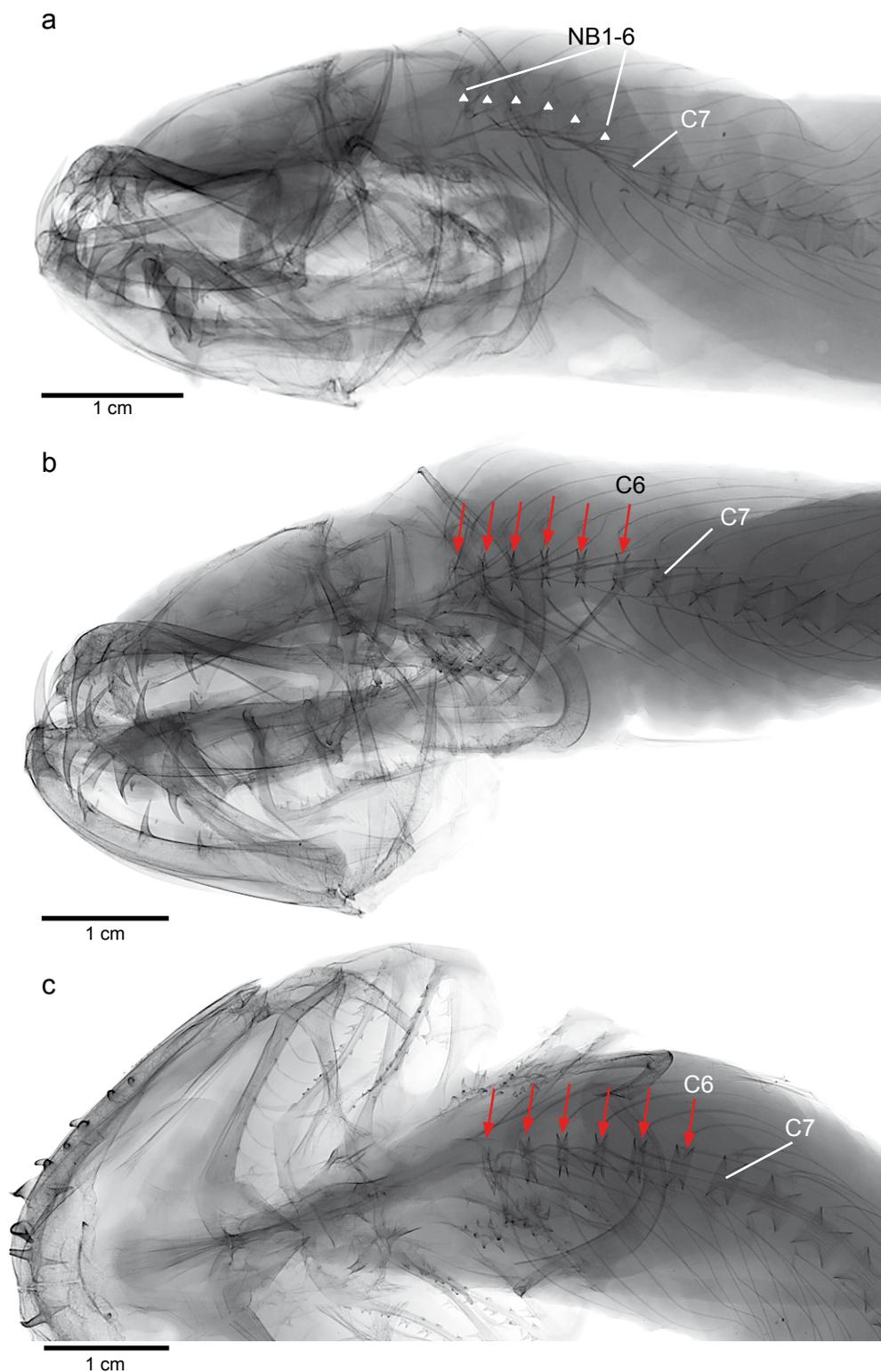


Abb. 20:

Die invertierten Röntgenbilder zeigen die Wirbelreduktion bei **a.** *Leptostomias gladiator* (USNM 234490, 366 mm) im Vergleich zu allen übrigen *Leptostomias* Arten mit ossifizierten ersten sechs Wirbelzentren am Beispiel von **b.** *L. bilobatus* (USNM 298720, 359 mm) und **c.** *L. bermudensis* (USNM 234478, 458 mm). **a.** der erste vollständig ausgebildete Wirbel ist C7. Die Neuralbögen (NB) und Parapophysen der ersten sechs Wirbel mit reduzierten Wirbelzentren sind ausgebildet. **b.** Ventrolateralansicht; die roten Pfeile zeigen auf die ersten sechs sehr schmalen Wirbelzentren. **c.** Ventralansicht; die roten Pfeile zeigen auf die ersten sechs sehr schmalen Wirbelzentren.

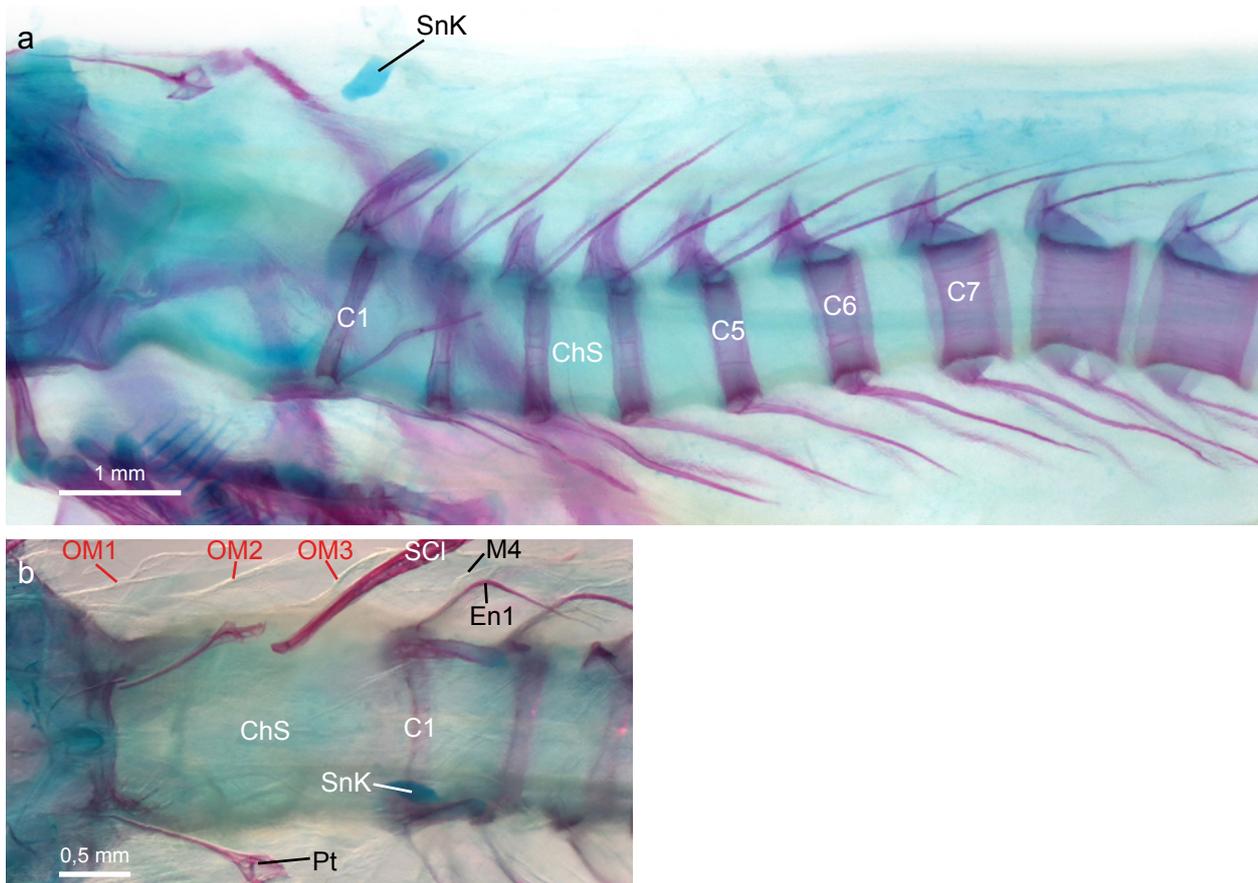


Abb. 21:

Zeigt die ersten sechs Wirbelzentren bei *Thysanactis dentex* (USNM 365803, 76 mm). **a.** Lateralansicht des vorderen Axialskeletts. Die ersten fünf Wirbelzentren (C1-5) sind als schmale Ringe ossifiziert; ab C6 nehmen sie an Breite zu. Die Zwischenwirbelräume sind in diesem Bereich mehr als doppelt so breit als ein Wirbel. **b.** Dorsalansicht auf die occipito-vertebrale Lücke und die ersten Wirbel. Im vierten Myoseptum (M4) liegt der erste Wirbel (C1); durch geeignete Beleuchtung sind die drei occipitalen Myosepten (OM1-3) in der epaxialen Muskulatur sichtbar gemacht. ChS: Chordascheide; En: Epineurale; Pt: Posttemporale; SCI: Supracleithrum; SnK: Supraneural Knorpel.

Spino-occipitale Nerven

Drei spino-occipitale Nerven verlassen zwischen dem Occiput und dem ersten Neuralbogen separat das Rückenmark. Sie verlaufen durch die Membran zwischen Occiput und erstem Neuralbogen und nicht durch Foramina. Der erste Spinalnerv verlässt den Rückenmarkskanal caudal des ersten Neuralbogens (Abb. 19a).

Bindegewebsknorpel

Wie bereits in *Chauliodus* konnten in *Leptostomias*, *Thysanactis* und *Opostomias* drei paarige Knorpel-elemente caudal der Exoccipitalia (Abb. 19b) festgestellt werden. Sie entstehen innerhalb der hier schwach ausgeprägten bindegewebigen Struktur. Sie sind in frühen Ontogenesestadien noch nicht entwickelt und entstehen zeitlich nach der Entwicklung der Basidorsalia und Basiventralia, der genaue Zeitpunkt konnte jedoch mit dem vorhandenen Material nicht festgelegt werden. In adulten Stadien sind die drei Knorpel-elemente zu beiden Seiten der Chorda dorsalis miteinander und mit dem Exoccipitale verschmolzen. Sie liegen zwischen dem ersten und dritten occipitalen Myoseptum, das zweite occipitale Myoseptum setzt dorsal auf ihnen an. *Odontostomias* konnte nur anhand von Röntgenbildern untersucht werden, auf denen Knorpel nicht dargestellt werden kann, somit fehlen die Daten über die paarigen Knorpel-elemente bei *Odontostomias*.

3.3.c. Die Gattung *Eustomias*

Die Gattung *Eustomias* umfasst ca. 116 Arten von denen 19 Arten (*E. macronema*, *E. satterleei*, *E. tomentosis*, *E. schmidti*, *E. bigelowi*, *E. jimcraddocki*, *E. dinema*, *E. bifilis*, *E. obscurus*, *E. enbarbatus*, *E. fissibarbis*, *E. brevibarbatus*, *E. macrurus*, *E. bimargaritus*, *E. melanostigma*, *E. simplex*, *E. dubius*, *E. curtatus*, *E. arborifer*) für die vorliegende Arbeit untersucht werden konnten. Der vordere Abschnitt der Wirbelsäule ist bei der Gattung *Eustomias* stark abgeleitet. Er weist eine einzigartige S-förmige Biegung der Chorda dorsalis auf (Abb. 22, 23), was bereits von Regan und Trewavas 1930 ausführlich beschrieben wurde; gleichzeitig sind mehrere Wirbelzentren, Neuralbögen und Parapophysen reduziert, was eine solch ausgeprägte Biegung vermutlich erst ermöglicht.

Wirbelreduktion

Bei allen untersuchten *Eustomias* Arten ossifiziert der erste Wirbel vollständig mit Neuralbogen, Zentrum und Parapophyse, welche eine distal verzweigte Rippe trägt (Abb. 22, 23). Lediglich der Neuralfortsatz ist komplett reduziert. Eine Besonderheit ist die Dislokation des ersten Neuralbogens von Wirbelzentrum und Parapophyse (Abb. 22, 23). Das Wirbelzentrum liegt in einer ventralen Biegung der Chorda dorsalis (Abb. 22, 23a). Der vergrößerte erste Neuralbogen liegt vor dieser Biegung und hat keine direkte Verbindung zu seinem Wirbelzentrum mit Parapophyse. Darauf folgen mehrere teilweise oder vollständig reduzierte Wirbel: Der nächste vollständig ausgebildete Wirbel ist bei den Arten *E. macronema*, *E. satterleei*, *E. tomentosus*, *E. schmidti*, *E. bigelowi*, *E. jimcraaddocki* und *E. dinema* C8 (im Weiteren als Gruppe 1 bezeichnet; Abb. 23b); bei den Arten *E. bifilis*, *E. obscurus*, *E. enbarbatus*, *E. fissibarbis*, *E. brevibarbatus*, *E. macrurus*, *E. bimargaritus*, *E. melanostigma*, *E. simplex*, *E. dubius*, *E. curtatus* und *E. arborifer* ist es C9 (im Weiteren als Gruppe 2 bezeichnet; Abb. 22, 23a). Im zweiten und dritten Wirbelsegment sind jeweils nur kleine Parapophysen mit einer zugehörigen, rudimentären Rippe ausgebildet (Abb. 22). Bei allen untersuchten *Eustomias* Arten ist das Wirbelzentrum des zweiten und dritten Wirbelsegments reduziert; es können jedoch partielle Ossifikationen dieser Zentren auftreten (Abb. 22, 23).

Hinter dieser Reduktionszone biegt die Chorda dorsalis wieder nach dorsal um und geht in eine längsgestreckte Lage über (Abb. 22). In Gruppe 1 folgen vier Wirbelsegmente, von denen die Neuralbögen (NB4 – NB7) und Parapophysen ausgebildet, die Wirbelzentren jedoch vollständig reduziert sind (Abb. 23b). In Gruppe 2 folgen fünf Wirbelsegmente, von denen ebenfalls die Neuralbögen (NB4 - NB8) und Parapophysen ausgebildet sind, die Wirbelzentren jedoch fehlen (Abb. 22, 23a). Bei einigen Exemplaren der Arten *E. bifilis*, *E. obscurus*, *E. enbarbatus* und *E. fissibarbis* kann allerdings eine partielle ventrale Ossifikation des zweiten und des achten Wirbelzentrums festgestellt werden (Abb. 22, 23a). Bei einem adulten Exemplar der Art *E. arborifer* ist sogar das neunte Wirbelzentrum reduziert und nur als partielle ventrale Ossifikation ausgebildet, so dass der erste vollständige Wirbel C 10 ist.

Die Neuralbögen der ersten sieben bzw. acht Wirbelsegmente variieren in ihrer Größe und Ausprägungsform. Der erste Neuralbogen ist nicht spitz zulaufend und bildet keine paarigen Neuralfortsätze aus (Abb. 22, 23). Da seine knorpeligen Enden, welche so breit wie an ihrer Basis sind, medial verschmelzen, kommt es hier zu einem geschlossenen Rückenmarkskanal.

Im zweiten und dritten Wirbelsegment kommt es zu keiner Verknöcherung der Basidorsalia,

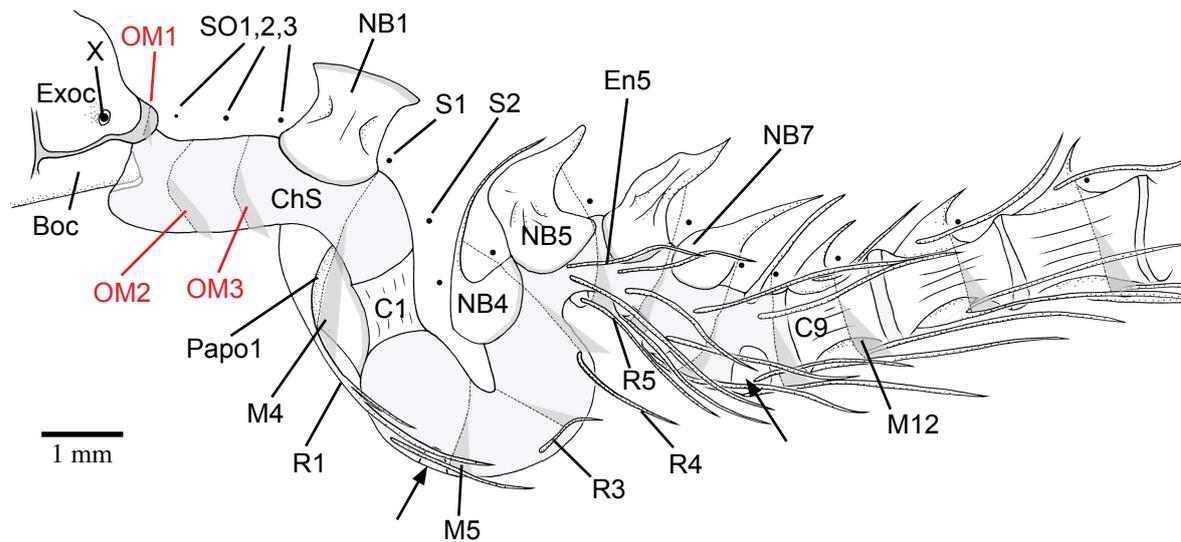


Abb. 22:

Halbschematische Zeichnung des vorderen S-förmig gebogenen Axialskeletts mit Wirbelreduktion bei *Eustomias bifilis* (SIO 97-89, TL= 105 mm). Zu entnehmen ist die Anordnung der occipitalen und vertebralen Myosepten wie auch der spino-occipitalen- und Spinalnerven. Der erste vollständig ausgebildete Wirbel ist C9. C1 ist nach caudal verschoben und von seinem Neuralbogen (NB1) getrennt. Das vierte Myoseptum (M4) umfasst den Hinterrand von NB1 und die erste Parapophyse (Papo1). Durch die Streckung der occipito-vertebralen Lücke setzen das zweite und dritte occipitale Myoseptum (OM2 und OM3) an der exponierten Chordascheide (ChS) an. Zwischen dem Occiput und dem ersten Neuralbogen verlassen drei spino-occipitale Nerven (SO1-3) das Rückenmark. Die Pfeile deuten auf partielle ventrale Ossifikationen des zweiten und achten Wirbelzentrums. Boc: Basioccipitale; En: Epineurale; Exoc: Exoccipitale; R: Rippe; S: Spinalnerv; X: Nervus vagus.

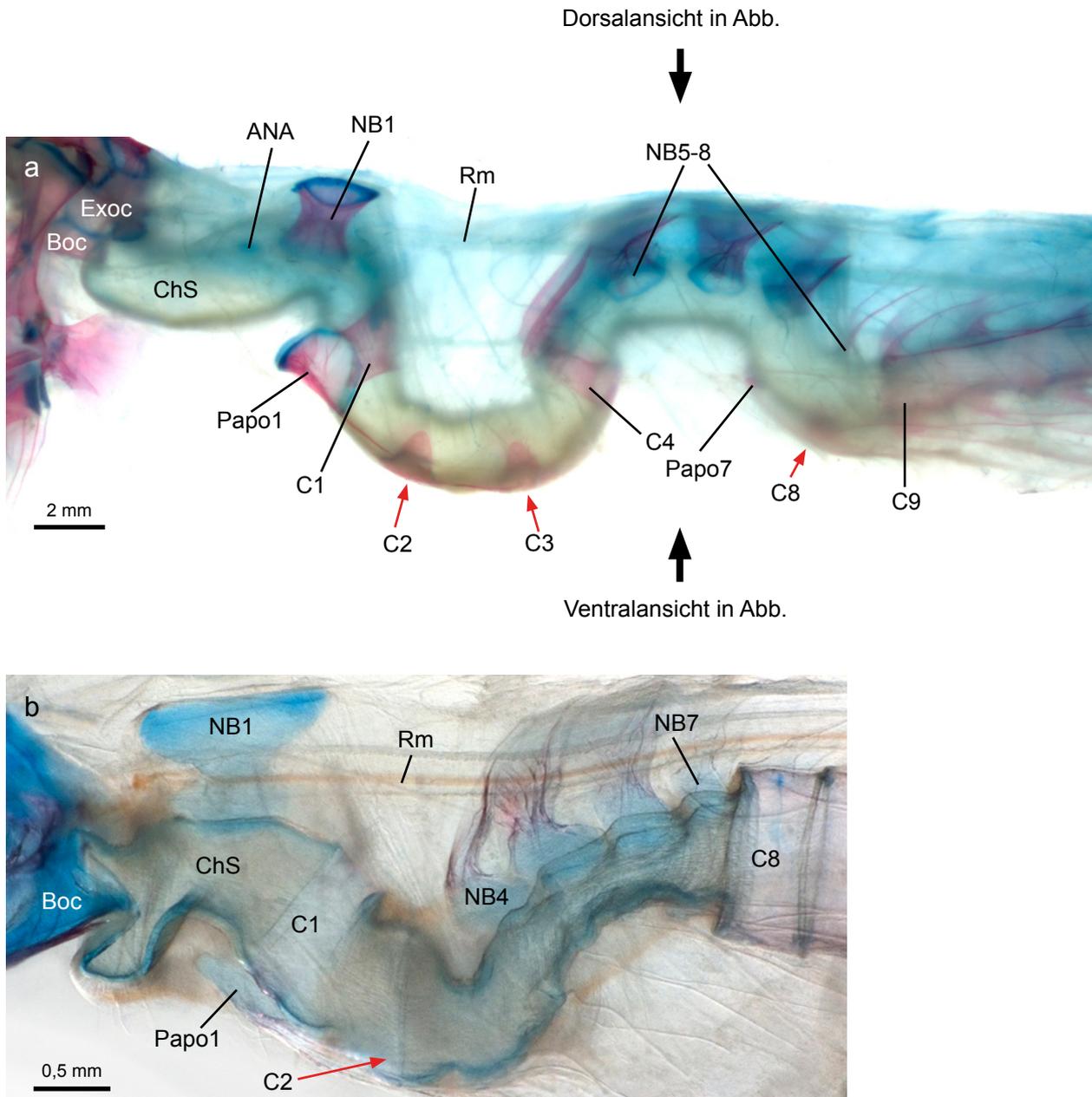


Abb. 23:

Eustomias Arten sowohl aus der Gruppe in welcher der erste vollständig ossifizierte Wirbel C9 ist (**a.**) als auch aus der Gruppe in welcher dieser C8 ist (**b.**). **a.** *Eustomias obscurus* (USNM 206711, 199 mm): erster vollständig ossifizierter Wirbel ist C9. Das erste und das vierte Wirbelzentrum sind ossifiziert; die roten Pfeile zeigen auf die partiellen ventralen Ossifikationen des zweiten, dritten und achten Wirbelzentrums. **b.** *Eustomias macronema* (BMNH 2007.10.31.12, TL= 65 mm): der erste vollständig ossifizierte Wirbel ist C8. Das erste Wirbelzentrum ist ossifiziert; der rote Pfeil zeigt auf die partielle ventrale Ossifikation des zweiten Wirbelzentrums. ANA: Akzessorischer Neuralbogen; Boc: Basioccipitale; ChS: Chordascheide; Exoc: Exoccipitale; NB: Neuralbogen; Papo: Parapophyse; Rm: Rückenmark.

sie verbleiben auch in adulten Stadien knorpelig und winzig.

Die Basis der Neuralbögen NB4 - NB6 in Gruppe 1 bzw. NB4 - NB7 in Gruppe 2 entsprechen sich in ihrer Größe. Unterschiede weisen sie in der Breite ihrer Neuralfortsätze auf. Der vierte Neuralbogen bildet länglich, schlanke Neuralfortsätze aus, während die zwei bzw. drei nachfolgenden Neuralbögen stark verbreiterte Neuralfortsätze tragen (Abb. 22, 23). Der Neuralbogen vor dem ersten vollständig ausgebildeten Wirbel zeigt eine schmale Basis, wie auch länglich, schmale Neuralfortsätze (Abb. 22, 23). Alle nachfolgenden Neuralbögen der vollständig ausgebildeten Wirbelsegmente sind homogen ausgebildet, mit einer mittelgroßen Basis und dünnen Neuralfortsätzen.

Abweichungen bei *Eustomias obscurus*

Bei *E. obscurus* sind das zweite und dritte Wirbelzentrum als kleine partielle ventrale Ossifikationen sichtbar (Abb. 23a), die im fünften und sechsten Myoseptum liegen. Bei allen anderen *Eustomias*-Arten sind diese Wirbelsegmente bis auf die Parapophyse und die Rippen vollständig reduziert. In der darauf folgenden Dorsalbiegung der Chorda dorsalis ist bei dieser Art ein zusätzliches Wirbelzentrum ossifiziert (Abb. 23a), welches bei allen anderen untersuchten *Eustomias* Arten fehlt. Dieses Wirbelzentrum liegt im siebten Myoseptum und gehört somit zum vierten Wirbelsegment; seine Parapophyse trägt keine Rippe.

Im fünften und sechsten Wirbelsegment sind winzige knorpelige Basiventralia ausgebildet (Abb. 24b). Das fünfte Basiventrals trägt keine Rippe. Die Rippe des sechsten Wirbelsegments liegt frei innerhalb des zugehörigen neunten Myoseptums (Abb. 24b).

Dorsal zwischen den Neuralbögen treten kleine Ossifikationen des fünften, sechsten und siebten Wirbelzentrums auf (Abb. 24a). Es können dort sowohl Mineralisationen in der Chordascheide („Chordazentren“) als auch Autozentren unterschieden werden. *E. obscurus* ist die einzige Art, bei der ein knorpeliger akzessorischer Neuralbogen (accessory neural arch = ANA) vorkommt. Dieser liegt median und unpaar rostral des ersten Neuralbogens im dritten occipitalen Myoseptum (Abb. 23a).

Occipitale und vertebrale Myosepten

Rostral des ersten Neuralbogens liegen drei occipitale Myosepten in der epaxialen Muskulatur, von denen das erste am Hinterrand der Exoccipitalia und das zweite und dritte an der Chordascheide ansetzt (Abb. 22). In der hypaxialen Muskulatur befinden sich zwei occipitale Myosepten, das zweite und dritte, die ebenfalls an der Chordascheide ansetzen und mit dem zweiten und dritten

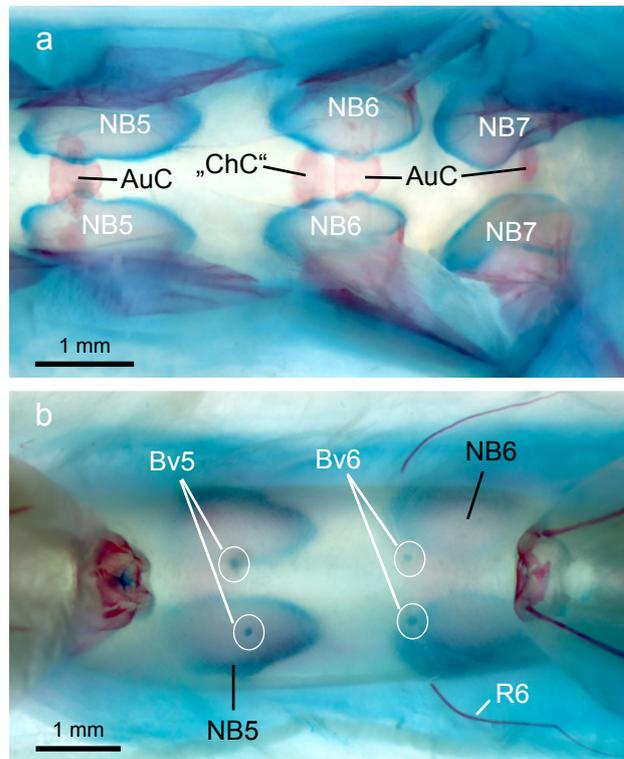


Abb. 24:

Dorsal- und Ventralansicht auf den S-förmig gebogenen Bereich des Axialskeletts bei *Eustomias obscurus* (USNM 206711, 199 mm). **a.** Dorsalansicht auf den fünften, sechsten und siebten Neuralbogen (NB5-7). Zu beachten sind die partiellen dorsalen Ossifikationen der jeweiligen Wirbelzentren; Autozentren (AuC) und „Chordazentren“ („ChC“) können unterschieden werden. Durch die Krümmung der Wirbelsäule, scheinen Auto- und „Chordazentrum“ des sechsten Wirbels nebeneinander zu liegen, tatsächlich liegen sie übereinander. **b.** Ventralansicht auf die fünften und sechsten knorpeligen Basiventralia (Bv5 und Bv6). Von dorsal scheinen die Neuralbögen (NB5 und NB6) durch die Chorda dorsalis durch.

occipitalen Myoseptum in der epaxialen Muskulatur durchgängig verbunden sind.

Der erste dislozierte Wirbel liegt im vierten Myoseptum, welches sowohl am Hinterrand des ersten Neuralbogens als auch an der Parapophyse und der verzweigten Rippe ansetzt (Abb. 22). Das fünfte Myoseptum (M5) setzt an der zum zweiten Wirbelsegment gehörenden Parapophyse und der Chordascheide an. In ihm liegt die zu diesem Segment gehörende Rippe (Abb. 22). Das sechste Myoseptum (M6) setzt an der zum dritten Wirbelsegment gehörenden Parapophyse an, sowie ebenfalls lateral und dorsal an der Chordascheide. Wiederum liegt hier die zu diesem Wirbelsegment gehörende Rippe im sechsten Myoseptum (Abb. 22).

Die darauffolgenden vier Neuralbögen (NB4 – NB7) und Parapophysen sowie die zugehörigen Rippen liegen bei der ersten, oben charakterisierten Artengruppe in den Myosepten sieben bis zehn; im elften Myoseptum liegt der erste vollständig ausgebildete Wirbel, welcher in dieser Gruppe C8 entspricht (Abb. 23b). Die fünf Neuralbögen (NB4 – NB8) und Parapophysen wie auch die zugehörigen Rippen der zweiten Gruppe liegen in den Myosepten sieben bis elf; dementsprechend repräsentiert der erste vollständig ausgebildete Wirbel C9 (Abb. 22).

Spino-occipitale Nerven und erster Spinalnerv

Bei *Eustomias* verlassen drei spino-occipitale Nerven zwischen dem ersten Neuralbogen und der Austrittsstelle des Nervus vagus separat das Rückenmark (Abb. 25). Der erste spino-occipitale Nerv hat einen geringeren Durchmesser als die zwei nachfolgenden. Diese gleichen in ihrem Durchmesser den Spinalnerven.

Der erste spino-occipitale Nerv tritt innerhalb der Schädelkapsel aus dem Rückenmark aus. Der zweite spino-occipitale Nerv verlässt das Rückenmark kurz vor dem Foramen magnum. Gemeinsam ziehen sie parallel zum Rückenmark durch das Foramen magnum hindurch (Abb. 25b). Der erste spino-occipitale Nerv tritt daraufhin aus dem Rückenmarkskanal heraus in das zweite Myomer, während der zweite spino-occipitale Nerv etwas weiter caudal zieht und auf Höhe des dritten Myomers in dieses eintritt.

Der dritte spino-occipitale Nerv tritt auf Höhe des dritten Myomers aus dem Rückenmark. Er verlässt den Rückenmarkskanal nicht und zieht parallel zum Rückenmark nach caudal, bis er auf Höhe des vierten Myomers in dieses eintritt (Abb. 25b).

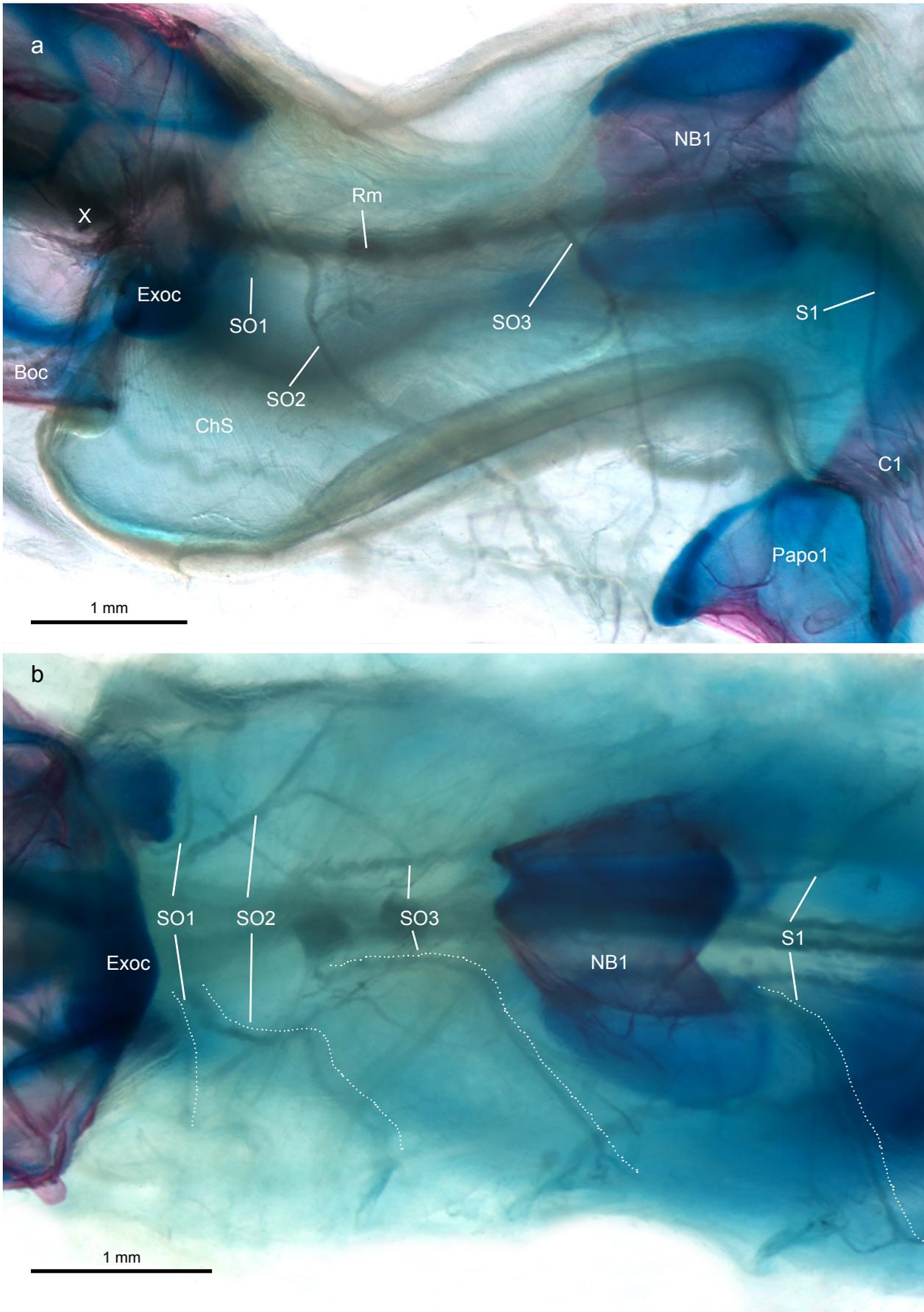


Abb. 25:
Abbildungsunterschrift siehe nächste Seite

Der erste Spinalnerv tritt hinter dem ersten Neuralbogen in das zu innervierende fünfte Myomer ein. Er entspringt am Rückenmark rostral des ersten Neuralbogens und zieht bis zu seinem Austritt aus dem Rückenmarkskanal nach hinten, in der Art, wie auch schon für die spino-occipitalen Nerven beschrieben. Darin drückt sich die sekundäre Streckung des vorderen Achsenskeletts aus. Allerdings folgt das Rückenmark nicht der Biegung der Chorda dorsalis, sondern behält seinen gestreckten Verlauf zwischen den ausgebildeten Neuralbögen bei (Abb. 23a, b).

Larvale Ontogenese

Die S-förmige Biegung der Chorda dorsalis ist in larvalen Tieren von *Eustomias* noch nicht ausgebildet bzw. erst angedeutet. Die Chorda dorsalis ist bei einem 59 mm langen Jungtier von *E. obscurus* fast völlig gerade, die Elemente des ersten Wirbels sind jedoch in diesem Stadium schon disloziert angelegt (Abb. 26a, 26b). Die Bildung der Wirbelzentren schreitet von caudal nach rostral voran; Zentrum eins, neun und zehn wie auch alle nachfolgenden sind bei Individuen von *E. obscurus* mit 59 mm Seitenlänge ausgebildet. Die zwischen dem ersten und neunten Zentrum liegenden Wirbelsegmente bilden keine Wirbelzentren aus, sie sind primär (bereits larval) reduziert.

Bei einem 59 mm großen Tier einer nicht näher bestimmten *Eustomias*-Art setzt die S-förmige Biegung der Wirbelsäule ein (Abb. 26b). Das erste, das neunte und alle nachfolgenden Wirbelzentren sowie die Neuralbögen sind ossifiziert. Bei *E. macronema* von 65 mm Länge ist die S-förmige Biegung der vorderen Wirbelsäule nahezu vollständig ausgebildet (Abb. 23b).

Das erste sowie das vierte bis siebte Basidorsale sind größer als die restlichen Basidorsalia. Bd2 und Bd3 sind kleiner, ebenso die Basidorsalia ab dem achten Wirbelsegment. Das erste Basiventrale ist das größte, alle nachfolgenden nehmen in ihrer Größe kontinuierlich ab.

Abb. 25:

Lateral- und Dorsalansicht auf die mit Sudan Schwarz angefärbten spino-occipitalen Nerven und Spinalnerven bei *Eustomias obscurus* (USNM 206711, 147 mm). **a.** Die Beschriftung der drei spino-occipitalen Nerven (SO1-3) zeigt auf deren Ramus ventralis. Durch die Streckung der occipito-vertebralen Lücke verlassen sie caudal des Occiput den Rückenmarkskanal. Der erste Spinalnerv (S1) verlässt caudal des ersten Neuralbogens (NB1) den Rückenmarkskanal. **b.** Die weiße Punktlinie kennzeichnet den Verlauf der drei spino-occipitalen Nerven und des ersten Spinalnervs. Der Nervus vagus (X) ist an seiner Austrittsstelle durchtrennt und entfernt. Boc: Basioccipitale; C: Zentrum; ChS: Chordascheide; Exoc: Exoccipitale; Papo: Parapophyse; Rm: Rückenmark.

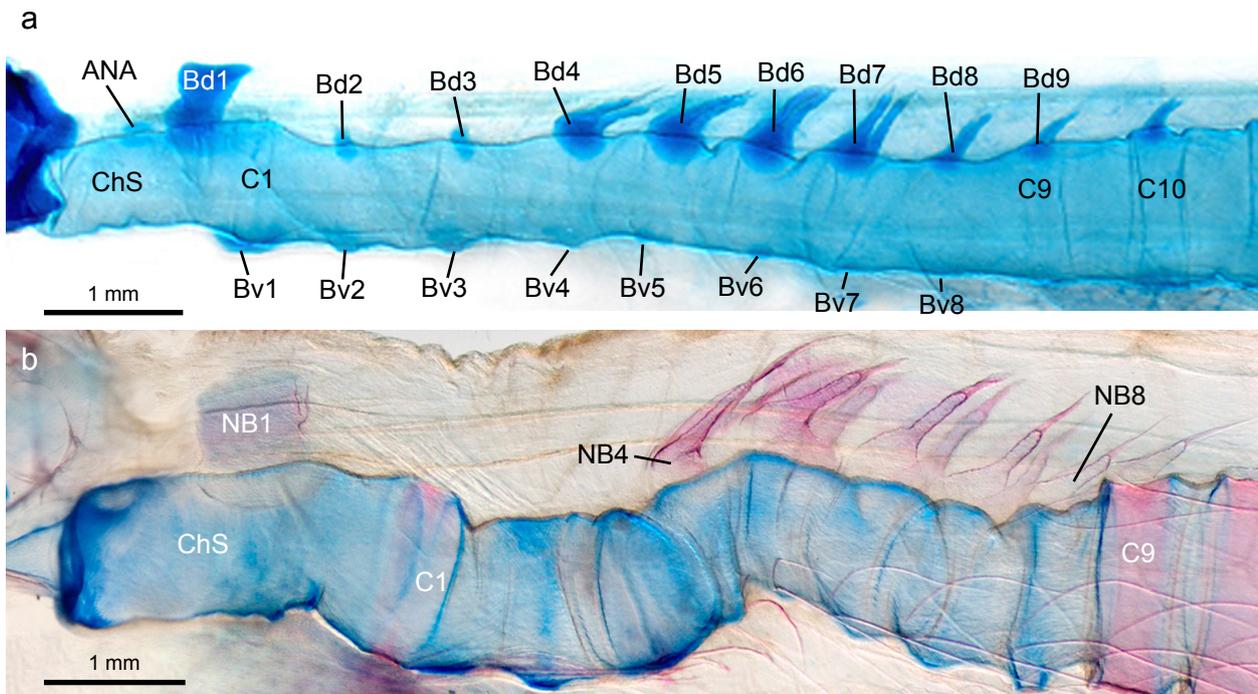


Abb. 26:

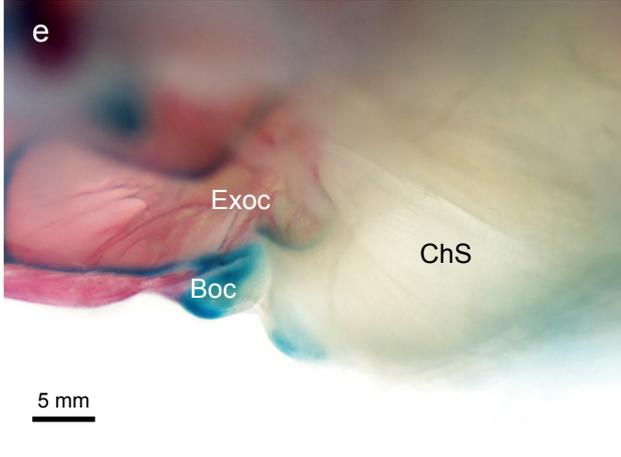
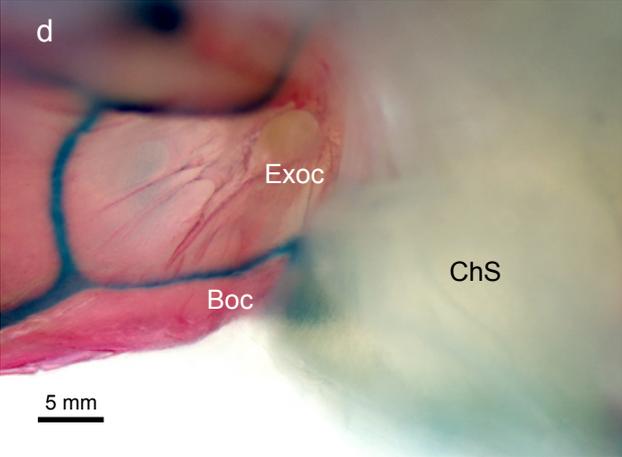
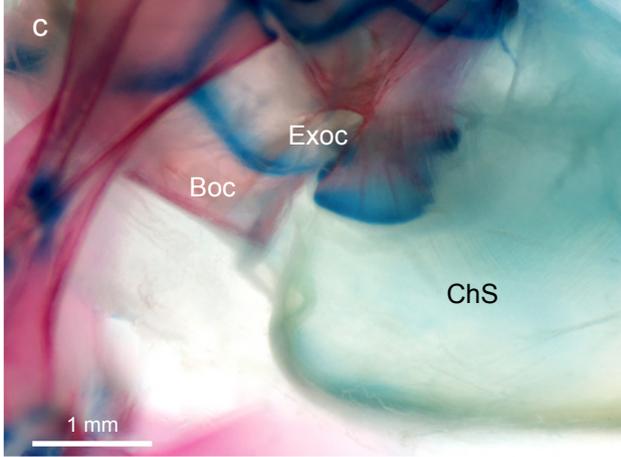
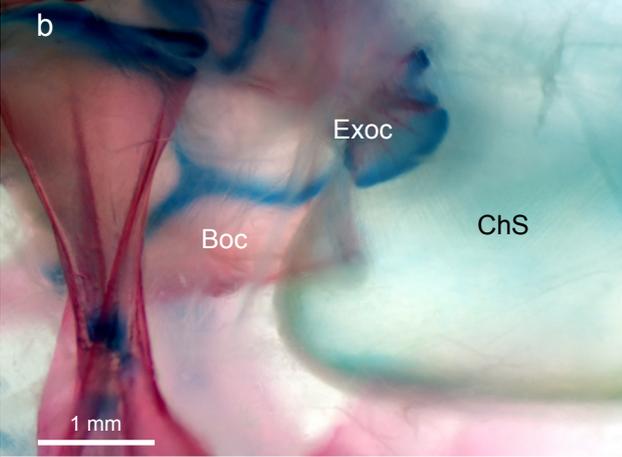
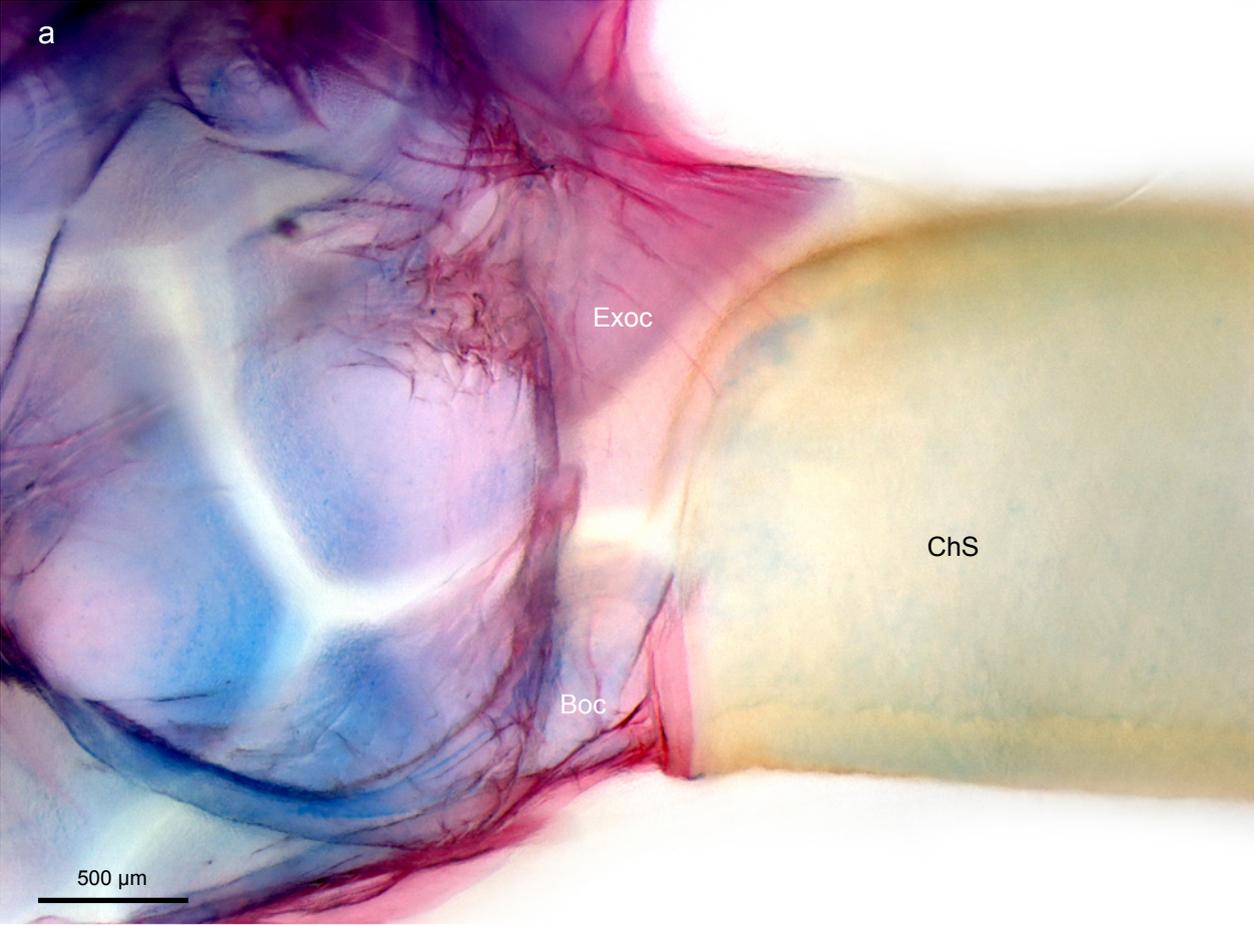
Die Chorda dorsalis ist im vorderen Axialskelett in larvalen und juvenilen Vertretern der Gattung *Eustomias* noch nicht S-förmig gebogen. **a.** *Eustomias obscurus* (USNM 234444, 59 mm): Die Wirbelsäule ist gestreckt; das erste Wirbelzentrum (C1) mit Basiventrale (Bv1) ist aber schon in diesem Stadium nach caudal verschoben und vom ersten Basidorsale (Bd1) getrennt. Die Größe und Form der Basidorsalia variiert stark. **b.** *Eustomias* sp. (USNM 394242, 59 mm): eine einsetzende Biegung der Wirbelsäule kann beobachtet werden. ANA: Akzessorischer Neuralbogen; ChS: Chordascheide; NB: Neuralbogen.

3.4. Das „sekundäre Kopfgelenk“ bei *Bathophilus*, *Eustomias*, *Pachystomias*, *Malacosteus*, *Aristostomias* und *Photostomias*

Bei den meisten Stomiidae setzt die Chordascheide ventral am Basioccipitale des Schädels an und zieht gerade nach caudal, d.h. es kommt zu keiner Überlappung des Basioccipitale durch die Chordascheide (siehe dazu *Flagellostomias boureei*, Abb. 27a; und *Idiacanthus anstrostromus*, Abb. 28a). Eine Ausnahme davon stellen die sechs Gattungen *Bathophilus*, *Eustomias*, *Pachystomias*, *Malacosteus*, *Aristostomias* und *Photostomias* dar. Die Chordascheide zieht bei den untersuchten Individuen dieser Gattungen nicht gerade nach hinten, sondern bildet eine ausziehbare ventrale Falte, die sich im Ruhezustand um einen Occipitalcondylus legt (*Eustomias*, Abb. 27b, 27c, 28d; *Pachystomias*, Abb. 27d, 27e; *Malacosteus*, Abb. 27f, 27g, 28c; *Aristostomias*, Abb. 27h, 27i; *Photostomias*, Abb. 27j, 27k). Dieser Condylus wird bei *Bathophilus*, *Eustomias*, *Pachystomias* und *Malacosteus* nur vom Basioccipitale, bei *Aristostomias* und *Photostomias* dagegen vom Basi- und Exoccipitale zusammen gebildet. Er ragt im Ruhezustand in die ventrale Falte der Chordascheide hinein und ist vollständig von ihr umhüllt (Abb. 27b, d, f, h, j, 28d).

Als Ruhezustand wird hier eine Position des Kopfes definiert, der nicht durch Muskelaktivität angehoben ist. Wird solch eine Anhebung des Kopfes in den aufgehellten Präparaten manipulativ simuliert, kann die ventrale Falte der Chordascheide ausgezogen werden. Dabei verlängert sich die Ventralseite der Chorda dorsalis und trägt dazu bei, dass der Schädel im Vergleich zu allen anderen Gattungen der Stomiidae, welche einen solchen Mechanismus nicht besitzen, weiter nach dorso-caudal ausgelenkt werden kann (Abb. 27c, e, g, i, k). Bei Nachlassen der manipulativen Dorsalbiegung springt die ventrale Falte der Chordascheide samt Occipitalcondylus wieder in die Chorda dorsalis zurück.

Bei *Bathophilus* konnte diese ventrale Falte der Chordascheide ausschließlich in histologischen Schnitten festgestellt werden. Dort scheint der Mechanismus weniger stark ausgeprägt zu sein als bei den Gattungen *Eustomias*, *Pachystomias*, *Malacosteus*, *Aristostomias* und *Photostomias*. Die ventrale Falte der Chordascheide überlappt hier nur wenige Millimeter das nach aboral verlängerte Basioccipitale (Abb. 28b). Allerdings wird der Unterschied zu basaler stehenden Gattungen deutlich, z.B. *Idiacanthus anstrostromus* (Abb. 28a). Die strukturelle Grundlage des postulierten Mechanismus' bildet sich erst im Laufe der Ontogenese aus und ist bei larvalen Tieren noch nicht oder nur schwach ausgeprägt (siehe dazu *Eustomias* Abb. 26a, 26b).



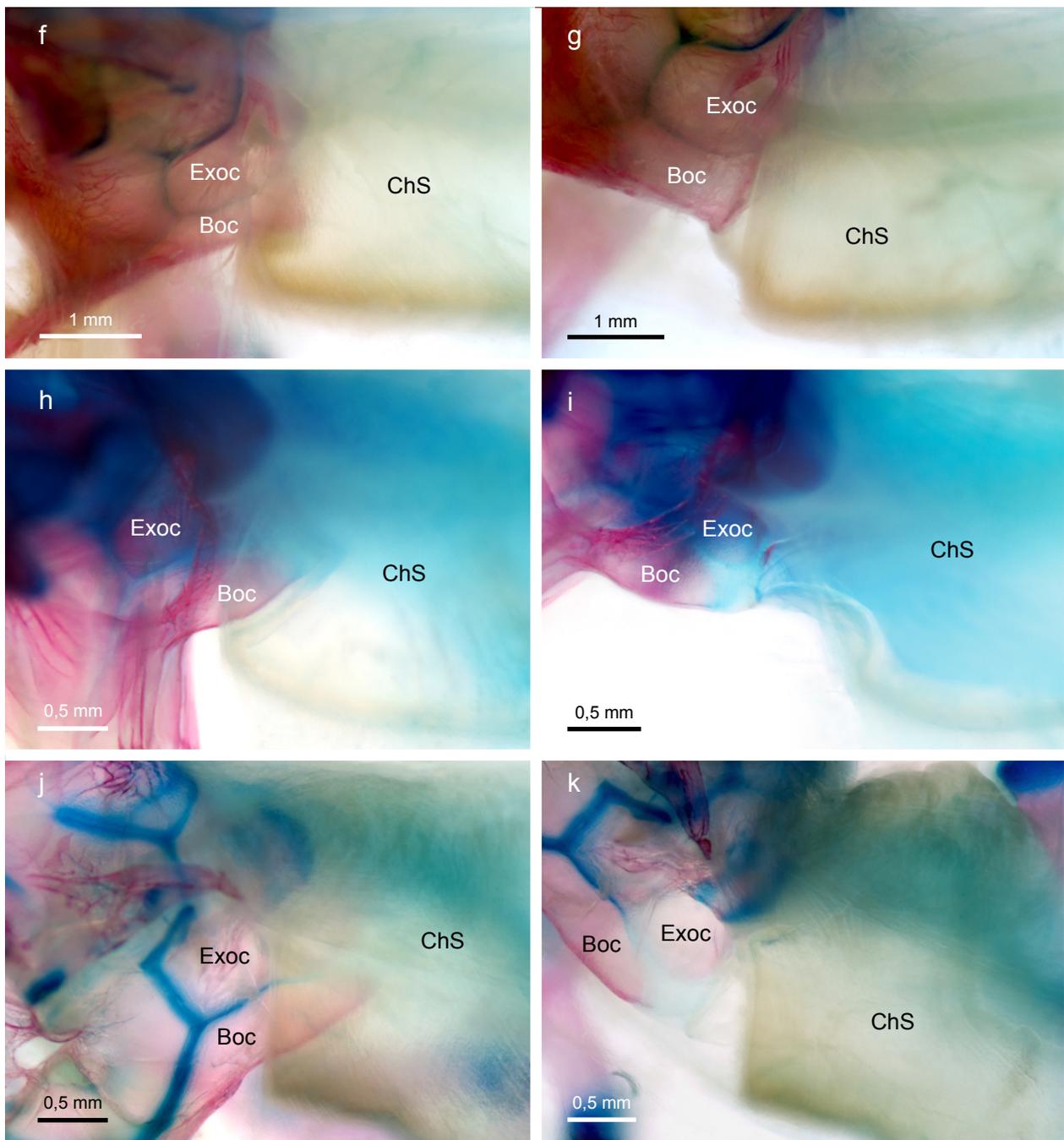
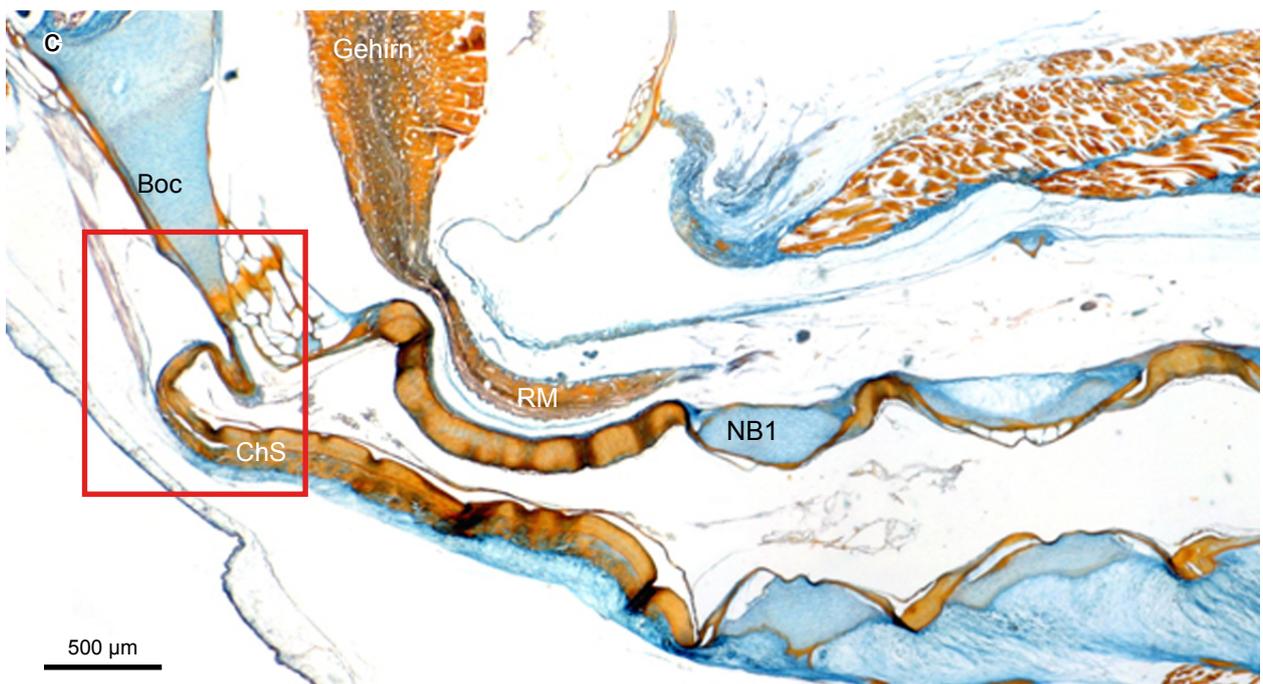
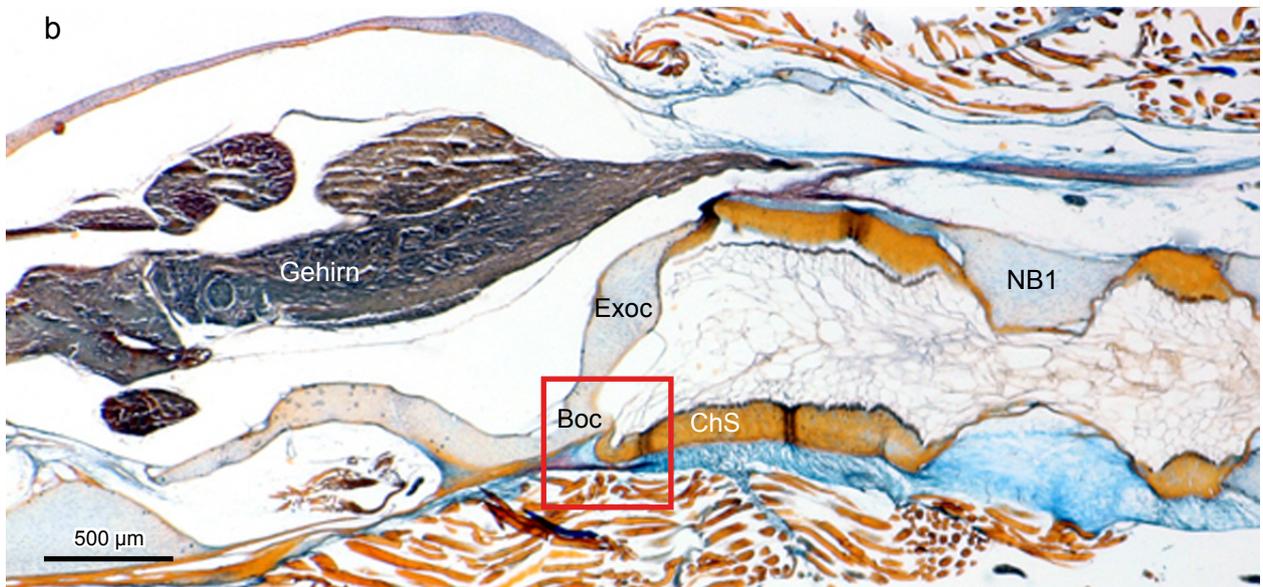
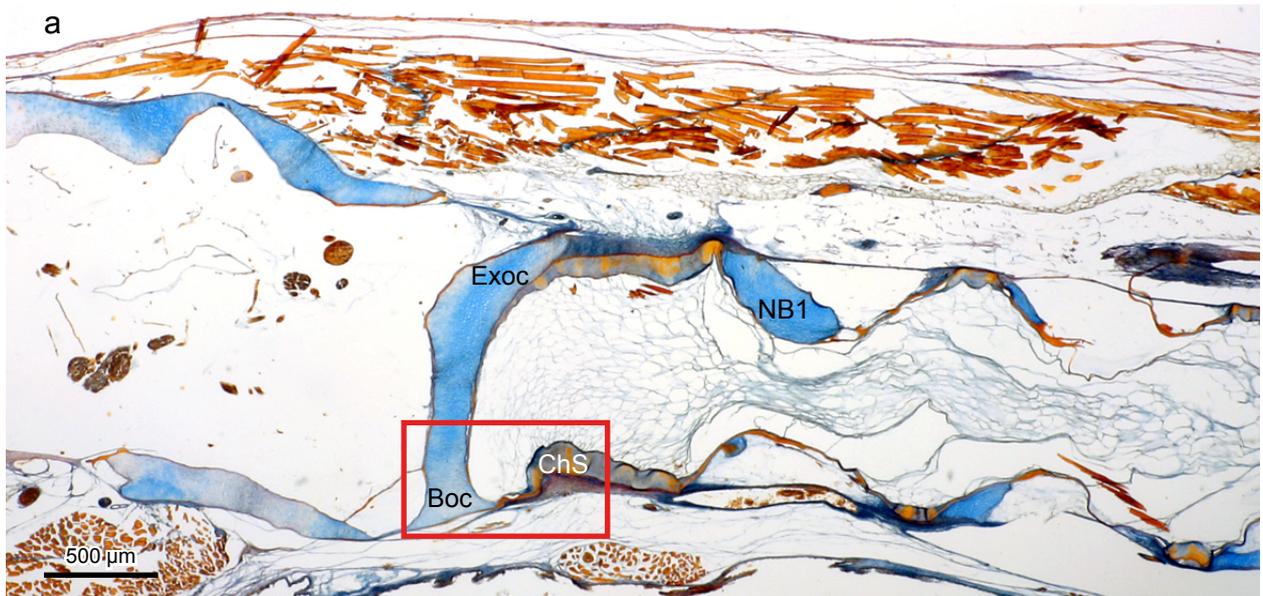


Abb. 27:

„Sekundäres Kopf Gelenk“ bei fünf Gattungen der Stomiidae im Vergleich zu einem basaler stehenden Vertreter ohne selbigem. **a.** *Flagellostomias boureei* (BMNH 2002.8.5.786-788, 161 mm) ohne „sekundärem Kopf Gelenk“: Lateralansicht des Schädelhinterrands und daran ansetzende Chordascheide (ChS). Die Chorda dorsalis setzt am Basioccipitale an und zieht gerade nach hinten. **b.**, **c.** *Eustomias obscurus* (USNM 206711, 199 mm). **d.**, **e.** *Pachystomias microdon* (USNM 297922, 168 mm). **f.**, **g.** *Malacosteus australis* (USNM 296675, 110 mm). **h.**, **i.** *Aristostomias xenostoma* (USNM 296715, 83 mm). **j.**, **k.** *Photostomias* sp. (USNM 296650, 92 mm). Die Chorda dorsalis bildet eine ventrale Tasche, in welche das Basioccipitale (Boc) oder der aus Exoccipitale (Exoc) und Basioccipitale (bei *Aristostomias* und *Photostomias*) gebildete Condylus im Ruhezustand hineinragt (linke Bilderreihe). Beim Anheben des Kopfes nach dorsal kann die Tasche der Chorda dorsalis ausgezogen werden (rechte Bilderreihe).



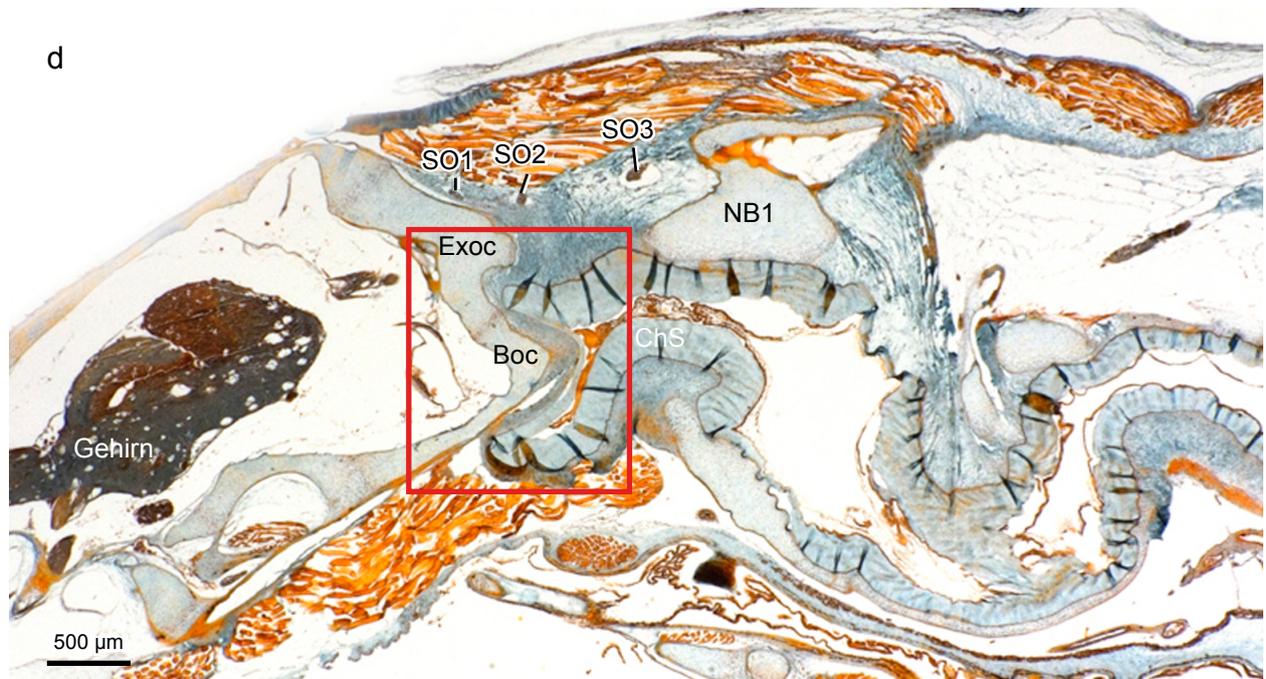


Abb. 28:

Sagittalschnittserie durch das „sekundäre Kopf Gelenk“ (roter Kasten) im Vergleich zu einem basaler stehenden Vertreter ohne selbigem. **a.** *Idiacanthus anstrostromus* (SIO 97-85, 310 mm) ohne „sekundärem Kopf Gelenk“: die Chordascheide (ChS) setzt am Basioccipitale (Boc) an und verläuft gerade nach hinten. **b.** *Bathophilus filifer* (SIO 03-189, 80 mm): die Chordascheide bildet eine ventrale Tasche, die sich ein kleines Stück nach rostral um das Basioccipitale legt. **c.** *Malacosteus niger* (SIO 73-25, 100 mm): die ventrale Tasche der Chordascheide, welche sich um das Basioccipitale legt, ist stark vergrößert ebenso in **d.** *Eustomias filifer* (BMNH 2007.10.31.64, TL= 97 mm). Zu beachten sind hier noch die zwischen dem Occiput und dem ersten Neuralbogen (NB) verlaufenden drei spino-occipitalen Nerven (SO1-3). Exoc: Exoccipitale; Rm: Rückenmark.

4. Diskussion

4.1. Teil I: Stomiidae ohne Wirbelreduktion

Die fehlende knöchernen Gelenkung zwischen Hinterhaupt und dem ersten Wirbel und die damit einhergehende Überbrückung dieser zervikalen Lücke durch die flexible Chorda dorsalis, ist ein bisher einzigartiges Merkmal innerhalb der Knochenfische. Es ist daher auch nicht verwunderlich, dass verschiedene Bearbeiter in diesem vorderen Bereich des Axialskeletts eine Reduktion von Wirbeln annahmen (Sell 1916; Regan & Trewavas 1930; Beebe 1934; Tchernavin 1953; Günther & Deckert 1955, 1959; Morrow 1964a, 1964c; Morrow & Gibbs 1964). Regan und Trewavas (1930) vermuteten eine vollständige Reduktion des ersten Wirbels bei den Gattungen *Flagellostomias*, *Melanostomias*, *Echiostoma*, *Idiacanthus*, *Bathophilus*. Des Weiteren postulierten sie zwei vollständig reduzierte Wirbel bei den Gattungen *Malacosteus*, *Photostomias* und *Aristostomias*. Morrow (1964c) nahm an, dass jeweils drei Wirbel bei diesen Gattungen vollständig reduziert sind. In den nachfolgenden Arbeiten des 20. Jahrhunderts über die Stomiidae bezogen sich die Autoren (Günther & Deckert 1959; Morrow & Gibbs 1964; Morrow 1964a, 1964c; Sutton 2005; Kenaley 2007) größtenteils auf die Angaben von Regan und Trewavas (1930). Günther und Deckert (1959) beschrieben für *Malacosteus* und *Photostomias* einen vorderen, rein chordalen Wirbelsäulenabschnitt, dessen Länge der von drei Wirbelzentren entsprechen sollte. Die Begründung für eine Reduktion dieser drei Wirbel fanden sie bei Regan und Trewavas (1930), die in diesem Abschnitt drei Spinalnerven zählten und die Reduktion der ersten drei Wirbel in Betracht zogen.

Die vorliegende Arbeit kann auf verbreiteter Materialbasis und verfeinerter Methodik die weit verbreitete Hypothese von reduzierten Wirbeln bei einigen Vertretern der Stomiidae korrigieren bzw. modifizieren. Die hier präsentierten Ergebnisse zeigen, dass es nur bei den Taxa *Chauliodus*, *Leptostomias gladiator* und *Eustomias* zu einem Fehlen von bestimmten Wirbelzentren oder ganzen Wirbeln kommt. Bei allen anderen untersuchten Stomiidae (*Neonesthes*, *Astronesthes*, *Borostomias*, *Rhadinesthes*, *Heterophotus*, *Stomias*, *Trigonolampa*, *Chirostomias*, *Flagellostomias*, *Opostomias*, *Odontostomias*, *Thysanactis*, *Photonectes*, *Melanostomias*, *Echiostoma*, *Tactostoma*, *Idiacanthus*, *Grammatostomias*, *Bathophilus*, *Pachystomias*, *Photostomias*, *Malacosteus* und *Aristostomias*) ist die fehlende knöchernen Verbindung zwischen Hinterhaupt und dem ersten Wirbel nicht das Ergebnis einer Wirbelreduktion, sondern resultiert aus einer Streckung der flexiblen Chorda dorsalis. Dies ergibt sich insbesondere aus der Berücksichtigung der Lageverhältnisse der rostralen Myosepten,

die wiederum die Zuordnung der vorderen Myomere zu den entsprechenden spino-occipitalen und zervikalen Spinalnerven repräsentieren.

Des Weiteren erfährt das Basioccipitale in Relation zu den Exoccipitalia eine Verkürzung. Dieser Zustand verlängert zusätzlich den chordalen Abschnitt im vorderen Bereich der Wirbelsäule.

Rosen (1985) beschreibt eine Lücke, "a cervical gap" zwischen Hinterhaupt und erstem Wirbel für basal stehende Neoteleostei, die bei abgeleiteteren Formen wie z.B. bei den Ctenosquamata (Myctophiformes + Acanthomorpha), zunehmend verkürzt und bei den Acanthomorpha vollständig geschlossen ist (siehe Abb. 29 für die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Euteleostei). Stiassny (1996) hielt die zervikale Lücke mit den posterior verlängerten Exoccipitalia bei den Neoscopelidae (Laternenzüngler), eine Familie der Myctophiformes (Laternenfischverwandte), für außergewöhnlich gut ausgeprägt und etablierte dieses Merkmal als eine Synapomorphie der Neoscopelidae. Innerhalb der Stomiidae, z.B. bei *Malacosteus*, übertrifft die Länge dieser Lücke zwischen Hinterhaupt und dem ersten Wirbel alle anderen bisherigen Beschreibungen dieses Merkmals in anderen Taxa bei weitem. Damit einhergehend wird dieses Merkmal als Synapomorphie für die Neoscopelidae in seiner Bedeutung abgeschwächt.

4.2. Segmentale Strukturen zur Bestimmung von Wirbelreduktionen

4.2.a Occipitale Myosepten

Britz & Johnson (in press) und Johnson & Britz (in press) haben überzeugend dargelegt, dass bei den Actinopterygiern ursprünglich drei occipitale Myosepten vorhanden sind, welche sehr konstant am Occiput ansetzen. Hierbei handelt es sich um die drei rostralsten Segmente, deren Wirbelelemente evolutiv in den hinteren Bereich des Schädels aufgenommen wurden (siehe Britz & Johnson in press; Johnson & Britz in press).

Bei der frühen Morphogenese des Occiput kann keine Einschmelzung von Segmenten beobachtet werden, jedoch aber drei occipitale Myosepten, welche bereits am Occiput ansetzen (Britz & Johnson in press; Johnson & Britz in press). Das Vorhandensein der drei occipitalen Myosepten bei allen bisher untersuchten Actinopterygiern zeigt, dass deren Occiput homolog aufgebaut ist (Britz & Johnson in press). Abweichungen in der Anzahl der occipitalen Myosepten, wie sie etwa

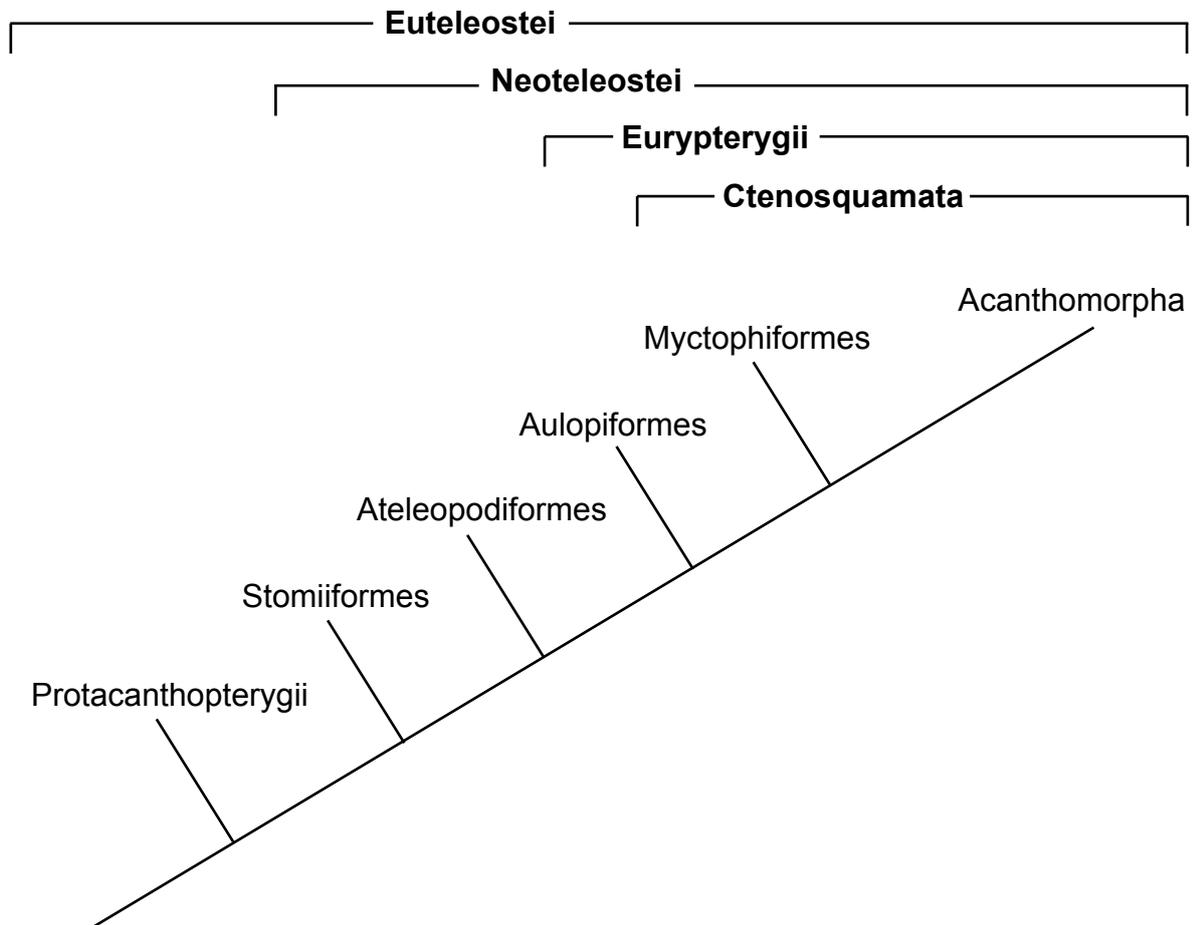


Abb. 29: Übersicht über die Verwandtschaftsbeziehungen der Euteleostei, verändert nach Rosen (1973). Die Stomiiformes stellen die basalste Gruppe innerhalb der Neoteleostei dar. Zu den Eurypterygii werden die Aulopiformes, die Myctophiformes und die Acanthomorpha gezählt. Die Gruppe der Ctenosquamata wird aus den Myctophiformes und den Acanthomorpha gebildet.

bei den Chondrostei, Molidae und Ostraciidae (Tetraodontiformes) zu beobachten ist, weist auf eine sekundäre occipito-vertebrale Fusion hin. Dabei werden während der larvalen Ontogenese einzelne postoccipitale Wirbelemente oder auch ein ganzer Wirbel in den hinteren Teil des Schädels aufgenommen (Britz & Johnson in press; Britz & Johnson 2005). Die zugehörigen vertebralen Myosepten setzen in diesen Fällen nun ebenfalls am Occiput an. Erst durch die von Britz und Johnson (in press.) etablierte strikte Unterscheidung zwischen einer evolutiven und einer ontogenetischen Assimilation von Segmenten in das Occiput ist eine genaue Bestimmung sowohl von occipito-vertebralen Fusionen als auch von Wirbelreduktionen möglich. Als Landmarke dienen dabei sowohl die drei occipitalen Myosepten als auch das vierte Myoseptum, welche die Position des ersten Wirbels anzeigen (Allis 1898; Patterson & Johnson 1995; Hilton *et al.* 2007; Britz & Johnson, in press; Johnson & Britz, in press). Die occipitalen Myosepten setzen im Falle einiger Stomiidae nicht nur am Occiput an, sondern auch an der Chordascheide, was mit der starken Verlängerung des vorderen Wirbelsäulenabschnitts zusammenhängen muss.

Bisher blieb in der Literatur die Anzahl der occipitalen Myosepten in der hypaxialen Muskulatur unbeachtet. In der vorliegenden Arbeit wurden zwei dieser occipitalen Myosepten festgestellt, welche mit dem zweiten und dritten occipitalen Myoseptum in der epaxialen Muskulatur durchgängig verbunden sind. Das erste occipitale Myoseptum ist somit ventral komplett reduziert; dorsal findet man drei occipitale Myosepten. Im vierten Myoseptum, dem ersten vertebralen Myoseptum, liegt bei fast allen Stomiidae der erste vollständig ausgebildete Wirbel. Die einzigen Ausnahmen hiervon bilden die Taxa *Chauliodus*, *Leptostomias gladiator* und *Eustomias*.

Mit der evolutiven Aufnahme der drei Wirbelemente in den hinteren Bereich des Schädels werden gleichzeitig auch ihre zugehörigen Nerven mit in die Schädelkapsel aufgenommen, die sogenannten spino-occipitalen Nerven (Fürbringer 1897; Allis 1898; Herrick 1899).

4.2.b Spino-occipitale Nerven

Die erste Beschreibung der spino-occipitalen Nerven stammt von Stannius (1849), der bei Haien einige Nerven zwischen dem Nervus vagus und dem ersten Spinalnerv fand. Fürbringer (1897) unterteilte diese spino-occipitalen Nerven zum einen in die occipitalen Nerven, welche „der Occipitalregion des Schädels schon seit langer Zeit an[gehören]“ (S. 353) und zum anderen in

die occipito-spinalen Nerven, welche „sich hinsichtlich ihrer Aufnahme in das Cranium noch im statu nascendi“ befinden, und somit „Übergangsnerven zwischen den occipitalen und den freien spinalen Nerven“ darstellen (S. 353). Die occipitalen Nerven, welche Fürbringer (1897) mit den letzten Buchstaben des Alphabetes (v, w, x, y, z) kennzeichnet, haben bei den Teleostei eine vollständige Reduktion erfahren. Ihre Anzahl variiert bei den Chondrichthyes zwischen 0 und 5, sogar in nahe verwandten Arten berichtet Fürbringer (1897) erhebliche Unterschiede in ihrer Anzahl. Die Nerven, welche sich bei den Teleostei zwischen dem Vagusnerv und dem ersten Spinalnerv befinden, werden daher von Fürbringer den occipito-spinalen Nerven zugerechnet, welche er mit den Anfangsbuchstaben des Alphabetes kennzeichnet (a, b, c). Im Grundplan der Actinopterygier werden drei dieser Nerven angenommen, wobei der erste (a) oft als reduziert oder mit dem zweiten (b) fusioniert beschrieben wird (Fürbringer 1897; Allis 1898; Herrick 1899). Diese Auffassung von Fürbringer korrespondiert mit Sagemehl's (1891) Gliederung des Schädels in einen protometameren Teil, zu welchem die occipitalen Nerven gehören, und einen auximetameren Teil, dem die occipito-spinalen Nerven zugehören sollen.

Allis (1898) zweifelt in seiner Arbeit über die Homologie der occipitalen und vorderen Spinalnerven mit überzeugenden Argumenten die Fürbringersche Konzeption der occipitalen und occipito-spinalen Nerven an. Allis (1898) argumentiert, dass die Einteilung in occipitale und occipito-spinale Nerven ungenau sei, da von Fürbringer (1897) keine ontogenetischen Beweise dafür geliefert würden. Insbesondere bemängelt er, dass nicht geklärt sei, ob diese Nerven vor ihrer Aufnahme in den Schädel vor oder hinter dem eingeschmolzenen Skelettelement liegen; somit sei auch ihre exakte Zugehörigkeit zum proto- oder auximetameren Teil nicht eindeutig begründet.

In der vorliegenden Arbeit werden die Nerven zwischen dem Nervus vagus und dem ersten Spinalnerv deshalb mit ihrem Überbegriff, spino-occipitale Nerven, bezeichnet. Diese innervieren bei Chondrichthyern (Fürbringer 1897), als auch bei Actinopterygiern (Allis 1897, 1898, 1903, 1909, 1922; Fürbringer 1897; Herrick 1899, 1900; Parenti & Song 1996; Nakae & Sasaki 2007) und Dipnoi (Fürbringer 1897) neben den ersten Rumpfmymomeren die hypobranchiale Muskulatur und die Muskeln der Brustflosse. Wie schon weiter oben erwähnt, werden im Grundplan der Actinopterygier drei spino-occipitale Nerven angenommen. Abweichungen kommen dadurch zustande, dass der erste spino-occipitale Nerv bei den Teleostei meist vollständig reduziert ist oder es zu Verschmelzungen mehrerer spino-occipitaler Nerven kommt (Fürbringer 1897; Herrick

1899; Allis 1909; Parenti & Song 1996; Nakae & Sasaki 2007).

Bei den Stomiidae konnten drei separate spino-occipitale Nerven identifiziert werden. Sie treten nicht mehr durch Foramina in der Schädelseitenwand hindurch, sondern posterior des Schädels durch die Membran zwischen Hinterhaupt und erstem Neuralbogen. Nur bei *Astronesthes*, einer basal stehenden Gattung innerhalb der Stomiidae, verläuft der erste spino-occipitale Nerv noch durch ein Foramen im Exoccipitale, was damit im Zusammenhang stehen könnte, dass bei dieser Gattung die Verlängerung des vorderen chordalen Wirbelsäulenabschnitts noch relativ gering ausgeprägt ist.

Die Schlussfolgerungen von Regan und Trewavas (1930) bezüglich reduzierter Wirbel bei den Stomiidae beruhen nach meiner Auffassung auf einer Fehlinterpretation der occipitalen Innervation. Sie deuteten die drei Nervenausstritte rostral des ersten Neuralbogens als Spinalnerven, deren zugehörige Wirbelsegmente komplett reduziert seien. Es handelt sich jedoch nach meinen Untersuchungen bei diesen Nerven um die drei nach caudal, außerhalb des Occiput, verlagerten spino-occipitalen Nerven.

4.3. Teil II: Stomiidae mit Wirbelreduktion mit Bezug auf bestehende Literatur

Tchernavin (1953) zählte bei *Chauliodus sloani* sieben reduzierte Wirbelzentren für diese Art. Er beschrieb einen rudimentären ersten Neuralbogen, der am Vorderrand des großen Neuralbogens angeschmolzen ist. Dieser große Neuralbogen liegt im vierten Myoseptum und sein nach ventral gerichtetes Epineurale verläuft in diesem Myoseptum, was diesen Neuralbogen als den ersten auszeichnet. Er besitzt einen Auswuchs nach rostral, den Tchernavin (1953) fälschlicherweise als den rudimentären ersten Neuralbogen identifizierte, dessen Wirbelzentrum und Parapophyse fehlen. Das Ergebnis der von ihm durchgeführten Zählung der reduzierten Wirbelzentren bei *C. sloani* ergab somit ein reduziertes Wirbelsegment mehr als in vorliegender Arbeit für diese Art gezählt wurde.

Bei der Gattung *Chauliodus* erfährt die epaxiale Muskulatur in ihrem cranialen Bereich eine starke Differenzierung; unter anderem kommt es zu einer Differenzierung des von Tchernavin (1953) genannten *Musculus dorsalis 8*, welcher vom Neurocranium an die laterale Seite des stark

vergrößerten ersten Neuralbogens zieht. Seine bindegewebige Umhüllung und Verbindung mit der restlichen Rumpfmuskulatur entspricht der Lage des ersten occipitalen Myoseptums. Die zwei nachfolgenden dorsalen Myosepten stehen mit den beiden occipitalen Myosepten der hypaxialen Muskulatur in direkter Verbindung und lassen sich somit als das zweite und dritte occipitale Myoseptum identifizieren.

Crane (1966) zählte in seiner Untersuchung über die Radiation des Vipernfisches (*Chauliodus*) im späten Tertiär die reduzierten Wirbelzentren bei einigen *Chauliodus* Arten, beginnend beim zweiten Wirbelsegment. Er klammerte speziell das erste Wirbelsegment aus seiner Zählweise aus. Davon abgesehen stimmen seine Zählungen mit den Ergebnissen in der vorliegenden Arbeit größtenteils überein.

Bei *Leptostomias gladiator* liegt der erste Neuralbogen im vierten Myoseptum, was seine Zugehörigkeit zum ersten Wirbelsegment belegt. Im vorderen Wirbelsäulenabschnitt ossifizieren sechs Neuralbögen und Parapophysen, während die Wirbelzentren C1-C6 vollständig reduziert sind. Der erste vollständig ausgebildete Wirbel mit Wirbelzentrum ist C7. Bei allen anderen untersuchten *Leptostomias*-Arten sind die vordersten Wirbelzentren nicht reduziert, vielmehr sind die ersten sechs Wirbel als schmale Ringe ossifiziert. Die intervertebralen Zwischenräume in diesem Bereich übertreffen in ihrer Breite die eines Wirbels um mehr als das Doppelte, und erst ab dem sechsten Wirbel nimmt ihre Breite sukzessiv zu.

Regan und Trewavas (1930) gaben für *Leptostomias gladiator* den achten Wirbel als den ersten vollständig ossifizierten Wirbel an; irreführend war ihre Zählung von sieben Neuralbögen, während sie gleichzeitig nur sechs Parapophysen anführten. Regan und Trewavas identifizierten die verschmolzenen drei Knorpel-elemente caudal der Exoccipitalia als den ersten knöchernen Neuralbogen. Sie erkannten nicht, dass es sich hierbei um knorpelige Strukturen handelt und beschrieben: „the first neural arch is represented by a pair of small bones that articulate with the exoccipital“ (S. 41). Aus der larvalen Ontogenese geht klar hervor, dass diese Knorpel-elemente später als die nachfolgenden Basidorsalia entstehen und sich als Bindegewebsknorpel in dem dichten Bindegewebe hinter den Exoccipitalia entwickeln (Weitere Diskussion hierzu unter dem Abschnitt Bindegewebsknorpel und ANA (Akzessorischer Neuralbogen)). Die von ihnen durchgeführte Zählung der reduzierten Wirbelzentren bei *L. gladiator* ergibt somit ein reduziertes Wirbelsegment mehr für diese Art als in der vorliegenden Arbeit gezählt werden konnte.

Für *Thysanactis dentex* nahmen Regan und Trewavas (1930) den gleichen Zustand von sieben reduzierten Wirbelzentren an. Bei adulten Exemplaren von *T. dentex* konnte in vorliegender Arbeit eine Reduktion der vordersten Wirbelzentren eindeutig ausgeschlossen werden. Zwei der fünf von Regan und Trewavas' untersuchten Exemplare von *T. dentex* waren, gemessen an der Größe von 54 mm und 63 mm, noch juvenile Tiere, bei denen die vordersten Wirbel vermutlich noch nicht ossifiziert waren. Durch die caudo-rostrale Ossifikationssequenz der Wirbelzentren bei den Stomiidae (siehe Diskussion weiter unten: Ossifikationssequenz der Wirbelzentren in der Ontogenese der Stomiidae) ossifizieren die vordersten Wirbel als letzte. Bei präparierten Tieren kann dies leicht zu der Annahme führen, dass diese vordersten Wirbel komplett reduziert seien. Die monotypische Gattung *Thysanactis*, sowie die Gattungen *Opostomias* und *Odontostomias* und alle im Rahmen dieser Arbeit untersuchten *Leptostomias*-Arten, bis auf *L. gladiator*, sind durch sechs schmale Wirbelzentren im vordersten Bereich der Wirbelsäule ausgezeichnet. Erst ab dem neunten Wirbelzentrum sind sie in ihrer eigentlichen Größe ausgebildet. Dies ist eine der Synapomorphien dieser vier Gattungen und stellt sie innerhalb der Stomiidae verwandtschaftlich näher zusammen (Fink 1985).

Bei allen *Eustomias*-Arten ist der vordere Abschnitt der Wirbelsäule S-förmig gebogen. Um diese Biegung zu ermöglichen, sind in diesem Bereich mehrere Wirbelzentren und sogar ganze Wirbel vollständig reduziert. Man kann hier zwischen zwei Gruppen unterscheiden: bei der einen ist der erste vollständig ausgebildete Wirbel C8, bei der anderen Gruppe ist es C9. Regan und Trewavas (1930) gaben für die erste Gruppe C10 und für die zweite Gruppe C11 als ersten vollständig ausgebildeten Wirbel an. Dies basierte auf ihrer Fehlinterpretation der occipitalen Innervation. Sie identifizierten die drei spino-occipitalen Nerven als Spinalnerven, von denen sie glaubten, dass die ersten beiden ihre zugehörigen Wirbel verloren hätten und der dritte zu dem ersten Neuralbogen bzw. dislozierten Wirbel gehöre.

Für gewöhnlich verlaufen Spinalnerven durch den zum selben Segment gehörenden Neuralbogen (Parenti & Song 1996). Im Falle der Stomiidae, bei denen die Neuralbögen keine solche Foramina für ihre Spinalnerven besitzen, müssen andere Bestimmungskriterien hinzugezogen werden. Laut Allis (1903) verläuft der erste Spinalnerv im fünften Myomer oder anders formuliert, zwischen dem vierten und fünften Myoseptum. Angewendet auf die Stomiidae bedeutet das, dass die Spinalnerven jeweils hinter den zugehörigen Neuralbögen aus dem Rückenmarkskanal in ihr jeweiliges Myomer eintreten. Regan und Trewavas (1930) erwähnten keine Landmarken, mit

deren Hilfe sie den ersten Spinalnerven bestimmten; vielmehr interpretierten sie den Nerv rostral eines Neuralbogens als den zugehörigen Segmentnerv. Durch die Fehlinterpretation der drei spino-occipitale Nerven zwischen dem Nervus vagus und dem ersten Spinalnerven war die von Regan und Trewavas (1930) bestimmte Anzahl von reduzierten Wirbeln bei allen *Eustomias* Arten um zwei Wirbel zu hoch.

Regan und Trewavas (1930) unterscheiden noch eine dritte Gruppe, deren Berechtigung in vorliegender Arbeit bestätigt werden kann. Sie wird allein durch *E. obscurus* repräsentiert. Diese Art unterscheidet sich in mehreren Merkmalen von allen anderen untersuchten Arten. So verknöchert bei *E. obscurus* das vierte Wirbelzentrum innerhalb der Aufwärtsbiegung der Wirbelsäule, was sonst bei keiner anderen untersuchten Art zu finden ist. Außerdem lassen sich bei *E. obscurus* partielle Ossifikationen der Wirbelzentren im Bereich der S-förmigen Biegung der Wirbelsäule von ventral wie auch von dorsal beobachten. Des Weiteren fehlen *E. obscurus* die vierte und die fünfte Rippe, und diese Art besitzt einen akzessorischen Neuralbogen. Der erste vollständig ausgebildete Wirbel bei *E. obscurus* ist C9.

Weiter unten im Text (unter Wirbelreduktion und phylogenetisch-systematische Folgerungen) ist die Wirbelreduktion in den drei Taxa *Chauliodus*, *Leptostomias gladiator* und *Eustomias* tabellarisch zusammengefasst (Tab.1). Im Folgenden sollen weitere morphologische Besonderheiten der Stomiidae diskutiert werden.

4.4. Bindegewebsknorpel und ANA (Akzessorischer Neuralbogen)

Bei *Chauliodus*, *Leptostomias*, *Thysanactis* und *Opostomias* konnte verdichtetes Bindegewebe caudal der Exoccipitalia beobachtet werden, es kommt jedoch zu keiner definierten kegelförmigen Ausprägung wie man sie in Form eines bindegewebigen „pad“ bei *Stomias* (Schnell *et al.* 2008) und *Aristostomias* findet. In diesem dichten Bindegewebe bilden sich bei *Chauliodus*, *Leptostomias*, *Thysanactis* und *Opostomias* drei paarige Knorpel-elemente. Diese liegen zwischen dem ersten und dritten occipitalen Myoseptum und fusionieren im Laufe der postlarvalen Entwicklung; sie verschmelzen auf beiden Seiten sowohl miteinander als auch mit den Exoccipitalia.

Regan and Trewavas (1930) hielten diese Knorpel-elemente bei *Leptostomias* für Neuralbögen,

diese müssten dafür allerdings in der larvalen Entwicklung gleichzeitig mit den schon vorhandenen Neuralbögen im vorderen Bereich der Wirbelsäule angelegt sein. Zusätzlich müssten sich die knorpeligen Elemente, wenn es sich denn um die Basidorsalia ein bis drei handeln sollte, auch in ihren entsprechenden occipitalen Myosepten befinden. Dies ist jedoch nicht der Fall, sie liegen zwischen dem ersten und dritten Myoseptum und das einzige Myoseptum, welches auf ihnen ansetzt ist das zweite. Eine serielle Homologie der drei Knorpel-elemente mit den Basidorsalia kann damit weitgehend ausgeschlossen werden.

Fink (1985) bezeichnete diese Knorpel-elemente bei *Chauliodus* als akzessorischen Neuralbogen (ANA). Jedoch liegt der ANA immer im dritten occipitalen Myoseptum (Johnson & Britz in press). Die Lage dieser Elemente bei *Chauliodus*, *Leptostomias*, *Thysanactis* und *Opostomias* vor dem dritten occipitalen Myoseptum widerspricht also der Annahme von Fink (1985). Der einzige Vertreter der Stomiidae, bei dem hier ein knorpeliger ANA im dritten occipitalen Myoseptum gefunden werden konnte, ist *Eustomias obscurus*. Fink (1985) beschreibt einen solchen ANA auch für *E. macrurus*.

Neue Untersuchungsergebnisse zeigen für verschiedene Teleostei (*Anchoa*, *Protosalanx*, *Synodus*, *Salmo*, *Holtbyrnia*) die konstante Lage des ANA im dritten Myoseptum. Der ANA stellt ein Überbleibsel eines Wirbelsegments dar, welches evolutiv in das Occiput assimiliert wurde (Johnson & Britz in press). Unter Betrachtung der hier angeführten Umstände scheint eine Bildung von Knorpel-elementen in dichtem Bindegewebe (Benjamin 1990) als eine Art Gelenkgewebe zwischen dem Occiput und dem ersten Neuralbogen als sehr wahrscheinlich, da eine direkte Gelenkung zwischen dem ersten Wirbel und dem Schädel ausbleibt.

4.5. Ossifikationssequenz der Wirbelzentren in der Ontogenese der Stomiidae

Die Ossifikationssequenz der Wirbelzentren kann innerhalb der Teleostei von verschiedenen Startpunkten ausgehen und in unterschiedliche Richtungen voranschreiten. Die wohl häufigste Ossifikationssequenz der Wirbelzentren ist von anterior nach posterior (Weisel 1967; Moser & Ahlstrom 1970; Potthoff & Kelley 1982; Potthoff *et al.* 1988; Potthoff & Tellock 1993). Bei einer anderen Variante tritt das erste ossifizierte Wirbelzentrum ungefähr in der Mitte der Wirbelsäule auf und die Ossifikation schreitet sowohl nach rostral als auch nach caudal voran (Weisel 1967;

Richards *et al.* 1974; Ahlstrom & Counts 1958).

Die Stomiidae weisen zusammen mit zwei Myctophiden-Arten *Hygophum atratum* und *H. reinhardti* (Moser & Ahlstrom 1970) eine seltene Art der Ossifikationssequenz auf, die Wirbelzentren ossifizieren in caudo-rostraler Richtung (siehe dazu auch Cote *et al.* 2002). Dabei ossifizieren die caudalen Wirbelzentren zuerst und die vordersten Wirbelzentren zuletzt.

Die caudo-rostrale Ossifikationssequenz der Wirbelzentren stellt eine notwendige Voraussetzung für die Unterdrückung der vorderen cranialen Wirbelzentren dar. Eine hinreichende funktionelle Begründung für den sehr variablen Differenzierungs-Stopp in den drei Taxa *Chauliodus*, *Leptostomias gladiator* und *Eustomias* ist gegenwärtig jedoch nicht erkennbar.

Crane (1966) beschrieb diese von caudal nach rostral fortschreitende Ossifikationssequenz für *Chauliodus* und folgerte für diese Gattung, dass die verspätete Ossifikation der vordersten Wirbelzentren, die Flexibilität im vorderen Bereich der Wirbelsäule erhöht und somit einen Vorteil bei der Nahrungsaufnahme bedeutet. Diese Folgerung scheint nahe liegend, konnte aber bisher nicht an lebenden Tieren aus dieser Gattung demonstriert oder beobachtet werden. Crane (1966) folgert weiter, dass der Vorteil bei der Nahrungsaufnahme wiederum den Hauptfaktor für die Speziation der Gattung *Chauliodus* seit dem Mittleren Miozän dargestellt habe: “the acquisition of the ability to postpone the ossification of the anterior vertebrae, thus increasing the flexibility of the cervical region and conferring a great feeding advantage, is considered to be the major factor influencing speciation within the genus *Chauliodus* since the middle Miocene” (S.24).

4.6. Auto- und Chordazentren

Wirbelzentren können sich aus verschiedenen Elementen zusammensetzen. Schultze und Arratia (1986) unterscheiden zwischen Chorda-, Auto-, und Arcozentren.

Chordazentren wurden erstmals bei Chondrichthyes beschrieben (Schauinsland 1906; Remane 1936). Dort entstehen sie durch Einwanderung von Mesenchymzellen durch die *Elastica externa* in die darunterliegende Faserscheide der *Chorda dorsalis*. Bei einigen Teleostei konnte eine Mineralisation der Faserscheide der *Chorda dorsalis* beobachtet werden, jedoch keine vorherige

Einwanderung von Zellen und somit auch keine knorpelige Vorstufe (Mookerjee 1936; Kamel 1953; François 1966, 1967; Arratia & Schultze 1992; Nordvik *et al.* 2005). Letztlich kann daher auch hier nicht von einer typischen Knochenbildung gesprochen werden; Chordazentren werden daher als mineralisierte statt ossifizierte Elemente bezeichnet (Kamel 1953; Arratia *et al.* 2001). Nordvik *et al.* (2005) bezeichnen diese mineralisierte Schicht innerhalb der Chordascheide als *layer 1*, welche sich durch Mineralisation spezifischer Chordoblasten zu bilden scheint. Die Homologisierung mit den Chordazentren der Chondrichthyes bleibt offen.

Die perichordale Knochenlamelle der Autozentren lagert sich als desmale Ossifikation außerhalb der *Elastica externa* der Chordascheide herum auf. Sie sind eine Neubildung der Actinopterygier (Laerm 1976; Arratia *et al.* 2001).

Die Wirbelzentren der Stomiidae setzten sich aus Mineralisationen in der Chordascheide („Chordazentren“) und Autozentren zusammen. Erstere bilden sich als schmale, alizaringefärbte Abschnitte in der Chordascheide während der larvalen Ontogenese und noch vor der Ossifikation der Autozentren. François (1966, 1967) beschreibt diese Art der doppelschichtigen Wirbelzentren auch für andere Euteleostei wie *Chupea*, *Esox*, und *Salmo*, wobei er eine Rückbildung der „Chordazentren“ bei größeren Arten der Gattung *Salmo* beobachtet zu haben meint (1966). Arratia und Schultze (1992) widersprechen dieser Auffassung; sie glauben „Chordazentren“ auch bei adulten Tieren der Gattung *Salmo* feststellen zu können, wobei bei ihnen nur von den caudalen Wirbeln die Rede ist. In der vorliegenden Arbeit konnte das Persistieren der „Chordazentren“ bei adulten Tieren der Stomiidae eindeutig nachgewiesen werden. Innerhalb der Neoteleostei ist bisher das Vorkommen von mineralisierten Chordascheiden nur für *Gambusia affinis* (Cyprinodontiformes) beschrieben (Kamel 1953).

4.7. Funktionsmorphologie des vorderen Axialskeletts

4.7.a Das „Pseudo-Kopfgelenk“

Bei *Stomias boa* liegen zu beiden Seiten der Chorda dorsalis bindegewebige „pads“, welche die nach posterior verlängerten Exoccipitalia umfassen (Schnell *et al.* 2008). Der vordere chordale Abschnitt der Wirbelsäule wird von dem, nach cranial verlängerten, ersten Neuralbogen überdacht. Die Vergrößerung des Neuralbogens ist durch zwei Faktoren bedingt: zum einen durch

ein vergrößertes Basidorsale und zum anderen durch eine stark vergrößerte „Präzygapophyse“. Sogenannte „Präzygapophysen“ sind zuwachsknöchernen Elemente, und besitzen keine knorpelige Vorstufe (Mookerjee *et al.* 1940). Das Vorkommen von „Präzygapophysen“ innerhalb der Stomiidae widerspricht der Aussage von Rosen (1985), der diese Strukturelemente als Synapomorphie der Acantomorpha auffasste. Zwar besteht die Möglichkeit, dass Rosen die „Präzygapophysen“ bei basaler stehenden Ordnungen übersehen hat, andererseits kann aber eine konvergente Entwicklung dieser auch nicht ausgeschlossen werden. Präzygapophysen sind in der Evolution der Wirbeltiere mindestens zweimal unabhängig voneinander entstanden, sowohl innerhalb der Actinopterygier als auch in der Stammlinie der Tetrapoden (Remane 1936; Schauinsland 1906).

Die ventrale Fläche des nach cranial stark vergrößerten Neuralbogens dient den Fasern des bindegewebigen „pad“ als Ansatzstelle; ventral laufen sie in die Fasern der Chordascheide über. Dadurch bildet sich eine Art doppeltes Kugelgelenk für den Kopf, bei dem das Exoccipitale wie ein Gelenkkopf und das bindegewebige „pad“ wie eine Gelenkpfanne funktionieren. Dieses „Pseudo-Kopfgelenk“ ersetzt vermutlich funktionell die fehlende knöchernen Gelenkung zwischen Schädel und Wirbelsäule. Es dient möglicherweise als Widerlager zu beiden Seiten der Chorda dorsalis, welche die in dorso-caudaler Richtung beim Anheben des Kopfes entstehenden Kräfte abfangen. Regan und Trewavas (1930) beschrieben für *Aristostomias grimaldii* ein zapfenförmiges, bindegewebiges „pad“ mit einem gelatinösen Innenteil. Seine Fasern setzten laut Regan und Trewavas am Epioticum und den Exoccipitalia an und ziehen zum ersten Wirbel. In der vorliegenden Arbeit konnte das Vorkommen eines „pads“ auch für *A. xenostoma* bestätigt werden. Sein Faserverlauf stimmt jedoch nicht mit dem von Regan und Trewavas für *A. grimaldii* beschriebenen überein. Die Fasern des bindegewebigen „pad“ ziehen bei *A. xenostoma* von den Exoccipitalia ventral in die Chordascheide und nicht zum ersten Wirbel. Die Art *A. grimaldii* stand in vorliegender Arbeit nicht zur Verfügung, und der von Regan und Trewavas beschriebene Faserverlauf konnte somit nicht nachgeprüft werden. Des Weiteren muss ungeklärt bleiben, ob es sich bei dem bindegewebigen „pad“ bei *Stomias* und *Aristostomias* um homologe Strukturen handelt.

4.7.b „Sekundäres Kopfgelenk“

Günther und Deckert (1959) beschrieben für *Malacosteus* und *Photostomias* eine zweifache Befestigung des Schädels an der Wirbelsäule: zum einen die am Occiput ansetzende Chorda dorsalis, und zum anderen „zwei den chordaartigen Vorderabschnitt ventral halbrohrförmig umgreifende Bänderscheiden“ (S. 7). Die Natur der sogenannten „Bänderscheiden“ wurde von ihnen jedoch nicht eingehender analysiert. Günther und Deckert (1959) erkannten bei den von ihnen präparierten Tieren nicht, dass es sich hierbei um die Chorda dorsalis selber handelt, die hier eine ventrale Falte bildet und in die das verlängerte Occiput hineinragt. Letzteres beschrieben sie folgendermaßen: „die innere (oder untere) dieser Bänderscheiden bildet bei *Photostomias* einen festen Kragen, in den die hier zapfenförmig ausgezogene Occipitalregion hineinragt“ (S. 7). Es geht sowohl aus der Arbeit von Günther und Deckert (1959) wie auch aus der vorliegenden Arbeit hervor, dass sich die Verbindung zwischen Schädel und Wirbelsäule bei *Malacosteus* und *Photostomias* stark von der Verbindung bei basaler stehenden Stomiidae unterscheidet. Hier zieht die Chordascheide vom Ansatz am Basioccipitale gerade caudalwärts, bildet keine ventrale Falte und überlappt folglich nicht das Basioccipitale.

Günther und Deckert (1959) sahen einen kausalen Zusammenhang zwischen dem Wirkungsradius des Kopfes und der ventralen Falte der Chorda dorsalis: „die ausgezogene Occipitalregion [rotiert] gleichsam wie ein Gelenkkopf in der Gelenkpfanne, die von dem [...] Bänderscheiden-Kragen gebildet wird“ (S. 8). Die ventral ausziehbare Chorda dorsalis bietet eine erhöhte Beweglichkeit und einen größeren Wirkungsradius des Kopfes in dorso-caudaler Richtung. Durch Manipulation konnte in vorliegender Arbeit das Neurocranium angehoben werden. Die ventrale Reservefalte der Chorda dorsalis ermöglicht dabei eine Verlängerung der flexiblen vorderen Chordascheide; dies wiederum ermöglicht ein weiteres Anheben des Kopfes in dorsaler Richtung. Es kann spekuliert werden, dass damit die Erfolgsrate beim Beutefang signifikant erhöht wird, da der Wirkungsradius im Vergleich zu einer fixierten Gelenkung zwischen Schädel und Wirbelsäule stark erhöht ist.

Dieses innerhalb der Stomiidae apomorphe Merkmal findet sich bei den Gattungen *Bathophilus*, *Eustomias*, *Pachystomias*, *Malacosteus*, *Photostomias* und *Aristostomias*. Es ist bei *Bathophilus* im Gegensatz zu *Eustomias*, *Pachystomias*, *Malacosteus*, *Photostomias* und *Aristostomias* sehr schwach ausgebildet. *Bathophilus* könnte somit die basalste Form des „sekundären Kopfgelenks“ besitzen.

Bei *Photostomias* und *Aristostomias* setzt sich der zapfenförmige Condylus aus dem Exoccipitale

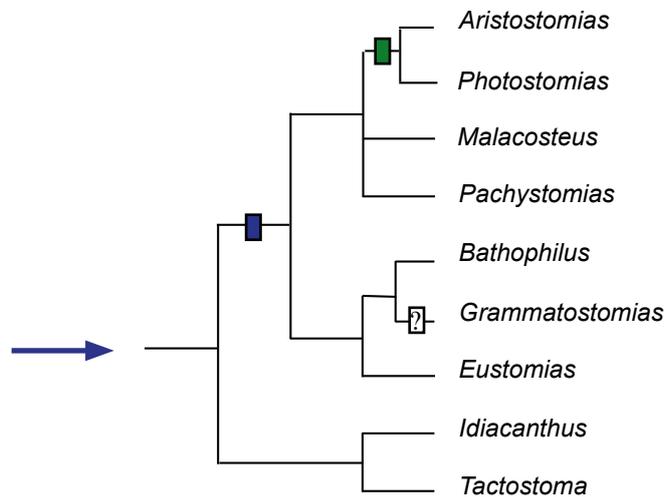


Abb. 30:

Ausschnitt des Cladogramms von Fink (1985). Der blaue Pfeil in Abb. 31 zeigt, wo der Ausschnitt im Gesamten einzuordnen ist. Die in vorliegender Arbeit gewonnenen Ergebnisse über das Vorkommen eines „sekundären Kopfgelenks“ ■ innerhalb der Stomiidae ist auf das Cladogramm von Fink (1985) mapiert. Bei den Gattungen *Eustomias*, *Bathophilus*, *Pachystomias*, *Malacosteus*, *Photostomias* und *Aristostomias* konnte ein „sekundäres Kopfgelenk“ festgestellt werden, welches in dieser Arbeit als Synapomorphie dieser Gruppe interpretiert wird. Die Monophylie der von Nelson (2006) etablierten Unterfamilie der „Malacosteinae“ (*Malacosteus*, *Photostomias*, *Aristostomias*) wird damit angezweifelt. Für *Grammatostomias* konnte das Vorkommen eines „sekundären Kopfgelenks“ noch nicht bestätigt werden. Der Condylus des „sekundären Kopfgelenks“ wird in *Photostomias* und *Aristostomias* aus dem Basi- und dem Exoccipitale gebildet ■.

und dem Basioccipitale zusammen (Abb. 30), während er bei *Bathophilus*, *Eustomias*, *Pachystomias* und *Malacosteus* ausschließlich aus dem Basioccipitale besteht. Da bisher von *Grammatostomias* keine Schnittserie erstellt werden konnte, fehlen die Daten für diese Gattung.

Nach Fink (1985) bildet *Grammatostomias* die Schwestergattung zu *Bathophilus*, zusammen sind sie die Schwestergruppe zu *Eustomias*, und alle drei Gattungen gemeinsam sind der polytomen Gruppe der „Malacosteinae“ (*Pachystomias*, *Malacosteus*, *Photostomias* und *Aristostomias*) gegenübergestellt (siehe dazu Abb. 30). Das Merkmal des „sekundären Kopfgelenks“ wird in dieser Arbeit als Synapomorphie der genannten Gattungen (*Bathophilus*, *Eustomias*, *Pachystomias*, *Malacosteus*, *Photostomias* und *Aristostomias*) betrachtet (Abb. 30), damit wird hier die Monophylie der von Nelson (2006) etablierten Unterfamilie der „Malacosteinae“ angezweifelt, da auch *Eustomias* und *Bathophilus* über ein „sekundäres Kopfgelenk“ verfügen. Um jedoch gültige Aussagen zu machen, wäre eine eingehende Untersuchung von *Grammatostomias* erforderlich. Eine molekulargenetische Analyse der Verwandtschaftsbeziehungen dieser Gattungen ist geplant.

4.8. Ökomorphologie der Stomiidae und Hypothesen zur Funktionsmorphologie des vorderen Axialskeletts

Verschiedene Strukturkomplexe im Bereich des vorderen Axialskeletts stehen sehr wahrscheinlich im Dienst einer Verbesserung der Beweglichkeit des Kopfes: 1) Eine occipito-vertebrale Lücke bei welcher die Chorda dorsalis die Strecke zwischen dem Occiput und dem ersten Wirbel überbrückt; 2) die zusätzliche Reduktion von Wirbeln oder Wirbelzentren bei den Taxa *Chauliodus*, *Leptostomias gladiator* und *Eustomias*; 3) das Vorkommen eines „sekundären Kopfgelenks“ bei den Gattungen *Bathophilus*, *Eustomias*, *Pachystomias*, *Malacosteus*, *Photostomias* und *Aristostomias*. Die Korrelation dieser und verschiedener anderer morphologischer Merkmale, wie die riesigen Mäuler mit langen, dolchartigen Zähnen und das Fehlen von Kiemenreusendornen (Morrow & Gibbs 1964; Morrow 1964a, 1964b; Ebeling & Cailliet 1974; Sutton 2005) führte schon lange zu der Vermutung, dass die Vertreter der Stomiidae Predatoren großer Beuteobjekte, relativ zu ihrer Körpergröße, sind (Tchernavin 1948, 1953; Günther 1950; Günther & Deckert 1959; Merrett & Roe 1974; Clarke 1982; Roe & Badcock 1984; Sutton & Hopkins 1996). Sutton und Hopkins (1996) analysierten den Mageninhalt einiger Stomiidae, welche sie im östlichen Golf von Mexiko gefangen hatten. Sie konnten bei diesen Tieren Netzfraß ausschließen, da der Grossteil des Mageninhaltes bereits

teilweise verdaut oder stark komprimiert und mit Magenschleim bedeckt war. Sie schlossen, dass sich 80% der untersuchten Arten hauptsächlich von Myctophidae (Laternenfische) ernähren (siehe dazu auch Butler *et al.* 2001). Die Daten von Merret und Roe (1974) stimmen mit diesen Erkenntnissen überein, wobei sie zusätzlich erwähnen, dass ca. bei der Hälfte der untersuchten Arten von *Chauliodus danae* der Magen leer war.

Idiacanthus, *Thysanactis*, *Melanostomias*, *Bathophilus*, *Eustomias*, *Leptostomias*, *Aristostomias*, *Stomias* und *Chauliodus* sind piscivor, wobei Fische aus der Familie der Myctophidae den Hauptanteil ihrer Beute ausmachten; die zweithäufigste Beute war *Bregmaceros* (Einhörndorsche) aus der Ordnung der Gadiformes (Clarke 1982; Sutton & Hopkins 1996). Im Magen von *Stomias* und *Chauliodus* wurden außer Fischen auch Crustaceen, bei *Thysanactis* insbesondere Copepoden gefunden. Alle anderen oben aufgelisteten Gattungen sind rein piscivor. Marshall (1960) stellte folgende Hypothese auf: „in such surroundings it is an advantage to be able to take the largest possible meal that comes along, and at the same time, not to turn aside from a copepod“ (S. 108). Die Gattung *Astronesthes* ernährt sich von Zooplankton und Mikronekton, wobei Euphausiidae den Hauptanteil der Nahrung darstellten. Sutton und Hopkins (1996) fanden Schrimps aus der Familie der Panaeidae ausschließlich in den Mägen von *Photostomias*.

Überraschenderweise fanden Sutton und Hopkins (1996) in den Mägen von *Malacosteus* hauptsächlich Copepoden; dies scheint insofern verwunderlich, als *Malacosteus* relativ zur Körpergröße eines der größten Mäuler innerhalb der Teleostei besitzt (Sutton 2005). Außerdem fehlt ihm ein Mundboden (Günther 1950; Günther & Deckert 1959; Sutton 2005) und der vordere chordale Wirbelsäulenabschnitt ist bei dieser Gattung ausgesprochen lang (entspricht einer Länge von ca. drei Wirbeln). Dies sind alles Anpassungen, die man eher bei einer piscivoren Nahrungsaufnahme erwarten würde.

Malacosteus, *Pachystomias* und *Aristostomias* besitzen die einzigartige Fähigkeit rote Biolumineszenz aus ihrer Unteraugen-Photophore auszusenden. Die Retina von *Malacosteus* ist für dieses langwellige Licht mit Hilfe eines eingelagerten Bakteriochlorophyll-Derivates photosensibel (O'Day & Fernandez 1974; Bowmaker *et al.* 1988; Douglas *et al.* 1998; Douglas *et al.* 2000; Herring & Cope 2005; Sutton 2005). Wirbeltiere können dieses Bakteriochlorophyll-Derivat nicht synthetisieren; deshalb vermutet Sutton (2005), dass *Malacosteus* sich auf Copepoden spezialisiert hat, welche ihrerseits in ihrer Nahrung Phytoplankton primär oder sekundär im Epipelagial zu

sich nehmen. Somit stellt diese Nahrung für *Malacosteus* eine Chlorophyll-Derivat Quelle dar, welches er modifiziert und als Sehpigment in seine Retina einlagert. Sutton und Hopkins (1996) sehen außerdem eine Korrelation zwischen der Barbel am Unterkiefer und der Art der Nahrung. Sie vermuten, dass die Biolumineszenz der Barbel nicht effektiv Crustaceen anlockt (siehe dazu auch Clarke 1982), sondern hauptsächlich Fische. Damit korreliert das Fehlen einer Barbel in *Malacosteus*.

Bei den Gattungen mit reduzierten Wirbelzentren zeichnet sich keine besondere Beuteselektivität ab. Merret und Roe (1974) konnten z.B. für *Chauliodus danae* weder Periodizität noch Selektivität bezüglich der Nahrungsaufnahme und Art der Nahrung feststellen. Diese Taxa sind möglicherweise erfolgreicher im Beutefang, und somit erfolgreicher im Erschließen von mesopelagischen Habitaten weltweit. Aus der Literatur über Analysen von Mageninhalte der Stomiidae geht hervor, dass die occipito-vertebrale Lücke nicht ausschließlich mit der Nahrungsgröße zusammenhängt. So besitzt *Malacosteus* die größte occipito-vertebrale Lücke ohne Wirbelreduktion, ernährt sich aber vorwiegend von Copepoden.

4.9. Wirbelreduktion und phylogenetisch-systematische Folgerungen

Bei *Chauliodus* und *Leptostomias* konnte anhand von Ontogenesestadien gezeigt werden, dass die Ossifikation der Wirbelzentren caudal beginnt und nach cranial fortschreitet. Die Basidorsalia und –ventralia zeigen eine gegenläufige, hinter dem Kopf beginnende, Differenzierungsrichtung. Bei *Chauliodus sloani*, *C. danae*, *C. pammelas*, und *C. schmidti* kommt die Bildung der Zentren bei C7 zum Stillstand (Tab. 1). Dies lässt sich auch bei *Leptostomias gladiator* beobachten. Bei *C. macouni* und *C. barbatus* stoppt die Wirbelzentrenbildung bei C3 (Tab. 1). Formal betrachtet kann man vermuten, dass die caudo-rostrale Differenzierungsrichtung der Zentren eine notwendige Voraussetzung für die Unterdrückung der vorderen cranialen Wirbelzentren darstellt; eine hinreichende funktionelle Begründung für den Differenzierungs-Stopp ist gegenwärtig nicht erkennbar. Ebenso fehlt eine plausible funktions- und ökomorphologische Erklärung für die Reduktion von cranialen Wirbelzentren.

Dieser Sachverhalt ist umso komplexer, als intragenerische Unterschiede in Bezug auf die Reduktion der vorderen Wirbelzentren bestehen: So sind z.B. bei *Leptostomias gladiator* sechs

vordere Wirbelkörper unterdrückt, während in allen anderen untersuchten Arten alle vorderen Wirbelkörper als schmale Skelettringe ausgebildet und durch breite Zwischenwirbelscheiben verbunden sind.

Bei *Chauliodus sloani* ist die Bildung der cranialen sechs Wirbelzentren ebenfalls unterdrückt. Einige wenige adulte Individuen dieser Art zeigen an C6 noch partielle Zentrenbildung (Tab. 1). Bei einem weiteren Exemplar war zusätzlich C7 vollständig reduziert. Bei *C. macouni* sind lediglich die beiden vordersten Wirbelkörper ausgefallen; bei *C. barbatus* fehlt nur C1, bei C2 hingegen zeigen sich ventral noch Ansätze einer Ossifikation (Tab. 1).

Einen bekannten Sonderfall stellt die sehr artenreiche Gattung *Eustomias* dar: Das Wirbelzentrum C1 ist ausgebildet, jedoch von seinem weiter rostral liegenden Neuralbogen getrennt. Die Zusammengehörigkeit dieser Strukturelemente kann durch den Ansatz des vierten Myoseptums belegt werden. Im darauffolgenden Wirbelsäulenabschnitt sind sechs oder sieben Wirbelzentren unterdrückt. Die Neuralbögen dieser Wirbelsegmente sind sehr unterschiedlich ausgeprägt, wobei die funktionelle Bedeutung dieser Unterschiede unklar bleibt. Der erste vollständig ausgeprägte Wirbel ist C8 oder C9 (Tab. 1). Auch hier gibt es zahlreiche Abweichungen vom geschilderten Zustand: Bei *E. obscurus* ist neben C1 auch C4 vollständig entwickelt und die Wirbelsegmente C2, C3 und C8 zeigen ventral partielle Verknöcherungen, die Wirbelsegmente C5, C6 und C7 zeigen dorsal partielle Ossifikationen. Bei *E. bifilis* weisen C2 und C8 ventrale Ossifikationen auf. Bei *E. macronema* ist C2 von ventral her partiell ossifiziert. Bei *E. arborifer* ist C9 ventral verknöchert, und der erste vollständige Wirbel ist C10. Diese unterschiedliche Ausprägung der vordersten Wirbelsegmente zeigt jedoch auch, dass die Reduktion von Wirbeln nicht einfach durch die Repression der postulierten caudo-rostralen Differenzierungsrichtung der Zentren erklärt werden kann, sondern dass diese Variationen von anderen Einflussfaktoren überlagert sein muss.

Tab. 1:

Tabellarische Aufstellung der Anzahl vollständig reduzierter Wirbelzentren bei *Chauliodus*, *Leptostomias* und *Eustomias* und eventuelle Variationen darin. Bei der Gattung *Eustomias* ist der erste Wirbel in allen untersuchten Arten ausgebildet.

* *L. gracilis*, *L. longibarba*, *L. macropogon*, *L. leptolobus*, *L. bermudensis*, *L. bilobatus*, *L. haplocaulus*, *L. macronema*, *L. multifilis*, *L. robustus*, *L. analis*.

** *E. macronema*, *E. satterleei*, *E. tomentosus*, *E. schmidti*, *E. bigelowi*, *E. jimcraddocki*, *E. dinema*.

*** *E. bifilis*, *E. enbarbatus*, *E. fissibarbis*, *E. brevibarbatus*, *E. macrurus*, *E. bimargaritus*, *E. melanostigma*, *E. simplex*, *E. dubius*, *E. curtatus*, *E. arborifer*.

Tab. 1:

Gattung	Art	vollständig reduzierte Wirbelzentren (C)	Variationen
<i>Chauliodus</i>	<i>C. macouni</i>	C1,C2	
	<i>C. barbatus</i>	C1,C2	partielle ventrale Ossifikation in C2
	<i>C. pammelas</i>	C1-C6	
	<i>C. sloani</i>	C1-C6	partielle ventrale o. dorsale Ossifikation in C6 möglich. Ein Individuum zeigt eine vollständige Reduktion von C7
	<i>C. danae</i>	C1-C6	ein Individuum zeigt eine Reduktion von C7, jedoch mit partieller Ossifikation
	<i>C. schmidti</i>	C1-C6	partielle Ossifikation in C6 möglich
<i>Leptostomias</i>	<i>L. gladiator</i>	C1-C6	
	Alle 11 übrigen <i>Leptostomias</i> Arten*	0	
<i>Eustomias</i>	Gruppe 1**	C2-C7	partielle ventrale Ossifikation in C2 bei <i>E. macronema</i> .
	Gruppe 2***	C2-C8	partielle ventrale Ossifikation in C2 und C8 bei <i>E. bifilis</i> , <i>E. enbarbatus</i> und <i>E. fissibarbis</i> . Ein Individuum von <i>E. arborifer</i> zeigt eine Reduktion von C9, jedoch mit partieller ventraler Ossifikation.
	<i>E. obscurus</i>	C2,C3, C5-C8	partielle ventrale Ossifikation in C2, C3 und C8; partielle dorsale Ossifikation in C5, C6 und C7.

Die komplexe Umgestaltung des vorderen Axialskeletts der Stomiidae wurde bisher nie als Merkmal in phylogenetischen Studien einbezogen. Die Zielsetzung der vorliegenden Arbeit war es, neben rein funktionellen Erwägungen zu prüfen, in wie weit sich die neuen Merkmale für eine Klärung der immer noch strittigen Phylogenie der Stomiidae einsetzen ließen.

Das jüngste Cladogramm, basierend auf 323 anatomischen Merkmalen (Fink 1985), ist hier als Arbeitshypothese vorangestellt worden. Die drei Taxa *Chauliodus*, *Leptostomias gladiator* und *Eustomias*, bei denen eine Wirbelreduktion belegt werden konnte, bilden in diesem Cladogramm keine monophyletische Gruppe (siehe Abb. 31). Seine Annahmen basieren auf zahlreichen Merkmalen, hauptsächlich aus dem Cranial – und Visceralskelett.

Eine Wirbelreduktion ist ein sehr komplexes, stark abgeleitetes Merkmal, welches bisher noch für keine andere Gruppe innerhalb der Teleostei beschrieben wurde. Die Besonderheit dieses Merkmals könnte daher auf den ersten Blick als ein synapomorphes Merkmal der drei Taxa *Chauliodus*, *Leptostomias gladiator* und *Eustomias* erscheinen. Die beschriebenen Modalitäten der Reduktion legen jedoch nahe, dass diese bei den drei Taxa *Chauliodus*, *L. gladiator* und *Eustomias* dreimal homoplastisch realisiert wurde.

Besonders sticht hier die Gattung *Leptostomias* heraus; von den heute gültigen zwölf Arten in dieser Gattung konnte nur für *L. gladiator* eine Wirbelreduktion belegt werden. Die elf übrigen Arten, ebenso wie *Thysanactis*, *Opostomias* und *Odontostomias*, sind durch sechs schmale Wirbelzentren im vordersten Bereich der Wirbelsäule gekennzeichnet. Die Zwischenwirbelscheiben sind hier breiter als ein Wirbelzentrum. Dieses Merkmal stellt diese vier Gattungen überzeugend in ein Schwestergruppenverhältnis (sensu Fink 1985, Abb. 31).

Unter der Bedingung, dass es sich bei der Wirbelreduktion um ein synapomorphes Merkmal für *Chauliodus*, *L. gladiator* und *Eustomias* handelt, hätte es in der Abstammungslinie der Gattungen *Leptostomias*, *Thysanactis*, *Opostomias* und *Odontostomias* mindestens dreimal zu einer Reversion des Merkmals kommen müssen. Die Annahme einer in *L. gladiator* konvergent entstandenen Wirbelreduktion folgt dem Sparsamkeitsprinzip und erscheint plausibler.

Die innerhalb der drei Taxa stark unterschiedliche Ausprägungsweisen der persistierenden Apophysen und die nur bei *Eustomias* S-förmig geschwungene Wirbelsäule sind weitere Kriterien,

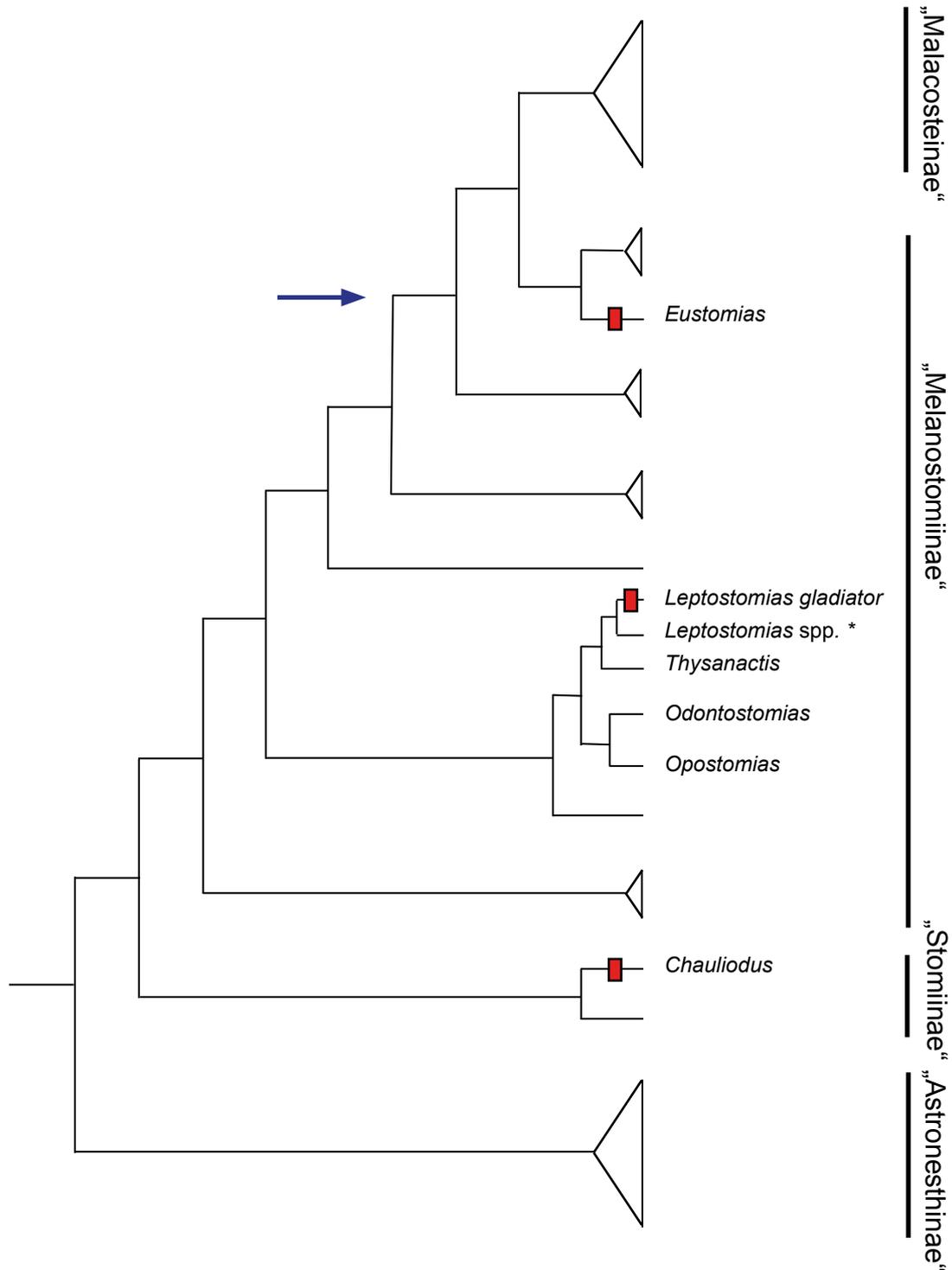


Abb. 31:
 Simplifizierte Abbildung mit Fokus auf die Wirbelreduktion ■, zur Vollständigen Auflistung der Gattungen siehe Abb. 1. Die in vorliegender Arbeit gewonnenen Ergebnisse über das Vorkommen einer Wirbelreduktion innerhalb der Stomiidae sind auf das Cladogramm von Fink (1985) mapiert. Die Taxa *Chauliodus*, *Leptostomias gladiator* und *Eustomias*, bei denen eine Wirbelreduktion festgestellt werden konnte bilden nach Fink (1985) keine monophyletische Gruppe. Es wird deutlich, dass die sparsamste Annahme eine mindestens dreimal homoplastisch entstandene Reduktion von Wirbeln innerhalb der Stomiidae ist und dieses Merkmal somit keine Synapomorphie einer Gruppe darstellt, welche alle drei Taxa enthält. Die Gattungen *Thysanactis*, *Odontostomias* und *Opostomias* sind zusätzlich aufgeführt, da sie mit allen übrigen *Leptostomias* Arten (*Leptostomias spp.*) das Merkmal der ersten sechs schmalen Wirbelringe teilen. Der blaue Pfeil zeigt, wo der Ausschnitt des Cladogramms aus Abb. 30 im Gesamten einzuordnen ist.
 **L. gracilis*, *L. longibarba*, *L. macropogon*, *L. leptolobus*, *L. bermudensis*, *L. bilobatus*, *L. haplocaulus*, *L. macronema*, *L. multifilis*, *L. robustus*, *L. analis*.

welche für eine konvergente Entwicklung der Wirbelreduktion in den oben genannten Gruppen sprechen.

Geht man davon aus, dass der ursprüngliche Zustand des Stammlinienvertreters eine vollständig ausgeprägte Wirbelsäule war, so liegt die Vermutung nahe, dass in der Gattung *Chauliodus*, wie bei *C. barbatus* und *C. macouni* zu finden, der Zustand mit zwei reduzierten Wirbelzentren ein basales Merkmal darstellt. Damit würden die Arten *C. sloani*, *C. danae*, *C. pammelas* und *C. schmidti* mit vorwiegend sechs reduzierten Wirbelzentren innerhalb der Gattung als stärker abgeleitet gelten. Crane (1966) beschreibt für die fossile Art *C. eximius* zwei bis drei reduzierte Wirbelzentren. *C. eximius* und *C. macouni* tauchen im Fossilbericht ca. 4-12 Millionen Jahre vor *C. sloani* auf. Dieser Fossilbefund könnte dafür sprechen, dass eine geringere Anzahl an reduzierten Wirbelzentren ein primitives Merkmal innerhalb der Gattung ist. Weitere Fossilbefunde müssten jedoch herangezogen werden, um die Vermutung zu bestätigen und eine rückläufige Entwicklung dieser Merkmalsausprägung auszuschließen.

Übertragen auf die Gattung *Leptostomias* hieße das, dass *L. gladiator* die am stärksten abgeleitete Art repräsentiert. In der Gattung *Eustomias* scheint ebenfalls die Gruppe, in welcher der erste vollständig ausgebildete Wirbel C8 ist (*E. macronema*, *E. satterleei*, *E. tomentosus*, *E. schmidti*, *E. bigelowi*, *E. jimcraddocki* und *E. dinema*) eher basal zu stehen. Die Gruppe, in der C9 der erste vollständige Wirbel ist (*E. bifilis*, *E. obscurus*, *E. enbarbatus*, *E. fissibarbis*, *E. breviarbatus*, *E. macrurus*, *E. bimargaritus*, *E. melanostigma*, *E. simplex*, *E. dubius*, *E. curtatus* und *E. arborifer*), erscheint höher abgeleitet. Jedoch zeigt eine dritte Gruppe, ausschließlich repräsentiert durch *E. obscurus*, ein zusätzlich ossifiziertes Wirbelzentrum C4 im Bereich der S-förmig geschwungenen Wirbelsäule und in jedem weiteren Wirbelsegment partielle Ossifikationen; der erste vollständig ausgebildete Wirbel ist aber auch hier C9. Eine rückläufige Tendenz hin zur Wiederausbildung von Wirbelzentren könnte hier hineininterpretiert werden.

Durch das Mapieren des Merkmals der Wirbelreduktion auf das Cladogramm von Fink (1985, siehe Abb. 31) wird deutlich, dass eine konvergente Entstehung dieses in den drei Taxa *Chauliodus*, *Leptostomias gladiator* und *Eustomias* die sparsamste Annahme ist. Solch eine Spezialisierung des vorderen Wirbelsäulenabschnitts scheint einzigartig innerhalb der Teleostei zu sein, offensichtlich jedoch nicht in der im Meso- und Bathypelagial beheimateten Stomiidae.

5. Zusammenfassung

Die im Meso- und Bathypelagial aller Weltmeere vorkommenden Tiefseefische der Familie Stomiidae (Schuppendrachenfische) zählen 281 Arten in 28 Gattungen. Allen Vertretern der Stomiidae fehlt eine knöcherne Gelenkung zwischen dem Occiput und dem ersten Wirbel. In der dadurch entstehenden occipito-vertebralen Lücke wird die Chordascheide exponiert. In früheren Studien wurde diese occipito-vertebrale Lücke als Verlust eines oder mehrerer Wirbel oder Wirbelzentren gedeutet. Funktionell ist die Lückenbildung wahrscheinlich als Verbesserung der Kopfbeweglichkeit zu interpretieren.

Die vorliegende Arbeit umfasst die Reevaluation der hierzu existierenden Literatur und die praktische Überprüfung der Hypothese der Wirbelreduktion bei den Stomiidae. Dazu wurden 26 der heute gültigen 28 Gattungen vergleichend morphologisch untersucht. Viele der verwendeten Taxa sind erstmals zur Klärung der Fragestellung herangezogen worden. Anhand histologischer Schnittserien sowie spezieller Aufhell- und Färbetechniken wurden die Ansatzstellen occipitaler und vertebraler Myosepten am Occiput und Axialskelett genauer bestimmt. Durch die Identifizierung und Zählung der spino-occipitalen Nerven konnten die gewonnenen Erkenntnisse erhärtet werden.

Bei allen bekannten Teleostei stehen die ersten drei Myosepten mit dem Occiput in Verbindung (occipitale Myosepten). Als sichere Landmarke zur Bestimmung des ersten Wirbels dient das vierte Myoseptum. Bei den Stomiidae kommt es jedoch zu einer caudalen Verschiebung der Ansatzstellen der occipitalen Myosepten: Nur noch das erste und zweite occipitale Myoseptum setzen am Occiput an, das dritte occipitale Myoseptum setzt direkt an der Chordascheide an. Bei *Eustomias* und *Chauliodus* kommt es zu einer Caudalverschiebung des zweiten occipitalen Myoseptums, welches somit ebenfalls an der Chordascheide, bzw. in *Chauliodus* an dem ersten vergrößerten Neuralbogen ansetzt.

Das vierte Myoseptum ist immer mit dem ersten Wirbel assoziiert; ist dieser reduziert, setzt es hingegen direkt an der Chordascheide an. Bei der Bestimmung des ersten Wirbels bzw. der Anzahl reduzierter Wirbel im vorderen Axialskelett spielt die Insertion des vierten Myoseptums am ersten Wirbel eine wesentliche Rolle. Kann keine Verbindung zwischen viertem Myoseptum und einem Wirbel festgestellt werden, ist dies ein Indiz für dessen teilweise oder vollständige Reduktion.

Auch die Austrittsstellen der spino-occipitalen Nerven aus dem Rückenmarkskanal sind zum Teil aus dem Occiput nach caudal in den chordalen Abschnitt des Axialskeletts verlagert. Sie verlassen den Rückenmarkskanal zwischen Occiput und erstem Neuralbogen; nur bei *Astronesthes* verläuft der erste spino-occipitale Nerv noch durch ein Foramen im Occiput. Die Spinalnerven treten bei den Stomiidae nicht durch Foramina in den Neuralbögen, sondern hinter ihrem jeweiligen Neuralbogen aus dem Rückenmarkskanal aus. In der rückwärtigen Verlagerung der occipitalen Myosepten (Myomere) und der zugehörigen Spinalnerven drückt sich eine generelle Streckung der Körperachse in ihrem occipito-vertebralen Abschnitt aus.

Mittels dieses methodischen Zugangs lässt sich der neue Befund erheben, dass es nur bei den Taxa *Chauliodus*, *Eustomias* und *Leptostomias gladiator* zu einer vollständigen Reduktion von Wirbelzentren kommt. In welchem Fall die entsprechenden Neuralbögen und Parapophysen persistieren. Es kommt zu beachtlichen intragenerischen Unterschieden in der Anzahl der reduzierten Wirbelzentren, so sind z.B. bei *Chauliodus macouni* und *C. barbatus* nur die ersten zwei Wirbelzentren reduziert, während in *C. sloani*, *C. danae*, *C. pammelas*, und *C. schmidti* die Wirbelzentren eins bis sechs fehlen. Darüber hinaus finden sich auch innerartliche Unterschiede; bei der Art *C. sloani* zeigt das sechste Wirbelsegment in einigen Exemplaren partielle Verknöcherungen seines Zentrums. Bei *Leptostomias gladiator* sind die sechs vordere Wirbelzentren reduziert, während in allen anderen untersuchten *Leptostomias* Arten alle vorderen Wirbelzentren ausgebildet sind, wenn auch nur in Form von schmalen Skelettringen. In der Gattung *Eustomias* ist das erste Wirbelzentrum ausgebildet. Im darauffolgenden Wirbelsäulenabschnitt sind sechs oder sieben Wirbelzentren unterdrückt. Die Neuralbögen dieser Wirbelsegmente sind sehr unterschiedlich ausgeprägt. Der erste vollständig ausgeprägte Wirbel ist der Achte oder Neunte. Auch hier gibt es zahlreiche Abweichungen vom geschilderten Zustand. Bei *E. obscurus* ist neben dem ersten auch der vierte Wirbel vollständig entwickelt und einige weitere Wirbelsegmente zeigen ventral wie auch dorsal partielle Verknöcherungen.

Bei allen anderen Stomiidae (*Neonesthes*, *Astronesthes*, *Borostomias*, *Rhadinesthes*, *Heterophotus*, *Stomias*, *Trigonolampa*, *Chirostomias*, *Flagellostomias*, *Opostomias*, *Odontostomias*, *Thysanactis*, *Photonectes*, *Melanostomias*, *Echiostoma*, *Tactostoma*, *Idiacanthus*, *Grammatostomias*, *Bathophilus*, *Pachystomias*, *Photostomias*, *Malacosteus* und *Aristostomias*) ist die mehr oder weniger exponierte Chordascheide zwischen Occiput und erstem Wirbel lediglich durch die Streckung des Axialskeletts bedingt. Bei diesen Gattungen kommt es somit zu keiner

Wirbelreduktion.

Eine wichtige Voraussetzung für das Fehlen von Wirbelzentren bei den Taxa *Chauliodus*, *Eustomias* und *Leptostomias gladiator* ist eine caudo-rostrale Ossifikationssequenz der Wirbelzentren, wie sie bei einigen Taxa (z.B. *Chauliodus* und *Leptostomias*) belegt werden konnte. Dabei ossifizieren die Wirbel im Schwanzbereich zuerst und die vordersten Wirbel zuletzt bzw. in den genannten Gattungen nie. Es kommt hierbei zu einer inter- als auch zu einer intragenerischen Variabilität in Bezug auf die Anzahl der reduzierten Wirbelzentren.

Bei *Bathophilus*, *Eustomias*, *Pachystomias*, *Malacosteus*, *Photostomias* und *Aristostomias* konnte eine ventrale Reservefalte der Chorda dorsalis festgestellt werden, in welche die caudalwärts verlängerte Occipitalregion hineinragt. Dieses sogenannte „sekundäre Kopfgelenk“ ermöglicht eine Verlängerung der gefalteten ventralen Chordascheide und ein weiteres Anheben des Kopfes. Das Merkmal des „sekundären Kopfgelenks“ wird in vorliegender Arbeit als Synapomorphie der genannten Gattungen (*Bathophilus*, *Eustomias*, *Pachystomias*, *Malacosteus*, *Photostomias* und *Aristostomias*) betrachtet. Damit wird die Monophylie der von Nelson (2006) etablierten Unterfamilie der „Malacosteinae“ (*Malacosteus*, *Photostomias* und *Aristostomias*) in Frage gestellt. Um allerdings eine abschließende Aussage treffen zu können, sind vergleichende Untersuchungen bei *Grammatostomias*, der Schwestergattung von *Bathophilus* (nach Fink 1985), erforderlich.

Abschließend werden phylogenetisch-systematische Konsequenzen der erhobenen Befunde diskutiert. Gemäß dem jüngsten Cladogramm (Fink 1985) stellen die drei Taxa *Chauliodus*, *Eustomias* und *Leptostomias gladiator* keine monophyletische Gruppe dar. Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit, welche die Existenz deutlicher Unterschiede in der Ausprägungsform des vorderen Axialskeletts aufzeigen, unterstützen diese Einteilung und lassen damit schlussfolgern, dass die Reduktion von Wirbeln dreimal unabhängig innerhalb der Stomiidae entstanden sein muss.

6. Literaturverzeichnis

- Ahlstrom EH, Counts RC. 1958. Development and distribution of *Vinciguerrria lucetia* and related species in the eastern Pacific. Fish Bull Fish Wildl Serv US 58:363-416.
- Allis EP. 1897. The cranial muscles and cranial and first spinal nerves in *Amia calva*. J Morphol 12(3):487-770.
- Allis EP. 1898. The homologies of the occipital and first spinal nerves of *Amia* and teleosts. Zool Bull 2(2):83-97.
- Allis EP. 1903. The skull, and the cranial and first spinal muscles and nerves in *Scomber scomber*. J Morphol 18:45-308.
- Allis EP. 1909. The cranial anatomy of the mail-cheeked fishes. Zoologica 22:1-219.
- Allis EP. 1922. The cranial anatomy of *Polypterus*, with special reference to *Polypterus bichir*. J Anat 56:189-294.
- Arratia G, Schultze H-P. 1992. Reevaluation of the caudal skeleton of certain actinopterygian fishes: III. Salmonidae. Homologization of caudal skeletal structures. J Morphol 214:187-249.
- Arratia G, Schultze H-P, Casciotta J. 2001. Vertebral column and associated elements in dipnoans and comparison with other fishes: development and homology. J Morphol 250:101-172.
- Balfour FM. 1878. A monograph on the development of elasmobranch fishes. London: Macmillan and Co. S. 1-295.
- Bassot JM. 1966. On the comparative morphology of some luminous organs. In: Johnson FH, Haneda Y, editors. Bioluminescence in Progress. Princeton: Princeton Univ Press S. 557-610.
- Bassot JM. 1970. Structure and evolution of the light organs of stomiatoid fish. In: The World Ocean, Joint Oceanography Assembly, Tokyo, 13-24 September 1970. Contribution in Biological Oceanography, mimeographed, 4 S.
- Beebe W. 1934. Deep-sea fishes of the Bermuda Oceanographic Expeditions. Family Idiacanthidae. Zoologica (NY) 16(4):97-147.
- Beebe W, Crane J. 1939. Deep-sea fishes of the Bermuda oceanographic expeditions. Family Melanostomiidae. Zoologica (NY) 24(6):65-238.
- Bemis WE, Forey PL. 2001. Occipital structure and the posterior limit of the skull in actinopterygians. In: Ahlberg PE, editor. Major events in early vertebrate evolution London: Taylor & Francis S. 350-369.

- Benjamin M. 1990. The cranial cartilages of teleosts and their classification. *J Anat* 169:153-172.
- Berra TM, Allen GR. 1989. Burrowing, emergence, behavior, and functional morphology of the australian salamanderfish, *Lepidogalaxias salamandroides*. *Fisheries* 14(5):2-10.
- Bloch ME, Schneider JG. 1801. M. E. Blochii, Systema Ichthyologiae iconibus ex illustratum. Post obitum auctoris opus inchoatum absolvit, correxit, interpolavit Jo. Gottlob Schneider, Saxo. Berolini. Sumtibus Auctoris Impressum et Bibliopolio Sanderiano Commissum 584 S.
- Bowmaker JK, Dartnall HJA, Herring PJ. 1988. Longwave- sensitive visual pigments in some deep sea fishes: segregation of paired rhodopsins and porphyropsins. *J Comp Physiol A* 163:685–698.
- Brauer A. 1906. Die Tiefsee–Fische. I. Systematischer Teil. Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee–Expedition auf dem Dampfer „Valdivia“ 1898–1899 15(1):1-432.
- Brauer A. 1908. Die Tiefsee-Fische. II. Anatomischer Teil. Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee–Expedition auf dem Dampfer „Valdivia“ 1898-1899 15(2):1-266.
- Britz R, Bartsch P. 2003. The myth of dorsal ribs in gnathostome vertebrates. *Proc R Soc Lond B (Suppl)* 270:S1-S4.
- Britz R, Johnson GD. 2005. Occipito-vertebral fusion in ocean sunfishes (Teleostei: Tetraodontiformes: Molidae) and its phylogenetic implications. *J Morphol* 266:74-79.
- Britz R, Johnson GD. in press. Occipito-vertebral fusion in actinopterygians: conjecture, myth and reality. Part 1: Nonteleosts. In: Nelson JS, Schultze H-P, Wilson MVH, editors. Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts. Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany S. 77-93.
- Butler M, Bollens SM, Burkhalter B, Madin LP, Horgan E. 2001. Mesopelagic fishes of the Arabian Sea: distribution, abundance and diet of *Chauliodus pammelas*, *Chauliodus sloani*, *Stomias affinis*, and *Stomias nebulosus*. *Deep-Sea Res* 48:1369-1383.
- Carnevale G. 2002. A new barbeled dragonfish (Teleostei: Stomiiformes: Stomiidae) from the Miocene of Torricella Peligna, Italy: *Abruzzoichthys erminioi* gen. & sp. nov. *Eclogae geol Helv* 95:471-479.
- Clarke TA. 1982. Feeding habits of stomiatoid fishes from Hawaiian waters. *Fish Bull US* 80:287-304.
- Cote S, Carroll R, Cloutier R, Barsagi L. 2002. Vertebral development in the devonian sarcopterygian fish *Eusthenopteron foordi* and the polarity of vertebral evolution in non-amniote tetrapods. *J Vert Paleont* 22(3):487-502.

- Crane JM. 1966. Late Tertiary radiation of viperfish (Chauliodontidae) based on a comparison of Recent and Miocene species. *Nat Hist Mus Los Angeles County Contr Sci* 115:1–37.
- Daniltshenko PG. 1962. Fishes from the Dabakhan Formation of Georgia. *Paleontol Zh* 1:111-126.
- David LR. 1943. Miocene fishes of southern California. Geological Society of America, Special Papers 43:1-181.
- DeBeer GR. 1937. The development of the vertebrate skull. London: Oxford University Press. 554 S.
- Dingerkus G, Uhler LD. 1977. Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain Technology* 52(4):229-232.
- Domagk G. 1933. Neuerungen auf dem Gebiet der histologischen Technik. *Medizin und Technik* 1:126-136.
- Douglas RH, Partridge JC. 1997. On the visual pigments of deep-sea fish. *J Fish Biol* 50:68-85.
- Douglas RH, Partridge JC, Dulai K, Hunt D, Mullineaux CW, Tauber AY, Hynninen PH. 1998. Dragon fish see using chlorophyll. scientific correspondence: *Nature* 393:423-424.
- Douglas RH, Mullineaux CW, Partridge JC. 2000. Long-wave sensitivity in deep-sea stomiid dragonfish with far-red bioluminescence: evidence for a dietary origin of the chlorophyll-derived retinal photosensitizer of *Malacosteus niger*. *Phil Trans R Soc Lond B* 355:1269-1272.
- Ebeling AW, Cailliet GM. 1974. Mouth size and predator strategy of midwater fishes. *Deep Sea Res* 21:959-968.
- Fink WL. 1981. Ontogeny and phylogeny of tooth attachment modes in actinopterygian fishes. *J Morphol* 167:167-184.
- Fink WL. 1985. Phylogenetic interrelationships of the stomiid fishes (Teleostei: Stomiiformes). *Misc Publ Mus Zool Univ Michigan* 171:1-127.
- Fink WL, Weitzman SH. 1982. Relationships of the stomiiform fishes (Teleostei), with a description of *Diplophos*. *Bull Mus Comp Zool* 150(2):31-93.
- Fink WL, Fink SV. 1986. A phylogenetic analysis of the genus *Stomias*, including the synonymization of *Macrostomias*. *Copeia* 2:494-503.
- François Y. 1966. Structure et développement de la vertèbre de *Salmo* et des téléostéens. *Arch Zool Exp Gén* 107:287-328.
- François Y. 1967. Structure vertébrales des actinopterygiens. *Coll Int du Cent nat de la Rech Sci* 163:155-172.

- Froriep A. 1882. Über ein Ganglion des Hypoglossus und Wirbelanlagen in der Occipitalregion. Arch Anat Physiol (Anat) S. 279-302.
- Fürbringer M. 1897. Über die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. Festschrift zum 70. Geburtstage von Carl Gegenbaur. Bd.III:349-788.
- Gegenbaur C. 1872. Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Drittes Heft. Das Kopfskelet der Selachier, ein Beitrag zur Erkenntniss der Genese des Kopfskeletes der Wirbelthiere. Leipzig: W. Engelmann. 316 S.
- Gegenbaur C. 1887. Ueber die Occipitalregion und die ihr benachbarten Wirbel der Fische. In: Gegenbaur C und andere, editors. Festschrift Albert von Kölliker zur Feier seines siebenzigsten Geburtstages gewidmet von seinen Schülern. Leipzig: W. Engelmann. S.1-33.
- Gemballa S, Röder K. 2004. From head to tail: the myoseptal system in basal actinopterygians. J Morphol 259:155-171.
- Geoffroy St.-Hillaire E. 1818. Philosophie anatomique. Paris: Méquignon-Marvis. 541 S.
- Gibbs RH Jr. 1964. Family Astronesthidae. In: Bigelow HB, Breder CM, Cohen DM, Mead GW, Merriman D, Olsen YH, Schroeder WC, Schultz LP, Tee-Van J, editors. Fishes of the Western North Atlantic. New Haven: Mem Sears Found Mar Res No. 1 (Pt.4) S. 311-350.
- Gibbs RH Jr. 1969. Taxonomy, sexual dimorphism, vertical distribution, and evolutionary zoogeography of the bathypelagic fish genus *Stomias* (Stomiidae). Smithsonian Contr Zool 31:1-25.
- Gibbs RH Jr. 1971. Notes on fishes of the genus *Eustomias* (Stomiatoidei, Melanostomiidae) in Bermuda waters, with the description of a new species. Proc Biol Soc Wash 84:235–244.
- Goethe JW. 1820. Zur Naturwissenschaft überhaupt, besonders zur Morphologie. 1. Stuttgart: Cotta.
- Goodrich ES. 1918. On the development of the segments of the head in *Scyllium*. Q J Microsc Sci. 63:1–30.
- Goodrich ES. 1930. Morphology of the head region. In: Studies on the structure and development of vertebrates I. 5:213-227.
- Greenwood PH, Rosen DE, Weitzman SH, Myers GS. 1966. Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. Bull Am Mus Nat Hist 131(4):339-456.

- Günther K. 1950. Ökologische und funktionelle Anmerkungen zur Frage des Nahrungserwerbes bei Tiefseefischen. In: *Moderne Biologie*, Festschrift für H Nachtsheim. Berlin: FW Peters. S. 55-93.
- Günther K, Deckert K. 1955. Zweiter Versuch einer morphologisch-anatomischen Funktionsanalyse der Nahrungserwerbs- und Atmungsapparate von Tiefseefischen. *Zoologische Beiträge (NF)* 1:241-365.
- Günther K, Deckert K. 1959. Morphologie und Funktion des Kiefer- und Kiemenapparates von Tiefseefischen der Gattungen *Malacosteus* und *Photostomias* (Teleostei, Isospondyli, Stomiatoidea, Malacosteidae). *Dana Rep* 49:1-54.
- Herrick CJ. 1899. The cranial and first spinal nerves of *Menidia*: a contribution upon the nerve components of the bony fishes. *J Comp Neurol* 9:153-455.
- Herrick CJ. 1900. A contribution upon the cranial nerves of the cod fish. *J Comp Neurol* 10:265-316.
- Herring PJ, Cope C. 2005. Red bioluminescence in fishes: on the suborbital photophores of *Malacosteus*, *Pachystomias* and *Aristostomias*. *Mar Biol* 148:383-394.
- Hilton EJ, Britz R, Johnson GD, Forey PL. 2007. Clarification of the occipito-vertebral region of *Arapaima gigas* (Osteoglossomorpha: Osteoglossidae) through developmental osteology. *Copeia* 1:218-224.
- Hopkins TL, Lancraft TM. 1984. The composition and standing stock of mesopelagic micronekton at 27°N 86°W in the eastern Gulf of Mexico. *Contrib Mar Sci* 27:143-158.
- Huxley TH. 1858. The Croonian Lecture - on the theory of the vertebrate skull. *Proc Roy Soc Lond* 9:381-457.
- Johnson GD. 1992. Monophyly of the euteleostean clades - Neoteleostei, Eurypterygii, and Ctenosquamata. *Copeia* 1:8-25.
- Johnson GD, Britz R. in press. Occipito-vertebral fusion in actinopterygians: conjecture, myth and reality. Part 2: Teleosts. In: Nelson JS, Schultze H-P, Wilson MVH, editors. *Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts*. Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany S. 95-110.
- Jordan DS. 1925. The fossil fishes of the Miocene of southern California. *Stanford University Publ Biological Sciences* 4:1-51.
- Kamel A. 1953. On the development of the vertebral column in *Gambusia affinis*. *Bull Fac Sci Egypt Univ* 32:95-116.

- Kenaley CP. 2007. Revision of the stoplight loosejaw genus *Malacosteus* (Teleostei: Stomiidae: Malacosteinae), with description of a new species from the temperate southern hemisphere and Indian Ocean. *Copeia* 4:886-900.
- Kuratani S. 2008. Is the vertebrate head segmented? - evolutionary and developmental considerations. *Integr Comp Biol* 48:647-657.
- Kuratani S, Schilling T. 2008. Head segmentation in vertebrates. *Integr Comp Biol* 48:604-610.
- Laerm J. 1976. The development, function, and design of amphicoelous vertebrae in teleost fishes. *Zool J Linn Soc* 58:237-254.
- Laerm J. 1982. The Origin and Homology of the Neopterygian Vertebral Column. *J Paleontol* 56(1):191-202.
- Landini W, Menesini E. 1978. L'ittiofauna plio-pleistocenica della sezione della Vrica (Crotona - Calabria). *Boll Soc Pal Ital* 17(2):143-175.
- Lauder GV, Liem KF. 1983. The evolution and interrelationships of the actinopterygian fishes. *Bull Mus Comp Zool* 150(3):95-197.
- Lesiuk TP, Lindsey CC. 1978. Morphological peculiarities in the neck-bending Amazonian characoid fish *Rhaphiodon vulpinus*. *Can Jour Zool* 56:991-997.
- Marshall NB. 1960. Swimbladder structure of deep-sea fishes in relation to their systematics and biology. *Disc Rep* 31:1-122.
- Merrett NR, Roe HSJ. 1974. Patterns and selectivity in the feeding of certain mesopelagic fishes. *Mar Biol* 28:115-126.
- Mookerjee HK. 1936. The development of the vertebral column and its bearing on the study of organic evolution. *Proc Indian Sci Congr* 23:307-343.
- Mookerjee HK, Mitra GN, Mazumdar SR. 1940. The development of the vertebral column of a viviparous teleost, *Lebistes reticulatus*. *J Morphol* 67:241-269.
- Morrow JE Jr. 1964 a. Family Chauliodontidae. In: Bigelow HB, Breder CM, Cohen DM, Mead GW, Merriman D, Olsen YH, Schroeder WC, Schultz LP, Tee-Van J, editors. *Fishes of the Western North Atlantic*. New Haven: Mem Sears Found Mar Res No. 1 (Pt.4) S. 274-289.
- Morrow JE Jr. 1964 b. Family Stomiidae. In: Bigelow HB, Breder CM, Cohen DM, Mead GW, Merriman D, Olsen YH, Schroeder WC, Schultz LP, Tee-Van J, editors. *Fishes of the Western North Atlantic*. New Haven: Mem Sears Found Mar Res No. 1 (Pt.4) S. 290-310.
- Morrow JE Jr. 1964 c. Family Malacosteidae. In: Bigelow HB, Breder CM, Cohen DM, Mead GW, Merriman D, Olsen YH, Schroeder WC, Schultz LP, Tee-Van J, editors. *Fishes of the Western North Atlantic*. New Haven: Mem Sears Found Mar Res No. 1 (Pt.4) S. 523-549.

- Morrow JE Jr, Gibbs RH Jr. 1964. Family Melanostomiidae. In: Bigelow HB, Breder CM, Cohen DM, Mead GW, Merriman D, Olsen YH, Schroeder WC, Schultz LP, Tee-Van J, editors. Fishes of the Western North Atlantic. New Haven: Mem Sears Found Mar Res No. 1 (Pt.4) S. 351-510.
- Moser HG, Ahlstrom EH. 1970. Development of lanternfishes (family Myctophidae) in the California current. Part I. species with narrow-eyed larvae. Bull Los Angeles County Mus Nat Hist Sci 7:1-145.
- Nakae M, Sasaki K. 2007. Review of spino-occipital and spinal nerves in Tetraodontiformes, with special reference to pectoral and pelvic fin muscle innervation. Ichthyol Res 54:333-349.
- Nelson GJ. 1967. Gill arches of some teleostean fishes of the families Girellidae, Pomacentridae, Embiotocidae Labridae and Scaridae. J Nat Hist 1(2):289-293.
- Nelson GJ. 1969. Gill arches and the phylogeny of fishes, with notes on the classification of vertebrates. Bull Am Mus Nat Hist 141(4):475-552.
- Nelson JS. 2006. Fishes of the World. New York: John Wiley & Sons. 4th edition. 601 S.
- Nordvik K, Kryvi H, Totland GK, Grotmol S. 2005. The salmon vertebral body develops through mineralization of two preformed tissues that are encompassed by two layers of bone. J Anat 206:103-144.
- Northcutt RG. 2008. Historical hypotheses regarding segmentation of the vertebrate head. Integr Comp Biol 48(5):611-619.
- O'Day WT, Fernandez HR. 1974. *Aristostomias scintillans* (Malacosteidae): a deep-sea fish with visual pigments apparently adapted to its own bioluminescence. Vision Res 14:545-550.
- Ohe F. 1993. Osteichthyes. Deep Sea Fish Assemblage from the Middle Miocene Morozaki Group, Southern Part of Chita Peninsula, Aichi Prefecture, Central Japan. In: Ohe F, Nonogaki K, Tanaka T, editors. Fossils from the Miocene Morozaki Group. S. 157-262.
- Oken L. 1807. Über die Bedeutung der Schädelknochen. Bamberg, Würzburg: JA Göbhardt.
- Owen R. 1846. Lectures on the comparative anatomy and physiology of the vertebrate animals, delivered at the Royal College of Surgeons, in 1844 and 1846. London: Longman, Brown, Green & Longmans.
- Parenti LR, Song J. 1996. Phylogenetic Significance of the Pectoral-Pelvic Fin Association in Acantomorph Fishes: A Reassessment Using Comparative Neuroanatomy. In: Stiassny MLJ, Parenti L, Johnson GD, editors. Interrelationships of Fishes. New York: Academic Press. S. 427-444.

- Parr AE. 1927. The stomioid fishes of the suborder Gymnophotodermi (Astronesthidae, Melanostomiidae, Idiakanthidae) with a complete review of the species. Bull Bing Oceanogr Coll 3(2):1-123.
- Parr AE. 1930. A Note on the classification of the stomioid fishes. Copeia 4:136.
- Patterson C. 1975. The braincase of pholidophorid and leptolepid fishes, with a review of the actinopterygian braincase. Philos Trans R Soc Lond, B 269 (899):275-579.
- Patterson C, Johnson GD. 1995. The intermuscular bones and ligaments of teleostean fishes. Smith Contr Zool 559:1-83.
- Potthoff T. 1984. Clearing and staining. In: Moser HG, Richards WJ, Cohen DM, Fahay MP, Kendall AW, Richards SL, editors. Ontogeny and Systematics of Fishes, Special Publication No 1. Lawrence: American Society of Ichthyologists and Herpetologists. S. 35-37.
- Potthoff T, Kelley S. 1982. Development of the vertebral column, fins and fin supports, branchiostegal rays, and squamation in the swordfish, *Xiphias gladius*. Fish Bull US 80(2):161-186.
- Potthoff T, Kelley S, Collins LA. 1988. Osteological development of the red snapper, *Lutjanus campechanus* (Lutjanidae). Bull Mar Sci 43(1):1-40.
- Potthoff T, Tellock JA. 1993. Osteological development of the snook, *Centropomus undecimalis* (Teleostei, Centropomidae). Bull Mar Sci 52(2):669-716.
- Prokofiev AM. 2001. *Azemiolestes* gen. novum - A new genus of Stomiiformes (Neoteleostei) from the Middle Eocene of Georgia. Vopr Ikhtiol 41(4):557-559.
- Regan CT. 1923. The classification of the stomioid fishes. Ann Mag Nat Hist 9(11):612-614.
- Regan CT, Trewavas E. 1929. The fishes of the families Astronesthidae and Chauliodontidae. Dana Rep 5:1-39.
- Regan CT, Trewavas E. 1930. The fishes of the families Stomiidae and Malacosteidae. Dana Rep 6:1-143.
- Remane A. 1936. Die Wirbelsäule und ihre Abkömmlinge. In: Bolk L, Göppert E, Kallius E, W. Lubosch W, editors. Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Bd. IV Berlin, Wien: Urban & Schwarzenberg. S. 1-206.
- Richards WJR, Miller RV, Houde E. 1974. Egg and larval development of the Atlantic thread herring, *Opisthonema oglinum*. Fish Bull US 72:1123-1136.
- Roe HSJ, Badcock J. 1984. The diel migrations and distributions within a mesopelagic community in the North East Atlantic. 5. Vertical migrations and feeding of fish. Prog Oceanogr 13:389-424.

- Rosen DE. 1973. Interrelationships of higher euteleostean fishes. In: Greenwood PH, Miles RS, Patterson C, editors. Interrelationships of Fishes. Zool J Linn Soc, Suppl 1:397-513.
- Rosen DE. 1985. An essay on euteleostean classification. Am Mus Novit 2827:1-57.
- Sagemehl M. 1884. Beiträge zur Vergleichenden Anatomie der Fische. I. Das Cranium von *Amia calva* L. Morphol Jhb 9:73-94.
- Sagemehl M. 1891. Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. IV. Das Cranium der Cyprinoiden. Morph Jahrb 17:489-595.
- Schauinsland H. 1906. Die Entwicklung der Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein. In: Hertwig O, editor. Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Jena: Gustav Fischer 3:339-572.
- Schnell NK, Bernstein P, Maier W. 2008. The „Pseudo-craniovertebral Articulation“ in the Deep-Sea Fish *Stomias boa* (Teleostei: Stomiidae). J Morphol 269(5):513-521.
- Schultze H-P, Arratia G. 1986. Reevaluation of the caudal skeleton of actinopterygian fishes: I. *Lepisosteus* and *Amia*. J Morphol 190:215-241.
- Sell J. 1916. Zur Kenntnis der Morphologie und Histologie der Wirbelsäule von *Chauliodus sloani* (Bloch und Schneider). Leipzig: Inaugural-Dissertation.
- Sewertzoff AN. 1895. Die Entwicklung der Occipitalregion der niederen Vertebraten im Zusammenhang mit der Frage über die Metamerie des Kopfes. Bull Soc Imp Natural Moscou 9:186-284.
- Song J, Parenti LR. 1995. Clearing and staining whole fish specimens for simultaneous demonstration of bone, cartilage, and nerves. Copeia 1:114-118.
- Sorbini C. 1999. Analisi dei popolamenti a Teleostei (Pisces) in relazione alle principali crisi climatiche Plio-Pleistoceniche del Mediterraneo. Studio di nuove ittiofaune del Pliocene superiore di Stuni (Calabria, Italia) - Dissertation, University of Modena, 1-223.
- Sutton TT. 2005. Trophic ecology of the deep-sea fish *Malacosteus niger* (Pisces: Stomiidae): An enigmatic feeding ecology to facilitate a unique visual system? Deep-Sea Res Pt I 52:2065-2076.
- Sutton TT, Hopkins TL. 1996. Trophic ecology of the stomiid (Pisces: Stomiidae) fish assemblage of the eastern Gulf of Mexico: strategies, selectivity and impact of a top mesopelagic predator group. Mar Biol 127:179-192.
- Stannius H. 1849. Das peripherische System der Fische, anatomisch und physiologisch untersucht. Rostock: Stiller'sche Hofbuchhandlung. 156 S.

- Stiassny MLJ. 1996. Basal Ctenosquamate Relationships and the Interrelationships of the Myctophiform (Scopelomorph) Fishes. In: Stiassny MLJ, Parenti L, Johnson GD, editors. Interrelationships of Fishes. New York: Academic Press. p. 405-426.
- Taylor WR, van Dyke GC. 1985. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. *Cybium* 9(2):107-119.
- Tchernavin VV. 1948. On the mechanical working of the head of bony fishes. *Proc Zool Soc Lond* 118:129-143.
- Tchernavin VV. 1953. The feeding mechanism of a deep sea fish, *Chauliodus sloani* Schneider. London: British Museum (Natural History) S. 1-101.
- van Wijhe JW. 1882. Über die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. *Verh K Akad Wetenschappen*. 22:1-50.
- Weisel GF. 1967. Early ossification in the skeleton of the sucker (*Catostomus macrocheilus*) and the guppy (*Poecilia reticulafa*). *J Morphol* 121:1-18.
- Weitzman SH. 1974. Osteology and evolutionary relationships of the Sternoptychidae with a new classification of stomiatoid families. *Bull Am Mus Nat Hist* 153(3):329-478.

Anhang: tabellarische Materialliste

Tab. 2:

Materialliste in tabellarischer Form. Alle Längen beziehen sich auf die Standardlänge (SL) eines Tieres, es sei denn es wird anders angegeben; TL = Gesamtlänge. *A = Alizarin gefärbt.

					Angewandte Bearbeitungstechnik				
Familie	Art	Kollektions- Nummer	Anzahl der Tiere	Größe (mm)	Clearing und Staining	Clearing und Triple-Staining	Histologie	Präparation	Röntgenaufnahme
DIPLOPHIDAE	<i>Diplophos</i> sp.	NSMT-PL 643	1	38	x				
	<i>Manducus maderensis</i>	MCZ 82192	1	TL= 18	x				
	<i>Manducus maderensis</i>	MCZ 82180	1	TL= 44	x				
	<i>Manducus maderensis</i>	MCZ 82189	1	TL= 10	x				
	<i>Manducus maderensis</i>	MCZ 144440	3	TL= 23 TL= 24 TL= 26	x x x				
GONOSTOMATIDAE	<i>Cyclothone atraria</i>	SIO 67-102	1	68			x		
	<i>Cyclothone atraria</i>	NSMT-PL 690	3	9 14 15	x x x				
	<i>Cyclothone braueri</i>	uncat.	2	20 22	x x				
	<i>Gonostoma</i> sp.	USNM 325548	1	120		x			
STERNOP- TYCHIDAE	<i>Argyropelecus affinis</i>	SIO 72-71	1	56	x				
	<i>Argyropelecus affinis</i>	SIO 97-97	2	11 12	x x				
	<i>Danaphos oculatus</i>	SIO uncat.	1	25	x				
	<i>Sternoptyx diaphana</i>	SIO 67-122	1	TL= 43	x				
PHOSICHTHYIDAE	<i>Ichthyococcus irregularis</i>	SIO 93-183	2	42 27	x x				
	<i>Vinciguerria lucetia</i>	SIO 95-123	2	54 45	x x				
	<i>Vinciguerria lucetia</i>	SIO 84-142	1	14	x				
	<i>Vinciguerria</i> sp.	NSMT-PL 691	3	11 13 14	x x x				

STOMIIDAE	<i>Aristostomias xenostoma</i>	USNM 296715	3	83 123 140	x				x x
	<i>Astronesthes niger</i>	MCZ 133101	4	26 37 48 62	x x x		x		
	<i>Astronesthes niger</i>	MCZ 147083	1	29	x				
	<i>Astronesthes indicus</i>	SIO 92-61	2	82 98	x			x	
	<i>Bathophilus filifer</i>	SIO 76-42	1	TL= 75	x				
	<i>Bathophilus filifer</i>	SIO 03-189	2	80 89			x		x
	<i>Bathophilus</i> sp.	USNM 325530	1	73	x				
	<i>Bathophilus vaillanti</i>	USNM 234150	1	101	x				
	<i>Borostomias panamensis</i>	SIO 76-54	2	170 150	x				x
	<i>Borostomias panamensis</i>	SIO 65-188	1	125			x		
	<i>Borostomias mononema</i>	USNM 301093	1	239					x
	<i>Borostomias elucens</i>	USNM 298939	1	107	A*				
	<i>Chauliodus sloani</i>	MCZ 129389	1	26	x				
	<i>Chauliodus sloani</i>	MCZ 129373	2	51 TL= 50	x		x		
	<i>Chauliodus sloani</i>	MCZ 129952	2	32 45	x x				
	<i>Chauliodus sloani</i>	MCZ 157964	2	TL=165 TL=138	x		x		
	<i>Chauliodus sloani</i>	SIO 88-178	3	TL=250 TL=150 TL=130	x		x		x
	<i>Chauliodus sloani</i>	USNM 201005	1	TL=213					x
	<i>Chauliodus sloani</i>	USNM 200984	1	145		x			
	<i>Chauliodus sloani</i>	USNM 028467	2	adult					x x
<i>Chauliodus sloani</i>	USNM 219960		adult					x	
<i>Chauliodus sloani</i>	USNM 285137	1	adult					x	

Anhang: tabellarische Materialliste

	<i>Chauliodus sloani</i>	USNM uncat.	2	230 260		x x			
	<i>Chauliodus sloani</i>	BMNH 2002.3.1.179	1	TL=130	x				
	<i>Chauliodus macouni</i>	SIO 88-22	3	28 32 33	x x x				
	<i>Chauliodus macouni</i>	USNM 150561	1	162					x
	<i>Chauliodus macouni</i>	USNM 270821	2	137 215					x x
	<i>Chauliodus danae</i>	BMNH 2007.10.31.63	1	92				x	
	<i>Chauliodus danae</i>	USNM 200998	2	150 155					x x
	<i>Chauliodus barbatus</i>	USNM 260174- F29	4	169 126 96 81					x x x x
	<i>Chauliodus barbatus</i>	USNM 292506	1	175					x
	<i>Chauliodus barbatus</i>	USNM uncat.	2	161 104					x x
	<i>Chauliodus barbatus</i>	USNM 394241	1	188	x				
	<i>Chauliodus schmidti</i>	USNM uncat.	2	126 122					x x
	<i>Chauliodus pammelas</i>	USNM 201190	2	183 147					x x
	<i>Chauliodus pammelas</i>	USNM 201193	2	218 184					x x
	<i>Chirostomias pliopterus</i>	USNM 234059	1	118					x
	<i>Echiostoma barbatum</i>	BMNH 2007.10.31.9	1	89	x				
	<i>Eustomias</i> sp.	USNM 394242	1	59	x				
	<i>Eustomias</i> sp.	MCZ 62637	4	45 32	x x				

Anhang: tabellarische Materialliste

			30	x				
			26	x				
<i>Eustomias arborifer</i>	USNM 223956	1	259					x
<i>Eustomias arborifer</i>	USNM 223958	2	130 102					x x
<i>Eustomias bifilis</i>	SIO 97-89	2	TL=105 TL=108	x			x	
<i>Eustomias bigelowi</i>	USNM 261306	1	153					x
<i>Eustomias bimargaritus</i>	USNM 224105	1	142					x
<i>Eustomias brevibarbus</i>	USNM 260291	1	163					x
<i>Eustomias curtatus</i>	USNM 224194	1	146					x
<i>Eustomias dinema</i>	USNM 322444	1	97					x
<i>Eustomias dubius</i>	USNM 222161	1	174					x
<i>Eustomias enbarbatus</i>	USNM 234464	3	201 135 91					x x x
<i>Eustomias enbarbatus</i>	USNM 379968	1	111					x
<i>Eustomias filifer</i>	BMNH 2007. 10.31.64	1	TL= 97			x		
<i>Eustomias fissibarbis</i>	USNM 270587	1	122					x
<i>Eustomias furcifer</i>	USNM 234388	1	166					x
<i>Eustomias furcifer</i>	USNM 322866	1	149					x
<i>Eustomias jimcraddocki</i>	USNM 323052	1	151					x
<i>Eustomias macronema</i>	BMNH 2007.10.31.12	1	TL= 65	x				
<i>Eustomias macrurus</i>	USNM 322772	2	196 169					x x
<i>Eustomias melanostigma</i>	USNM 223737	1	136					x
<i>Eustomias obscurus</i>	USNM 206711	5	199 147 179 131 135	x	x			x x x x x
<i>Eustomias obscurus</i>	USNM 234444	1	59	x				
<i>Eustomias obscurus</i>	USNM 234416	1	71	x				

Anhang: tabellarische Materialliste

<i>Eustomias satterleei</i>	USNM 341943	2	151 159					x x
<i>Eustomias schmidti</i>	USNM 261301	1	195					x
<i>Eustomias simplex</i>	USNM 372020	1	205					x
<i>Eustomias tomentosus</i>	USNM 322643	1	110					x
<i>Flagellostomias boureei</i>	BMNH 2002.8.5.786- 788	1	161	x				
<i>Grammatostomias circularis</i>	USNM 300011	1	90					x
<i>Grammatostomias circularis</i>	USNM 270611	1	55					x
<i>Grammatostomias dentatus</i>	VIMS 11846	2	111 117	x				
<i>Grammatostomias dentatus</i>	USNM 234036	1	76	x				
<i>Heterophotus ophistoma</i>	USNM uncat.	1	144					x
<i>Idiacanthus anstrostomus</i>	SIO 97-85	1	310			x		
<i>Idiacanthus anstrostomus</i>	SIO 60-459	2	320 182	x			x	
<i>Idiacanthus anstrostomus</i>	SIO 70-237	3	135 57 75	x x x				
<i>Leptostomias sp.</i>	BMNH 2007.10.31.65	1	70			x		
<i>Leptostomias sp.</i>	BMNH 2007.10.31.66	1	49	x				
<i>Leptostomias sp.</i>	USNM 257245	3	69 74 93					x x x
<i>Leptostomias sp.</i>	USNM 257231	1	61					x
<i>Leptostomias sp.</i>	USNM 292290	1	44	x				
<i>Leptostomias sp.</i>	USNM 256843	1	240					x
<i>Leptostomias sp.</i>	USNM 256844	1	177					x
<i>Leptostomias sp.</i>	USNM 301801	1	185	x				x

Anhang: tabellarische Materialliste

<i>Leptostomias gladiator</i>	BMNH 2007.10.31.8	1	91	x				
<i>Leptostomias gladiator</i>	BMNH 1929.7.6.13	1						x
<i>Leptostomias gladiator</i>	BMNH 1929.7.6.14	1						x
<i>Leptostomias gladiator</i>	BMNH 1929.7.6.15	1						x
<i>Leptostomias gladiator</i>	BMNH 1929.7.6.16	1						x
<i>Leptostomias gladiator</i>	USNM 234490	1	366					x
<i>Leptostomias gracilis</i>	BMNH 1929.7.6.10	1						x
<i>Leptostomias longibarba</i>	BMNH 1929.7.6.11	1						x
<i>Leptostomias leptobolus</i>	BMNH 1929.7.6.12	1						x
<i>Leptostomias macropogon</i>	BMNH 1930.1.12.521	1						x
<i>Leptostomias bermudensis</i>	USNM 234478	1	458					x
<i>Leptostomias bilobatus</i>	USNM 298720	1	359					x
<i>Leptostomias multifilis</i>	USNM 300185	1	122					x
<i>Leptostomias haplocaulus</i>	USNM 300546	1	173					x
<i>Leptostomias macronema</i>	USNM 301803	1	64					x
<i>Leptostomias robustus</i>	NSMT-P 63256	1	293					x
<i>Malacosteus niger</i>	SIO 73-25	3	130 100 135	x		x		x
<i>Malacosteus niger</i>	USNM 296813	1	74	x				
<i>Malacosteus australis</i>	USNM 296675	1	110	x				
<i>Melanostomias melanops</i>	BMNH 2007.10.31.10	1	139	x				
<i>Melanostomias biseriatus</i>	USNM 272912	1	193	A*				

Anhang: tabellarische Materialliste

<i>Neonesthes capensis</i>	USNM uncat.	1	128						x
<i>Neonesthes capensis</i>	USNM 272906	1	115	x					
<i>Odontostomias micropogon</i>	USNM 343256	1	76						x
<i>Opostomias mitsuii</i>	USNM 200816	1	113						x
<i>Opostomias mitsuii</i>	USNM 320488	1	170	x					
<i>Pachystomias microdon</i>	USNM 296708	1	147						x
<i>Pachystomias microdon</i>	USNM 297922	1	168	x					
<i>Pachystomias microdon</i>	USNM 297923	1	156	A					
<i>Photonectes parvimanus</i>	BMNH 1998.8.9.18733	1	44			x			
<i>Photonectes braueri</i>	BMNH 1998.8.9.18726	1	62	x					
<i>Photostomias guernei</i>	BMNH 2007.10.31.19	1	112	x					
<i>Photostomias guernei</i>	BMNH 2007.10.31.6	1	50	x					
<i>Photostomias</i> sp.	USNM 296650	1	92	x					
<i>Rhadinesthes decimus</i>	BMNH 2007.10.31.13	1	138	x					
<i>Stomias atriventer</i>	SIO uncat.	3	125 185 190	x		x		x	
<i>Stomias boa ferox</i>	MCZ 42920	1	86	x					
<i>Stomias boa ferox</i>	MCZ 128612	1	63	x					
<i>Stomias boa ferox</i>	MCZ 129017	1	TL= 52	x					
<i>Stomias boa ferox</i>	MCZ 129070	6	TL= 37 TL= 39 TL= 40 TL= 41 TL= 43 TL= 62	x x x x x				x	
<i>Stomias boa ferox</i>	USNM 219959	1	120		x				
<i>Stomias boa</i>	USNM 393605	1	240		x				

Anhang: tabellarische Materialliste

	<i>Tactostoma macropus</i>	SIO 89-169	3	175 195 195	x		x	x	
	<i>Thysanactis dentex</i>	BMNH 1929.7.6.8-9	2						x x
	<i>Thysanactis dentex</i>	USNM 365803	1	76	x				
	<i>Thysanactis dentex</i>	USNM uncat.	1	165					x
	<i>Trigonolampa miriceps</i>	USNM 219996	1	107					x

CURRICULUM VITAE

Nalani Katharina Schnell

Lehrstuhl für Vergleichende Zoologie, Universität Tübingen
Auf der Morgenstelle 28, 72076 Tübingen,
Tel: 07071-2974631
nalani.schnell@uni-tuebingen.de

PERSONALIEN

Geburtstag: 02.06.1980
Geburtsort: Nürtingen
Nationalität: deutsch
Familienstand: ledig

AUSBILDUNG

-
- | | |
|---------------------------|---|
| 1999: | Abitur (am Hölderlin-Gymnasium Nürtingen; Durchschnitt: 1,5) |
| 1999 bis 2000: | Praktikum in einer Werbegrafik - Design Agentur, München |
| 2000 bis 2006: | Biologiestudium an der Universität Tübingen;
Diplom: 17.05.2006 (Hauptfach: Zoologie; Nebenfächer: Parasitologie und Organische Chemie) Note: 1,3 |
| Juni 2005 bis Mai 2006: | Diplomarbeit mit dem Thema: Morphologische Untersuchungen an Cranium, Visceral- und Axialskelett von <i>Stomias boa</i> RISSO, 1810 (Stomiidae, Teleostei) |
| Juni 2006 bis April 2010: | Doktorarbeit an der Universität Tübingen, Lehrstuhl für Vergleichende Zoologie, mit dem Thema: Morphologisch-systematische Untersuchungen am vorderen Axialskelett der Stomiidae (Stomiiformes, Teleostei). Tag der mündlichen Prüfung 16. April 2010, Note: magna cum laude. |
| 7.Okt. bis 3.Nov. 2007: | SYNTHESYS Stipendium am NHM, London. (GB-TAF-3239) |
| Jan. bis Sept. 2008: | Smithsonian Predoctoral Fellowship am NMNH, Washington DC |

WISSENSCHAFTLICHE AUSFAHRT

-
- | | |
|-------------|---|
| Sommer 2008 | „Deepwater Biodiversity Survey“ auf der DELAWARE II (NOAA Fisheries Research Vessel) im westlichen Nordatlantik. Sampling von pelagischen Netzen (362 bis 1475 m Tiefe) und Schleppnetzen (1119 bis 1489 m Tiefe); Dauer: zwei Wochen |
|-------------|---|

WEITERBILDUNG (KURSE UND WORKSHOPS)

- Sommer 2008 29. Juli – 15. August: Graduate Course in Fischlarven Bestimmung und Ökologie: „Early Life History of Marine Fishes“ an der University of New England, Biddeford.
- Frühjahr 2009 2. - 13. März: Fischlarven Workshop am Natural Science Museum, Tokyo, Japan organisiert von Dr. Keiichi Matsuura.
- Winter 2010 1. - 10. Februar: Deep-Sea Fish Workshop am Natural Science Museum, Tokyo, Japan organisiert von Dr. Keiichi Matsuura und Dr. Gento Shinohara. Als eingeladener Gast daran teilgenommen.

PUBLIKATIONEN

Schnell NK, Bernstein P, Maier W. 2008. The pseudo-craniovertebral articulation of *Stomias boa* (Stomiidae, Teleostei). *Journal of Morphology* 269 (5): 513-521.

Schnell NK, Britz R, Johnson GD. submitted. New insights into the complex structure and ontogeny of the occipito- vertebral gap in barbeled dragonfishes (Stomiidae, Teleostei).

PRÄSENTATIONEN AUF KONFERENZEN

POSTER:

Nalani K. Schnell; Peter Bernstein (2006). The pseudo-craniovertebral articulation in the deep sea fish *Stomias boa* (Teleostei: Stomiidae). Joint meeting of Ichthyologists and Herpetologists. New Orleans, Louisiana.

VORTRÄGE:

Nalani K. Schnell (2006). Morphological adaptations of the feeding mechanism in the deep sea fish *Stomias boa* (Teleostei: Stomiidae). Meeting of Students in Evolution and Ecology (StEvE). Tübingen, Germany

Nalani K. Schnell; Peter Bernstein (2007). Vertebral centra lost – a synapomorphic feature within the stomiid genera? 8th International Congress of Vertebrate Morphology. Paris, France.

Nalani K. Schnell (2008). Occipito-vertebral gap: The complex structure of the anterior part of the vertebral column in barbeled dragonfishes (Stomiidae, Teleostei) and its phylogenetic implications. Joint meeting of Ichthyologists and Herpetologists. Montreal, Canada.

Nalani K. Schnell, G. David Johnson (2009). Ontogenetic fusion of the third and fourth pharyngobranchial: a new character in stomiid phylogeny (Stomiidae, Teleostei)? 8th Indo Pacific Fish Conference. Fremantle, Western Australia.